

NEMATOLOGIA DE PLANTAS: fundamentos e importância



L.C.C.B. Ferraz & D.J.F. Brown

NEMATOLOGIA DE PLANTAS:

fundamentos e importância

NEMATOLOGIA DE PLANTAS:

fundamentos e importância

Organizado por

Luiz Carlos C. Barbosa Ferraz

Docente aposentado da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz,
Universidade de São Paulo, Piracicaba, Brasil

Derek John Finlay Brown

Pesquisador aposentado do Scottish Crop Research Institute (SCRI),
atual James Hutton Institute, Dundee, Escócia

uma publicação da



Sociedade Brasileira de Nematologia / SBN

Sede atual: Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro / CCTA.

Av. Alberto Lamego, 2000 – Parque California

28013-602 – Campos dos Goytacazes (RJ) – Brasil

E-mail: presidenciadasbn@gmail.com

Telefone: (22) 3012-4821

Site: <http://nematologia.com.br>

© **Sociedade Brasileira de Nematologia 2016.** Todos os direitos reservados. É vedada a reprodução desta publicação, ou de suas partes, na forma impressa ou por outros meios, sem prévia autorização do representante legal da SBN. A sua utilização poderá vir a ocorrer estritamente para fins didáticos, em caráter eventual e com a citação da fonte.

Ficha catalográfica elaborada por Marilene de Sena e Silva - CRB/AM Nº 561

F368_n FERRAZ, L.C.C.B.; BROWN, D.J.F.

Nematologia de plantas: fundamentos e importância. L.C.C.B. Ferraz e D.J.F. Brown (Orgs.). Manaus: NORMA EDITORA, 2016.

251 p. Il.

ISBN: 978-85-99031-26-1

2. Nematologia. 2. Doenças de plantas. 3. Vermes. I. Ferraz & Brown. II. Título.

CDD: 632



Para Maria Teresa, Alex e Thais,

que souberam entender a minha irresistível atração pela Nematologia e aceitar as muitas
horas de plena dedicação a ela.

In memoriam

Alexandre M. Cintra Goulart, Análio Jaehn, Dmitry Tihohod, José Julio da Ponte,
Luiz G. E. Lordello, Martin Homechin, Shiou Pin Huang e Wilson R. T. Novaretti.
Educadores fitonematológicos. Pessoas inesquecíveis.

Conteúdo

Sobre os autores	xi
Prefácio	xii
1 Os nematoides no contexto da Agricultura atual	1
1.1 Introdução	1
1.2 Conhecendo os nematoides	4
1.3 Nematoides: os inimigos invisíveis das plantas	8
1.4 Um pouco da história da Nematologia de Plantas	9
1.5 Identificando os principais grupos e espécies de fitonematoides	13
Literatura consultada e/ou sugerida para leitura	15
2 Morfologia, estrutura e sistemas funcionais	17
2.1 Tamanho e forma	17
2.2 A parede do corpo	19
2.3 O pseudoceloma	24
2.4 Sistema digestório	25
2.5 Sistema excretor-secretor	30
2.6 Sistema nervoso	31
Literatura consultada e/ou sugerida para leitura	31
3 Reprodução e eventos relacionados	33
3.1 Introdução	33
3.2 Sistema reprodutor feminino	33
3.3 Sistema reprodutor masculino	37
3.4 Modos de reprodução	39

3.5 Determinação do sexo	41
3.6 O ovo	42
3.7 Eclosão	44
Literatura consultada e/ou sugerida para consulta	45
4 Principais aspectos bioecológicos	46
4.1 Introdução	46
4.2 Características biológicas gerais	47
4.2.1 O ciclo de vida e aspectos correlatos	47
4.2.2 Estratégias de sobrevivência	50
4.3 Fatores que afetam as populações de fitonematoides	54
4.4 Aspectos epidemiológicos das fitonematoses	58
4.4.1 Distribuição no solo	58
4.4.2 Dispersão	60
Literatura consultada e/ou sugerida para consulta	65
5 Interação planta-nematoide: estratégias de alimentação	66
5.1 Considerações iniciais	66
5.2 Ectoparasitas	67
5.2.1 Classe Enoplea	67
5.2.1.1 Família Longidoridae	68
5.2.1.2 Família Trichodoridae	71
5.2.2 Classe Chromadorea	74
5.3 Endoparasitas e semiendoparasitas	80
5.3.1 Endoparasitas migradores	80
5.3.2 Endoparasitas sedentários	82
5.3.2.1 Meloidogyne	82
5.3.2.2 Globodera e Heterodera	85
5.3.3 Semiendoparasitas sedentários	87

5.3.3.1 <i>Rotylenchulus</i>	87
5.3.3.2 <i>Tylenchulus</i>	88
5.4 Considerações finais	89
Literatura consultada e/ou sugerida para consulta	90
6 Principais nematoides ectoparasitas e semiendoparasitas	92
6.1 Introdução: os modos de parasitismo	92
6.2 Secernentia / principais casos de ectoparasitismo	94
6.2.1 Criconematoidea	94
6.2.1.1 Criconemoides xenoplax	94
6.2.1.2 Hemicycliophora arenaria	96
6.2.2 Tylenchoidea	97
6.2.2.1 (Belonolaimidae) <i>Belonolaimus longicaudatus</i>	97
6.2.2.2 (Belonolaimidae) <i>Tylenchorhynchus annulatus</i> / <i>T. claytoni</i>	99
6.2.2.3 (Hoplolaimidae) <i>Helicotylenchus multicinctus</i>	100
6.2.2.4 (Hoplolaimidae) <i>Scutellonema bradys</i>	102
6.2.2.5 (Hoplolaimidae) <i>Hoplolaimus columbus</i>	103
6.3 Dorylaimia e Enoplia / principais casos de ectoparasitismo	105
6.3.1 (Longidoridae) <i>Longidorus</i> , <i>Paralongidorus</i> e <i>Xiphinema</i>	105
6.3.2 (Trichodoridae) <i>Paratrichodorus</i> e <i>Trichodorus</i>	108
6.4 Secernentia / principais casos de semiendoparasitismo	112
6.4.1 O gênero <i>Rotylenchulus</i> : nematoides reniformes	112
6.4.2 O gênero <i>Tylenchulus</i>	115
Literatura consultada e/ou sugerida para leitura	119
7 Principais nematoides endoparasitas sedentários: nematoides de galhas e nemato-	
des de cistos	121
7.1 Introdução	121
7.2 Meloidogyne - os nematoides de galhas	122

7.2.1 Breve histórico e espécies mais relevantes	122
7.2.2 Ciclo de vida	123
7.2.3 Identificação de espécies	127
7.2.4 Relação parasita-hospedeiro / Sintomatologia	130
7.2.5 O gênero <i>Meloidogyne</i> no Brasil	136
7.3 Globodera e Heterodera – os nematoides de cistos	139
7.3.1 Breve histórico e espécies mais relevantes	139
7.3.2 Ciclo de vida	140
7.3.3 Identificação de espécies	143
7.3.4 Relação parasita-hospedeiro / Sintomatologia	144
7.3.5 Os nematoides de cistos no Brasil	148
Literatura consultada e/ou sugerida para leitura	149
8 Principais nematoides endoparasitas migradores: nematoides das lesões radiculares e nematoides cavernícolas	151
8.1 Introdução	151
8.2 <i>Pratylenchus</i> – os nematoides das lesões radiculares	151
8.2.1 Breve histórico e espécies mais relevantes	151
8.2.2 Ciclo de vida, relação parasita-hospedeiro e sintomatologia	152
8.2.3 O gênero <i>Pratylenchus</i> no Brasil	157
8.3 <i>Radopholus</i> – os nematoides cavernícolas	160
8.3.1 Breve histórico e espécie mais relevante	160
8.3.2 Ciclo de vida, relação parasita-hospedeiro e sintomatologia	160
8.3.3 O gênero <i>Radopholus</i> no Brasil	162
Literatura consultada e/ou sugerida para leitura	165
9 Nematoides parasitas da parte aérea das plantas	167
9.1 Introdução	167
9.2 Aphelenchida	167

9.2.1 Gênero Aphelenchoides	167
9.2.2 Gênero Bursaphelenchus	171
9.3 Tylenchida – gênero Ditylenchus	177
Literatura consultada e/ou sugerida para leitura	180
10 O manejo integrado de fitonematoides	182
10.1 Introdução	182
10.2 Principais métodos utilizados no MIN	185
10.2.1 Técnicas de uso restrito ou que ficaram no passado	186
10.2.2 Controle varietal: plantas resistentes a fitonematoides	191
10.2.2.1 A avaliação de cultivares frente aos fitonematoides	199
10.2.2.2 O controle varietal de fitonematoides: um apanhado	201
10.2.2.3 O controle varietal de fitonematoides no Brasil	205
10.2.3 Controle cultural	212
10.2.4 Controle químico	217
10.2.5 Controle biológico <i>sensu stricto</i>	219
10.3 O MIN na atualidade	229
Literatura consultada e/ou sugerida para consulta	230
11 A classificação dos nematoides, com ênfase aos fitoparasitas	234
11.1 Introdução	234
11.2 Classificação simplificada de Nematoda	237
11.3 Diagnoses das principais famílias que congregam fitonematoides	241
Literatura consultada e/ou sugerida para consulta	249
Apêndice	251

Sobre os autores

Luiz Carlos C. Barbosa Ferraz: engenheiro-agrônomo, Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz de Piracicaba (ESALQ-USP), julho/1972; Mestre em Entomologia (1977) e Doutor em Entomologia (1980), ESALQ; docente-pesquisador da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal, (FCAV-UNESP), dezembro/1972- novembro/1984; docente-pesquisador da ESALQ-USP, novembro/1984 - fevereiro/2010; aposentado na condição de professor titular; docente sênior da ESALQ-USP, de 2010 até o presente; sócio fundador da Sociedade Brasileira de Nematologia (SBN) e seu ex-Presidente (1995-1998); homenageado com o “Prêmio Dr. Lordello” da SBN e “Honra ao Mérito” da Organization of Nematologists of Tropical America (ONTA) pelos serviços prestados.

Derek John Finlay Brown: *highlander* escocês; pesquisador do Scottish Crop Research Institute (atual James Hutton Institute), Dundee, Escócia, de 1970 até a aposentadoria em 2002; PhD (1983) e Doctor of Science (1999); professor visitante da Zhejiang University, Hangzhou e Li Xiamen University (China); consultor científico do Laboratório Central de Ecologia Geral (Bulgária); autor e editor de livros fitonematológicos; membro regular de várias sociedades nematológicas internacionais; homenageado pela European Society of Nematologists (ESN) pelos serviços prestados e ganhador da medalha de mérito científico oferecida pela Academia Russa de Ciências. Atualmente, no ramo de hotelaria na Bulgária.

Prefácio

As deficiências no ensino da Nematologia de Plantas no Brasil e em outros países sul-americanos foram muito bem diagnosticadas, há poucos anos, em estudos produzidos pelos Drs. Ricardo M. Souza e Eleodoro E. Del Valle, publicados nas revistas Nematologia Brasileira e Nematoda. Foram de diferentes tipos os problemas detectados, uns de caráter geral, outros pontuais. Todos, em conjunto, a demandar ações corretivas imediatas.

Em tais estudos, uma das dificuldades mais comuns expressas pelos profissionais radicados no Brasil que têm a incumbência de lecionar aulas sobre nematoides parasitas de plantas, em disciplinas específicas relativas à especialidade fitonematológica ou mais abrangentes ligadas à área fitopatológica, foi a escassez – quase ausência – de livros-textos sobre o assunto elaborados em português.

Pessoalmente, já tinha tal percepção há mais de vinte anos, razão pela qual não hesitara em aceitar convite do colega Dr. Derek Brown, formulado em 1998, para organizar uma publicação sobre Nematologia de Plantas dirigida a estudantes e adeptos em geral do assunto de todo o mundo, a ser apresentada em inglês. De nossa parceria, resultou o livro “An Introduction to Nematodes: Plant Nematology”, lançado pela Editora Pensoft em 2002, que recebeu crítica altamente favorável do Dr. Dirk de Waele em nota (*book review*) publicada na revista Nematology (vol.7, nº 3, p. 480). Constatar, anos depois, que tal obra passou a figurar como item bibliográfico nas ementas de várias disciplinas envolvendo nematoides de plantas ministradas em instituições de ensino superior ligadas às ciências agrárias da África, América Central, América do Norte, América do Sul e Europa foi muito agradável, mas, lamentavelmente, a ideia de se preparar subsequentemente uma versão em português dessa publicação não se concretizou. Com a aposentadoria do Dr. Brown em 2002, o projeto foi provisoriamente adiado e, com o passar dos anos, acabou esquecido.

Eis que em 2015, em vista de uma sucessão de congressos nematológicos nacionais exitosos e do inegável crescimento da Nematologia de Plantas em termos de visibilidade

diante das mídias impressa e eletrônica, a SBN (Sociedade Brasileira de Nematologia), através de sua Diretoria, entendeu como oportuna a iniciativa de estimular a produção de novas e atualizadas publicações sobre o tema em português, patrocinando-as e/ou apenas chancelando-as quanto à qualidade, conforme o caso; com tal ação positiva, em meio a várias outras já implantadas, a entidade busca enfrentar e, se possível, desfazer de vez, esse importante gargalo relativo ao ensino da Nematologia de Plantas hoje observado no País.

Foi alinhado a esse pensamento que me decidi a oferecer modesta colaboração. De comum acordo com a Presidência da SBN, ao longo do período decorrido entre julho e outubro de 2015 procedi à tradução e à atualização do livro escrito em 2002, que, agora coloco ao dispor da comunidade fitonematológica brasileira, na expectativa de que possa lhe ser útil. Como redigido, o texto é indicado principalmente a estudantes de graduação (e, eventualmente, de pós-graduação), a profissionais envolvidos com a área fitossanitária (docentes, pesquisadores e extensionistas) e a outros tipos de adeptos da Nematologia de Plantas, ainda sem maior experiência no assunto.

Muitas figuras e imagens incluídas no livro foram gentilmente fornecidas por colegas nematologistas, membros da SBN. Outras estavam disponíveis na Internet. Em todos os casos, tanto quanto possível, buscou-se atribuir os devidos créditos aos seus autores. Por se tratar de publicação com fins unicamente educacionais, fica claro que não houve qualquer intenção de burla a eventuais direitos autorais.

Meus agradecimentos ao prezado colega Dr. Cláudio Marcelo Gonçalves de Oliveira, do Instituto Biológico/Centro Experimental de Campinas (SP), pela criteriosa revisão de boa parte dos originais. Foi ajuda inestimável! Também à bibliotecária Sra. Marilene de Sena e Silva e aos queridos amigos da Norma Editora, Sra. Etelvina N. Garcia e Sr. Sergio Bemfica, pelo prestimoso auxílio prestado. E, como não poderiam faltar, ao parceiro Dr. Derek J. F. Brown, também da “classe de 1950”, pelas longas, agradáveis e inspiradoras conversas sobre os Nematoides, a Ciência e a Vida.

Luiz Carlos C. Barbosa Ferraz

Maio de 2016

1. Os nematoides no contexto da Agricultura atual

1.1 Introdução

A humanidade levou cerca de dois milhões de anos para atingir a marca de um bilhão de habitantes, alcançada nos últimos 130 anos. Na geração passada, a população humana na Terra já atingia 2,5 bilhões de pessoas e, nos dias atuais, esse fantástico número ultrapassa os seis bilhões. E as curvas de crescimento projetadas para a espécie humana no planeta indicam a possibilidade real de se atingir à cifra de 12 bilhões de habitantes até o ano de 2040, ou seja, na próxima geração.

Segundo estimativas da FAO (Food and Agriculture Organization), o organismo internacional da ONU (Organization of the United Nations) que cuida das questões relativas às necessidades da população humana em termos de produção de alimentos, esse será o limite biofísico do planeta, pois os recursos naturais são limitados, finitos. Embora a produtividade de várias importantes culturas agrícolas tenha aumentado expressivamente em alguns países nos últimos 50 anos, é preciso lembrar que, devido ao crescimento populacional observado, também a quantidade de alimentos a ser produzida terá de aumentar em cerca de 50% ao longo das próximas quatro a cinco décadas. Tal cenário preocupa, obviamente, não apenas os pesquisadores ligados ao setor agrícola, mas também as autoridades governamentais das maiores potências e deveria igualmente causar, em última instância, grande incômodo a cada um de nós em particular. Afinal, todos precisam comer para sobreviver!

Na agropecuária, atividade antrópica pela qual tem sido assegurada a subsistência da humanidade, os chamados 'recursos naturais renováveis' dependem, na verdade, de recursos naturais não renováveis, tais como as rochas fosfatadas e o petróleo. Sem estes, não se consegue colocar em prática uma agricultura intensiva, e já se sabe que estão com o esgotamento previsto para as próximas décadas. O petróleo, ao custo relativamente baixo que consumimos hoje, logo deixará de estar disponível, o que causará marcantes mudanças na hierarquia das fontes energéticas ao alcance e na própria forma de vida da humanidade.

Muito preocupantes são também os altos níveis de poluição das águas e da atmosfera, apesar da crescente conscientização observada em relação a tal aspecto, especialmente nos países mais ricos e avançados, capazes de arcar com os elevados custos dos projetos de despoluição de rios e de outros ecossistemas naturais. Acredita-se que, em poucas décadas, um dos principais motivos de disputas internacionais será o domínio das grandes bacias produtoras de água não poluída. O próprio "efeito estufa", ainda crescente, se não for controlado adequadamente e contido a tempo, deverá causar o aquecimento do planeta, prevendo-se aumento de 5 °C na temperatura terrestre, de que decorrerão o degelo das calotas polares e a elevação do nível dos oceanos e mares, tornando grande parte das terras inaproveitáveis para fins agrícolas. Para completar tal sombrio cenário, há de se considerar o fato de que a camada de ozônio vem sendo progressivamente destruída, já existindo duas grandes “janelas” nos polos, avançando para as regiões subtropicais; a continuidade de tal processo, permitindo a entrada da radiação ultravioleta em escala cada vez maior, poderá acabar impossibilitando a sobrevivência humana no futuro.

Atualmente, a humanidade está consciente de que a subsistência da espécie na Terra dependerá da utilização racional dos recursos naturais renováveis e não renováveis, da conservação e preservação da biodiversidade, da eficiente reciclagem das matérias-primas, da economia de energia e dos combustíveis fósseis e da otimização das estratégias de produção de alimentos. Este último fator, de importância capital, talvez por ser um dos que se mostram mais sujeitos à interferência humana, merece análise um pouco mais detida.

Para suprir a crescente demanda por alimentos decorrente do aumento da população mundial, tem sido imperiosa, aos responsáveis pela produção agropecuária, uma constante busca por novos recursos tecnológicos, que permitam a obtenção de índices máximos de produtividade, tanto na área vegetal como animal. Nesse aspecto, avanços recentes como os obtidos pela utilização de métodos da Engenharia Genética e da Biologia Molecular, tais como os organismos geneticamente modificados e as plantas transgênicas, ou através do desenvolvimento de técnicas de interesse na chamada Agricultura de Precisão, como o sensoriamento remoto (RS) e os sistemas de posicionamento global (GPS) e de informação geográfica (GIS), constituem bons exemplos de tal preocupação.

No caso das culturas agronômicas, isto é, no âmbito da Agricultura, o longo processo de produção de alimentos inicia-se com os cuidados obrigatórios à seleção das

melhores sementes, continua no campo com a aplicação das muitas técnicas necessárias ao adequado crescimento das plantas (preparo de solo, adubações, controle do mato e, muitas vezes, irrigação) e só vai ser concluído com a adoção dos procedimentos de pós-colheita, destinados a assegurar a boa conservação dos produtos agrícolas, para consumos *in natura* ou industrializados, até a comercialização final. Mas, acima de tudo, o produto agrícola precisará ter a sua sanidade garantida, ficando bem protegido da ação de organismos que possam depreciar-lhe, parcial ou totalmente, a qualidade e o valor comercial, ao longo das três etapas básicas incluídas nessa extensa cadeia de atividades.

Entre as formas nocivas às plantas mais conhecidas, incluem-se: i) dois tipos de animais metazoários, do filo Arthropoda, os insetos e os ácaros, usualmente referidos como pragas; ii) diferentes tipos de microrganismos tidos como agentes causais de doenças (ou simplesmente patógenos), no geral, fungos, bactérias ou vírus; e iii) apreciável número de espécies de animais metazoários pertencentes ao filo Nematoda (ou Nemata), denominados **nematoides** ou nematódeos (fig. 1.1), os quais atuam como importantes parasitas de tecidos vegetais, principalmente das raízes.



Figura 1.1 – Nematoides de diversos gêneros extraídos de amostra de solo (de Univ. da California/DANR).

O potencial destrutivo desses vários tipos de organismos daninhos é impressionante e as perdas causadas, de tão elevadas, são muitas vezes difíceis até de se estimar. Um único exemplo parece suficiente para ilustrar tal fato: os insetos que atacam os grãos já colhidos e armazenados (principalmente espécies de besouros e mariposas referidos como carunchos e traças) causam uma perda anual mundial de cerca de 10%! Você pode imaginar tal quadro

desolador? Do total de grãos de milho, soja, arroz, trigo etc. produzido no campo a cada ano, à custa de muitos esforços e recursos financeiros e destinado a saciar a fome de milhões de pessoas, uma décima parte é perdida após a colheita, já nos armazéns de estocagem, unicamente pela ação devastadora dessas pragas.

No caso dos nematoides, a situação não é menos grave, embora faltem dados precisos sobre os danos causados e as perdas resultantes para determinadas culturas em diversas áreas geográficas. Não obstante, estimativa de perda anual global devida a fitonematoídes contida em artigo publicado em 2011 dava conta de que tal valor já excedia a 80 bilhões de dólares americanos, o que, segundo alguns especialistas, ainda representa montante abaixo do verdadeiro.

Ora, a esta altura, você pode estar (e com razão) pensando nos seguintes termos: se esses nematoides são assim tão prejudiciais ao homem, por interferirem de maneira tão negativa na produção agrícola, por que pouco se conhece ou se fala a respeito deles? Como são e onde podem ser encontrados? De que se alimentam? Como se reproduzem e em qual intensidade? Quais tipos de plantas cultivadas podem atacar? Em quais partes das plantas costumam se estabelecer? Podem transmitir outros tipos de organismos ao parasitar as plantas? É possível controlá-los?

Bem, o objetivo maior do presente texto será justamente o de buscar responder várias dessas indagações sobre os nematoides, possibilitando assim ao leitor: i) num plano mais abrangente, introduzir-se no mundo dessas fascinantes e tão pouco conhecidas criaturas; b) num plano mais específico, munir-se de conhecimento básico a respeito da morfologia, da biologia e do comportamento das formas parasitas de plantas; e c) tomar ciência dos diferentes métodos disponíveis aos produtores rurais para o manejo sustentável e econômico desses parasitas.

1.2 Conhecendo os nematoides

Os nematoides são vermes cilíndricos, sendo a forma do corpo, embora variável, referida comumente como filiforme, ou seja, em forma de fio (aliás, o nome deriva do grego *nema*, que significa fio). São animais aquáticos, que podem ser encontrados nos oceanos e mares, nas coleções de água doce e no filme ou película de água existente entre as partículas de solo. Na verdade, podem ocorrer em variados ambientes naturais, desde que

neles haja umidade suficiente para a sobrevivência. Certas espécies desenvolveram uma habilidade particular de subsistir sob umidade muito baixa por períodos relativamente longos, num estado de repouso, quase sem dispêndio de energia, retomando as atividades normais quando expostas de novo a ambientes favoráveis. Isso pode ocorrer também com os nematoides parasitas de plantas, havendo espécies que sobrevivem em sementes (de arroz, a exemplo de *Aphelenchoides besseyi*) ou em outros órgãos vegetais armazenados a seco por diversas semanas ou até durante meses (na "palha" de bulbilhos de alho, como *Ditylenchus dipsaci*).

Segundo os hábitos alimentares, os nematoides podem ser divididos em três grupos: os de vida livre; os zooparasitas ou parasitas de animais; e os fitoparasitas ou parasitas de plantas, ou ainda, *fitonematoides* (fig. 1.2). Embora este último grupo constitua o tema básico do presente texto, a título de ilustração, vamos incluir aqui algumas informações gerais sobre os nematoides de vida livre e os zooparasitas.

A maioria das espécies é de vida livre, sendo esse o grupo menos estudado e mais heterogêneo, com representantes que têm em comum apenas o fato de se alimentarem de organismos microscópicos (de algas = algívoros; de bactérias = bacteriófagos; de fungos = micófagos; de outros animais, inclusive nematoides = predadores; e assim por diante).

No geral, os **nematoides de vida livre** não são visíveis a olho nu, medindo de 0,2 a 1,5 mm de comprimento, embora existam umas poucas espécies que atingem 3,0 mm. Não afetam muito as atividades do homem diretamente, mas, indiretamente, podem influenciar de modo marcante processos relevantes como a reciclagem de substâncias contendo carbono, de compostos nitrogenados e de nutrientes minerais, com efeitos positivos sobre a fertilidade dos solos e a produtividade das culturas agrícolas.

Em adição, para a maioria das substâncias químicas, a dose requerida para matar os nematoides é mais elevada que a dose letal a muitos outros tipos de organismos. Em razão disso, e por ocorrerem em altas populações nos mais variados ecossistemas naturais, os nematoides de vida livre apresentam potencial muito bom para uso em estudos de biomonitoramento de poluição ambiental e de avaliação dos efeitos de certas práticas agrícolas tradicionais sobre a comunidade de nematoides presente no solo, a exemplo de queimadas e rotação de culturas.

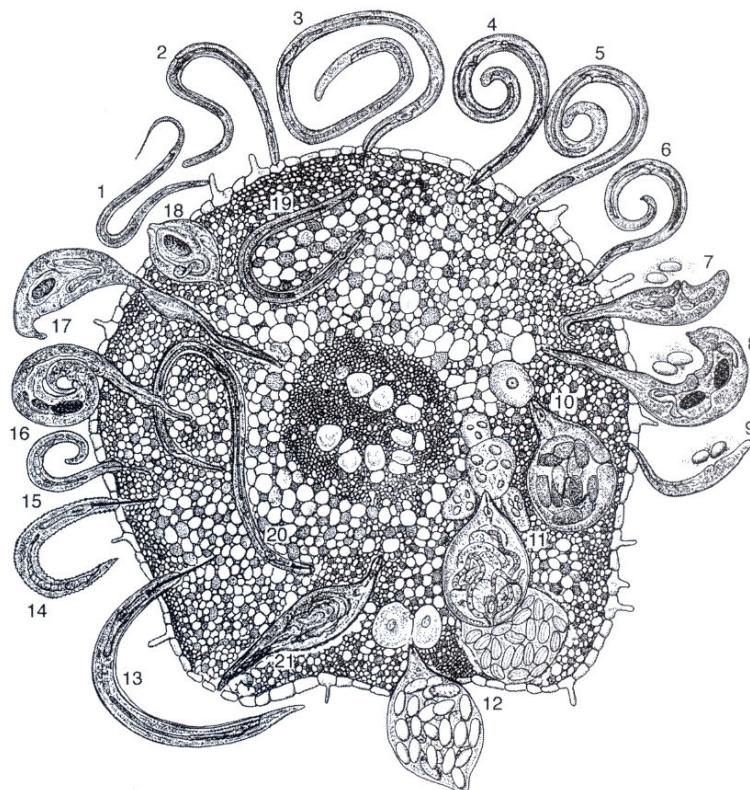


Figura 1.2 – Ilustração esquemática de fitonematoídes atacando raiz de planta, onde: 1. *Cephalenchus*; 2. *Tylenchorhynchus*; 3. *Belonolaimus*; 4. *Rotylenchus*; 5. *Hoplolaimus*; 6. *Helicotylenchus*; 7. *Verutus*; 8. *Rotylenchulus*; 9. *Acontylus*; 10. *Meloidodera*; 11. *Meloidogyne*; 12. *Heterodera*; 13. *Hemicycliophora*; 14. *Criconemoides*; 15. *Paratylenchus*; 16. *Trophotylenchulus*; 17. *Tylenchulus*; 18. *Sphaeronema*; 19. *Pratylenchus*; 20. *Hirschmanniella*; 21. *Nacobbus* (de M. R. Siddiqi).

Os **nematoides zooparasitas** podem utilizar animais vertebrados ou invertebrados como hospedeiros, estabelecendo-se, definitiva ou temporariamente, em órgãos de seus sistemas digestório, circulatório, respiratório ou outros. Apresentam tamanhos bem variáveis, de décimos de milímetros a vários centímetros (na lombriga intestinal humana, *Ascaris lumbricoides*, as fêmeas medem 20 a 30 cm e os machos um pouco menos); umas raras formas chegam a um ou mais metros de comprimento, como *Dioctophyme renale*, parasita de cães, e *Placentonema gigantissimum*, encontrada na placenta da baleia-de-espermáceo, cujas fêmeas atingem 8 m. O homem pode sofrer danos diretos, ao servir ele próprio de hospedeiro, e indiretos, decorrentes do parasitismo de animais de estimação e de interesse zootécnico, criados comercialmente. Por essas razões, sem dúvida, os nematoides zooparasitas são aqueles com os quais o público leigo está mais familiarizado.

Boxe 1.1 – É importante lembrar os nematoides úteis.

Entre os nematoides zooparasitas, há espécies consideradas úteis porque se associam e causam danos, muitas vezes até a morte, a animais tidos como prejudiciais à Saúde humana ou à Agricultura. Tais animais são no geral invertebrados e, entre eles, se destacam os insetos. Há espécies de nematoides chamadas entomófágicas que se relacionam com insetos vetores de doenças, como pernilongos, provocando-lhes deformações e até a morte, a exemplo de *Romanomermis culicivorax*; essa e algumas outras espécies afins já chegaram a ser criadas em escala comercial e utilizadas como agentes de biocontrole de culicídeos em Cuba e outros países caribenhos, embora a prática aparentemente não seja mais empregada por razões econômicas. Além desses, há outros nematoides benéficos que se hospedam em insetos e lhes causam danos diretos, que, mesmo não sendo fatais, provocam alteração de comportamento e/ou redução na capacidade reprodutiva; aqui se incluem formigas cortadeiras, gafanhotos e outros insetos que podem atingir o *status* de pragas agrícolas.

Foi nos últimos 40 anos, entretanto, que um grupo de nematoides adquiriu grande projeção e passou a ser pesquisado de modo mais intensivo, inclusive no Brasil. São os “nematoides entomopatogênicos” (NEPs), com destaque às espécies filiadas a dois gêneros: *Heterorhabditis* e *Steinernema*. Tais nematoides mantêm, respectivamente, relações simbióticas com bactérias entomopatogênicas dos gêneros *Photorhabdus* e *Xenorhabdus*. Como tais bactérias não conseguem subsistir em ambientes abertos na natureza, vivem no interior do tubo digestório desses nematoides e são introduzidas por estes nos corpos dos insetos em que penetram. Liberadas pelo nematoide na hemolinfa do inseto, as bactérias ali se multiplicam e causam rápida morte ao hospedeiro. Então, o nematoide, que é bacteriófago em essência, passa a se nutrir da “sopa bacteriana” disponível no cadáver do inseto, formando uma ou duas gerações completas naquele ambiente.

Após cerca de 7 a 12 dias, o cadáver começa a entrar em putrefação e, nessa oportunidade, formas juvenis do nematoide abandonam-no levando uma pequena quantidade da bactéria armazenada no sistema digestório. Como se vê, ambos os envolvidos se beneficiam da relação estabelecida. Atualmente, em vários países, isolados de certas espécies de NEPs são criados em grande escala e comercializados visando ao controle de insetos considerados pragas de solo, como paquinhas, cupins, diversas lagartas e outras.

Os **nematoides parasitas de plantas**, por sua vez, perfazem aproximadamente 15% das espécies descritas (4100) dentro do filo Nematoda. Como as formas de vida livre, os fitonematoides são ainda relativamente pouco conhecidos do homem, apesar dos enormes prejuízos que podem causar à Agricultura. Isso levou vários especialistas em Nematologia a denominá-los "os inimigos invisíveis das plantas".

1.3 Nematoides: os inimigos invisíveis das plantas

Várias são as justificativas para essa denominação vulgar dada aos fitonematoides, das quais três afiguram-se mais importantes e serão, portanto, ora destacadas e comentadas.

Em primeiro lugar, indiscutivelmente, está o fato de que os nematoides que atacam as plantas cultivadas são microscópicos, medindo de 0,2 a 3,0 mm de comprimento. Portanto, não podem ser vistos a olho nu pelos agricultores ou por fitossanitaristas sob condição de campo. Se pensarmos que os produtores rurais estão bem acostumados a ver diretamente os insetos causando os danos às plantas sem maiores dificuldades (uma lagarta perfurando botões florais e frutos, formigas cortando e transportando folhas em grande quantidade, besouros abrindo galerias no caule de plantas de pequeno e médio porte ou nos troncos e ramos de árvores frutíferas etc.) fica mais fácil entender por que a presença de importantes fitonematoides, mesmo em altas populações, pode passar despercebida a eles. E é bom dizer que, muitas vezes, mesmo para agricultores tidos como mais “avançados”, tal dificuldade em se “enxergar” os nematoides junto às plantas gera certa incredulidade quanto ao diagnóstico de que o problema na lavoura tenha causa nematológica e alguma resistência da parte deles em relação à adoção de medidas de controle.

Em segundo lugar, deve-se salientar que a grande maioria dos fitonematoides tem como alvo preferencial o parasitismo do sistema radicular das plantas (= raízes). Outros órgãos subterrâneos também são atacados por vezes, como tubérculos e túberas (batata, inhame), rizomas (banana, gengibre) ou frutos hipógeos (amendoim). Há, por outro lado, espécies que parasitam quase exclusivamente órgãos aéreos da planta (caule, folhas, frutos), mas são bem poucas em relação às formas que atacam as raízes. Portanto, como o parasitismo se dá predominantemente na parte da planta que fica abaixo do nível do solo, fica mais difícil ao agricultor identificar a causa real do problema observado na parte aérea. A implicação mais relevante decorrente desse fato é que, para tentar corrigir ou reverter o quadro de declínio da cultura, muitas vezes ele acaba recorrendo, equivocadamente, à aplicação de fertilizantes ou defensivos agrícolas por via foliar, onerando os custos de produção sem quaisquer resultados práticos.

Por fim, em terceiro lugar, cabe ressaltar que no geral o parasitismo por nematoides não conduz a sintomas específicos nas plantas infectadas, que possam ser caracterizados com precisão. Pelo contrário, os sintomas observados, que serão alistados e descritos mais

adiante neste texto, podem ser confundidos com os provocados por outros organismos (pragas ou patógenos) ou mesmo por fatores abióticos (= do solo, do clima), como seca prolongada, encharcamento do solo, geadas, ventos fortes e outros. A ausência de sintomas específicos também pode levar o agricultor a recorrer a práticas errôneas, que pouco ou nenhum benefício trarão e acabarão apenas elevando os custos de produção. É verdade que há casos em que se formam engrossamentos típicos, bem visíveis nas raízes parasitadas, chamados galhas (fig. 1.3), causados predominantemente por nematoides do gênero *Meloidogyne* e que podem facilitar bastante a diagnose do mal pelo agricultor. Também há situações em que as fêmeas dos fitonematóides são obesas, em forma de limão ou arredondadas, como nos gêneros *Heterodera* e *Globodera*, e projetam a maior parte do corpo para fora das raízes (fig. 1.3), ficando visíveis a olho nu em exames realizados na própria lavoura. Mas, tais casos são exceções, e nem sempre permitem que pessoas menos experientes no assunto estabeleçam conclusões definitivas. Na dúvida, o ideal é se coletar amostras de raízes e solo e enviar para adequada análise laboratorial.



Figura 1.3 – Galhas radiculares, típicas e no geral bem visíveis, incitadas por *Meloidogyne* (esq. /de J. Román) e fêmeas de *Globodera* atacando raízes de batata (dir. / N. G. M. Hague).

1.4 Um pouco da história da Nematologia de Plantas

Na sequência, serão destacadas passagens significativas e lembradas algumas das grandes personalidades ligadas à história da Nematologia de Plantas. Obviamente, por se tratar de despretensiosa sinopse, vários nomes e eventos deixarão de ser mencionados.

Antes de tudo, vale frisar que, para os nematoides zooparasitas há registros muito antigos de ocorrência na Terra, diferentemente dos fitonematóides. Por exemplo, a espécie *Heleidomermis libani*, parasita de insetos, foi encontrada em bloco de âmbar datado de 130 milhões de anos, afigurando-se o registro de nematoide fossilizado mais antigo existente. Alguns nematoides parasitos do homem e de animais domésticos, como as lombrigas do

intestino, *Ascaris* spp., foram mencionadas em documentos produzidos na China e no Egito cerca de 2700 anos a.C.. Até na Bíblia, há referências a "serpentes de fogo" que teriam atacado os israelitas, que, segundo presuem alguns especialistas, nada mais seriam que exemplares de *Dracunculus medinensis*, conhecida espécie de nematoide causadora de dolorosas lesões no hospedeiro humano, principalmente nas pernas.

O primeiro relato sobre um nematoide parasito de plantas é relativamente recente, datando do século XVIII. Em 1743, Turbevil Needham, um padre católico, apresentou interessante descrição dos organismos que obteve ao dissecar grãos anormais de trigo, escuros e de tamanho reduzido (fig. 1.4), referidos como *cockles*, cuja origem tinha até então causa desconhecida. Após colocar parte do material removido do interior dos grãos doentes em uma gota de água, observou ao microscópio apreciável número de minúsculas e finíssimas criaturas movimentando-se irregularmente. Eram nematoídes, na verdade os primeiros relatados entre os parasitos de plantas, pertencentes a uma espécie descrita originalmente como *Vibrio tritici* e hoje chamada *Anguina tritici*. Soube-se, depois, que esse nematoide atacava também outros cereais.



Figura 1.4 – Grãos de trigo normais (abaixo) e anormais (ou *cockles*), escuros e de tamanho reduzido (acima), atacados por *Anguina tritici* (do United States Department of Agriculture).

É digno de nota o fato de que quase 150 anos antes, em 1594, o dramaturgo inglês William Shakespeare possa ter feito, mesmo que inadvertidamente, uma primeira referência aos fitonematoídes, ao incluir uma linha em que afirmava "Sowed cockle, reap'd no corn" (Semeou *cockles*, não colheu grão algum) em cena de sua peça *Love's Labour's Lost*. Evidentemente, nessa época o que os *cockles* representavam era ainda um mistério.

Contudo, foi apenas a partir de meados do século XIX que a Nematologia passou a adquirir o *status* de ciência, disciplina ou especialidade. Várias publicações datadas do período de 1840 a 1880 incluíam descrições de numerosas espécies de nematoides, principalmente de vida livre, evidenciando interesse crescente pelo assunto.

Em relação aos fitonematoídes, data dessa época a descrição (por J. Kühn, em 1857) de uma importante espécie parasita de caules e bulbos de plantas, *Ditylenchus dipsaci*. Mas, o verdadeiro reconhecimento da importância econômica dos nematoides para a Agricultura veio com a descoberta de que a real causa das enormes perdas ocorridas (fig. 1.5) no cultivo da beterraba açucareira na Europa (em especial, na Alemanha), associadas a um mal vulgarmente chamado de "cansaço do solo", era um nematoide, *Heterodera schachtii*. Entre 1870 e 1910, estudos intensivos foram desenvolvidos visando ao controle dessa espécie, incluindo o uso de produtos químicos com ação nematicida, de culturas armadilhas, de rotação de culturas e de outras técnicas já então conhecidas.



Figura 1.5 – Danos causados à cultura da beterraba açucareira por nematoide de cisto, um problema fitossanitário de causa nematológica descrito e estudado já no século XIX (de Suiker Unie).

Outra importante espécie de *Heterodera* foi assinalada parasitando soja na Ásia (China, Manchúria e principalmente Japão) nessa época, vindo a ser encontrada também na Coréia décadas depois e, a partir dos anos 1950, nos Estados Unidos. Essa espécie, descrita como *H. glycines* (no Japão, por M. Ichinohe, em 1952), tem mostrado ação devastadora sobre a cultura, causando o mal referido como "nanismo amarelo da soja".

Ainda no século XIX, a partir de 1855 (com o Reverendo M. J. Berkeley, na Inglaterra), começaram a aparecer relatos de vermes microscópicos associados à formação de engrossamentos característicos nas raízes de plantas, denominados galhas. Em 1887 (com Emílio A. Goeldi, no Brasil), em estudo ligado à cultura do café, foi proposto o nome

Meloidogyne para designar o grupo de nematoides que causava tais galhas radiculares, descrevendo-se a espécie-tipo do gênero, *M. exigua*. Os nematoides de galhas radiculares constituem ainda hoje um dos grupos mais prejudiciais à Agricultura em todo o mundo.

A partir de 1890, à época na Austrália, começou a despontar uma figura exponencial na Nematologia: Nathan A. Cobb (fig. 1.6). Mostrando interesse por várias especialidades da Biologia, Cobb passou a publicar extensa série de artigos sobre nematoides de vida livre e parasitas de plantas, inclusive a descrição do conhecido nematoide cavernícola, *Radopholus similis* (então *Tylenchus similis*), um dos maiores problemas sanitários da cultura da banana em todo o mundo.

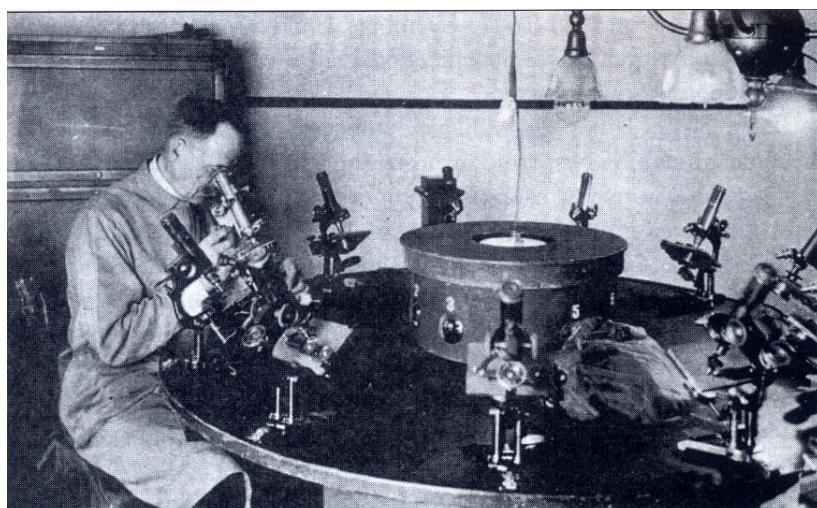


Figura 1.6 – Nathan Cobb na mesa giratória que criou para exames microscópicos em sequência (do USDA).

Após breve passagem pelo Hawaii (1905-1907), acabou se fixando nos Estados Unidos, atuando no U.S. Department of Agriculture. Por oito anos, dedicou-se a estudos sobre as características e propriedades das fibras de algodão, um tema que também o fascinava, mas, a partir de 1915, foi designado para dirigir as pesquisas nematológicas dentro da Instituição. Destacou-se então pelo grande entusiasmo e invejável criatividade, desenvolvendo ou adaptando diversos equipamentos para emprego na pesquisa nematológica. De 1913 até 1932, quando faleceu, publicou inúmeros artigos organizados em uma série intitulada "Contributions to a Science of Nematology". Acima de tudo, Cobb soube atrair o interesse de diversos pesquisadores de alto nível para a especialidade, formando um grupo que consolidou o crescimento da Nematologia nos Estados Unidos ao longo do século XX. É considerado, por muitos, o Pai da Nematologia nos Estados Unidos.

Outro vulto foi Ivan N. Filipjev, responsável pelo crescimento da Nematologia na antiga União Soviética, nos anos 1920 e 1930. Sua contribuição, em especial na área de Sistemática, é ainda hoje tida como fundamental, embora date mais de 80 anos. Por motivos políticos, ficou preso por anos, tendo a carreira cerceada. Seu desaparecimento (1940), ocorrido em circunstâncias obscuras, privou prematuramente a Nematologia de uma reconhecida personalidade. Mas, mesmo que tardivamente, foi reabilitado e teve os seus méritos científicos reconhecidos.

No Brasil, a partir dos anos 1950, três pioneiros contribuíram decisivamente ao crescimento inicial da especialidade de Nematologia de Plantas, a saber, Jair Corrêa de Carvalho (Instituto Biológico/ SP), Olavo José Boock (Instituto Agronômico de Campinas/ SP) e, em especial, Luiz Gonzaga Engelberg Lordello (ESALQ-USP/ SP), este último criador da Sociedade Brasileira de Nematologia e de atuação tão destacada que passou a ser conhecido como o “Pai da Nematologia de Plantas no Brasil”.

Por certo, muitos outros cientistas mereceriam destaque por suas contribuições, nas Américas, na Europa, na Ásia, na África e na região Australiana. Na verdade, um extenso caminho foi percorrido desde a longínqua publicação de Needham até recentes estudos de que resultaram os sequenciamentos genéticos completos de várias espécies de nematoides. Indiferente aos tipos de investigação que realizaram, básica ou aplicada, esses pioneiros, cada um ao seu tempo, foram essenciais para a que a Nematologia de Plantas crescesse e se consolidasse como importante especialidade científica nos dias atuais.

1.5 Identificando os principais grupos e espécies de fitonematoides

Ao longo do tempo, os nematoides em geral foram classificados em diferentes posições dentro do reino Animalia. Até meados da década de 1950, eram considerados membros do filo Nemathelminthes, um táxon muito abrangente que incluía também vários outros tipos de invertebrados. Em 1958, foi proposto que os nematoides passassem a ficar contidos em filo próprio e exclusivo, então chamado Nematoda (ou Nemata), o que já representou avanço significativo em termos sistemáticos.

Nas quatro décadas seguintes, período em que os estudos taxonômicos foram caracterizados por descrições de espécies baseadas principalmente na morfologia e morfometria dos espécimes, os representantes dos mais diversos grupos passaram a ser

incluídos em duas classes, Secernentea e Adenophorea. Em 1998, suportada por observações resultantes de estudos filogenéticos aprofundados feitos com auxílio de técnicas da Biologia Molecular, uma nova proposta de classificação de Nematoda foi publicada em clássico artigo de Blaxter *et al.*, constituindo esse, com eventuais ajustes ou adaptações, o modelo atualmente aceito pela grande maioria dos adeptos da Nematologia. Uma sinopse desse arranjo, proposta por Decraemer & Hunt (2006), é apresentada a seguir neste capítulo introdutório visando proporcionar maior familiaridade do leitor aos nomes científicos e vulgares hoje usados para identificar os grupos de fitonematoides mais importantes no Brasil e no mundo.

Filo Nematoda

Classe Enoplea

Subclasse Dorylaimia / Ordem Dorylaimida

Família Longidoridae

Gêneros *Longidorus*, *Paralongidorus* e *Xiphinema*

[nesses gêneros estão algumas das poucas espécies de fitonematoides capazes de atuar como vetores de vírus prejudiciais a plantas cultivadas; muitos os referem como *dagger-nematodes*]

Subclasse Enoplia / Ordem Triplonchida

Família Trichodoridae

Gêneros *Trichodorus* e *Paratrichodorus*

[também com espécies que podem veicular vírus a plantas; chamados de *stubby-root nematodes*]

Classe Chromadorea

Subclasse Secernentia / Ordem Rhabditida

Superfamília Tylenchoidea

Família Dolichodoridae / Gêneros *Belonolaimus*, *Dolichodorus*, *Tylenchorhynchus*

Família Hoplolaimidae^{1,2} / Gêneros *Helicotylenchus*, *Rotylenchulus*, *Scutellonema*, *Heterodera*, *Globodera*.

Família Meloidogynidae / Gênero *Meloidogyne*

Família Pratylenchidae³ / Gêneros *Nacobbus*, *Pratylenchus*, *Radopholus*

Superfamília Criconematoidea

Família Criconematidae⁴ / Gêneros *Criconemoides*, *Hemicycliophora*

Família Tylenchulidae / Gênero *Tylenchulus*

Superfamília Sphaerularioidea

Família Anguinidae / Gêneros *Anguina*, *Ditylenchus*

Superfamília Aphelenchoidea

Família Aphelenchoididae / Gêneros *Aphelenchoides*, *Bursaphelenchus*

¹ Os taxa de *Heterodera* e *Globodera* são chamados de ‘nematoides de cistos’ (*cyst nematodes*) e os de *Meloidogyne* de ‘nematoides de galhas’ (*root-knot nematodes*);

² *Helicotylenchus* é gênero do grupo dos nematoides ditos ‘espiralados’ e *Rotylenchulus* inclui os chamados nematoides ‘reniformes’;

³ *Nacobbus* inclui os chamados ‘falsos nematoides de galhas’ (false root-knot nematodes), *Pratylenchus* os ‘nematoides das lesões radiculares’ (*root-lesion nematodes*) e *Radopholus* os ‘nematoides cavernícolas’ (*burrowing nematodes*);

⁴ *Criconemoides* e gêneros afins são ditos ‘nematoides anelados’ (*ring nematodes*), ao passo que *Hemicycliophora* compreende os ‘nematoides de bainha’ (*sheath nematodes*).

Literatura consultada e/ou sugerida para leitura

- Blaxter, M.L., P. De Ley, J.R. Garey, L.X. Liu, P. Scheldeman, A. Vierstraete, J.R. Van Fletteren, L.Y. MacKay, M. Dorris, M. Frisse, J.T. Vida, W.K. Thomas, 1998.** A molecular evolutionary framework for the phylum Nematoda. *Nature* **392**: 71-75.
- Decraemer, W. & D.J. Hunt, 2006.** Structure and classification. In: *Plant Nematology* (Perry, R.N. & M. Moens, Eds.) pp. 3-32. Wallingford, CABI.
- De Ley, P. & M.L. Blaxter, 2002.** Systematic position and phylogeny. In: *The Biology of Nematodes* (Lee, D.L., Ed.) pp. 1–30. London, Taylor & Francis.
- Ferraz, L.C.C.B. & R.M. Souza, 2014.** *A Sociedade Brasileira de Nematologia: 40 anos*. Manaus, Norma Editora.
- Moura, R.M. 2000.** Fundamentos históricos e evolutivos da Nematologia de Interesse Agrícola. *Nematologia Brasileira* **24**: 1-21.
- Nicol, J.M.; S.J. Turner; D.L. Coyne; L. den Nijs; S. Hockland; Z.T. Maafi, 2011.** Current nematode threats to world agriculture. In: *Genomics and Molecular Genetics of*

Plant-Nematode Interactions (Jones, J.T., G. Gheysen; C. Fenoll, Eds.), pp. 21–44. Heidelberg, Springer.

Sasser, J.N. & D.W. Freckman, 1987. A world perspective on nematology: The role of the Society. In: *Vistas on Nematology*. (Veech, J.A. & D.W. Dickson, Eds.) pp. 7-14. Hyattsville, Society of Nematologists Inc.

Sayre, R.M., 1994. *Art in Phytopathology: Portfolio of Nathan A. Cobb, Nematologist*. St. Paul, American Phytopathological Society.

Tsalolikhin, S.J., 2000. Ivan Nikolayevich Filipjev (a short biography). *Russian Journal of Nematology* 8:173-179.

2. Morfologia, estrutura e sistemas funcionais

2.1 Tamanho e forma

A maioria dos fitonematoides tem tamanho microscópico, variando o comprimento do corpo de 0,2 a 3,0 mm; algumas exceções – como espécies dos gêneros *Longidorus*, *Paralongidorus* e *Tubixaba* – podem chegar a 10-12 mm. Duas referências visuais bem simples para esse reduzido tamanho: os fitonematoides são bem menores e mais esguios que um fio de cabelo humano e mesmo exemplares medindo 1,5 mm de comprimento podem passar facilmente pelo buraco de uma agulha (Fig. 2.1). Vale frisar, desde logo, que as fêmeas no geral são maiores que os correspondentes machos.

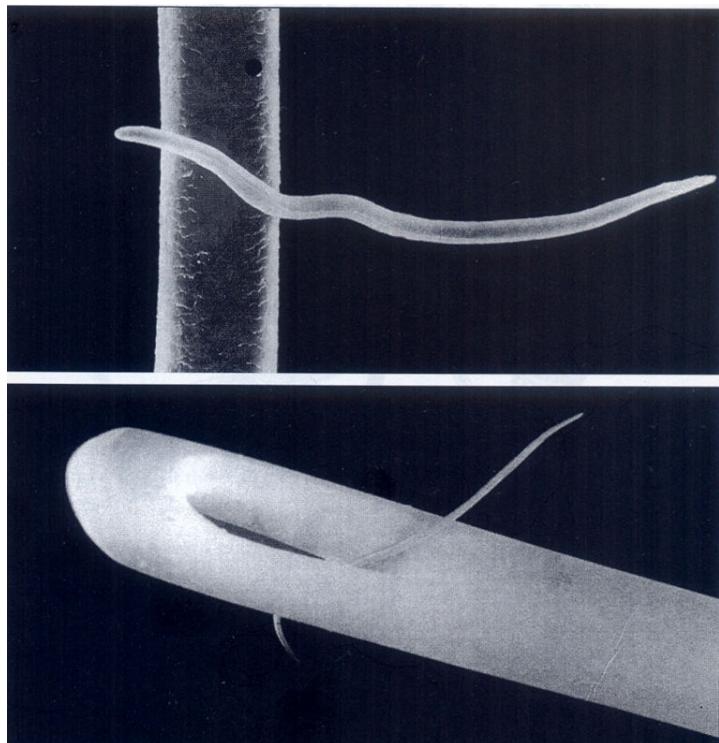


Figura 2.1 – Acima, exemplar de espécie de *Pratylenchus* em comparação com fio de cabelo humano; abaixo, espécime macho de *Meloidogyne* sp. (1,5 mm) em relação ao buraco de uma agulha (de J. Eisenback).

A forma do corpo largamente predominante é a filiforme (ou fusiforme), mas há exceções a essa regra, podendo-se encontrar fêmeas sexualmente maduras obesas, com formatos aberrantes que lembram limão, rim, esfera, pêra e outros (Fig. 2.2).

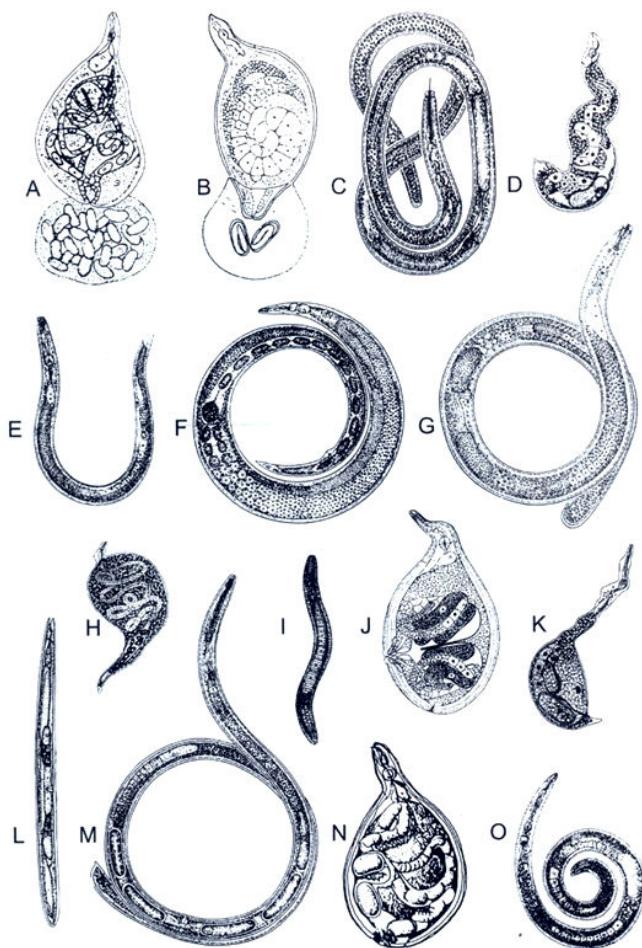


Figura 2.2 – Variações na forma do corpo em importantes gêneros de fitonematoides: A. *Meloidogyne*; B. *Heterodera*; C. *Belonolaimus*; D. *Rotylenchulus*; E. *Pratylenchus*; F. *Anguina*; G. *Hoplolaimus*; H. *Nacobbus*; I. *Criconemoides*; J. *Meloidodera*; K. *Tylenchulus*; L. *Paratrichodorus*; M. *Xiphinema*; N. *Globodera*; O. *Helicotylenchus* (de J. N. Sasser).

Embora menos frequentes, há casos em que a mudança na forma do corpo de filiforme a aberrante ocorre precocemente no ciclo biológico do fitonematoide, como nos gêneros *Meloidogyne* e *Heterodera*, em que o juvenil de segundo estádio (J_2) – já parasitando a planta hospedeira – adquire a forma de uma salsicha. A mudança de forma está usualmente associada aos fitonematoides que induzem sítios especiais de alimentação nos órgãos vegetais atacados (no geral, nas raízes), tornando-se sedentários em seguida. Os machos são sempre filiformes, indiferente ao fato de se alimentarem ou não sobre as plantas hospedeiras.

Fitonematoídes são incolores, exceto as fêmeas obesas filiadas a certos gêneros, que são brancas enquanto vivas (*Meloidogyne*, *Heterodera*) e se tornam amareladas, douradas ou pardo-escuras (*Heterodera*, *Globodera*) após a morte. Uma região escura observada em espécimes filiformes, que se estende por até 2/3 do comprimento, consiste do conteúdo interno do tubo digestório, que é vista em função da transparência da parede do corpo.

São organismos subcilíndricos, comparáveis estruturalmente a um modelo formado por dois tubos, um (externo: a parede do corpo) contendo o outro (interno: basicamente, o sistema digestório) e o espaço intermediário (o pseudoceloma) preenchido por um fluído mantido sob adequada pressão. Tal simples modelo estrutural para o corpo tem sido a causa apontada mais frequentemente para explicar a uniformidade morfológica observada no filo Nematoda. Embora não se possam distinguir regiões no corpo, uma parte “anterior”, compreendendo cavidade bucal e esôfago (com respectivos anexos), e outra “caudal”, incluindo a porção final a partir do ânus, têm sido reconhecidas pelos nematologistas.

Em secção transversal, o corpo exibe contorno circular e quatro setores podem ser definidos: dorsal, ventral e dois laterais. E como identificar tais setores ao se examinar espécimes em vista longitudinal? Para tanto, recorre-se à localização das aberturas naturais do nematoíde - poro excretor, ânus e, nas fêmeas, também a vulva – que estão tipicamente presentes no lado ventral (Fig. 2.3).

Antes de se detalhar a organização interna, cumpre ressaltar que, nos nematoídes em geral (fitonematoídes incluídos), não se conhecem os sistemas respiratório e circulatório, ou seja, não há órgãos especializados destinados ao exercício de tais funções. As trocas gasosas, usualmente, se dão por difusão pelo tegumento.

2.2. A parede do corpo

A parede do corpo, ou tegumento, ou ainda exoesqueleto, serve como interface entre o nematoíde e o ambiente que o envolve. É órgão complexo constituído de camada elástica, não celular, a *cutícula*, sob a qual se localiza a *epiderme*, a partir da qual é produzida. O tegumento atua como barreira eficiente que: i) protege o nematoíde de substâncias nocivas ocorrentes no meio externo; e ii) sendo permeável, regula a entrada e a saída de substâncias no corpo, contribuindo à manutenção de adequado balanço químico em seu interior. Como estrutura elástica, tem participação também na locomoção do nematoíde.

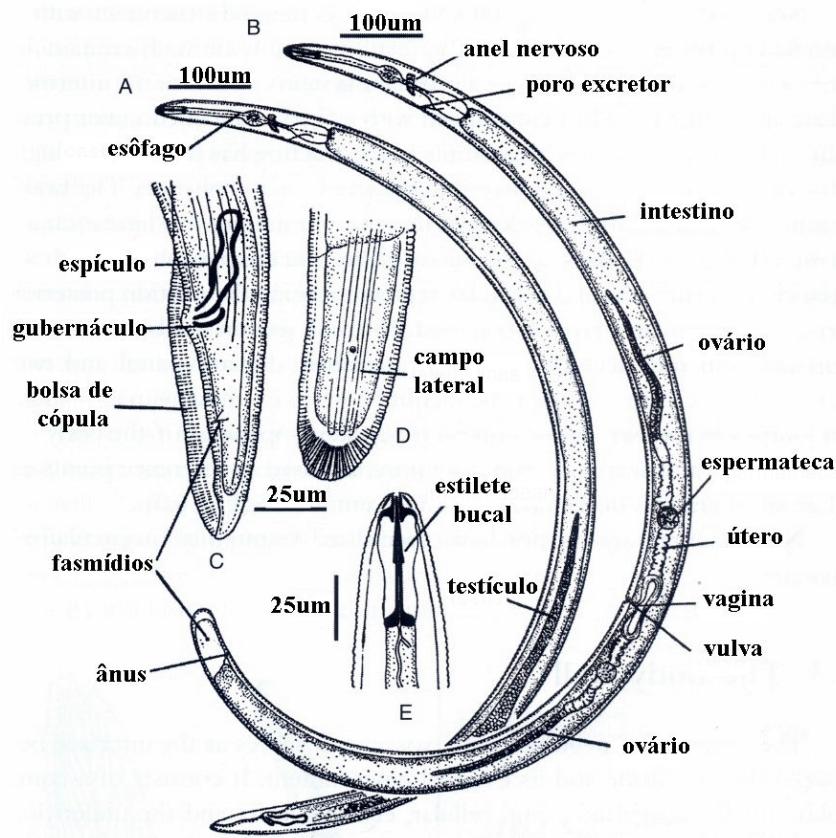


Figura 2.3 – Morfologia geral de macho e fêmea de fitonematoide (A,B) com detalhes das regiões anterior (E) e caudal (C,D); as escalas, em micrômetros, estão indicadas (de H. R. Wallace).

A **cutícula** dos nematoides está dividida em quatro camadas, a saber, epicutícula, exocutícula, mesocutícula e endocutícula, porém apenas epicutícula e exocutícula estão geralmente presentes nos fitonematoídes. Variações podem ocorrer nas espessuras de tais camadas, principalmente em função do estádio de desenvolvimento do espécime e do modo de alimentação sobre a planta hospedeira. Nos nematoides de galhas (*Meloidogyne*) e de cistos (*Heterodera*, *Globodera*), por exemplo, cerca de uma semana após o J₂ ter penetrado na raiz da hospedeira e iniciado o parasitismo, ocorre alteração no padrão das camadas cuticulares e a forma do corpo muda de filiforme para salsaídeo. Tal mudança decorre de atrofia muscular que leva a uma subsequente e forte redução na mobilidade do juvenil e reflete bem a adaptação dos nematoides desses gêneros a um modo sedentário de vida. Em relação aos estádios de desenvolvimento, as variações na espessura da cutícula são muito mais evidentes nos nematoides zooparasitas do que nos representantes dos demais grupos;

em fitonematoídes, porém, por vezes são também evidentes, como em *Meloidogyne javanica*, em que a espessura varia de 0,5 µm no J₂ a 6 µm na fêmea.

Na composição química da cutícula incluem-se proteínas tipo-colágeno e outras substâncias, mas quitina, típica na cutícula de insetos e de outros tipos de artrópodes, não ocorre na dos fitonematoídes. A cutícula invagina-se nas aberturas naturais do nematoide e em alguns outros órgãos internos, como esôfago, vulva, ânus e cloaca, revestindo-os como um forro, que muitas vezes é bem visível em exame microscópico.

Dois tipos de estruturas externas podem ocorrer na cutícula de fitonematoídes: órgãos sensoriais e ornamentações. Estas, no geral, constituem-se de estrias, que podem ser longitudinais e transversais, sendo pouco evidentes sob microscópio convencional; porém, no grupo de fitonematoídes denominados “anelados” (*Criconemoides* e afins), as estrias transversais são profundas, envolvendo a epicutícula e parte da exocutícula, conferindo-lhes aspecto característico e influindo na movimentação atípica que exibem (Fig. 2.4; Boxe 2.1).

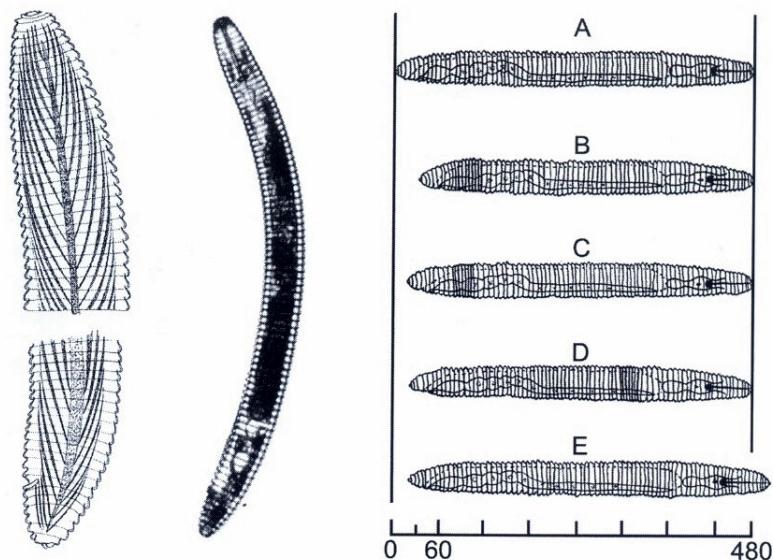


Figura 2.4 – Nematico anelado: (esq.) arranjo da musculatura nos términos anterior e posterior do corpo (de A. Maggenti); (centro) espécime em vista longitudinal; (dir.) ondas de contração movendo-se anteriormente no corpo da esquerda para a direita (de H. Streu; escala em µm).

Outro tipo de ornamentação marcante, presente apenas nos machos, são as asas caudais, que formam a chamada bolsa de cópula (= *bursa copulatrix*); são duas expansões da epicutícula e exocutícula ao nível da cloaca (Fig. 2.3), bem desenvolvidas e comuns nos

fitonematoídes da classe Chromadorea/ subclasse Secernentia e inconstantes ou raras nos membros da classe Enoplea.

Boxe 2.1 – Serpente, minhoca ou acrobata? Não, apenas um nematoide!

Fitonematoídes no geral têm as células musculares somáticas orientadas longitudinalmente, ou seja, alinhadas paralelamente ou ligeiramente obliquas ao eixo longitudinal do corpo e, portanto, contraem-se apenas em uma direção - longitudinalmente. Isto resulta em tipo de locomoção sinuoso ou serpentiforme devido a ondas locais de contração unilateral. Contrapartidas à ação muscular na movimentação do nematoide são a elevada pressão interna do corpo e o tegumento flexível, que resistem às constantes e repetitivas curvaturas do corpo.

Entretanto, nematoídes anelados (subclasse Secernentia, família Criconematidae), grupo de fitonematoídes cosmopolitas com estrias cuticulares transversais marcantes, possuem células musculares alinhadas obliquamente ao eixo longitudinal (fig. 2.4), disso resultando que as contrações encurtam o corpo e os subsequentes relaxamentos os alongam novamente. Sim, essa modalidade de movimentação ("puxa e estica") é típica de outro grupo de invertebrados habitantes do solo: as minhocas!

Esses dois tipos de movimentação mencionados são os predominantes entre fitonematoídes, mas há muitas variações deles entre os nematoídes que podem ser verificadas quando se observa, ao estereoscópio, um espécime se movendo em placa contendo água. Confira!

Entre os órgãos sensoriais conhecidos em fitonematoídes situados no término anterior do corpo, os anfídios e as papilas cefálicas são os mais importantes. Os anfídios, em número de dois, localizam-se junto aos lábios laterais e parecem funcionar como relevantes quimiorreceptores; uns e outros são de difícil observação às pessoas pouco treinadas em exames microscópicos (fig. 2.5).

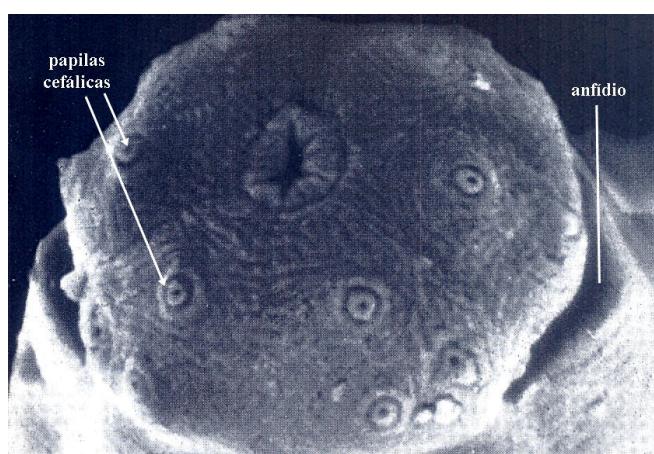


Figura 2.5 – Vista frontal de fitonematoíde (*Xiphinema*) vendo-se papilas cefálicas e as aberturas dos anfídios.

Os fasmídios ($n = 2$), só encontrados em fitonematoides da subclasse Secernentia, também são quimiorreceptores e no geral se situam lateralmente na região caudal, podendo ser diminutos, em forma de ponto (Fig. 2.3), ou circulares e muito evidentes (= escutelos).

A **epiderme** é camada fina, metabolicamente ativa, de células multinucleadas, que produz as secreções responsáveis pela formação e manutenção da cutícula (sob a qual fica localizada) e de suas estruturas associadas. Exame em corte transversal do nematoide revela que a epiderme se invagina em direção ao pseudoceloma em quatro pontos (dorsal, ventral e bilateralmente), originando engrossamentos chamados de cordas (= cordões) epidérmicas, que percorrem o corpo longitudinalmente; neles ficam embutidos dutos do sistema nervoso e, apenas nos dois laterais, também canais do sistema excretor. Essas cordas dividem o contorno circular interno do corpo em quatro setores ou quadrantes, nos quais células musculares somáticas do nematoide ficam dispostas sobre a epiderme (Fig. 2.6). Cada célula muscular consiste de uma parte basal contrátil, junto à epiderme, e outra mais alargada, não-contrátil, que se projeta no interior do pseudoceloma (Fig. 2.7).

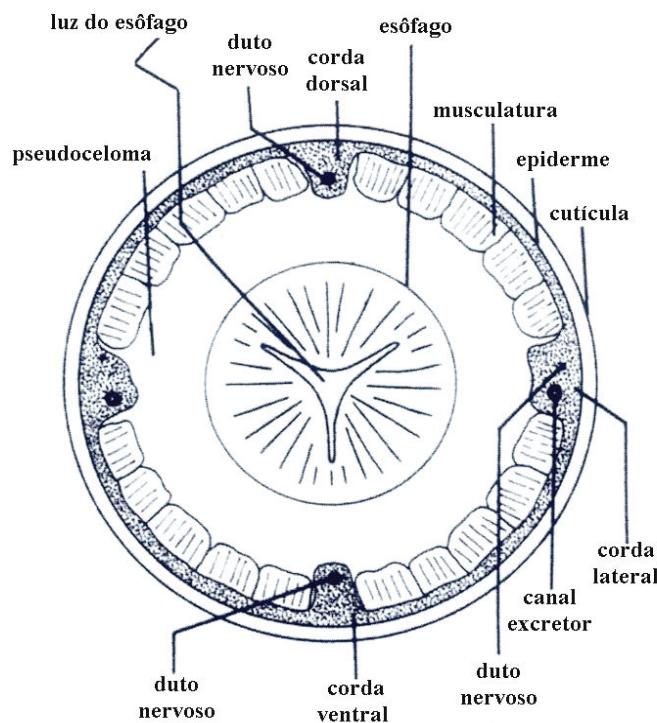


Figura 2.6 – Corte transversal de nematoide em ilustração esquemática, mostrando a parede do corpo, suas camadas, a musculatura somática e demais estruturas associadas.

É característica peculiar, marcante dos nematoídeos, mas não exclusiva, pois também ocorrente em certos Echinodermata e Cephalochordata, a presença em algumas células musculares somáticas de prolongamento denominado “braço de músculo” ou “processo de enervação” (Fig. 2.7), que liga a parte não-contrátil destas ao duto nervoso contido nas cordas dorsal ou ventral (no geral, ao mais próximo). Tal condição é oposta ao observado normalmente nos animais, em que as células nervosas é que emitem ramificações até as células musculares para inervá-las.

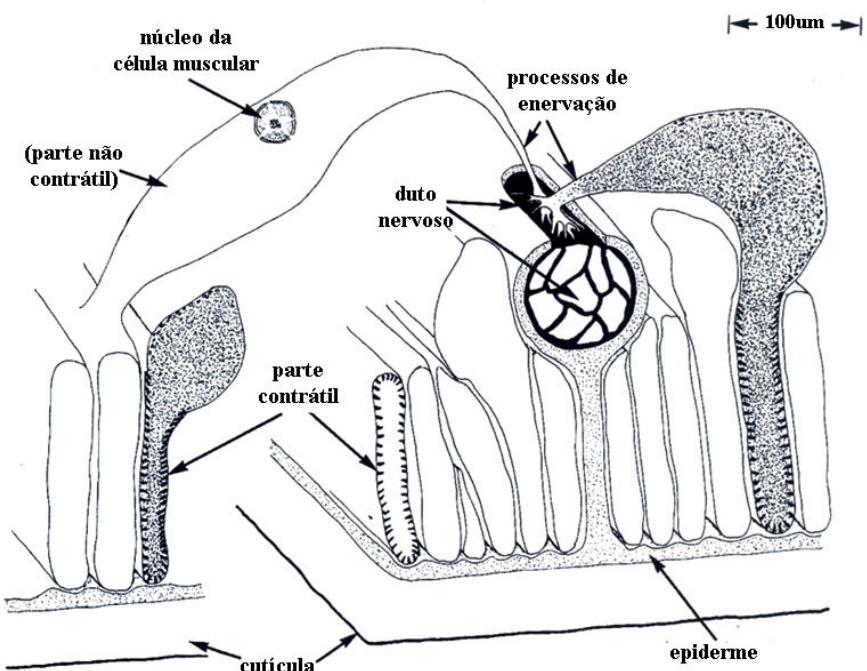


Figura 2.7 – Esquema da parede do corpo evidenciando a musculatura e os processos de enervação.

Além da musculatura somática, há alguns músculos especializados nos nematoídeos com funções específicas, no geral associados aos sistemas digestório e reprodutores (masculino e feminino). São exemplos, os responsáveis pelo controle da abertura do ânus, pela dilatação da vulva e pela movimentação dos espículos.

2.3. O pseudoceloma

A cavidade geral do corpo, referida como pseudoceloma, é preenchida por um fluido que banha todos os órgãos e desempenha papel importante na manutenção de uma

elevada pressão interna, essencial à movimentação do nematoide (Box 2.1). Altos valores da pressão interna já foram determinados em nematoides de maior tamanho, como alguns zooparasitas; embora difíceis de estimar em formas microscópicas, a exemplo dos fitonematóides, sabe-se que ocorrem também neles. Para se provar isso, basta perfurar-lhes o corpo sob estereoscópio e verificar como o conteúdo interno se projeta violentamente para fora; inclusive, nas fêmeas maduras de *Meloidogyne*, de corpo obeso, um pique no tegumento faz com que explodam, literalmente.

2.4. Sistema digestório

Compõe-se de três partes: i) estomodeo, compreendendo cavidade bucal (= estoma) e esôfago; ii) mesôntero, representado pelo intestino em quase toda a sua extensão; e iii) proctodeo, incluindo a porção final do intestino - o reto - e o ânus, além de incorporar a cloaca nos machos. As funções do sistema são a ingestão de alimentos, retirada de nutrientes destes e eliminação dos resíduos (= fezes) não assimilados durante o processo.

Em nematoides de vida livre, como nos predadores, a maior parte da digestão tem lugar no intestino e muitas fezes são produzidas; como resultado, o reto e o ânus funcionam bastante e se mostram desenvolvidos e bem visíveis. Contrariamente, os fitonematóides injetam secreções enzimáticas nas células das plantas por ele parasitadas, as quais promovem uma pré-digestão do alimento fora de seus corpos, daí resultando significativa redução da atividade do intestino durante a digestão, mínima produção de fezes e presença de reto e ânus inconsícuos, pouco evidentes; tal condição atingiu ponto extremo no caso de *Tylenchulus semipenetrans*, o chamado “nematoide das plantas cítricas”, em que o reto desapareceu, não há ânus funcional e o intestino transformou-se em reservatório alimentar.

A cavidade bucal é delimitada anteriormente por seis lábios, a saber, dois laterais, dois subdorsais e dois subventrais (os últimos quatro são referidos, em conjunto, como submedianos), que circundam a abertura oral. Muitas vezes, nos fitonematóides, tais lábios se apresentam fundidos em parte, dois a dois, ou até mesmo completamente, resultando então apenas um, indiviso. Papilas cefálicas, usualmente achatadas e dispostas em arranjos circulares, são bem comuns na região labial. As aberturas dos anfídios indicam tipicamente as posições dos dois lábios laterais (Fig. 2.5).

A cavidade bucal dos fitonematoídes é caracterizada pela presença de um órgão protrátil, situado em posição central, chamado estilete; geralmente, é canaliculado e serve como agulha hipodérmica, prestando-se à injeção de secreções enzimáticas nas células vegetais que perfura e, subsequentemente, à ingestão do conteúdo de seus citoplasmas. Na classe Chromadorea, subclasse Secernentia, à qual se acha filiada a grande maioria dos fitonematoídes, é usualmente chamado de estomatoestilete e formado por uma ponta cônica, uma região alongada intermediária (= haste) e três nódulos basais, de forma variável, aos quais se prendem músculos especializados destinados a realizar a protração do órgão (Figs. 2.8 e 2.9). Os comprimentos relativos das três regiões, bem como o total do estomatoestilete, podem variar bastante.

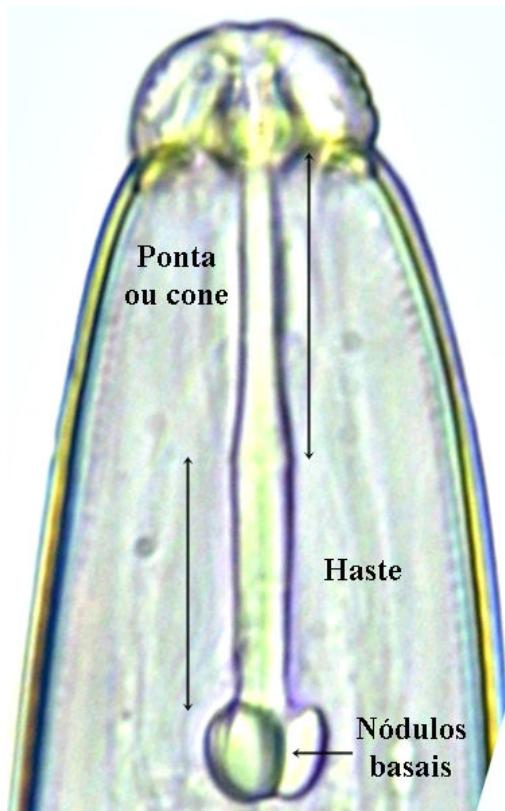


Figura 2.8 – Estomatoestilete em fitonematoíde (Secernentia: *Hoplolaimus*), com suas três regiões.

Na classe Enoplea, subclasse Dorylaimia, os poucos gêneros de fitonematoídes incluídos possuem estilete também canaliculado, mas que pode ser bem mais alongado, lembrando uma espada ou adaga, sendo chamado odontostilete; ele se liga, ou se encaixa, em uma peça referida como odontóforo, que, na verdade, já constitui a parte mais anterior do esôfago (Fig. 2.9). Um terceiro tipo de estilete – o onquioestilete – é encontrado na

subclasse Enoplia (também de Enoplea), diferindo dos anteriores por ser maciço, isto é, não canaliculado; é mais fino, delicado e tipicamente curvado pelo lado dorsal (Fig. 2.9).

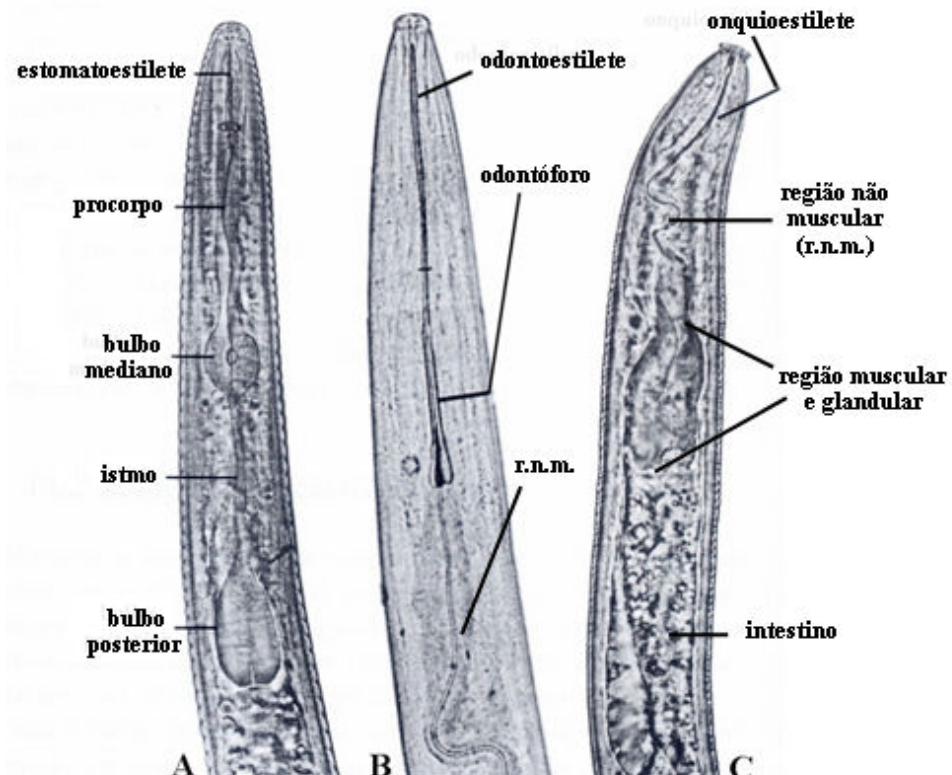


Figura 2.9 – Tipos de estilete bucal e de esôfago em fitonematoides: A. estomatoestilete e esôfago tilencoide em *Tylenchorhynchus*; B. odontoestilete e esôfago dorilaimoide em *Xiphinema*; e C. onquioestilete e esôfago dorilaimoide em *Paratrichodorus* (adaptado de W. F. Mai e H. H. Lyon).

Na maioria dos fitonematoides com estilete canaliculado, a luz do órgão não excede 0,5 µm em diâmetro, o que previne a ingestão de partículas alimentares de maior tamanho e possibilita que atue como eficiente filtro bacteriano.

O esôfago é órgão muscular, com função de bombeamento, essencial ao processo de alimentação do fitonematoide. Sua organização é complexa, envolvendo componentes nervosos, glandulares e musculares. Na subclasse Secernentia, ordem Tylenchida, que inclui a maior parte das formas parasitas de plantas, o esôfago é usualmente referido como do tipo tilencoide, que compreende, estruturalmente, três partes básicas: i) um *procorpo* inicial, fino e cilíndrico; ii) um robusto *bulbo mediano* (= metacorpo), arredondado ou ovoide, contendo um aparelho valvular; e iii) um *istmo* estreito, de extensão variável, que geralmente conecta o órgão ao intestino. Em alguns gêneros, a exemplo de *Ditylenchus*,

Tylenchorhynchus e *Tylenchulus*, há um quarto componente – o *bulbo posterior* – em forma de garrafa, presente entre o istmo e o intestino (Fig. 2.9 A). Como anexos ao órgão, nessa subclasse, há três glândulas uninucleadas, sendo uma dorsal e duas subventrais, que se situam ao nível do istmo e, com certa frequência, se projetam como lobos sobre o início do intestino, recobrindo-o parcialmente; quando existe um bulbo posterior, todavia, as três glândulas ficam contidas em seu interior.

As glândulas esofagianas se ligam à luz do órgão por dutos cuticularizados, sendo que o duto da glândula dorsal se abre no procorpo, abaixo dos nódulos basais do estomatoestilete e a uma distância variável destes conforme o gênero considerado; tal conexão é chamada muitas vezes de ‘bifurcação’. Já os dutos das glândulas subventrais se abrem no bulbo mediano, posteriormente ao aparelho valvular. A luz do esôfago aparece expandida e de contorno circular em sua maior extensão, mas a forma varia de trirradiada a circular no interior do aparelho valvular (Fig. 2.10), importante característica ligada ao mecanismo de alimentação dos fitonematoídes, que será mais detalhadamente descrito na sequência (Boxe 2.2).

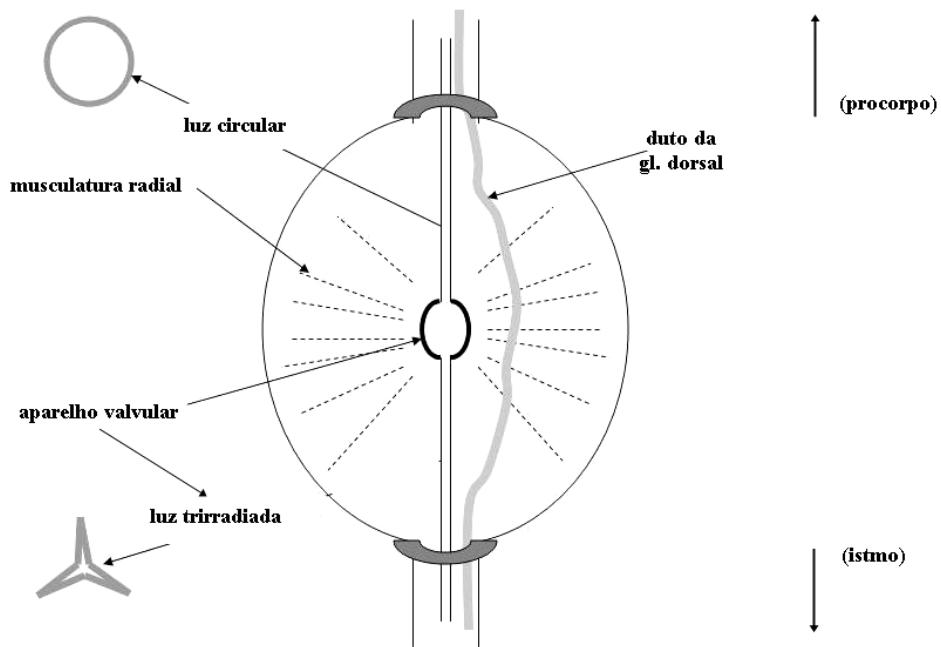


Figura 2.10 – Representação esquemática do bulbo mediano em esôfago tilencoide, destacando o aparelho valvular e a possível variação na forma da luz do órgão (trirradiada/circular).

Nas subclasses Dorylaimia e Enoplia, o esôfago é denominado dorilaimoide, sendo composto de duas regiões cilíndricas, a primeira mais estreita, não muscular, e a segunda mais alargada, muscular, que contém as glândulas esofagianas e conecta o órgão ao intestino (Fig. 2.9 B,C). Como nos Secernentia, a luz esofágiana exibe forma circular que, ao nível da segunda região, pode variar para trirradiada. Na passagem do esôfago ao intestino, por vezes é possível se distinguir a cárdia, válvula destinada a prevenir o refluxo de alimentos.

Boxe 2.2 – Entendendo melhor a alimentação nos fitonematoídes.

Fitonematoídes utilizam o estilete bucal para injetar secreções produzidas pela glândula esofágiana dorsal, e possivelmente também pelas subventrais, no citoplasma das células da planta hospedeira. Tais secreções enzimáticas induzem alterações químicas no conteúdo citoplasmático das células, bem como, em certos casos, na morfologia delas e até de células adjacentes. Essa ação de pré-digestão no geral implica em liquefação dos componentes celulares e causa agregação destes, já devidamente modificados em substâncias alimentares, em local propício à ingestão pelo nematoíde, ou seja, junto à parede celular.

Essa etapa inicial do processo de alimentação costuma ser designada como de “injeção”. Em alguns gêneros, dessa etapa resulta a formação de um sítio de alimentação diferenciado (= células nutridoras ou *nurse cells*), sobre o qual o nematoíde passa a se nutrir por períodos prolongados (*Xiphinema*) ou pelo resto da vida (*Globodera*, *Heterodera*, *Meloidogyne*).

Após a injeção, inicia-se a fase subsequente, chamada de “ingestão”, pela qual o alimento é succionado através do estilete bucal, percorre toda a luz do esôfago e é lançado no intestino, atravessando a cárdia. Em Secernentia, nos fitonematoídes com esôfago tilencoíde, tal tomada do alimento se deve à mudança na forma da luz do esôfago de trirradiada a circular no interior do aparelho valvular do bulbo mediano, pela contração de músculos especializados. Essa mudança, num primeiro momento, provoca a succção do alimento, que se desloca até o final do esôfago onde para, porque encontra a cárdia fechada; em seguida, num segundo momento, cessando a contração muscular, a luz retoma a forma trirradiada e o alimento acumulado junto à cárdia é pressionado sobre ela, que então se abre e permite a passagem para o intestino.

O mecanismo descrito é referido como bombeamento e se repete sucessivamente durante o processo alimentar sob o comando do nematoíde. Em juvenis infectantes (J_2) de *Meloidogyne javanica*, determinou-se que o bombeamento ocorria à taxa de 180-240 vezes por minuto, isto é, à razão de 3 a 4 por segundo!

Em Dorylaimia e Enoplia, grupos de fitonematoídes portadores de esôfago dorilaimoide, o mecanismo é similar, lembrando apenas que, nesses casos, a porção trirradiada da luz fica localizada na região cilíndrica mais alargada do órgão.

Por fim, o intestino, o órgão mais longo do sistema, tem formato tubular e consiste de camada simples de células epiteliais. Não há regiões claramente discerníveis, exceto a parte final afilada, o reto, que, nas fêmeas, se liga direto ao ânus e, nos machos, se abre na cloaca. O reto possui glândulas anexas ditas retais, que podem ter funções específicas em certos gêneros; por exemplo, nos nematoides de galhas (*Meloidogyne* spp.), são bastante desenvolvidas e produzem a substância gelatinosa que, fluindo pelo ânus das fêmeas, vai manter os ovos (até 400 ou 500) agregados no interior de massa característica.

2.5. Sistema excretor-secretor

As funções gerais do sistema excretor nos animais são de coletar os produtos finais do metabolismo, em especial os resíduos nitrogenados resultantes do metabolismo proteico, remover-lhes as toxinas e eliminá-las do corpo. Em nematoides, o nitrogênio é eliminado principalmente na forma de amônia e, em menor intensidade, de ureia e de ácido úrico. Há outras ações atribuídas ao sistema excretor, como as regulações osmótica e iônica do corpo, além da secreção de certas substâncias com funções nem sempre conhecidas. Em vista deste último aspecto, mais recentemente passou-se a chamar o sistema de *excretor-secretor*.

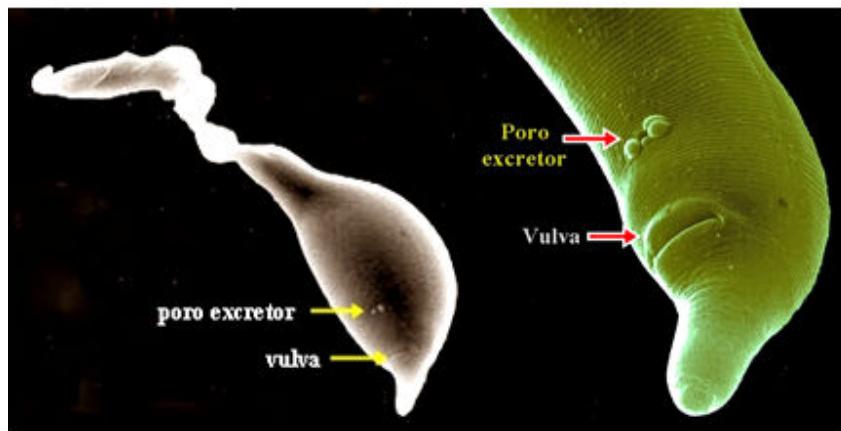


Figura 2.11 – Fêmeas de *Tylenchulus semipenetrans* retiradas de raízes de plantas cítricas evidenciando o poro excretor, por onde flui a substância gelatinosa formadora da massa de ovos (de A. de Grisse).

Nos fitonematoides, o sistema é bem desenvolvido em Secernentia, mas não em Dorylaimia e Enoplia. Na primeira subclasse, é denominado por vezes de “assimétrico” e consiste de uma célula da epiderme dita “excretora”, cujo núcleo se localiza próximo à metade do corpo, a qual se estende anterior e posteriormente no corpo na forma de canais

tubulares embutidos em uma das duas cordas epidérmicas laterais. Na espécie *Tylenchulus semipenetrans*, essa célula é excepcionalmente desenvolvida e ocupa quase metade do volume do corpo; nesse caso, não se formam os canais tubulares e a célula se especializou na função de secretar a substância gelatinosa que, fluindo pelo poro excretor da fêmea, vai manter agregados os ovos (50-80) produzidos junto ao seu corpo (Fig. 2.11).

2.6. Sistema Nervoso

Em nematoides, como nos demais animais, o sistema nervoso funciona como receptor dos diferentes tipos de estímulos providos pelo ambiente, conduzindo-os a um órgão central responsável por identificá-los e produzir adequadas respostas aos mesmos, transmitidas até estruturas, como músculos e glândulas, capazes de executá-las.

Nematoides possuem várias modalidades de órgãos sensoriais, como anfídios, papilas cefálicas e fasmídios, já mencionados, além de hemizonídio, papilas genitais e setas, todos associados a tecidos nervosos e plenamente funcionais como receptores primários de estímulos tácteis, térmicos e/ou químicos. O sistema nervoso propriamente dito conta com um órgão central, periesofágico, chamado de anel nervoso central, que atua como um “cérebro” (Figura 2.3B); há, ainda, um sistema nervoso periférico, uma rede de condutos nervosos que se estendem do anel central aos diversos órgãos sensoriais. Exceto por alguns órgãos sensoriais, os componentes do sistema nervoso dos fitonematoídes são de visualização muito difícil, inclusive o anel nervoso central, exigindo muita experiência na focalização microscópica. Por isso, mais detalhes deixam de ser aqui citados.

{ **Nota:** como já referido, nos nematoides não são conhecidos os sistemas respiratório e circulatório, inexistindo órgãos especializados no exercício de tais funções. }

Visando a uma apresentação mais adequada, os sistemas reprodutores masculino e feminino dos fitonematoídes, assim como alguns dos aspectos mais relevantes ligados à reprodução, serão apresentados no capítulo subsequente.

Literatura consultada e/ou sugerida para leitura

Bird, A.F. & J. Bird, 1991. *The Structure of Nematodes*. San Diego, Academic Press.

- Bird, A.F. & J. Bird, 1998.** Introduction to Functional Organisation. In: *The Physiology and Biochemistry of Free-living and Plant-parasitic Nematodes* (Perry, R.N. & D. Wright, Eds.) pp. 1-24. Wallingford, CABI.
- Blaxter, M.L. & W.M. Robertson, 1998.** The cuticle In: *The Physiology and Biochemistry of Free-living and Plant-parasitic Nematodes* (Perry, R.N. e D. Wright, Eds.) pp. 25-48, Wallingford, CABI.
- Maggenti, A.R., 1991.** General nematode morphology. In: *Manual of Agricultural Nematology*. (Nickle, W.R., Ed.) pp. 3-46. New York, Marcel Dekker.
- Perry, R.N. & M. Moens, 2006.** *Plant Nematology*. Wallingford, CABI.
- Viglierchio, D.R., 1991 (Ed.).** Organ systems. In: *The World of Nematodes: a fascinating component of the animal kingdom*. pp. 39-83. Davis, University of California.

3. Reprodução e eventos relacionados

3.1. Introdução

A reprodução nos fitonematoídes é sempre sexuada, mas, em cerca de 40% das espécies, a fêmea não necessita do concurso do macho para originar a prole. Reprodução assexuada, isto é, na ausência de gametas e geralmente caracterizada por mecanismo que leva à larga e rápida proliferação a partir de células somáticas, não ocorre em Nematoda. O modo predominante de reprodução é a **anfimixia** ou fertilização cruzada, que envolve a participação de machos e fêmeas. Reprodução monossexuada por **partenogênese** – facultativa ou obrigatória - também ocorre e nela o macho não é essencial, se restringindo à fêmea; por sinal que a partenogênese é relativamente comum em fitonematoídes de grande importância econômica, como em várias espécies dos gêneros *Meloidogyne* e *Pratylenchus*, e a forma predominante de reprodução em *Xiphinema* e *Longidorus*. O **hermafroditismo** é muito raro e há autores que consideram especulativa a sua ocorrência em fitonematoídes.

Seguem aqui breves descrições dos sistemas reprodutores dos nematoides, feminino e masculino, e algumas considerações sobre aspectos relevantes ligados à reprodução.

3.2. Sistema reprodutor feminino

O sistema reprodutor feminino é basicamente tubular e constitui-se de ovário, oviduto, útero, vagina e vulva. O ovário (1 ou 2), oviduto (1 ou 2) e o útero (1 ou 2), por terem origem embrionária a partir da mesoderme, são considerados órgãos性uais primários, ao passo que a vagina e a vulva (únicas) são tidas como estruturas secundárias, em vista da origem ectodérmica. Em muitas espécies de fitonematoídes, uma estrutura – a espermateca – pode estar presente, funcionando como reservatório de espermatozoides; pode se localizar na porção terminal do ovário ou entre o oviduto e o útero.

Em fitonematoídes, a organização básica do sistema comprehende duas gônadas, ou seja, dois ramos genitais formados por ovário-oviduto-útero, um dirigido anteriormente e o outro posteriormente, que se ligam por um único conjunto constituído de vagina-vulva (fig. 3.1); fêmeas exibindo tal arranjo são denominadas *anfidelfas* ou *anfidélficas* (atenção: esses termos derivam do grego *delphys*, que significa útero). Os ovários podem ser distendidos ou refletidos (fig. 3.1), porém a posição e a direção dos úteros (e não dos ovários) é que são

utilizadas para definir o tipo de fêmea quanto à estrutura do sistema reprodutor. Além de anfidélficas, usa-se a expressão *prodélficas* para designar as fêmeas nas quais os úteros ficam paralelos e dirigidos à parte anterior do corpo (fig. 3.2), como nos importantes gêneros *Heterodera*, *Globodera* e *Meloidogyne*; na condição oposta, em que os úteros correm paralelos, mas voltados à região caudal – não ocorrente entre os fitonematoídes – as fêmeas são chamadas *opistodélficas*, como é exemplo a bem conhecida lombriga intestinal humana, *Ascaris lumbricoides*.

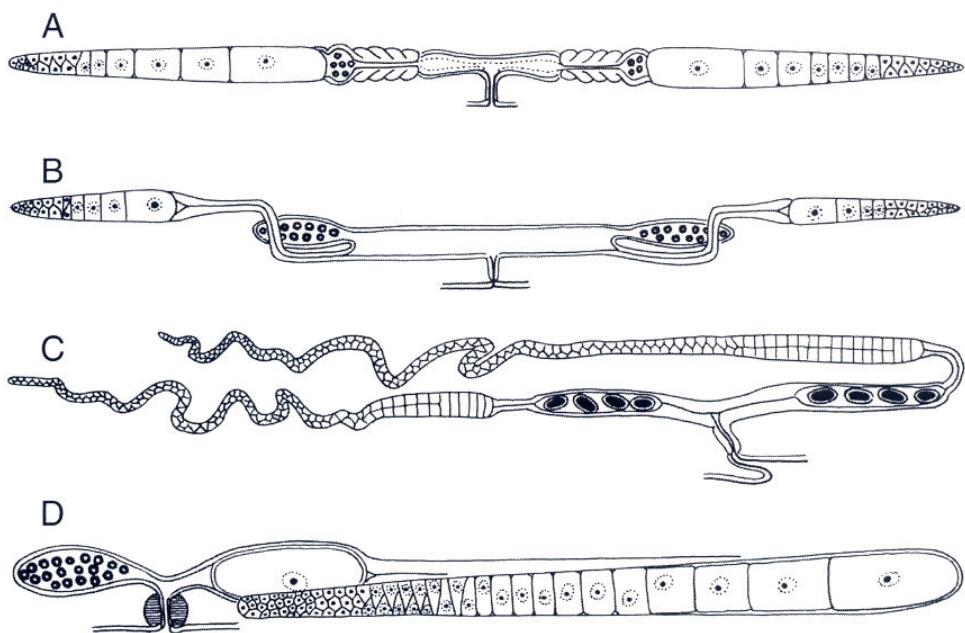


Figura 3.1 – A-C: fêmeas anfidélficas - A,B – com ovários distendidos; C – com ovário anterior distendido e posterior refletido; D: fêmea monodélfica, com um saco uterino (de A. Maggenti).

Há, ainda, outras variações ao arranjo anfidélfico básico e expressões adicionais usadas para designá-las. Assim, pode ocorrer atrofia completa de um dos ramos genitais ou este ficar reduzido apenas a um rudimento do útero (fig. 3.1) conhecido como saco uterino, situações em que as fêmeas são denominadas *monodélficas* (*Anguina*, *Criconemoides*, *Ditylenchus*, *Pratylenchus*). Outros casos (fig. 3.3) seriam aqueles em que ambos os ramos genitais estão presentes, mas: i) um deles é muito menos desenvolvido que o outro e não se presta à formação de ovos; ou ii) em um deles, embora de tamanho normal, faltam ovário e oviduto, não sendo também órgão funcional; tais fêmeas, chamadas *pseudomonodélficas*, são encontradas em certas espécies de *Xiphinema*. Tanto para as fêmeas monodélficas

como as pseudomonodélficas, os termos prodélficas e opistodélficas são aplicados, sempre se baseando na direção do útero normal.

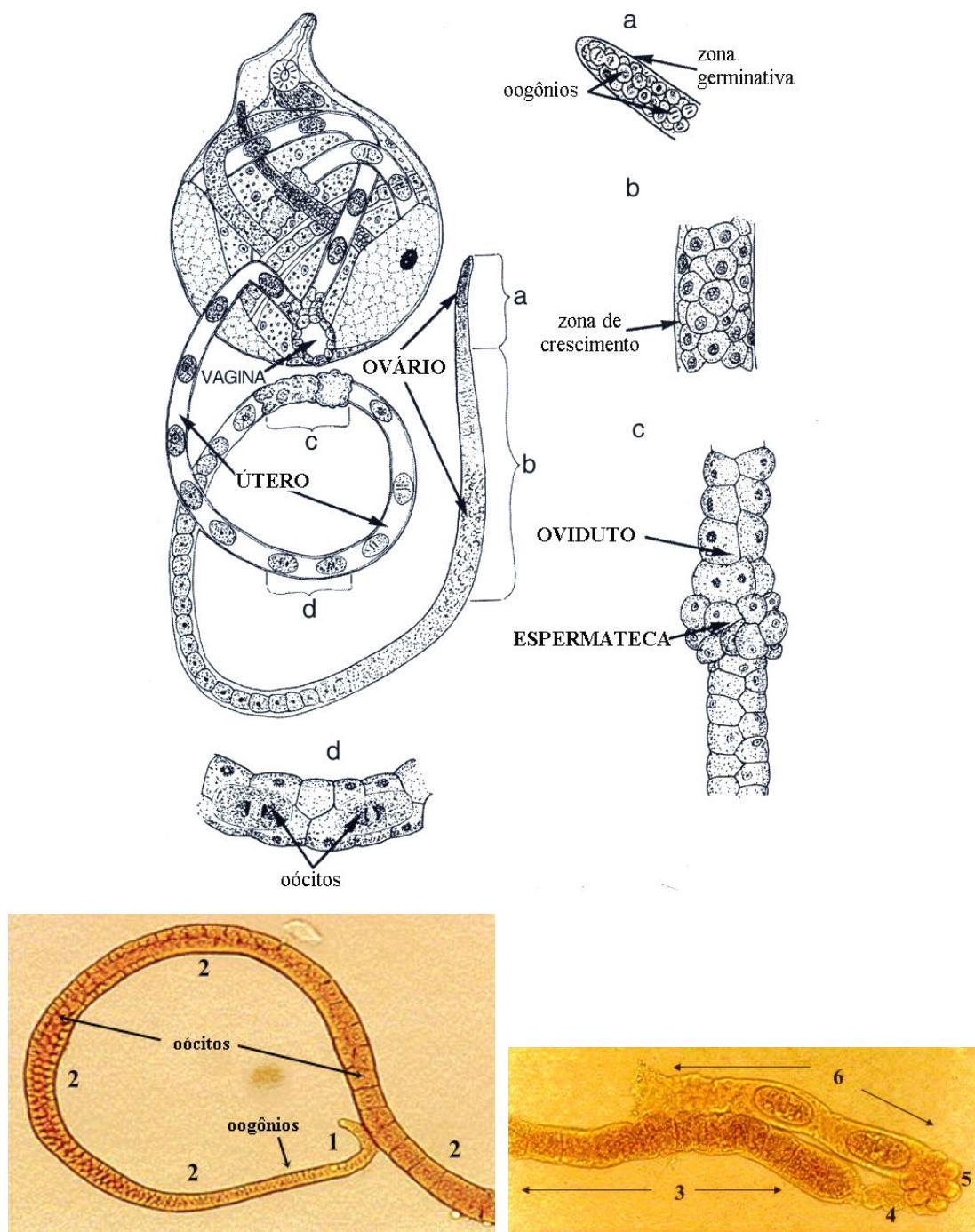


Figura 3.2 – Sistema reprodutor em fêmea di(pro)délfica de *Meloidogyne*: ilustrações esquemáticas (alto) e micrografias (abaixo) de seus componentes, onde: 1. zona germinativa; 2. zona de crescimento; 3. parte final do ovário; 4. oviduto; 5. espermateca; e 6. útero contendo ovos (de A. C. Triantaphyllou e L. C. Ferraz).

O ovário é o órgão que contém as células germinativas e nele se inicia o processo de oogênese. Nos fitonematoídes que se reproduzem por anfimixia, tais células só são formadas junto ao término distal do órgão (= ovário telogônico) e se deslocam depois ao longo dele em direção ao oviduto (fig. 3.2). Muito pequenas inicialmente, aparecem na região do ovário dita ‘zona germinativa’ e recebem o nome de oogônios. Depois, movendo-se ao longo da região seguinte, a ‘zona de crescimento’, vão se tornando maiores graças a sucessivas divisões mitóticas e passam a ser referidas como oócitos; por meio da sinapse, seus cromossomos homólogos univalentes mudam para bivalentes pares. Por fim, passam por duas divisões meióticas e o número cromossômico reduz-se de $2n$ (diploide) para n (haploide), o que é requisito à realização da fertilização. Bem desenvolvidos e já maduros, os oócitos atravessam o oviduto a caminho do útero. Nas fêmeas que machos já fecundaram e, portanto, possuem espermatozoides armazenados na espermateca, os oócitos são fertilizados durante a passagem por este órgão. Disso resulta a formação dos zigotos (= células-ovo), nos quais a condição diploide ($2n = n + n$) é restaurada. A embriogênese e a deposição da casca do ovo se iniciam a partir daí, continuando ao longo do útero (fig. 3.2).

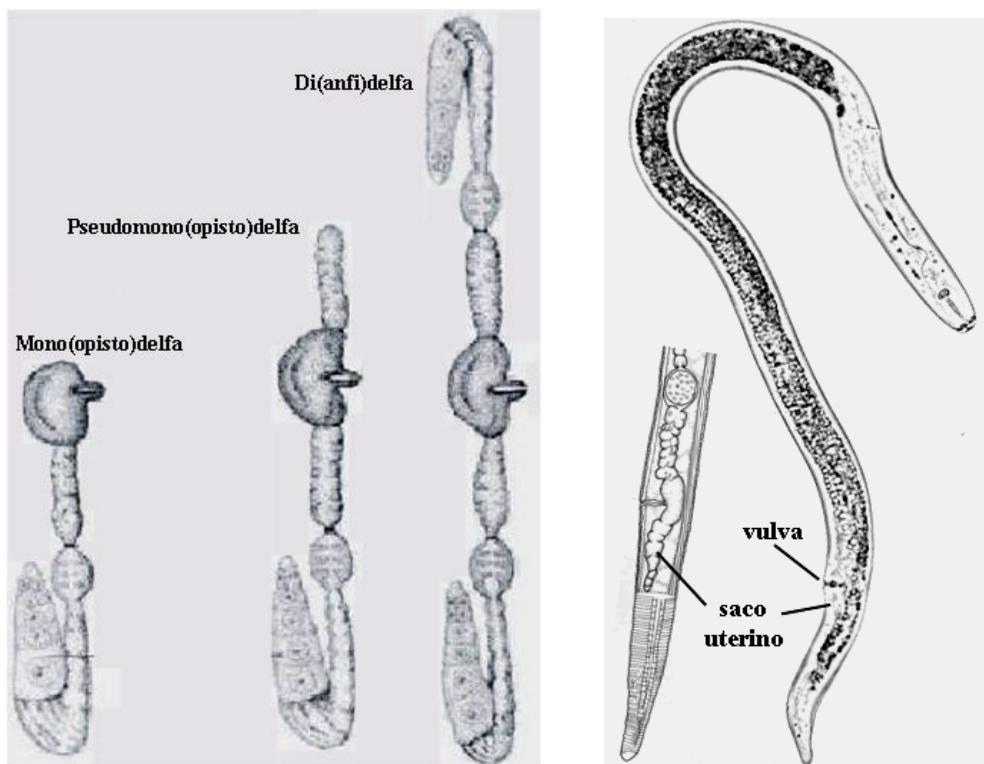


Figura 3.3 – Tipos de fêmeas de fitonematoídes quanto à organização do sistema reprodutor: à esquerda, espécies de *Xiphinema* e, à direita, *Pratylenchus penetrans*, mono(opisto)délfica com saco uterino posterior.

As fêmeas usualmente são ovíparas, isto é, os ovos são expelidos através da vagina e da vulva e o desenvolvimento vai ocorrer já no meio externo. Variações a esse padrão básico podem acontecer, quando os machos são raros no ambiente ou, por alguma outra circunstância, há grandes dificuldades para os parceiros sexuais se encontrarem.

Vale destacar que em fêmeas já senis de certos fitonematoides (*Meloidogyne* spp.) pode ocorrer retenção de ovos no interior dos úteros (= ovoviparidade), de forma que os juvenis acabam ali eclodindo, causam a morte de tais fêmeas e passam a se nutrir no interior de seus cadáveres, fenômeno chamado endotoquia ou eclosão matricida. Todavia, em várias espécies de *Heterodera* e *Globodera*, o acúmulo gradual e a retenção da maioria dos ovos formados (até 400, ou mais) no interior dos úteros é uma condição normal; nesses nematoides, quando a fêmea morre, adquire coloração pardo-escura, a cutícula fica mais espessa e resultam os chamados ‘cistos’, estruturas nas quais os ovos ficam protegidos e podem permanecer armazenados por meses ou até vários anos (fig. 3.4).

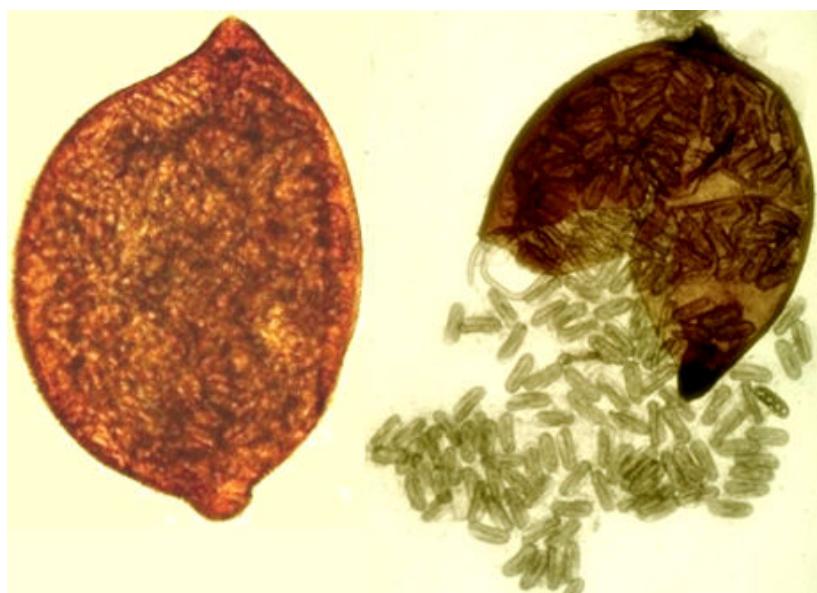


Figura 3.4 – Cistos de *Heterodera* sp., íntegro (esq.) e rompido para expor os ovos nele armazenados.

3.3. Sistema reprodutor masculino

O sistema reprodutor masculino, como o feminino, é estrutura tubular constituída de três órgãos性 primários: o testículo (apenas um em Secernentia e Enoplia e dois em Dorylaimia), responsável pela produção dos espermatozoides, a vesícula seminal, na qual o esperma é armazenado, e o canal ou vaso deferente (fig. 3.5).

Nos nematoides machos, o tubo reprodutivo e o intestino, através de sua parte final (= reto), se abrem em uma cavidade única, a cloaca, que é órgão sexual secundário, como as suas diversas estruturas associadas, a saber, espículos, gubernáculo, suplementos, músculos copulatórios e asas caudais (fig. 3.5).

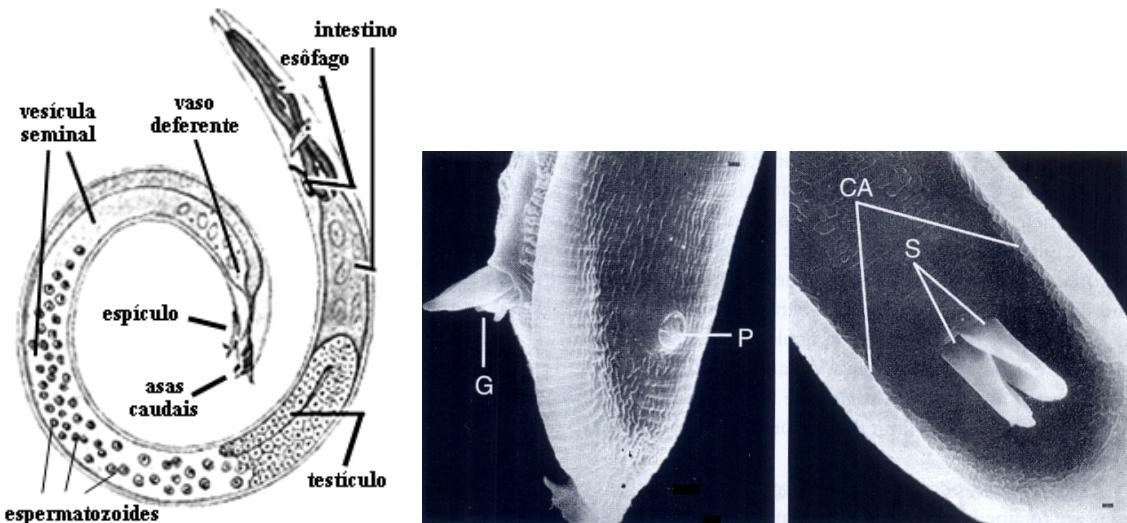


Figura 3.5 – Sistema reprodutor masculino: ilustração (esq.) e micrografias detalhando peças associadas (dir.) como espículos (S), gubernáculo (G) e asas caudais (CA) em *Scutellonema bradyi* (de R. M. Moura).

Os espículos ($n = 2$; raramente, apenas um) são as estruturas anexas mais evidentes, mesmo recolhidas na cloaca, tornando fácil e imediata a identificação dos fitonematoides machos. Pela ação de certos músculos especializados, em particular os ditos protratores, promovem a dilatação da vagina durante a cópula, possibilitando que o esperma seja ejaculado no interior do útero feminino.

O processo de espermatogênese, isto é, a produção dos gametas masculinos - os espermatozoides - assemelha-se muito ao descrito para a oogênese, no sistema reprodutor feminino. O testículo, como o ovário, é telogônico e os minúsculos espermatogônios vão aumentando em número e tamanho através de sucessivas divisões mitóticas transformando-se em espermatócitos, que amadurecem e originam espermatozoides haploides (n), os quais passam à vesícula seminal, onde ficam armazenados até serem ejaculados durante o acasalamento. Os espermatozoides nos fitonematoides usualmente são células de formato ameboide desprovidas de flagelo, realizando-se a locomoção por meio de estruturas que lembram pseudópodes, localizadas na parte anterior da célula.

3.4. Modos de reprodução

Anfimixia: é a modalidade reprodutiva mais difundida entre os fitonematoides. Requer o encontro de macho e fêmea no ambiente e tal evento é estimulado por feromônios sexuais que, em certas espécies, parecem ser detectados através dos fasmídios. Os estudos já conduzidos sobre esse assunto se concentraram principalmente nos nematoides de cistos e indicaram que, com maior frequência, os machos são atraídos em relação às fêmeas. Em *Heterodera*, pelo menos seis substâncias foram sugeridas poderem atuar como atraentes性uais, mas só o ácido vanílico foi de fato identificado como tal, na espécie *H. glycines*.

Sabe-se que, em vários gêneros, como *Heterodera*, *Pratylenchus*, *Radopholus* e *Rotylenchulus*, uma única fêmea pode ser fertilizada por diversos machos, comportamento que deve prover, potencialmente, aumento na diversidade genética da futura descendência.

Partenogênese: é o segundo tipo de reprodução mais comum entre os fitonematoides, ocorrendo inclusive em várias das espécies de maior importância para a Agricultura em todo o mundo. Nela, a participação do macho não é necessária, não havendo fertilização. Pode ser de duas categorias, como visto a seguir.

Mitótica: já verificada nos gêneros *Meloidogyne* e *Pratylenchus*, entre outros taxa de Secernentia, sabendo-se constituir o único modo de reprodução em espécies altamente prejudiciais ao Agronegócio brasileiro como *Meloidogyne arenaria*, *M. incognita*, *M. javanica* e *Pratylenchus brachyurus*.

Nas espécies acima citadas, durante a oogênese não ocorre sinapse e, com isso, só acontece uma divisão mitótica nos oócitos, resultando que o pronúcleo do óvulo conserva a condição diploide ($2n$ cromossomos) e, assim, poderá originar um ovo sem necessidade de receber a contribuição (n cromossomos) do espermatozoide. Como também o núcleo do corpo polar do oóbito retém o número diploide de cromossomos, caso haja fusão ocasional deste com o pronúcleo do óvulo, com ou sem perda cromossômica, poderão resultar formas poliploidas (múltiplos de $2n$) ou aneuploidas ($3n$ ou outro número irregular).

Machos em tais espécies são normalmente raros e, quando presentes em números maiores, no geral resultam de mecanismos condicionados por fatores do meio ambiente. É importante ressaltar que, como não ocorre sinapse, também não há *crossing-over* entre os

pares de cromossomos e, portanto, a partenogênese mitótica limita enormemente a possibilidade de ganho em variabilidade genética, tornando eventuais mutações genéticas as principais, senão únicas, alternativas para que isso ocorra dentro das populações.

Meiótica: esta modalidade de partenogênese ocorre em gêneros de Secernentia, a exemplo de *Heterodera*, *Meloidogyne* e *Pratylenchus*, e também em certos membros de Dorylaimia. Representa uma ocorrência facultativa em relação à anfimixia, pois, embora machos sejam conhecidos nas espécies envolvidas, são relativamente raros. Portanto, tanto oogênese como espermatogênese podem ser observadas, mas não acontece fertilização! É comum, nesses casos, que machos tenham dificuldades em encontrar fêmeas e, assim, não há espermatozoides disponíveis quando os oócitos maduros passam pela espermateca. Sob tal condição, os oócitos não são fertilizados, mas suas divisões meióticas são completadas e se formam o pronúcleo do ovo mais dois corpos polares haploides; para restaurar o número cromossômico diploide, o segundo corpo polar (n) se funde com o pronúcleo do ovo (n) originando assim o ovo ($2n$), processo em que não há, portanto, contribuição masculina.

Vale lembrar que, embora facultativa, nas espécies em que ocorre, a reprodução partenogenética meiótica é modalidade que pode prevalecer por muito tempo; no entanto, se eventualmente houver mudanças no ambiente que favoreçam aumentos significativos na população de machos ou se estes passarem a dispor de maior facilidade para encontrar e fecundar as fêmeas, a anfimixia voltará a se tornar a modalidade reprodutiva normal, com ocorrência usual de fertilização e formação de zigotos diploides.

Um sumário ilustrativo dessa diversidade observada nos números de cromossomos e modos de reprodução em representantes de diversos gêneros de fitonematoídeos acha-se apresentado na Tabela 3.1. Tais dados, no geral, são baseados em Triantaphyllou (1985).

Hermafroditismo: tem-se relatado ocorrer em vários grupos de nematoídeos de vida livre e, entre fitonematoídeos, em Secernentia, na superfamília Criconematoidea, dos chamados nematoídeos anelados, fato tido como especulação por diversos autores por falta de efetiva corroboração. Morfologicamente, os espécimes hermafroditos têm aparência de fêmeas, mas, com gônada capaz de produzir gametas masculinos e femininos. A regra é a formação inicial de espermatozoides (= hermafroditismo protândrico), os quais são mantidos na espermateca, seguindo-se a dos oócitos e, por fim, dos ovos, por via igual à anfimixia.

Tabela 3.1 – Modo de reprodução e números cromossômicos em alguns fitonematoídes.

Grupo / espécie de fitonematoíde	Número cromossômico haploide	Número cromossômico diploide	Tipo de reprodução
Classe Chromadorea			
subclasse Secernentia			
<i>Anguina tritici</i>	19	38	anfimixia
<i>Ditylenchus dipsaci</i>	12	24	anfimixia
<i>Pratylenchus brachyurus</i>		30-32	part. mitótica
<i>P. penetrans</i>	5	10	anfimixia
<i>Helicotylenchus erythrinae</i>	5	10	anfimixia
<i>H. dihystera</i>	6-8	30-38	part. mitótica
<i>Rotylenchulus reniformis</i>	9	18	anfimixia
<i>Meloidogyne megatyla</i>	18		anfimixia
<i>M. exigua</i>	18		part. meiótica
<i>M. graminicola</i>	18	36	anfimixia & part. meiótica
<i>M. javanica</i>		43-48	part. mitótica
<i>M. incognita</i>		41-44	part. mitótica
<i>M. microcephala</i>		36-38	part. mitótica
<i>M. microcephala</i> (4n)		74	part. mitótica
<i>Globodera tabacum</i>	9		anfimixia
<i>G. pallida</i>	9	18	anfimixia
<i>G. rostochiensis</i>	9-11	18-24	anfimixia
<i>Heterodera betulae</i>	12-13	24	part. meiótica
<i>H. oryzae</i> (3n)	9	27	part. mitótica
<i>Tylenchulus semipenetrans</i>	5		anfimixia & part. meiótica
Classe Enoplea			
subclasse Dorylaimia			
<i>Xiphinema index</i>	10	20	part. meiótica
<i>X. mediterraneum</i>	5		part. meiótica

3.5. Determinação do sexo

A estratégia mais comum para a determinação do sexo nos fitonematoídes filiados a Secernentia é o mecanismo genético X0-XX, segundo o qual fêmeas têm complemento diploide $2n = XX$ e machos $2n = X0$. Em vista disso, enquanto as fêmeas só produzem gametas haploides do tipo X, machos podem produzir dois tipos distintos, $n = X$ ou $n = 0$, este último indicando ausência de um cromossomo sexual. Nessas espécies, a determinação sexual se dá precocemente durante a embriogênese e a razão sexual, isto é, a proporção entre machos e fêmeas, é definida geneticamente.

Entretanto, nos casos de alguns dos mais importantes gêneros de fitonematoídes em todo o mundo, como *Heterodera*, *Globodera* e *Meloidogyne*, que não têm cromossomos

sexuais, a determinação do sexo é grandemente influenciada por fatores ambientais, como densidade populacional, disponibilidade de alimento e temperatura, além de ocorrer bem mais tarde no ciclo de vida, frequentemente à altura do estádio de juvenil J₃. Pesquisas a respeito da natureza e do modo de expressão dos fatores mais relevantes envolvidos nessa “determinação sexual ambiental” (ESD = *environmental sexual determination*) têm sido conduzidas com nematoides de cistos, em especial com *Globodera pallida*.

Em meio às discussões sobre a relativamente complexa determinação do sexo, uma questão costuma ser levantada: pode ocorrer reversão sexual em fitonematoides? O número de machos, sob condições ambientes muito favoráveis, usualmente é muito pequeno nas populações das espécies de *Meloidogyne* que se reproduzem por partenogênese. Todavia, se tais populações são expostas a período de estresse ambiental, elevado número de machos é produzido por reversão sexual a partir de juvenis femininos. Quando isso acontece em fase ainda inicial do desenvolvimento, os machos resultantes são funcionais e identificados pela posse de dois testículos, e não de apenas um, como seria normal. Porém, se a reversão se dá tardivamente no ciclo de vida, os juvenis afetados vão originar espécimes de uma categoria atípica de adultos – os intersexos – portadores de vestígios de órgãos e de características secundárias de ambos os sexos, no geral não funcionais; cumpre diferenciar bem estes adultos aberrantes aqui mencionados dos espécimes hermafroditos referidos anteriormente, que são morfologicamente normais e sexualmente funcionais dentro de suas espécies.

3.6. O ovo

Fato interessante a destacar quanto aos ovos colocados por nematoides em geral é que as suas dimensões – 50 a 100 µm de comprimento por 20 a 50 µm de largura – quase não variam, independentemente do tamanho dos adultos que os produziram. A oviposição é processo rápido, durando segundos, verificando-se certa compressão do ovo (e de sua casca) durante a passagem pela vagina até ser expelido através da vulva, conforme já documentado em várias formas de vida livre e fitonematoides.

Em Secernentia, a formação da casca se inicia no interior da espermateca e se completa na região intermediária do útero, enquanto que em Dorylaimia e Enoplia o processo começa mais cedo, ainda no oviduto. Na casca dos ovos de fitonematoides, no geral três camadas podem ser reconhecidas, a saber: vitelínica (mais externa), quitinosa

(intermediária) e lipídica (mais interna). Digna de nota é a presença de uma camada à base de quitina, pois tal substância não é encontrada em qualquer outra parte do corpo dos nematoides. A espessura das camadas é bem variável e suas composições químicas incluem proteínas, quitina, lipídeos, carboidratos, polifenois e minerais.

Entre fitonematoídes, o número de ovos depositado por fêmea situa-se normalmente em 200 ou menos, embora nos casos de certas fêmeas sedentárias de corpos obesos, como as de nematoides de cistos (*Heterodera*, *Globodera*) e nematoides de galhas (*Meloidogyne*), possam totalizar de 400 a 600. Mas, isso não é regra, pois, fêmeas de *Rotylenchulus reniformis* (nematoide reniforme) e *Tylenchulus semipenetrans* (nematoide das plantas cítricas), também aberrantes quanto à forma, produzem ao redor de uma centena de ovos apenas. Em contrapartida, há espécies com fêmeas filiformes que chegam a colocar até 300 ovos, como *Ditylenchus dipsaci*. Os nematoides zooparasitas são os que produzem números mais altos de ovos e por períodos mais longos, aparentemente para compensar seus ciclos de vida bastante complexos. A lombriga intestinal humana, *Ascaris lumbricoides*, chega a formar 200 mil ovos por dia durante parte do período reprodutivo, que dura até um ano.

Quanto aos números de ovos, há de se considerar ainda que as formas fitoparasitas migradoras, de corpo fino e alongado, tanto podem depositar seus ovos no interior de órgãos vegetais como no solo, como as espécies de *Pratylenchus* e *Radopholus*, o que dificulta a realização de estimativas mais precisas a respeito de tais valores. Já as fêmeas sedentárias colocam os ovos em meio a massas gelatinosas típicas, podendo-se encontrar tais agregados no interior de raízes ou sobre a superfície destas (fig. 3.6).

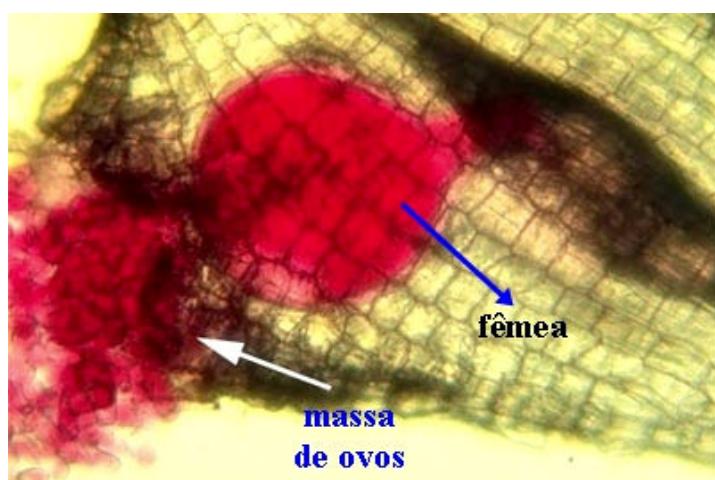


Figura 3.6 – Massa de ovos de *Meloidogyne* sobre superfície de raiz (da American Phytopathological Society)

Destaque particular deve ser dado a algumas espécies de fitonematoídes filiadas aos gêneros *Heterodera*, *Globodera* e afins, nas quais ocorre retenção da maior parte dos ovos nos úteros da fêmea, sendo apenas uns poucos expelidos para o meio externo. Tal fato resulta na morte da fêmea, cuja coloração se altera, tornando-se marrom-avermelhada (fig. 3.4). A parede do corpo também se modifica, ficando mais espessa e resistente. Nessa situação, depara-se com os chamados “cistos”, ou seja, cadáveres de fêmeas repletas de ovos, que funcionam como adequadas estruturas de resistência provendo a sobrevivência e possibilitando a persistência dos nematoídes no ambiente por meses ou anos, inclusive em áreas geográficas onde o inverno é muito rigoroso. São exemplos, o nematoide de cisto da soja (*H. glycines*) e o nematoide dourado da batata (*Globodera rostochiensis*), entre outros.

3.7. Eclosão

A embriogênese tem o curso completo no interior do ovo e apenas um juvenil se forma por ovo. Em *Dorylaimia* e *Enoplia*, os ovos dão eclosão aos juvenis do primeiro estádio (J_1), ao passo que em *Secernentia* do ovo emerge um juvenil já do segundo estádio (J_2), pois a primeira ecdise ocorre ainda em seu interior.

Sob condições ambientais bem favoráveis, isto é, de temperatura, de umidade, de oxigênio e de adequação à planta hospedeira, a saída dos juvenis dos ovos se dá sem a necessidade de quaisquer estímulos externos. No entanto, em certos grupos, como o dos nematoídes de cistos, que possuem ciclos de vida sincronizados com os de suas plantas hospedeiras, estímulos específicos são requeridos para que os ovos possam dar eclosão aos juvenis. Tais estímulos podem ser providos por mudanças cíclicas ocorrentes no ambiente, como elevações típicas da temperatura após períodos de frio muito intenso, e/ou por substâncias produzidas pela própria planta hospedeira, denominadas exsudatos radiculares. Estudos já realizados com os chamados nematoídes de cistos da batata (*Globodera pallida* e *G. rostochiensis*) permitiram verificar que os componentes químicos presentes nos exsudatos radiculares da batata que apresentavam efeito estimulante à eclosão (HFs ou *hatching factors*) eram na verdade terpenoides; todavia, o primeiro HF a ser purificado, ainda nos anos 1980, foi a glicinoeclepina A, que atuava sobre o nematoide de cisto da soja, *Heterodera glycines*.

Aparentemente, para a maioria dos membros de Secernentia, Dorylaimia e Enoplia, a saída do juvenil do ovo resulta de ação combinada de produção inicial de secreções enzimáticas (contendo quitinase) a partir das glândulas esofagianas subventrais, destinada a “fragilizar” a parede do ovo, seguida de sucessivos movimentos do estilete bucal contra a parede, com o objetivo de promover seu rompimento por via mecânica. Tal mecanismo já foi relatado para *Meloidogyne incognita* e *Xiphinema diversicaudatum*. Mas, em espécies como *Ditylenchus dipsaci* e *Globodera pallida*, não se observaram as secreções citadas e os juvenis, ao que tudo indica, deixam os ovos após perfurarem a parede com o estilete.

Literatura consultada e/ou sugerida para leitura

- Bird, A.F. & J. Bird, 1991.** *The Structure of Nematodes*. San Diego, Academic Press.
- Curtis, R.H.C.; A.F. Robinson; R.N. Perry, 2009.** Hatch and host location. In: *Root-knot Nematodes*. (Perry, R.N.; M. Moens; J.L. Starr, Eds.) pp. 139-162. Wallingford, CABI.
- Eisenback, J.D. & D.J. Hunt, 2009.** General morphology. In: *Root-knot Nematodes*. (Perry, R.N.; M. Moens; J.L. Starr, Eds.) pp. 17-53. Wallingford, CABI.
- Evans, A.A.F., 1998.** Reproductive mechanisms. In: *The Physiology and Biochemistry of Free-living and Plant-parasitic Nematodes* (Perry, R.N. e D.J. Wright, Eds) pp. 133-154. Wallingford, CABI.
- Leroi, A.M. & J.T. Jones, 1998.** Developmental Biology. In: *The Physiology and Biochemistry of Free-living and Plant-parasitic Nematodes* (Perry, R.N. & D. Wright, Eds) pp. 155-179. Wallingford, CABI.
- Jones, P.W.; G.L. Tylka; R.N. Perry, 1998.** Hatching. In: *The Physiology and Biochemistry of Free-living and Plant-parasitic Nematodes* (Perry, R.N. & D. Wright, Eds) pp. 181-212. Wallingford, CABI.
- Maggenti, A.R., 1991.** General nematode morphology. In: *Manual of Agricultural Nematology*. (Nickle, W.R., Ed.). pp. 3-46. New York, Marcel Dekker.
- Triantaphyllou, A.C. 1985.** Cytogenetics, cytotaxonomy and phylogeny of root-knot nematodes. In: *An advanced treatise on Meloidogyne. Volume 1: Biology and Control* (Sasser J.N. & C.C. Carter, Eds). pp. 113–126. Raleigh: NCSU Graphics.

4. Principais aspectos bioecológicos

4.1. Introdução

Os nematoides são animais aquáticos capazes de viver em praticamente todos os tipos de ambientes, desde que neles exista um mínimo suprimento de água. No solo, por exemplo, a água está presente entre os poros, impregnada nas partículas e, embora em níveis muito baixos, se mostra persistente mesmo em períodos de seca; também, é óbvio que a água está presente nos tecidos vegetais. Apesar dessa dependência hídrica, os nematoides parasitas de plantas desenvolveram mecanismos que os capacitam a tolerar perdas graduais de água e a preservar seus fluidos corporais mesmo quando expostos a condições bastante adversas por tempo prolongado, seja no solo dessecado durante longas estiagens ou no interior de grãos que ficam armazenados por anos.

Entretanto, como os demais seres vivos, além de água, os nematoides requerem substrato, alimento e temperatura adequada para a sobrevivência, o desenvolvimento e a reprodução. Além disso, vivem em comunidades, estando sujeitos a ampla variedade de interações com os outros organismos com os quais compartilham o habitat. Usando o solo novamente como exemplo, os nematoides parasitas de plantas que o habitam necessitam interagir quase o tempo todo com outros organismos (bactérias, fungos, microartrópodos, nematoides de vida livre etc.) e ficam expostos às muitas alterações que o ambiente sofre diante das práticas agronômicas realizadas pelo homem, ou seja, o produtor rural no caso.

Tais alterações podem ser diretas e de efeito em curto prazo, como as resultantes da aplicação de produtos químicos (em especial, de fertilizantes e defensivos agrícolas), ou indiretas, com consequências mais lentas, como aracões, gradagens ou subsolagens, operações que podem causar modificações sensíveis em seu conteúdo hídrico. Portanto, o entendimento das complexas interações que governam o comportamento dos nematoides como formas parasitas de plantas passa imperiosamente pela consideração de uma ampla gama de fatores edafoclimáticos. Esse fato, inclusive, tem sido responsável, há muitos anos, por críticas que são feitas aos experimentos nematológicos conduzidos em estufas ou casas de vegetação, nos quais o substrato (= solo) usado é esterilizado e as condições ambientais são mantidas sob controle, pelo menos parcialmente; embora úteis, necessários e válidos, esses estudos de fato não levam em conta todos os fatores ou variáveis que afetam a vida

dos fitonematoídes e, portanto, seus resultados e conclusões não deveriam ser extrapolados simplesmente para situações de campo.

Ao final desta introdução, seria oportuno ressaltar que a avaliação da influência dos fatores ambientais – bióticos e abióticos - sobre a bioecologia dos fitonematoídes não deve estar concentrada ou se limitar a um ou outro fator específico, mas ao conjunto deles. Afinal, cada ambiente, como uma dada gleba destinada à produção agrícola, por exemplo, terá sempre características próprias, individuais, bem distintas até mesmo daquelas de áreas vizinhas, no que tange à textura do solo, ao teor de matéria orgânica, às composições da meso e microfauna etc.. Sendo o assunto muito abrangente, não se espera cobri-lo de modo amplo neste breve capítulo, mas, ao menos destacar aqui alguns dos aspectos mais relevantes ligados à bioecologia dos nematoides de interesse agronômico.

4.2. Características biológicas gerais

4.2.1. O ciclo de vida e aspectos correlatos

O ciclo de vida, ou ciclo biológico, nos nematoides consiste do ovo, de quatro estádios juvenis (J_1 a J_4) e dos adultos, macho e fêmea (fig. 4.1). No entanto, na família Longidoridae, em particular para o gênero *Xiphinema*, tem sido demonstrado que apenas três estádios juvenis podem ser reconhecidos em algumas de suas espécies, condição que provavelmente ocorra também em outros taxa.

Os vários estádios biológicos são separados por ecdises, durante as quais uma nova cutícula é produzida em substituição à anterior; nessas ocasiões, também o forro cuticular dos órgãos originados a partir da ectoderme, como o estilete bucal, é substituído (fig. 4.2). Como destacado no capítulo 3, o estádio juvenil que eclode do ovo nos taxa da classe Enoplea (subclasses Dorylaimia e Enoplia) é o J_1 , enquanto em Chromadorea (Secernentia) é o J_2 que eclode, pois a primeira ecdisse acontece ainda no interior do ovo (fig. 4.1).

Os juvenis são cópias miniaturizadas dos adultos, que permanecem filiformes, esguios, durante as suas vidas (Fig. 4.3). Seus corpos aumentam de tamanho à medida que se desenvolvem e, ao atingirem o estádio J_3 , um primórdio sexual já pode ser reconhecido neles. Os machos, em diversos gêneros de fitonematoídes, têm ciclo biológico mais curto e não parasitam plantas, ao passo que as fêmeas se alimentam até alcançar a maturidade sexual e mesmo depois, durante o período de oviposição. Em vários gêneros importantes,

como *Globodera*, *Heterodera* e *Meloidogyne*, os juvenis e/ou as fêmeas se tornam sedentários e mudam de filiformes a salsichoides ou outras formas obesas; nesses gêneros, uma marcante mudança – praticamente uma metamorfose - ocorre nos juvenis masculinos, que torna possível ao J₄ salsichóide readquirir a forma filiforme, esguia e alongada, ao emergir como macho (adulto).

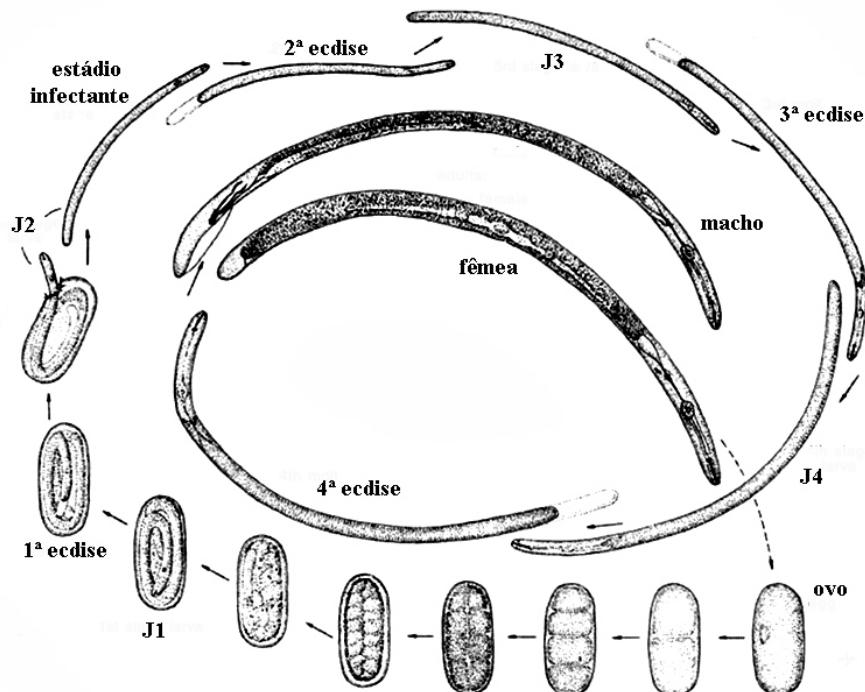


Figura 4.1 – Ciclo de vida em fitonematoídes da classe Chromadorea, subclasse Secernentia, em que juvenis J₂ eclodem do ovo e constituem o estádio infectante (de S. M. Ayoub).

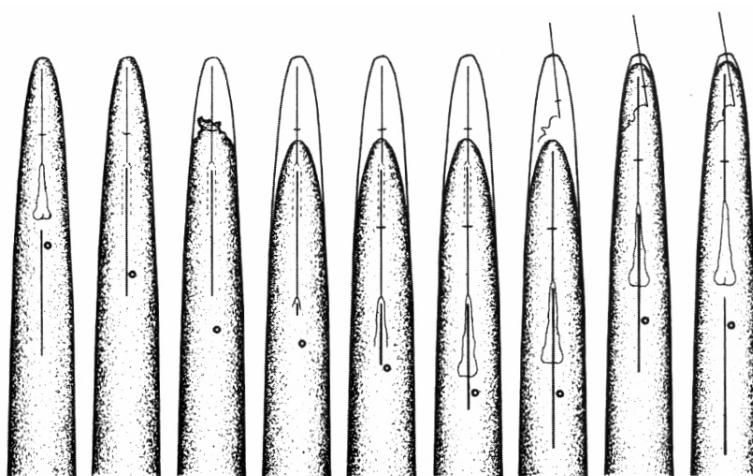


Figura 4.2 – O processo de ecdise [= troca de cutícula] como percebido pela substituição gradativa do odontoestilete em nematoíde longidorídeo (de M. Radivojevic).

No passado, era comum o emprego da expressão “larva” para designar os diversos estádios imaturos dos nematoides, o que foi quase totalmente deixado de lado nas últimas décadas, priorizando-se hoje o uso do termo “juvenil”. Isso se deveu ao fato de que larva normalmente se refere a organismos que se desenvolvem por holometabolia, ou seja, por metamorfose completa, como ocorre com algumas ordens de insetos bem conhecidas, a exemplo dos lepidópteros (borboletas, mariposas), coleópteros (besouros) e dipteross (moscas, pernilongos), entre outras; nesses casos, o ciclo consiste de ovo, larva, pupa e adulto, sendo muito diferentes os aspectos morfológicos dos diversos estádios, em especial entre larva e adulto (a imagem clássica é a do contraste entre uma lagarta e uma borboleta). Na grande maioria dos nematoides, como já mencionado, as formas imaturas (J_1 a J_4) muito se assemelham aos adultos na forma, exceto pelo menor tamanho (e, internamente, pela ausência de sistema reprodutor completo), caracterizando tipo de desenvolvimento por metamorfose incompleta, que se aproxima da hemimetabolia; nesta categoria, os estádios imaturos são chamados “ninfas” (como nos grilos, gafanhotos, percevejos e outros insetos que se desenvolvem desse modo), mas esta expressão não se fixou entre os nematologistas, que preferiram utilizar juvenis.

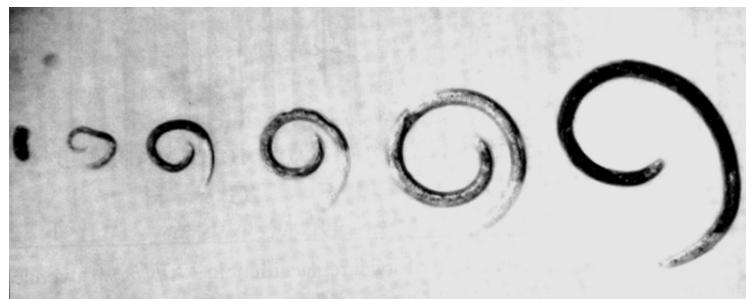


Figura 4.3 – Estágios de desenvolvimento durante o ciclo de vida de uma espécie de fitonematoide espiralado: da esquerda para a direita, ovo, J_1 a J_4 e adulto/fêmea (de A. M. Golden).

Vale dizer que os fitonematoídes podem desenvolver mecanismos visando a uma melhor adaptação ao ambiente em que vivem, quando mudanças marcantes acontecem nele tornando as condições bem mais adversas à sobrevivência. No geral, isso se expressa pela ocorrência de atrasos no desenvolvimento (= *arrested development*, em inglês), como será tratado mais adiante neste capítulo.

A duração do ciclo de vida pode variar bastante, de uma semana a até três anos, ou ainda mais. Os machos, em várias espécies de fitonematoídes, têm ciclos mais breves que as fêmeas, como em *Tylenchulus semipenetrans*, o conhecido nematoíde dos citros, cujos machos se formam em apenas uma semana enquanto as fêmeas demandam de seis a oito semanas para tanto. De modo geral, sob condições adequadas, a maioria dos fitonematoídes da classe Chromadorea completa o ciclo em *três a quatro semanas*. Com os membros da classe Enoplea ocorre o mesmo, embora em várias espécies das famílias Trichodoridae e Longidoridae, comuns em países de clima temperado com inverno rigoroso, a duração possa se alongar significativamente, atingindo meses ou até 2 a 3 anos.

Outro aspecto a ser ressaltado respeita à razão sexual, isto é, à proporção entre machos e fêmeas dentro das populações. Sob situações de estresses, nas espécies que se reproduzem por anfimixia, pode acontecer um aumento na porcentagem de machos; por outro lado, nas partenogenéticas, como em várias do gênero *Meloidogyne* (*M. incognita*, *M. javanica*), é frequente a ocorrência de reversão sexual em juvenis femininos, que dão origem a machos anormais, com dois testículos (= diórquios) e não apenas um.

4.2.2. Estratégias de sobrevivência

Muitos fitonematoídes, em especial os parasitas de culturas anuais, necessitam com frequência sobreviver no solo na ausência de plantas hospedeiras por períodos que variam de poucas semanas a alguns meses. Além disso, durante tais períodos, muitas vezes têm de enfrentar situações bem desfavoráveis decorrentes de frio intenso, inundação, estiagem e outras. Principalmente na subclasse Secernentia, certos grupos desenvolveram mecanismos pelos quais conseguem superar essas condições adversas.

Os estudos iniciais a respeito do assunto concentraram-se na habilidade de vários fitonematoídes de resistir ao dessecamento, seguindo-se pesquisas voltadas à tolerância a outros tipos de estresse. Nessas investigações, logo se verificou que alguns dos mecanismos podiam ocorrer em diferentes estádios do ciclo biológico, ao passo que outros se limitavam a um determinado estádio.

Embora haja discrepâncias evidentes na terminologia usada para as estratégias ou mecanismos de sobrevivência, o termo *dormência* tem sido empregado para designá-los de modo genérico, incluindo a *quiescência* e a *diapausa*.

Os mecanismos mais simples envolvem uma resposta imediata a estresse específico ocorrente no ambiente, expressando-se, o mais das vezes, através de redução parcial nas atividades do fitonematoide (= quiescência). Se o estresse persiste ou eventualmente até aumenta, o nematoide entra então em estado de animação suspensa (= criptobiose). Tal alteração no metabolismo pode durar dias, meses ou mesmo anos, sendo, entretanto, prontamente revertida logo que o estresse deixe de existir. A reação pode acontecer em decorrência de condições ambientes adversas caracterizadas por falta de oxigênio (= anoxibiose), choque osmótico (= osmobiose), frio excessivo ou congelamento (= criobiose), temperatura muito elevada (= termobiose) e, o que é mais comum no caso de nematoides de plantas, desidratação (= anidrobiose). O chamado nematoide da ponta branca do arroz, *Aphelenchoides besseyi*, é encontrado frequentemente em sementes de arroz armazenadas com teor hídrico igual ou menor que 10%, nas quais consegue sobreviver durante anos em anidrobiose (tópico tratado no capítulo 9). Outro exemplo de anidrobiose, clássico dentro da Fitonematologia e já comentado no capítulo 1, é o observado no parasitismo de trigo por *Anguina tritici*, com a formação dos chamados *cockles* (tabela 4.1). Em certos países tropicais africanos, como o Senegal, com temperaturas elevadas e chuvas restritas a curto período do ano (julho a setembro), já se verificou que o fitonematoide *Scutellonema cavenessi*, parasito importante nos cultivos locais de amendoim, milheto e sorgo, pode permanecer em anidrobiose no solo sem cultivo por até nove meses (fig. 4.4), revivendo após as primeiras chuvas, em tempo de atacar os novos plantios.

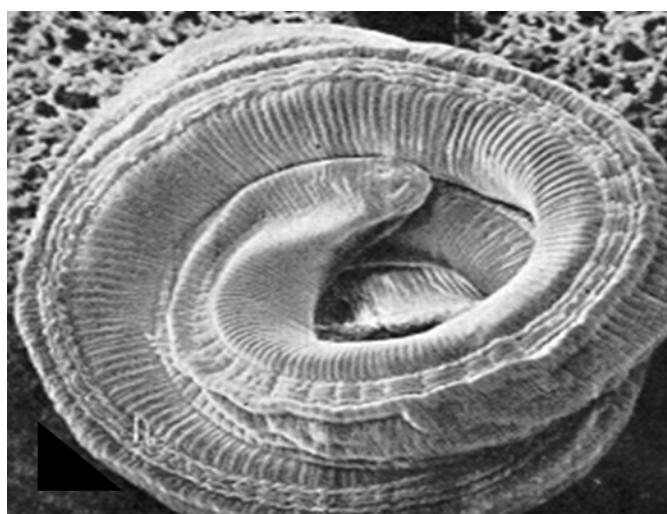


Figura 4.4 – Espécime de *Scutellonema cavenessi* em anidrobiose, com o corpo parcialmente desidratado, obtido de solo exposto a seca prolongada no Senegal (África), de até 9 meses de duração (de Y. Demeure).

O período exigido para a plena retomada de atividades por fitonematoídes que ingressaram em estado de quiescência ou criptobiose após cessar o estresse é denominado *lag-phase*, em inglês, e tal período é usualmente mais curto nos casos de anoxibiose. O modo como se dá a retomada do metabolismo e a reidratação corporal nos nematoídes em anidrobiose é importante e pode ser determinante na sobrevivência, ou não, do espécime. Por exemplo, os J₄s de *Ditylenchus dipsaci* (o nematoíde dos caules e bulbos) e J₂s de *Anguina tritici* podem reviver imediatamente mediante simples imersão em água, mas *Aphelenchus avenae* já requer uma *lag-phase* mais longa, necessitando que a reidratação do corpo seja gradual e feita em ambiente com 100% de umidade relativa. Da mesma forma, a recuperação de nematoídes dos estados de osmobiase e criobiase exige que a reidratação ocorra de modo gradativo e controlado.

Tabela 4.1 – Sobrevivência de nematoídes durante longos períodos de anidrobiose.

Nematoide	Longevidade	Condições de conservação
<i>Anguina agrostis</i>	4 anos	Galhas, à temperatura ambiente
<i>Anguina amsinckia</i>	11 anos	Galhas, a 8°C
<i>Anguina tritici</i>	32 anos	Galhas, à temperatura ambiente
<i>Ditylenchus dipsaci</i>	23 anos	Tecido vegetal, à temp. ambiente
<i>Ditylenchus triformis</i>	2,5 anos	Em armazém, a seco, a 24-26°C
<i>Heterodera avenae</i>	5,5 anos	Ovos, 40% U.R., a 15°C
<i>Heterodera glycines</i>	6 anos	Solo mantido a seco, a 8-20°C
<i>Globodera rostochiensis</i>	25 anos	Cistos, a 4°C
<i>Pratylenchus penetrans</i>	11 meses	Em estufa, a seco
<i>Tylenchus polyhypnus</i>	39 anos	Em planta de centeio herbarizada

(*): adaptada de vários autores e traduzida de Ferraz & Brown (2002).

Uma estratégia de sobrevivência usada com frequência por nematoídes de vida livre, zooparasitas e algumas espécies de nematoídes fitoparasitas, é a formação dos “juvenis de subsistência”, ou *dauerlarvae*, em inglês. No caso dos fitonematoídes, esse mecanismo parece representar um atraso “intencional” no desenvolvimento com o objetivo de permitir a superação da ausência temporária de plantas hospedeiras na área. *Paratylenchus nanus*, por exemplo, apresenta um J₄ diferenciado, que persiste no solo sem se alimentar até sofrer a quarta ecdise e originar o adulto, o que somente ocorre na presença de exsudatos produzidos pelas raízes de plantas hospedeiras. Na espécie *Bursaphelenchus xylophilus*,

conhecida como o nematoide da murcha dos pinheiros (também tratada no capítulo 9), é igualmente no J₄ que o atraso no desenvolvimento acontece, caracterizando o juvenil de subsistência; esse juvenil tem resistência especial a condições adversas, em particular ao dessecamento, pois é o estádio no qual o nematoide é transportado foreticamente por um inseto vetor (um besouro) da parte aérea de um pinheiro já doente a outro ainda sadio, onde reinicia o parasitismo.

Algumas outras estratégias de sobrevivência não estão ainda tão bem entendidas como a quiescência. Tais estratégias, referidas no conjunto como diapausa, diferem da quiescência por não serem reversíveis com o tempo e por exigirem estímulo adicional para a quebra do estado de dormência mesmo que as condições ambientes, antes muito adversas, já tenham se tornado favoráveis novamente. É mecanismo bem comum entre nematoides zooparasitas, mas ocorrente também entre fitonematoides, como em certas espécies de nematoides de galhas (*Meloidogyne* spp.) e de cistos (*Globodera* e *Heterodera* spp.) encontradas principalmente nos países de clima temperado, com inverno rigoroso.

A diapausa é uma condição adaptativa induzida por fatores endógenos em certas regiões geográficas, pela qual o nematoide permanece naturalmente dormente durante período de condição desfavorável bem definido, retomando o ciclo biológico logo que este se completa. Embora outros fatores possam estar envolvidos, a temperatura é aquele que com maior frequência afeta negativamente os nematoides fitoparasitas e induz diapausa. É o caso típico de nematoides que entram em diapausa no estádio de ovo (em *Meloidogyne*, no interior de restos vegetais enterrados no solo, e, em *Heterodera* e *Globodera*, dentro dos cistos) para poder suportar as temperaturas muito baixas do inverno, advindo a eclosão “sincrônica” dos J₂s assim que se inicia a primavera e o solo fica mais aquecido.

Não obstante o mais comum seja a diapausa acontecer no ovo, pode também ser expressa por outros estádios, como os J₂s, no caso de *Meloidogyne naasi*. Esta espécie é parasita de gramíneas em quase toda a Europa e produz apenas uma geração de ovos no fim da safra de verão, os quais ficam agregados no interior de massa gelatinosa protetora. A embriogênese não se inicia de imediato porque durante o outono e principalmente o inverno a temperatura cai de 20 para 5°C. Com isso, o processo só é retomado e avança até os J₂s estarem formados dentro dos ovos no início da primavera, com o aumento paulatino da temperatura, e apenas bem tarde nessa estação é que irão eclodir de forma maciça.

4.3. Fatores que afetam as populações de fitonematoides

Sob condições de campo, muitas espécies de nematoides de diferentes hábitos alimentares coexistem, formando comunidades. As composições, qualitativa e quantitativa, de cada uma dessas comunidades podem variar consideravelmente na dependência dos fatores bióticos e abióticos ocorrentes, os quais afetam as densidades populacionais de cada espécie. Não obstante os estudos sobre comunidades de nematoides tenham se tornado bem mais frequentes nas duas últimas décadas, aqueles relativos à ecologia dos fitonematoides ainda se limitam, em sua grande maioria, a análises pontuais da dinâmica populacional, sob condições controladas, de algumas das mais conhecidas e importantes espécies de gêneros como *Globodera*, *Heterodera*, *Meloidogyne* e *Pratylenchus*.

Embora se saiba da ocorrência comum de interações entre os fatores ambientais, alguns deles têm sido considerados mais relevantes do que outros e, entre os abióticos, a temperatura e a umidade do solo são tidos como os mais importantes, além da textura, da aeração, do pH e outros.

A temperatura afeta diretamente a taxa de metabolismo dos nematoides e pode induzir tanto criobiose como termobiose em diversas espécies. Existem temperaturas definidas como ‘ótima’ e ‘subótima’ para os diferentes aspectos do desenvolvimento, a saber, embriogênese, eclosão, crescimento e reprodução.

A faixa de 25-30°C tem sido considerada bem adequada ao curso da embriogênese para a maioria dos fitonematoides, exceto alguns de ocorrência típica em países de clima temperado, onde temperaturas mais baixas acontecem durante boa parte do ano; ressalte-se que umidade muito baixa no solo por período mais longo pode retardar ou provocar a interrupção da embriogênese. Quanto à eclosão, é claramente afetada pela temperatura e a intensidade do efeito desse fator varia com as espécies. Por exemplo, em *Meloidogyne javanica*, verificou-se que a eclosão a 25°C é duas vezes mais rápida que a 20°C e quatro vezes que a 15°C, sendo a faixa ótima de 25-30°C. Já para *Ditylenchus dipsaci*, relatado mais comumente nas zonas de clima ameno ou mesmo frio, subtropical e temperada, a faixa ótima é de 15-20°C. Em relação aos nematoides de cistos, duas espécies muito importantes, *Globodera pallida* e *G. rostochiensis*, predominantes em áreas de cultivo de batata de países europeus com frequentes temperaturas baixas, têm como temperatura ótima 16°C e mínima 8°C, não ocorrendo eclosão acima de 30°C; já para *Heterodera zae*, parasita

comum de milho e outras gramíneas na zona tropical, a faixa ótima é de 27-30°C e a eclosão só não se efetiva acima de 40°C.

Em se tratando do crescimento, os muitos estudos já conduzidos tratando do assunto possibilitaram estabelecer para as principais espécies ocorrentes em países tropicais e subtropicais (*Helicotylenchus multicinctus*, *Heterodera glycines*, *Hirschmanniella oryzae*, *Meloidogyne exigua*, *M. incognita*, *M. javanica*, *Pratylenchus brachyurus*, *P. coffeae*, *Radopholus similis*, *Rotylenchulus reniformis*, *Scutellonema bradys* e *Tylenchulus semipenetrans*) que a faixa de temperatura mínima para sobrevivência é de 5-10°C, para o exercício normal das atividades metabólicas de 15-22°C e a ideal ou ótima de 24-30°C; acima de 33°C, há limitação nas atividades gerais e 40°C é a temperatura máxima para sobrevivência. Da mesma forma, nos casos de espécies melhor adaptadas à zona temperada, como *D. dipsaci*, *G. pallida*, *G. rostochiensis*, *Heterodera avenae*, *H. schachtii*, *Meloidogyne chitwoodi*, *M. hapla*, *M. naasi* e *Pratylenchus penetrans*, a temperatura mínima para sobrevivência é de 0°C, para o exercício normal das atividades a faixa é de 13-17°C e a ideal ou ótima de 18-25°C; acima de 32°C, há limitação nas atividades gerais e a faixa de 36-40°C é a máxima para sobrevivência.

Por último, em relação às faixas ótimas para a reprodução, prevalecem quase as mesmas variações observadas para o crescimento, ficando na dependência da maior ou menor adaptação de cada fitonematoide à zona geográfica em que concentra a sua distribuição. Assim, são exemplos de faixas ideais para a reprodução, as de 18-22°C para *D. dipsaci*, de 20-25 °C para *M. hapla*, de 27-30°C para *M. javanica* e de 28-30°C para *P. brachyurus*, *Rotylenchulus parvus* e *Tylenchorhynchus annulatus*.

Sob temperaturas extremas, muito altas ou baixas, a atividade metabólica diminui e, eventualmente, pode cessar. Contudo, os efeitos individuais das temperaturas muito altas ou baixas são diferentes. À medida que a temperatura decresce, a taxa metabólica se reduz até chegar à energia cinética mínima necessária para a manutenção das atividades básicas do nematoide, sem que ocorra a desnaturação das proteínas. Portanto, dentro de certos limites, o processo se mostra reversível, e isso se aplica ao estado quiescente de criobiose. Assim, a maioria dos fitonematóides, exceto aqueles adaptados especificamente à zona tropical, pode se alimentar e reproduzir normalmente até a 10°C, mas sob temperaturas mais baixas, o desenvolvimento é retardado e pode mesmo não ocorrer. Na zona temperada, várias

espécies toleram períodos de congelamento do solo durante o inverno, e os ovos, juvenis e adultos conseguem sobreviver, por vezes, a temperaturas abaixo de zero.

De outra parte, temperaturas muito elevadas causam destruição de proteínas e têm efeitos drásticos também sobre outras funções biológicas, com o resultado de que, quando o metabolismo cessa, os danos causados ao nematoide não são reversíveis. Apesar disso, a termobiose pode ocorrer porque a temperatura letal (= *thermal death point*) usualmente é mais alta que a temperatura ótima, o que possibilita ao nematoide resistir temporariamente a estresses devidos ao calor excessivo (fig. 4.5). De maneira geral, juvenis e adultos não conseguem se desenvolver a 33-35°C e suas atividades metabólicas cessam a 40°C. No nematoide de cisto da soja, *Heterodera glycines*, os J₂s eclodem na faixa de 20 a 30°C, porém, a 36°C, a embriogênese é interrompida e o nematoide, ainda em formação, morre dentro do ovo.

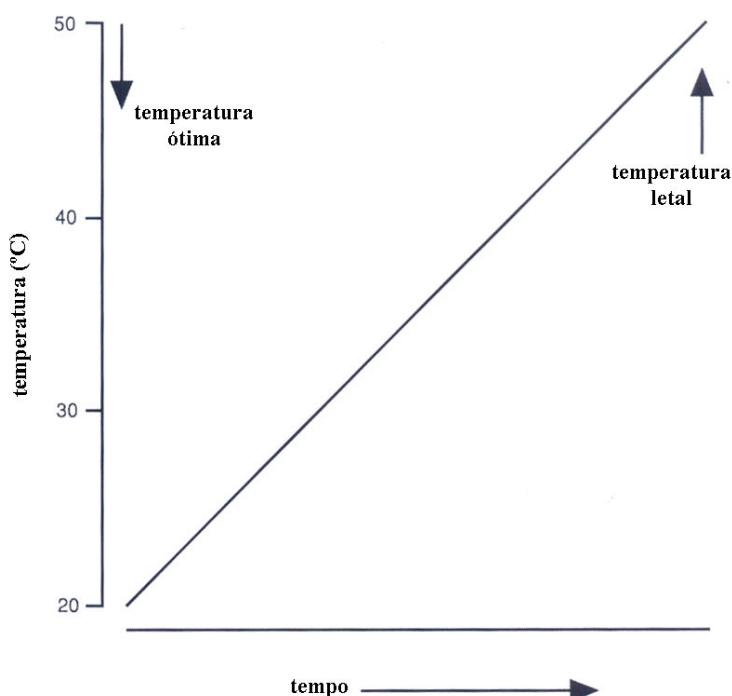


Figura 4.5 – Efeito do aumento da temperatura sobre um nematoide hipotético (de G. Vannier).

A umidade do solo é outro fator destacado que influi na sobrevivência e distribuição dos fitonematoides. Os nematoides movem-se no filme de água existente no entorno das partículas do solo. Consequentemente, as propriedades do solo que se relacionam com a

porosidade, o tamanho das partículas e a capacidade de retenção de água, exercem forte influência no comportamento dos nematoides e, indiretamente, na intensidade dos danos que podem causar às culturas. Fitonematoides mostram preferência por teores de água no solo ligeiramente inferiores à chamada capacidade de campo e, com honrosas exceções, se adaptam bem melhor aos solos mais leves, arenosos, do que aos mais pesados, argilosos.

O tamanho das partículas do solo é fator geralmente determinante na sua porosidade e, portanto, afeta diretamente a locomoção dos nematoides. Juvenis de *Heterodera schachtii*, o nematoide de cisto da beterraba açucareira, evidenciaram maior movimentação em solo com diâmetros das partículas variando de 150 a 250 µm do que em outro onde os diâmetros variavam de 75 a 150 µm (fig. 4.6); o mesmo foi verificado para adultos de *Ditylenchus dipsaci*, o nematoide dos caules e bulbos, de corpos mais longos, que migraram com mais facilidade em solo com partículas de diâmetros maiores (250-500 µm) em relação a outro onde os diâmetros eram menores (150-250 µm); essas observações de que a macroporosidade favoreceu o deslocamento dessas espécies no solo pode ser extrapolada, provavelmente, a muitos outros fitonematoides da subclasse Secernentia e até aos membros de Dorylaimia, como os longidorídeos, de corpos bastante longos (3-10 mm).

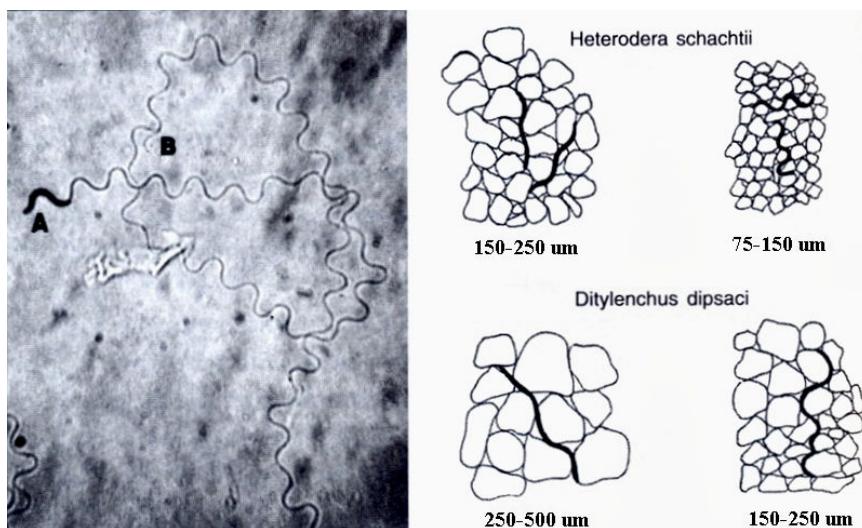


Figura 4.6 – Movimento serpenteiforme de J₂ de *Meloidogyne* sp. (esq.) em placa contendo ágar; deslocamento comparativo de duas espécies (dir.) em solos com diferentes porosidades (de R. Sandstedt e H. R. Wallace).

Entre os fatores bióticos, a planta hospedeira é o mais importante por ter influência direta, a um só tempo, em vários aspectos bioecológicos dos fitonematoides, como duração do ciclo, razão sexual, taxa reprodutiva, dinâmica populacional e distribuição no solo,

alguns dos quais já tratados brevemente no capítulo 3. Em adição, interage de modo intenso com outros fatores bióticos, como as práticas agronômicas adotadas pelo produtor rural e os vários tipos de organismos componentes da biota presentes nas áreas infestadas.

4.4. Aspectos epidemiológicos das fitonematoses

Para se buscar explicações a certos fatos observados no campo em culturas atacadas por fitonematoides ao longo de sucessivos anos, muitas vezes é preciso que se conheçam alguns aspectos básicos tanto da distribuição de tais parasitas no solo como de seus agentes de dispersão a curtas, médias e longas distâncias.

É oportuno que se diga, desde logo, que a epidemiologia das fitonematoses, salvo exceções, no geral não segue os modelos bem conhecidos e já consagrados que se aplicam a muitos fungos fitopatogênicos e a outros agentes causais de importantes doenças estudados no âmbito da Fitopatologia. Para facilitar o desenvolvimento deste tópico sem torná-lo muito extenso, pois é bem abrangente, vamos considerar, arbitrariamente, que as condições gerais ligadas à planta hospedeira (suscetibilidade/resistência) e ao ambiente (estas, já brevemente comentadas neste capítulo) fossem normalmente favoráveis, concentrando, assim, a atenção em aspectos referentes ao patógeno, ou seja, aos fitonematoides.

4.4.1. Distribuição no solo

A distribuição local de fitonematoides em uma área cultivada infestada, entendida como processo distinto da dispersão ou disseminação, pode variar em três dimensões espaciais e ao longo do tempo.

A distribuição horizontal de fitonematoides segue modelo ou padrão definido como “agregado” (= *clustered*). Entre as causas mais relevantes para a agregação dos nematoides fitoparasitas no solo estão: i) produção de centenas de ovos em “massas” ou no interior de cistos pelas fêmeas sedentárias de gêneros como *Meloidogyne*, *Rotylenchulus*, *Globodera* e *Heterodera*; ii) competição entre membros da microfauna e microflora locais por nutrientes e por espaço; iii) práticas agronômicas que podem causar, de forma localizada, redução nos níveis populacionais de certas espécies e aumento nos de outras; iv) boa compatibilidade entre determinados taxa de fitonematoides e a(s) planta(s) hospedeira(s) cultivada(s) na área, como no sistema de sucessão. A distribuição horizontal também pode variar com o

tempo, isto é, ao longo do ciclo vegetativo da cultura, em se tratando de anuais, ou durante as estações do ano nos casos de cultivos perenes; nestes últimos, por exemplo, costumam ocorrer marcantes aumentos populacionais de fitonematoídes no outono e principalmente na primavera, quando se tem intensa formação de novas raízes (= radicelas).

Embora não seja usual, também não é raro que se obtenham variações apreciáveis nas densidades populacionais de fitonematoídes determinadas em amostras coletadas em lados opostos de uma árvore, ou junto a plantas localizadas em fileiras relativamente próximas dentro da lavoura, o que bem evidencia o quanto difícil é a realização de estimativas dessa natureza e quanto imprecisos podem ser tais resultados.

Tradicionalmente, distribuições agregadas são descritas por arranjos ou modelos do tipo binomial negativo. Nos últimos 20 anos, com auxílio de certas técnicas de aplicação recente na Fitonematologia, como as geoestatísticas, tem sido possível a criação de mapas tridimensionais (= *kriging maps*) que indicam com clareza as agregações de determinadas espécies numa dada área amostrada (fig. 4.7). Esse método, associado a outros, como os de sensoriamento remoto, podem ensejar ao agricultor definir com alta precisão as áreas no interior da lavoura – as manchas ou “reboleiras” – em que os níveis populacionais das espécies-alvo de fitonematoídes ocorrentes estejam muito altos e realizar o controle delas com produtos nematicidas não na área toda, mas restrito só aos seus limites ou perímetros.

A distribuição vertical, por sua vez, varia na dependência da espécie de nematoide fitoparasita considerada, de sua cultura hospedeira e, de modo significativo, da textura do solo. Apesar disso, amostragens conduzidas nos 20 a 30 cm superficiais da camada arável do solo normalmente possibilitam estimativas razoáveis da densidade populacional para a maioria dos taxas filiados à subclasse Secernentia. Isso vale também para as subclasses Dorylaimia e Enoplia, porém, nesses casos, há exceções, pois certas espécies ocorrem predominantemente em profundidades bem maiores, como *Trichodorus viruliferus* (50-60 cm), *Longidorus macrosoma* (70-80 cm) e *Xiphinema index* (120-180 cm). Em um dado gênero, ocorrendo em certo local, é até possível que duas espécies coexistam vivendo em diferentes profundidades; no Brasil, há relato de *Xiphinema surinamense* em solo de uma floresta, aparecendo quase exclusivamente nos 25 cm mais superficiais, e de *X. machoni* no mesmo local, mas apenas em profundidades maiores que 50 cm.

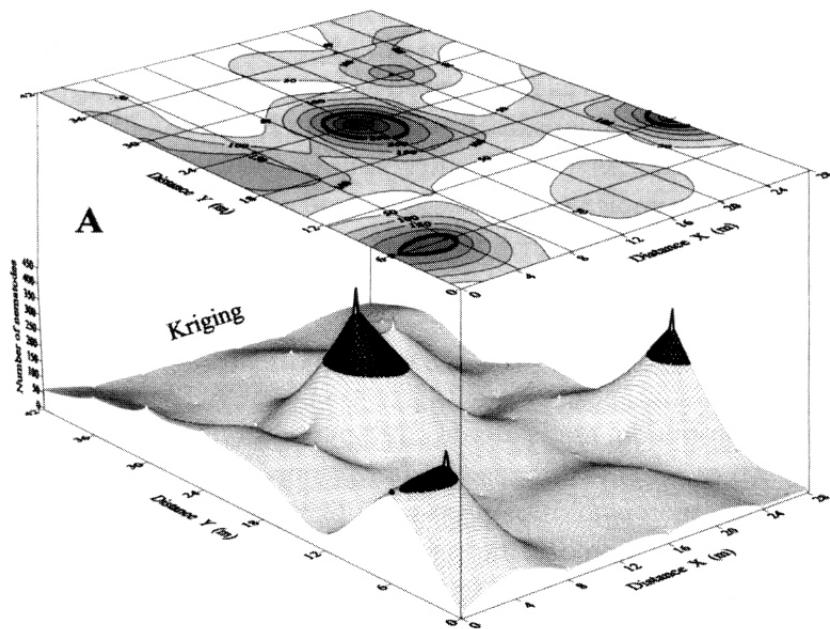


Figura 4.7 – *Kriging map* ilustrando a distribuição fortemente agregada de *Rotylenchulus reniformis*, o nematoide reniforme, em manchas ou “reboleiras” (áreas escuras) em lavoura de algodão (de P. R. Farias).

Muitas vezes, alguns fatores considerados incapazes de influir na distribuição dos fitonematoídes podem ter relevância maior do que a imaginada. Por exemplo, num pomar cítrico, o sombreamento por laranjeiras pode causar redução na temperatura do solo nas áreas sombreadas em relação às não sombreadas; em um estudo, verificou-se que *Radopholus similis*, o nematoide cavernícola, ocorreu em populações mais altas a menores profundidades nas áreas sombreadas do que nas não sombreadas, embora houvesse raízes abundantes em ambas as áreas e a diferentes profundidades.

4.4.2. Dispersão

A locomoção dos fitonematoídes é principalmente serpentiforme (fig. 4.5), embora em alguns grupos, como nos nematoídes ditos anelados, seja do tipo “estica e puxa” (ver capítulo 2). Portanto, um primeiro ponto relevante a ser considerado é que a dispersão, ou disseminação, de fitonematoídes no solo se fosse realizada exclusivamente através de movimentos próprios seria bastante limitada, sendo plausível estimar que não excedesse a alguns centímetros durante toda uma safra agrícola.

Diferentemente de certos insetos tidos como pragas agrícolas, que podem voar, ou mesmo ácaros e principalmente fungos que podem se projetar no ar por mecanismos

especializados e ser levados a consideráveis distâncias (dentro da própria lavoura ou para áreas vizinhas), a ampla maioria dos fitonematoídes que ataca raízes de plantas não desenvolveu estruturas ou estratégias que os habilitassem a deixar o solo e se dispersar rapidamente. Exceções a essa regra podem ser citadas, como no caso de cistos (fêmeas mortas, de tegumento rígido, contendo muitos ovos) de *Heterodera glycines* que foram arrastados do solo de plantação de soja da região Centro-Oeste do Brasil durante forte ventania e coletados em armadilha adesiva a 30 m de altura! Mas, tais relatos são raros.

Os únicos fitonematoídes que podem ter propagação rápida e eficiente dentro da cultura durante um dado ciclo de cultivo são os parasitas de órgãos da parte aérea, como principalmente algumas espécies de *Aphelenchoides* e de *Bursaphelenchus*. Estas últimas, como *B. cocophilus* e *B. xylophilus*, costumam ser transportadas, foreticamente, de plantas doentes a sadias por insetos-praga (geralmente besouros, caracterizando uma disseminação entomófila), tanto a curtas distâncias, dentro das plantações, como a distâncias maiores, alcançando áreas de cultivo vizinhas; para tanto, apresentam em seus ciclos de vida um estádio biológico diferenciado, com maior resistência ao dessecamento (ver capítulo 9). No caso de *Aphelenchoides*, espécies como *A. besseyi*, *A. fragariae* e *A. ritzemabosi*, parasitas comuns de folhas de cultivos como arroz, crisântemo e morango, podem passar facilmente de plantas atacadas a outras vizinhas ainda sadias durante chuvas, sendo os espécimes transferidos através de respingos ou contato entre os limbos foliares. Vale reiterar que essas constituem as únicas situações em que a dispersão dos fitonematoídes se dá de forma ágil e a propagação da nematose possibilita que elevado número de plantas seja contaminado durante apenas um ciclo de cultivo da cultura anual hospedeira, à semelhança do que ocorre, por exemplo, com muitas doenças fúngicas.

A esta altura, uma questão que emerge naturalmente é: se os fitonematoídes em geral não conseguem se deslocar muito à custa de seus esforços, como se dispersam então a curtas (dentro das lavouras) e longas distâncias (entre plantações próximas, de uma região a outra do país e mesmo de um continente a outro)?

A resposta é que há diversos caminhos disponíveis para isso, ou agentes capazes de promover tal disseminação, sendo, de longe, a *intervenção humana* o mais importante e decisivo deles. Sim, embora involuntária ou, na maioria das vezes, inadvertidamente, tem

sido o homem o maior responsável por prover os fitonematoídes com meios eficazes para se dispersar a curtas ou longas distâncias.

A disseminação a curta distância em culturas anuais frequentemente está associada à realização de certas práticas agrícolas em pré-plantio, com o solo relativamente úmido. O movimento de máquinas e implementos nessas condições de campo visando ao preparo do solo, como nas arações e gradagens, por exemplo, pode contribuir significativamente a uma ampliação na infestação em uma determinada gleba de cultivo, alastrando os fitonematoídes a partir de “reboleiras” remanescentes da safra anterior (fig. 4.8). Isso foi uma constante no passado, mas se tornou fato bastante atenuado nas últimas décadas pela adoção do sistema de plantio direto, em que se prioriza a formação de palhada sobre o solo durante a sucessão de cultivos programados e, portanto, a movimentação a que este é exposto é mínima.



Figura 4.8 – “Reboleiras” crescentes em monocultura de algodão no plantio convencional (esq.) com intensa movimentação durante o preparo do solo e palhada formada (dir.) no plantio direto (de J. Rich e Globo Rural).

Também constituem agente relevante de dispersão de fitonematoídes dentro de plantações os movimentos de água de superfície consequentes a fortes chuvas; sem dúvida, as enxurradas, em especial nos terrenos com certa declividade, erodem o solo infestado e podem carregar os fitonematoídes de partes mais altas da lavoura para outras, em particular para as baixadas, onde acabam ocorrendo níveis populacionais mais elevados. Embora de impacto bem menor que as enxurradas, o fluxo superficial de água devido ao emprego de certos tipos de irrigação pode igualmente favorecer a dispersão de fitonematoídes no âmbito interno de plantações.

Outros agentes de disseminação de fitonematoídes a curta distância citados na literatura nematológica, aparentemente de pouca importância, exceto em certas situações específicas, seriam: i) a deposição de excrementos contaminados por ovos (como os de

Meloidogyne e *Pratylenchus*) ou cistos (de *Globodera* e *Heterodera*) por animais, em especial mamíferos, que pastassem nas plantações ou simplesmente tivessem acesso livre a elas; ii) utilização descuidada de peças de vestuário – principalmente botas - pelos trabalhadores rurais em dias chuvosos, prestando-se a transportar solo aderente de áreas infestadas por fitonematoídes a outras ainda não infestadas; e iii) em culturas perenes, uso de mudas produzidas localmente, ou seja, em viveiro da própria propriedade, para fins de replantio ou início de novos plantios, porque, nesses casos, torna-se bem maior a chance de se empregar solo infestado por fitonematoídes no preparo das mudas, obtido de áreas adjacentes ao viveiro.

A disseminação de fitonematoídes a longa distância, por sua vez, está associada principalmente ao comércio internacional de material de propagação vegetal. De fato, em todo o mundo, nos séculos XVIII, XIX e durante a maior parte do século XX, prevaleceu livre e indiscriminado trânsito de mudas de plantas entre os diversos continentes, o que propiciou enormes facilidades a que diversas importantes espécies de fitonematoídes pudessem ter suas distribuições geográficas significativamente ampliadas. Entre outros, o nematoide cavernícola *Radopholus similis*, parasita extremamente comum de bananeiras, pode ser usado como bom exemplo. Essa espécie, originalmente descrita das Ilhas Fiji, é nativa da chamada “região australiana” e foi a partir de lá, através de mudas contaminadas, que se dispersou para praticamente todos os países produtores da musácea, exceto talvez Israel; também não ocorre no Japão, onde sua introdução tem sido evitada para não atingir o cultivo local de pimenteiras, e não de bananeiras. No Brasil, sua presença foi relatada inicialmente no litoral do estado de São Paulo, de onde mudas atacadas foram depois levadas a outras áreas de produção, como o interior de Minas Gerais e da Bahia; também se tornou bem conhecida a sua introdução, pela mesma via, no interior do estado do Pará, na região de Tomé-Açú, nos anos 1970, quando empresa japonesa tentou lá instalar uma colônia rural apoiada, em boa parte, nos cultivos da banana e da pimenta.

Outras espécies que foram - e algumas ainda têm sido - disseminadas globalmente por materiais de propagação vegetativa contaminados são: *Bursaphelenchus xylophilus*, *D. dipsaci*, *G. rostochiensis*, *T. semipenetrans* e *Xiphinema index*. Infelizmente, a criação e subsequente aplicação de medidas legislativas destinadas a coibir tal tipo de trânsito de mudas em muitos países se deram bem tarde, inclusive no Brasil. Todavia, embora o

estrago maior já tenha sido feito, o estabelecimento de cuidados quarentenários é sempre desejável, pois, como no caso brasileiro, persiste ainda o risco de introdução de várias espécies relatadas em países vizinhos, como *Nacobbus aberrans* e as já mencionadas *B. xylophilus*, *G. rostochiensis* e *X. index*.

A implantação de métodos restritivos ou impeditivos a tal tipo de comércio, porém, é sabidamente difícil, pois interesses comerciais estão quase sempre envolvidos e há ainda outros aspectos complicadores. O nematoide da murcha do pinheiro, *B. xylophilus*, por exemplo, além de mudas atacadas, pode também ser disseminado através de cavacos de madeira (*Pinus spp.*) contaminados, constituindo esse um item corriqueiro de exportação dos Estados Unidos (onde a espécie sabidamente ocorre) para países europeus, mormente escandinavos. Esse fato certamente ajuda a explicar porque, apesar de um grande esforço coletivo desenvolvido pelos países da Comunidade Europeia para prevenir a entrada do nematoide no continente, ele acabou sendo detectado em Portugal em 1999 e tendo sua presença lá reafirmada em 2008. E, em 2012, um fitonematoide do gênero *Trichodorus*, de ocorrência ainda não registrada nos Estados Unidos, foi lá detectado durante fiscalização aduaneira em aeroporto na bagagem de passageiro oriundo do Canadá; exemplares desse nematoide, que é habitante usual do solo, foram obtidos, curiosamente, do corpo de um inseto tisanóptero (= tripes) que estava aderido a um fruto de pêssego possivelmente originário da Ásia. Por esse relato, tem-se ideia de quão complexa pode ser a trajetória de dispersão de fitonematoídes a longas distâncias, não se restringindo apenas à presença em mudas vegetais, e de quão eficiente necessitam ser os serviços de inspeção fitossanitária para se mostrarem de fato eficazes na tarefa de impedir o transporte internacional dos nematoides fitoparasitas.

Em resumo, tem-se que os conhecimentos mais aprofundados sobre a incidência e severidade nos casos de fitonematoses são particularmente importantes para as espécies que atacam órgãos da parte aérea de suas culturas hospedeiras mais frequentes. E, em termos de dispersão dos fitonematoídes, os agentes mais relevantes, apoiados na própria intervenção humana, são: i) o trânsito (internacional e nacional) e a utilização de mudas contaminadas; e ii) a movimentação do solo infestado, seja pela ação de chuvas fortes ou realização de práticas agrícolas quando o solo se encontra úmido.

Literatura consultada e/ou indicada para leitura.

- Demeure, Y., 1980.** Biology of the plant-parasitic nematode *Scutellonema cavenessi* Sher, 1964 : anhydrobiosis. *Revue de Nématologie* **3**:283-289.
- Evans, A.A.F. & R.N. Perry, 2009.** Survival mechanisms. In: *Root-knot nematodes*. (Perry, R.N.; M. Moens; J.L. Starr, Eds.) pp. 201-222, Wallingford, CABI.
- Monteiro, A.R., 1981.** Não se deve “plantar” nematóides. Sociedade Brasileira de Nematologia, Publicação # 5:13-20.
- Neher, D.A., 2010.** Ecology of plant and free-living nematodes in natural and agricultural soil. *Annual Review of Phytopathology* **48**:371-394.
- Norton, D.C., 1978.** *Ecology of plant-parasitic nematodes*. New York, John Wiley.
- Norton, D.C. & Niblack, T.L., 1991.** Biology and Ecology of Nematodes. In: *Manual of Agricultural Nematology*. (Nickle, W.R., Ed.) pp. 47-72. New York, Marcel Dekker.
- Womersley, C.Z.; D.A. Wharton; L.M. Higa, 1998.** Survival biology. In: *The Physiology and Biochemistry of Free-living and Plant-parasitic Nematodes*. (Perry, R.N. & D. Wright, Eds.) pp. 271-302. Wallingford, CABI.
- Wright, D.J. & R.N. Perry, 2006.** Reproduction, physiology and biochemistry. In: *Plant Nematology* (Perry, R.N. & M. Moens, Eds.) pp.188-209. Wallingford, CABI.
- Yeates, G.W., 1981.** Nematode populations in relation to soil environmental factors: A review. *Pedobiologia* **22**:312-338.

5. Interação planta-nematoide: estratégias de alimentação

5.1 Considerações iniciais

Pelo menos 15% das espécies em Nematoda são parasitas obrigatórios de plantas, estando incluídas em quatro ordens taxonômicas: Aphelenchida e Tylenchida, dentro de Secernentia, e Dorylaimida e Triplonchida, de Dorylaimia e Enoplia, respectivamente. Os taxa pertencentes a estas duas últimas são parasitas de órgãos subterrâneos, principalmente de raízes. As formas filiadas a Aphelenchida parasitam órgãos da parte aérea e os chamados ‘tilenquídeos’, que compreendem ampla maioria das espécies economicamente relevantes, atacam quaisquer partes subterrâneas (raízes, túberas, rizomas, tubérculos, frutos hipógeos), embora muito eventualmente possam infectar órgãos aéreos (caules, folhas).

Para sobreviver e conseguir reproduzir, esses nematoides necessitam alimentar-se de tecidos vegetais, em especial das raízes, obtendo nutrientes a partir do citoplasma de células vivas (fig. 5.1). Os nematoides parasitas de plantas evoluíram a partir de ancestrais com hábitos de vida livre e, para a consecução de tal processo, tiveram de passar por uma série de modificações morfológicas adaptativas.

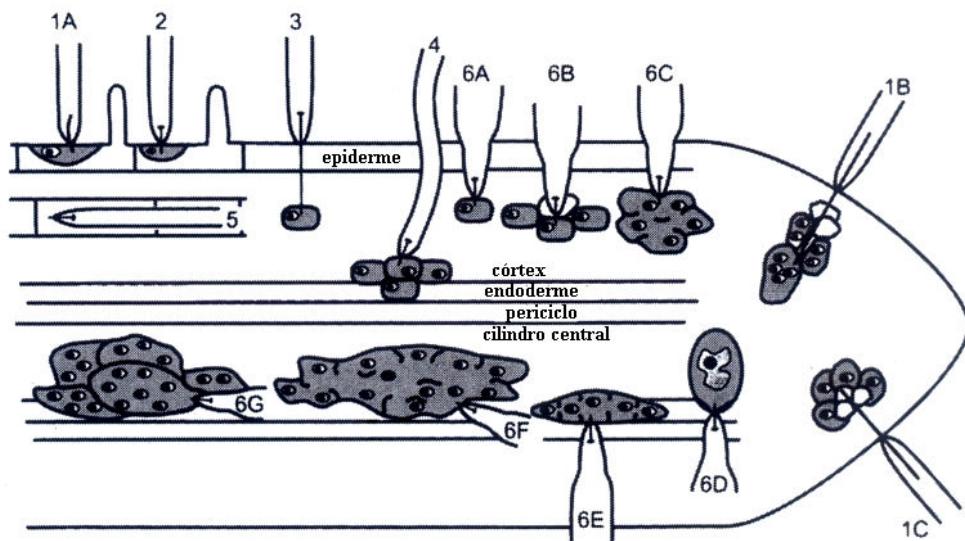


Figura 5.1 – Locais preferenciais de parasitismo nas raízes de plantas por diferentes fitonematoídes: 1A – *Trichodorus* spp.; 1B – *Xiphinema index*; 1C – *Longidorus elongatus*; 2 – *Tylenchorhynchus dubius*; 3 – *Criconemoides xenoplax*; 4 – *Helicotylenchus* spp.; 5 – *Pratylenchus* spp.; 6A – *Trophotylenchulus obscurus*; 6B – *Tylenchulus semipenetrans*; 6C – *Verutus* sp.; 6D – *Cryptodera utahensis*; 6E – *Rotylenchulus reniformis*; 6F – *Heterodera* spp.; 6G – *Meloidogyne* spp. (de U. Wyss).

A mais importante destas foi a formação de um estilete bucal canaliculado típico, que podia ser projetado para fora do estoma, além de certas alterações estruturais e funcionais ocorridas no esôfago (ver detalhes no capítulo 2); é preciso destacar, contudo, que nos fitonematoídes denominados tricodorídeos, de Triplonchida, o estilete bucal ainda é sólido, não canaliculado, ocorrendo nesse caso a formação de um tubo alimentar (*feeding tube*), a partir de secreções das glândulas esofagianas, através do qual se dá a ingestão dos nutrientes disponibilizados pela célula vegetal.

Na fase inicial de alimentação, o estilete bucal é usado para perfurar a parede celular e secreções das glândulas esofagianas são injetadas através dele no citoplasma. Durante a fase de ingestão, os nutrientes disponíveis no citoplasma liquefeito são sugados pelo estilete com auxílio da ação de bombeamento iniciada no aparelho valvular do bulbo mediano do esôfago e, depois, lançados no interior do intestino. Entre os vários grupos de nematoides, ocorrem diversas variações em relação a esse mecanismo básico de alimentação, inclusive adaptações altamente especializadas como a formação de tubos de alimentação antes citada. Os efeitos das secreções das glândulas esofagianas sobre as células vegetais parasitadas variam também entre os diferentes grupos de fitonematoídes, como será visto na sequência.

5.2. Ectoparasitas

Tanto nematoides que atuam como estritos ectoparasitas de plantas, permanecendo no solo enquanto se alimentam, como aqueles que penetram pelo menos parte de seus corpos nos tecidos vegetais, foram considerados durante muito tempo como de reduzida importância para a Agricultura. Atualmente, essa assertiva já não se sustenta e nem é aceitável na medida em que perdas econômicas devidas a esse grupo de fitonematoídes foram, e continuam a ser, verificadas em diversas culturas.

5.2.1 Classe Enoplea

Na classe Enoplea, todas as espécies são ectoparasitas migradores que se alimentam quase exclusivamente sobre raízes de plantas. As de maior importância econômica filiam-se aos gêneros *Longidorus*, *Paralongidorus* e *Xiphinema* na família Longidoridae, da ordem Dorylaimida, e *Paratrichodorus* e *Trichodorus* na família Trichodoridae, da ordem Triplonchida. A estratégia de alimentação dos longidorídeos é bem distinta daquela dos

tricodorídeos e, mesmo entre os longidorídeos, os efeitos das secreções das glândulas esofagianas sobre as células das raízes podem diferir entre as espécies de *Longidorus* e de *Xiphinema*. Vale realçar que algumas espécies de nematoides longidorídeos e tricodorídeos podem atuar como eficientes transmissores de vírus, causando grandes perdas em certas culturas, como videira, feijoeiro, fumo e outras.

5.2.1.1. Família Longidoridae

Os longidorídeos são nematoides longos e esguios, constituindo os juvenis simples versões miniaturizadas dos adultos; possuem estilete bucal canaliculado tipicamente alongado, que lembra uma agulha ou, por vezes, a lâmina de uma espada. Tal estilete, referido como odontoestilete, pode atingir comprimento de até 300 µm, tendo em sua base uma estrutura tipo encaixe, chamada de odontóforo, que na verdade já representa a primeira parte do esôfago (fig. 5.2).

Embora pequenas diferenças possam ocorrer nos comportamentos de alimentação das espécies de *Longidorus*, *Paralongidorus* e *Xiphinema*, em termos gerais as estratégias de parasitismo na família Longidoridae podem ser tidas como similares. Esses nematoides alimentam-se preferencialmente nas pontas das raízes, ou logo abaixo de tal região, embora a maioria das espécies de *Xiphinema* possa também fazê-lo sobre outras partes das raízes.

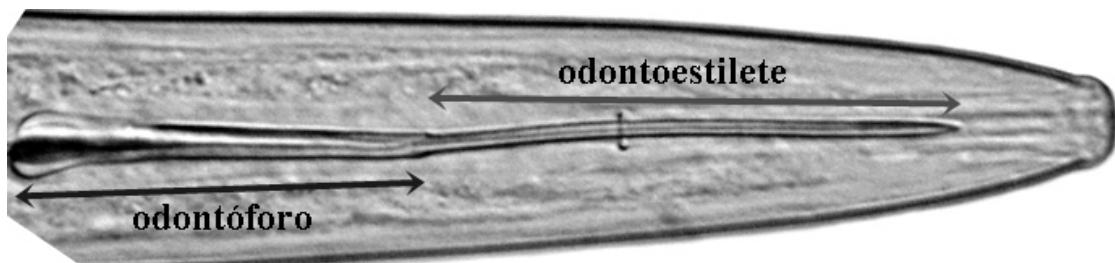


Figura 5.2 – Longidoridae/*Xiphinema*: odontoestilete longo e sua peça-encaixe, o odontóforo (de P. Mullin)

A interação *Xiphinema index*-figueira já foi investigada devidamente, inclusive com registros micrográficos das diversas etapas do processo de alimentação em raízes, sendo por isso escolhida para ilustrar aqui o mecanismo de parasitismo vegetal por longidorídeos.

Inicialmente, *X. index* insere o odontoestilete de forma gradualmente mais profunda através de uma coluna de células meristemáticas, sendo o conteúdo de cada uma ingerido

em curto período de tempo (fig. 5.3A). O nematoide inicia o processo de alimentação por repetidas arremetidas do odontoestilete contra a parede da célula até perfurá-la. Secreções granulares produzidas nas glândulas esofagianas, principalmente na dorsal, são injetadas em seguida na célula perfurada. Decorridos poucos segundos, após dois ciclos de injeção das secreções, são observadas degradação do núcleo e do citoplasma e, depois de quatro ciclos de injeção, fica evidente também um efeito sobre o nucléolo, que passa a mostrar metade de seu tamanho normal (fig. 5.3B,C). O processo completo, que inclui a rápida ingestão pelo nematoide dos nutrientes contidos no citoplasma liquefeito e leva à total degeneração da célula atacada, não demora mais que dois minutos.

Depois que o conteúdo alimentar de uma célula parasitada é “esgotado”, o estilete é movido adiante, de modo a ultrapassar o limite desta célula já morta e perfurar a célula situada logo abaixo, em maior profundidade, repetindo-se então o mecanismo descrito. Tal comportamento de sucessiva penetração e parasitismo sobre células mais profundas pode se estender até o ponto em que o odontoestilete atinja seu máximo de protração, ocorrente no geral ao alcançar o cilindro central ou vascular. Nessa situação, o estilete é retraído e, algum tempo após, o nematoide retoma a alimentação em outro local da raiz.

Com frequência, depois que o odontoestilete foi usado para a penetração através de 5 a 7 células, o nematoide inicia o estabelecimento de um sítio de alimentação (*feeding site*). Tal evento se caracteriza pela formação, no entorno da ponta do odontoestilete, de células muito crescidas ou hipertrofiadas, multinucleadas, com altos teores de DNA e evidenciando intensa atividade metabólica. Uma vez formado o sítio, o nematoide pode permanecer alimentando-se intermitentemente sobre ele por várias horas, por vezes até um dia. É comum que um dado sítio de alimentação atraia outros espécimes de *X. index*, observando-se vários deles agregados em um único local da raiz. As alterações histológicas e fisiológicas citadas, ocorrentes nas células do sítio de alimentação, são incitadas pelas secreções das glândulas esofagianas e a condição multinucleada delas é resultante de sucessivas divisões nucleares (= cariocineses) não acompanhadas de correspondentes divisões celulares (= citocineses). Tais células modificadas, usualmente vistas ao redor de células já mortas (Fig. 5.3D), causam crescimento anormal das pontas de raízes (figs. 5.3E e 5.4), denominadas galhas apicais (*root-tip galls*).

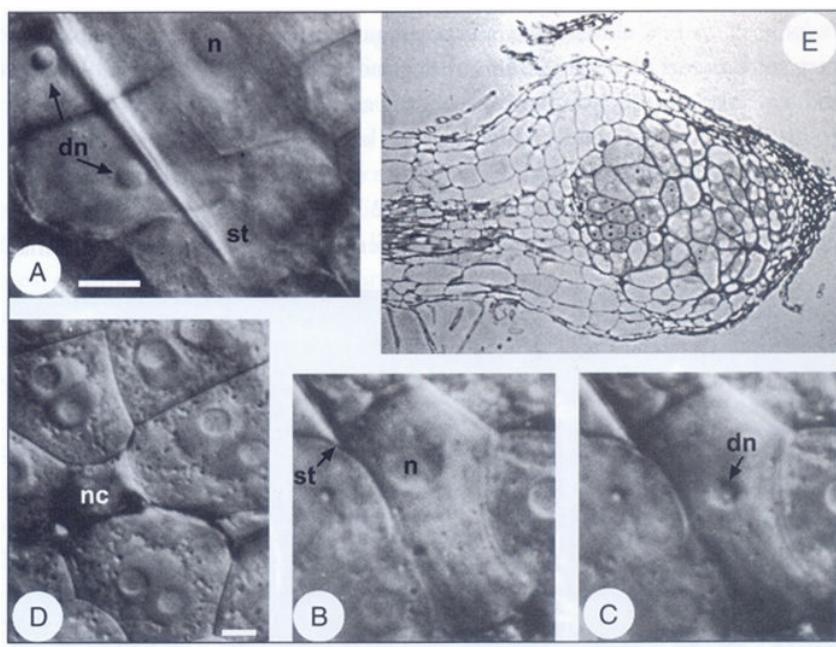


Figura 5.3 – Alimentação de *Xiphinema index* sobre raízes de figueira: A- ponta do odontoestilete (st) durante a progressiva penetração em células na ponta da raiz (dn = nucléolos degradados de duas células já atacadas; n = nucléolo de uma célula não parasitada); B- alterações celulares após dois ciclos de injeção de secreções esofagianas (st = ponta do odontoestilete; n = nucléolo); C- nucléolo degradado ao final do período de sucção do conteúdo celular; D- células binucleadas contornando célula já morta (nc); E- células multinucleadas, anormalmente crescidas, originando uma galha apical (de U. Wyss e W. M. Robertson).



Figura 5.4 – Galhas apicais incitadas *Xiphinema diversicaudatum* em raízes de roseira (do ARS/USDA).

A alimentação do nematoide sobre as células multinucleadas no interior da galha se dá de modo similar ao mencionado para as células uninucleadas, sendo, porém, mais longo o período necessário para o consumo total de seus conteúdos.

O parasitismo por espécies de *Longidorus* e de *Paralongidorus* difere em vários aspectos daquele descrito para *Xiphinema*. O nematoide utiliza, então, o odontoestilete para penetrar rapidamente através de uma coluna de células na ponta da raiz. Isto feito, fica paralisado por cerca de 30 a 60 minutos, período no qual injeta ocasionalmente secreções das glândulas esofagianas no interior de uma dada célula. A partir daí, inicia-se a ingestão do conteúdo alimentar produzido nesse sítio específico, que pode se estender por horas, sendo brevemente interrompido por vezes, para novos ciclos de injeção. Estima-se que, durante uma hora de ingestão, o nematoide consuma o equivalente ao volume de 40 células! A ponta do odontoestilete permanece imóvel dentro da célula durante a ingestão e a degradação progressiva da parede da célula atacada resulta no aparecimento de uma ampla cavidade no tecido adjacente. As alterações induzidas levam à formação de galhas apicais muito semelhantes na aparência àquelas incitadas por *Xiphinema*.

Em vista dos mecanismos descritos, fica evidente que, dependendo do nível populacional do nematoide longidorídeo ocorrente numa determinada área agrícola e da compatibilidade observada na interação, o tamanho e a funcionalidade do sistema radicular da planta hospedeira pode ser significativamente afetado, com consequentes reduções no crescimento vegetativo e na capacidade produtiva da cultura.

5.2.1.2. Família Trichodoridae

Os tricodorídeos, particularmente aqueles pertencentes aos gêneros *Paratrichodorus* e *Trichodorus*, são nematoides conhecidos pelos danos diretos que podem causar às raízes das plantas e pela capacidade que algumas de suas espécies possuem de atuar como vetores de vírus do gênero *Tobravirus*. São os únicos fitonematoídes que apresentam estilete bucal sólido, curto (15 µm de comprimento) e tipicamente recurvado, chamado de onquioestilete (fig. 5.5). Como tal tipo de estilete é muito curto, não possibilitando penetração em células subepidérmicas, a alimentação se limita exclusivamente a células epidérmicas superficiais e pelos radiculares.

Outra característica peculiar aos tricodorídeos é que, durante o ciclo de alimentação sobre célula vegetal, eles protraem e retraem contínua e rapidamente o onquioestilete e esse movimento cria uma sucção que os auxilia a “bombar” o conteúdo celular através da luz do esôfago até chegar ao intestino. Uma pequena “câmara de bombeamento” fica localizada

próxima à parte posterior do bulbo esofágiano e se abre e fecha por contrações musculares. Tais contrações originam um movimento em forma de onda ao longo da câmara, sendo a direção desse movimento reversível. Portanto, no começo do ciclo de alimentação, a câmara pode ser usada para forçar a entrada das secreções das glândulas esofágianas no interior da célula vegetal e, subsequentemente, o movimento é revertido de forma a permitir que o conteúdo celular seja bombeado ao longo do esôfago até ser lançado no intestino.

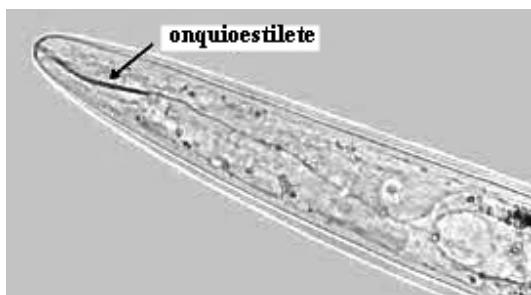


Figura 5.5 – Estilete bucal do tipo onquioestilete, típico dos nematoides tricodorídeos (de Univ. da Florida)

Como verificado no parasitismo de *Trichodorus similis* sobre pelo radicular em planta de fumo, uma vez localizada uma raiz, o nematoide move seus lábios sobre a superfície dela até definir um potencial sítio de alimentação. Em seguida, o onquioestilete é arremetido repetidamente contra a parede celular de modo a perfurá-la. Secreções das glândulas esofágianas são prontamente liberadas e, simultaneamente ao que tudo indica, parte delas inicia a formação de um tubo de alimentação enquanto outras penetram o interior da célula e passam a liquefazer o citoplasma e o núcleo, que ficam agregados junto ao ponto em que o onquioestilete perfurou a parede (figs. 5.6A,B).

O tubo de alimentação, flexível, fica firmemente preso à parede celular após penetrá-la parcialmente, possibilitando assim a subsequente ingestão de alimento pelo nematoide; essa estrutura permanece “ancorada” na parede celular mesmo depois que o nematoide já abandonou o sítio, podendo ser visualizada sem maiores dificuldades ao microscópio convencional (fig. 5.6C).

Como com os longidorídeos, todo o processo de alimentação sobre uma célula (perfuração da parede, injeção e ingestão) se completa em cerca de dois minutos, embora possa se estender até seis minutos. As células parasitadas morrem e necrosam pouco tempo após o nematoide deixar o local.

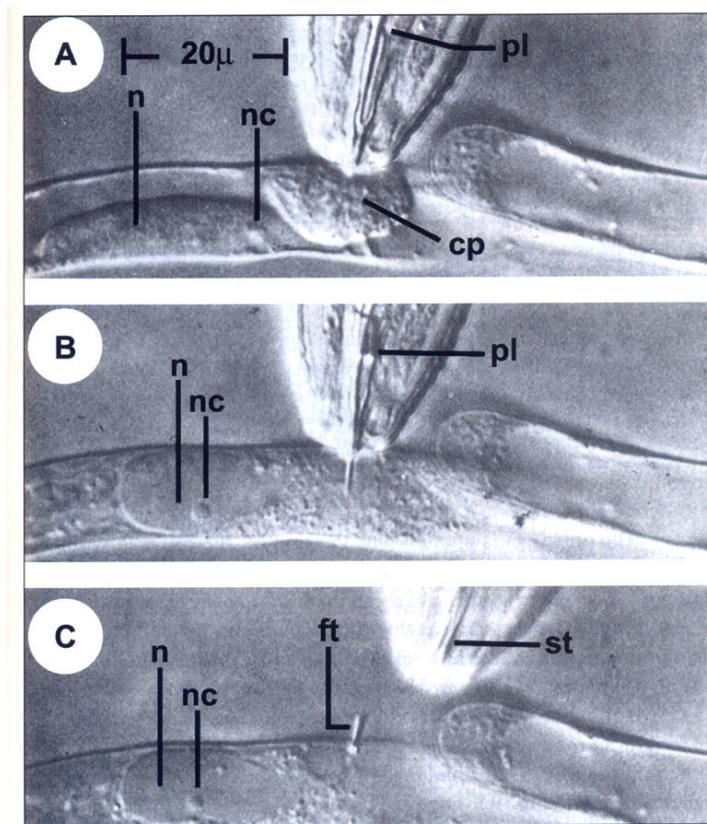


Figura 5.6 – Estratégia de alimentação em tricodorídeos: A- o citoplasma se mostra coagulado (cp) junto ao ponto em que houve a perfuração da parede celular; B- núcleo (n) e nucléolo (nc) ficam agregados próximos ao sítio de alimentação; C- o tubo de alimentação (ft) permanece “ancorado” na parede celular mesmo após o nematoide abandonar o local. Outras abreviaturas: pl = luz do esôfago; st = onquioestilete (de U. Wyss).

É oportuno ressaltar que ao longo dos períodos de parasitismo sobre raízes, que podem durar por uma ou duas horas, o nematoide chega a perfurar várias células, mas as abandona em seguida sem causar-lhes danos visíveis; acredita-se que seja nessa ocasião que possam transmitir partículas de vírus (*Tobravirus*, no caso) às células, nos casos das espécies com capacidade já comprovada de atuar como vetores.

Em comparação com os longidorídeos, os tricodorídeos aparentemente causam danos menores às plantas hospedeiras pelo fato de o parasitismo ficar mais restrito às células epidérmicas e/ou subepidérmicas. Todavia, tal parasitismo resulta, com certa frequência, no aparecimento de numerosas raízes anormalmente curtas e com a parte apical engrossada, referidas como “raízes em coto”, ou *stubby-roots* em inglês (fig. 5.7), ficando o sistema radicular raso e pouco desenvolvido. Portanto, pelo menos nas interações em que

essa sintomatologia é observada, as culturas atacadas podem vir a sofrer marcante redução no crescimento e na produtividade, como já mencionado para os nematoides longidorídeos.



Figura 5.7 – Raízes em coto (*stubby-roots*) causadas por nematoide tricodorídeo em fumo (de C. E. Taylor).

5.2.2 Classe Chromadorea

Nas ordens Tylenchida e Aphelenchida, pertencentes à classe Chromadorea e subclasse Secernentia, estão incluídos vários grupos de fitonematoides que desenvolveram estratégias distintas de alimentação. Nos gêneros *Helicotylenchus* e *Tylenchorhynchus*, por exemplo, fitoparasitas migradores de estomatoestilete curto, os espécimes se alimentam sobre pelos radiculares e células epidérmicas, ou mais raramente subepidérmicas. Por outro lado, formas esguias e migradoras com longos estomatoestiletes, como as espécies de *Belonolaimus* e *Dolichodorus* ou obesas e sedentárias como as de *Cacopaurus* e *Gracilaculus*, podem explorar tecidos mais profundos das raízes durante o parasitismo.

Começando pela ordem Tylenchida, tem-se que *Tylenchorhynchus dubius* parasita pelos radiculares e células epidérmicas de raízes de largo círculo de plantas (figs. 5.8 e 5.9). O dano causado por esta espécie é considerado menos severo que o devido aos nematoides tricodorídeos, pois só esporadicamente são responsáveis pela morte das células atacadas.

O processo se inicia com perfuração da parede celular e segue rapidamente com a injeção das secreções das glândulas esofagianas, as quais provocam agregação do conteúdo citoplasmático junto à ponta do estilete bucal (figs. 5.9A,B). Fica evidente no caso que as secreções, além da função de pré-digestão, agem também como filtro, impedindo que as organelas citoplasmáticas de maiores dimensões bloqueiem o orifício do estilete e

dificultem a subsequente fase de ingestão do alimento (fig. 5.9C). Concluída a ingestão, o nematoide deixa o local e começa a busca por novo sítio nutricional. Na célula que foi parasitada, é possível observar-se então que o conteúdo citoplasmático residual fica coagulado e mostra aspecto pouco diferenciado (fig. 5.9D). Uma vez mais, todo o processo alimentar é rápido, completando-se em dois a três minutos.

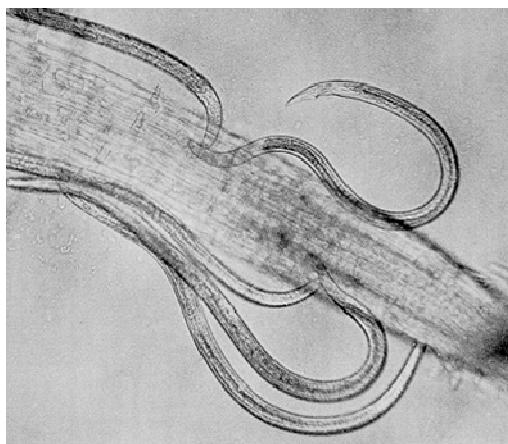


Figura 5.8 – *Tylenchorhynchus dubius* em parasitismo sobre radicela de azevém (de R.D. Sharma).

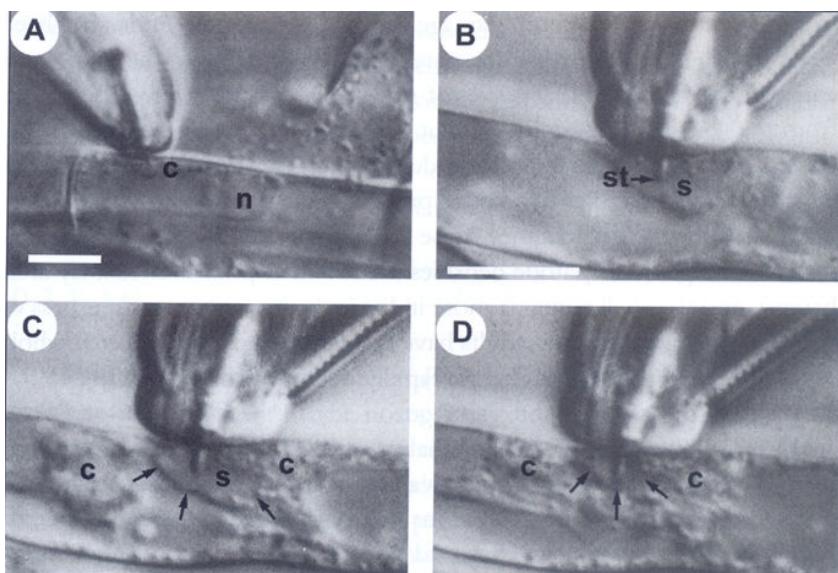


Figura 5.9 – Parasitismo de *Tylenchorhynchus dubius* sobre raízes de rabanete: A- alimentação sobre célula epidérmica observando-se agregação do citoplasma (c) e núcleo (n) junto ao estomatoestilete; B- secreção da glândula esofágiana dorsal (s) contornando a ponta do estomatoestilete (st) penetrada em célula de pelo radicular; C- micrografia tomada um minuto após B, mostrando agregação do citoplasma (c) ao redor da secreção (s), que age como barreira frente a organelas celulares de maiores dimensões, impedindo-as de bloquear o orifício do estomatoestilete; D- micrografia tomada 50 segundos após C, quando já se iniciara a fase de ingestão do conteúdo citoplasmático (c) e o volume ocupado pela secreção, delimitado pelas setas indicativas, já era muito reduzido e bem menos evidente (de U. Wyss).

Nematoides telenquídeos da subclasse Secernentia com longos estomatoestiletes e que atuam como estritos ectoparasitas são patogênicos a algumas culturas de interesse econômico, porém pouco se sabe a respeito de seus hábitos alimentares. Acredita-se que o parasitismo deles sobre células situadas abaixo da epiderme demande tempo bem maior que aquele realizado sobre pelos radiculares ou células epidérmicas. Nos casos de espécies de *Dolichodorus* e *Hemicycliophora*, a ponta da raiz é o local preferencial, senão exclusivo, de parasitismo, enquanto em gêneros como *Belonolaimus* e *Cacopaurus* tal preferência não fica evidente. O hábito alimentar observado no parasitismo de *Hemicycliophora arenaria* sobre raízes de citros irá servir aqui de modelo para ilustrar, de forma genérica, a estratégia básica de alimentação adotada por esses diversos nematoides.

O nematoide penetra o estomatoestilete na ponta de uma raiz à profundidade de algumas células. Em seguida, decorre período de uma a duas horas durante o qual secreções das glândulas esofagianas são bombeadas no interior da célula selecionada e vão causar alterações nesta, transformando-a em sítio de alimentação. Também durante esse período, alguns componentes das secreções promovem a formação de um tubo de alimentação entre o estilete bucal e uma célula epidérmica, que passa a ancorar o nematoide junto à superfície da raiz. Uma vez iniciada, a fase final - de ingestão do alimento - é facilitada pelo bombeamento regular provido pelo aparelho valvular do bulbo mediano do esôfago, podendo o parasitismo nesse sítio se estender por período de dois a seis dias.

É oportuno ressaltar que a ponta do estomatoestilete permanece inserida na célula originalmente selecionada, mas, com o passar do tempo, o conteúdo citoplasmático das células a ela adjacentes também é removido e utilizado pelo nematoide para se nutrir. O estabelecimento desse conjunto “diferenciado” de células vizinhas funcionando como fonte de nutrientes parece ser essencial à reprodução do nematoide.

Nas interações entre *H. arenaria* e algumas plantas cítricas, principalmente sob altas densidades populacionais do fitonematoide, intensa hiperplasia pode ocorrer nos sítios de alimentação induzidos e, com a expansão do tecido cortical das raízes, resultarem galhas apicais (fig. 5.10A) e um sistema radicular mais pobre, com implicações negativas no crescimento da planta. Tal fato pode se mostrar particularmente relevante quando o ataque se dá em plantas ainda bem jovens, como, por exemplo, mudas cítricas em formação mantidas sob condição de viveiro (fig. 5.10B), antes do transplante para o local do pomar

definitivo. No entanto, este sintoma pode não ser tão visível ou evidente em interações desse nematoide com outras plantas hospedeiras, não sendo detectável a olho nu.

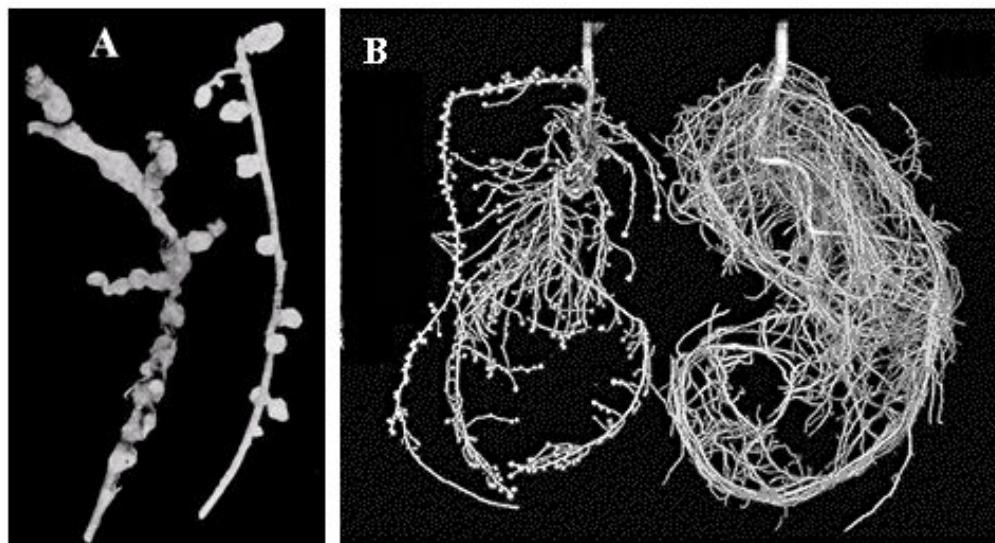


Figura 5.10 – Galhas apicais em raízes de limão rugoso incitadas por *Hemicycliophora arenaria*: A- detalhe do sintoma; B- sistemas radiculares de mudas cítricas sob parasitismo (esq.) e sadia (de S. D. Van Gundy).

Mudando da ordem Tylenchida para Aphelenchida, tem-se que, nos dois principais gêneros desse grupo (*Aphelenchoides* e *Bursaphelenchus*), a ampla maioria das espécies alimenta-se de fungos (= micófagas ou micetófagas) e as poucas que ingressaram no fitoparasitismo usualmente atacam os órgãos da parte aérea de suas plantas hospedeiras, e não as raízes, como acontece com os telenquídeos. Mas, antes de se tratar da alimentação dos afelenquídeos sobre órgãos aéreos típicos, há um caso particular a ser comentado.

Aphelenchoides arachidis, conhecido como *the testa nematode* em inglês, é endoparasita de frutos hipógeos de amendoim na África, em especial na Nigéria, país onde a interação já foi relatada várias vezes; trata-se, portanto, de parasitismo sobre órgão subterrâneo que não raízes. Dotado de estomatoestilete delicado, o nematoide se alimenta principalmente de tecidos parenquimatosos da testa (película envoltória da semente), de raízes e do hipocôtilo, além de tecidos internos da casca das vagens. Inicialmente, invade frutos em desenvolvimento no solo, após cerca de 10 dias de o pendão frutífero ter penetrado neste; nessa ocasião, ocorre rápida e intensa multiplicação da espécie, que se estende por período de até 30 dias. Os espécimes se alimentam de células parenquimáticas subepidérmicas da testa causando degradação da parede e hipertrófia destas. Os mais altos

níveis populacionais ocorrem à época da colheita, quando se encontram mais espécimes na casca do que na testa. As sementes atacadas ficam menores, de coloração escura atípica (fig. 5.11) e se mostram mais sensíveis ao ataque por fungos em pós-colheita. Embora a população possa ser muito elevada nos frutos colhidos, o número de nematoides vivos se reduz rapidamente durante o armazenamento destes, estimando-se que 2 a 5% sobrevivam após um ano de estocagem.



Figura 5.11 – *Aphelenchoides arachidis*: (esquerda/direita) danos às sementes de amendoim (parasitadas, acima), parasitismo intenso na testa e detalhes do estomatoestilete delicado e esôfago afelencoide típico.

Apesar da peculiaridade da interação descrita, a verdade é que as poucas espécies fitoparasitas de *Aphelenchoides* (bem como as de *Bursaphelenchus*) no geral concentram o parasitismo em órgãos da parte aérea, ainda que o ataque possa se iniciar a partir do solo. Muitas vezes dispersos através de sementes, como ocorre com *A. besseyi* em arroz, os nematoides migram do solo à parte aérea à medida que a planta cresce, buscando sempre se alimentar sobre tecidos mais tenros, haja vista possuírem estilete bucal pouco robusto. Em vista de tal comportamento migratório entre diferentes partes da planta ao longo do ciclo vegetativo, fica fácil entender quão difícil é a realização de estudos detalhados sobre os hábitos alimentares desses nematoides.

Sendo especialmente complexa a documentação de suas estratégias de alimentação sobre plantas, o conhecimento a respeito do modo de parasitismo dos afelenquídeos tem sido baseado, pelo menos em parte, em observações feitas durante a multiplicação desses nematoides sobre culturas de fungos em laboratório, acreditando-se que as espécies fitoparasitas exibam comportamento bem próximo, senão similar. Neste caso, tem sido relatado que o nematoide se alimenta brevemente sobre uma célula e logo depois se move

para outra. Em posição perpendicular à parede celular da hifa, o estomatoestilete é repetidamente projetado contra ela, até perfurá-la. Pouco depois, observa-se claramente início de bombeamento a partir do bulbo mediano do esôfago, o conteúdo é succionado pelo estilete e a célula fica praticamente vazia (fig. 5.12). Um aspecto relevante é que o processo de alimentação sobre fungos se revelou meramente mecânico, não se observando aqui a injeção de secreções das glândulas esofagianas!

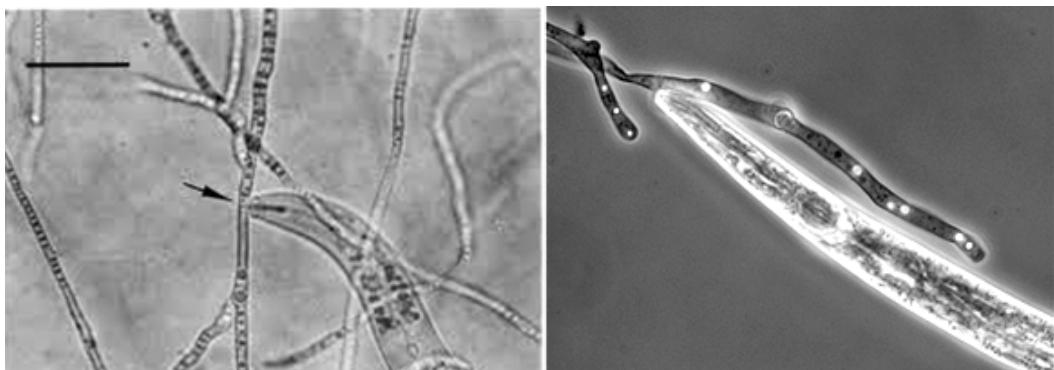


Figura 5.12 – *Aphelenchoides bicaudatus* em alimentação sobre fungos (de I. A. Siddiqi e D. P. Taylor).

As espécies que evoluíram ao fitoparasitismo, como *A. besseyi*, *A. fragariae* e *A. ritzemabosi*, concentram o ataque em tecidos bem tenros de suas hospedeiras (arroz, morangueiro, crisântemo) como brotações, folhas novas, inflorescências, sementes e outros, disso resultando muitas células mortas, identificadas visualmente pela presença de lesões necróticas e/ou deformações nas partes da planta atingidas (fig. 5.13). Conforme o órgão atacado, tanto podem atuar como ectoparasitas ou endoparasitas; no caso do parasitismo sobre plantas, não se demonstrou até o momento se a morte celular decorre apenas da remoção mecânica do conteúdo citoplasmático ou se há interações fisiológicas envolvidas eventualmente ligadas à produção de secreções das glândulas esofagianas.



Figura 5.13 – Lesões necróticas em folhas de hortênsia (esq.) e arroz devidas ao parasitismo por espécies de *Aphelenchoides* (de J. D. Stanley e Society of Nematologists Slide Set).

5.3 Endoparasitas e semiendoparasitas

Nematoides endoparasitas de raízes, migradores e sedentários, constituem um grupo que causa sérios danos e enormes perdas a culturas de interesse econômico em todo o mundo; usualmente, são capazes de atacar também outros órgãos subterrâneos, além das raízes. Por endoparasitismo, entende-se a completa penetração do nematoide no interior do tecido da planta hospedeira, como ocorre com as espécies de *Pratylenchus* e *Radopholus*, que são tipicamente migradoras, e de *Meloidogyne*, que inclui alguns estádios sedentários. Os nematoides de cistos, isto é, as espécies de *Globodera* e *Heterodera*, são endoparasitas durante os estádios juvenis iniciais, de corpo fino e alongado, e mais tarde se tornam fêmeas semiendoparasitas aberrantes, com forma de saco, que mantêm apenas a região anterior (= esofagiana) penetrada nas raízes. Em um terceiro grupo, que inclui as espécies de *Rotylenchulus* e *Tylenchulus*, o estádio infectante migratório, filiforme, insere apenas a parte anterior do corpo na raiz e, com o desenvolvimento do parasitismo, acaba originando uma fêmea obesa cuja região expandida fica fora da raiz.

5.3.1 Endoparasitas migradores

Formas endoparasitas migradoras, como as espécies de *Pratylenchus* e *Radopholus*, podem causar severos danos às plantas hospedeiras. Tais nematoides se movem ao longo do tecido cortical das raízes invadidas (ou de outros órgãos subterrâneos) provocando morte de células devido à remoção de seus conteúdos citoplasmáticos durante a alimentação e à destruição mecânica consequente à sua intensa movimentação.

As estratégias de alimentação nos dois gêneros citados são praticamente iguais e, por isso, será aqui utilizada a interação *Radopholus similis* x bananeira para ilustrá-las. Juvenis e fêmeas dessa espécie no geral penetram as raízes em locais situados a até 1 cm de distância da ponta, passando a migrar por via intercelular e causando a separação de células contíguas. Após atingir a profundidade de algumas células abaixo da epiderme, o nematoide insere sucessivamente o robusto estomatoestilete através das paredes de várias células vizinhas. Como em casos anteriores, já comentados neste capítulo, a perfuração da parede acaba sucedendo depois de repetidas arremetidas do estilete contra ela. Segue-se a fase de ingestão do conteúdo citoplasmático, provavelmente facilitada pela ação de secreções das glândulas esofagianas, ficando o volume celular reduzido a um terço do

original após algumas horas. O núcleo de cada célula parasitada aumenta de tamanho por certo período, mas, à medida que ocorre a remoção do conteúdo citoplasmático, passa a se desintegrar. As paredes das diversas células atacadas sofrem ruptura final e, como resultado, tem-se a formação de cavidades, através das quais o nematoide continua a sua migração. Como normalmente ocorrem vários espécimes parasitando uma mesma região da raiz, a consequência é a coalescência entre cavidades, daí advindo espaços ainda maiores no interior do córtex, que muitos referem como túneis ou cavernas (fig. 5.14); foi desse fato que se originou a expressão “cavernícola” para designar vulgarmente essa espécie em português, equivalente a *burrowing nematode* em inglês.

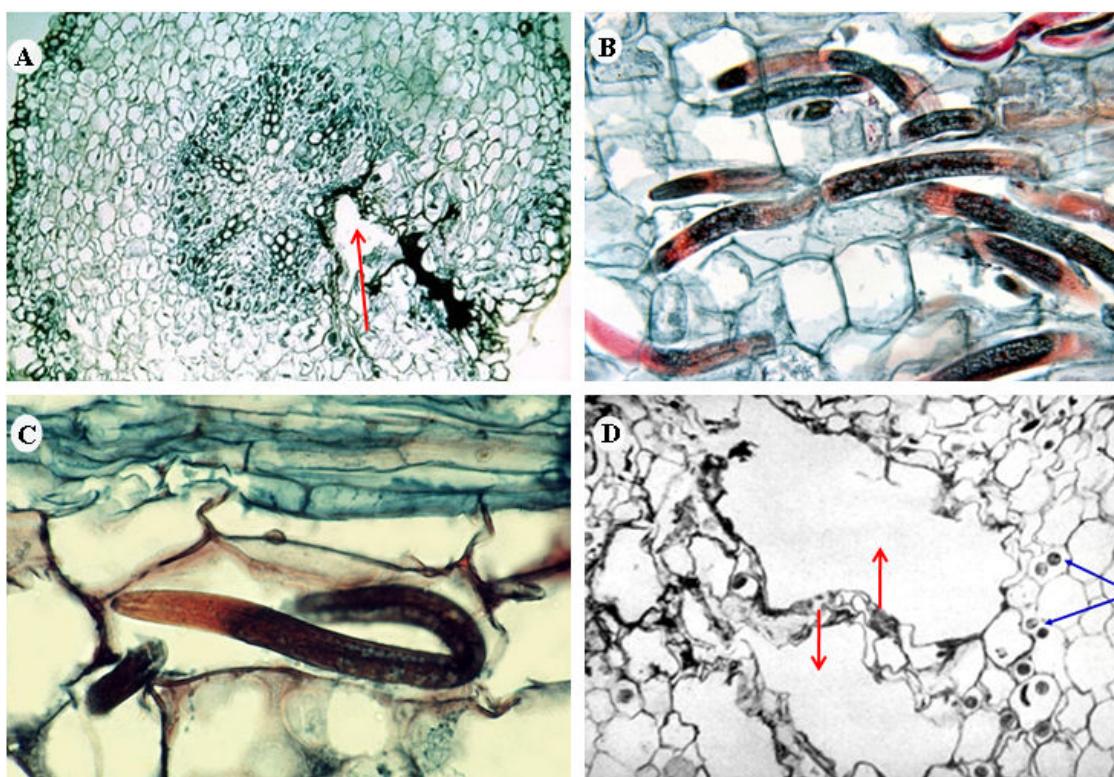


Figura 5.14 – Nematoide cavernícola em bananeira: A,D – secções transversais de raízes mostrando as cavidades ou “cavernas” (setas vermelhas) devidas à migração do parasita no córtex (setas azuis); B,C – detalhes de espécimes se deslocando entre células e se alimentando (de S. Lewis, M. McClure e C. D. Blake).

Em bananeira, hipertrofia e hiperplasia são raras e a ocorrência de necrose fica restrita ao córtex; aparentemente, a endoderme, por possuir áreas internas de reforço na parede, atua como barreira física a prevenir a passagem do nematoide do córtex para o cilindro central. Como o tecido lesionado pelo nematoide no córtex acaba sendo colonizado

secundariamente por outros organismos do solo, mormente fungos, o sistema radicular como um todo fica em grande parte apodrecido e pouco funcional na tarefa de sustentar a planta em pé, daí resultando o tão característico quadro de tombamento prematuro de bananeiras observado em bananais no Brasil e ao redor do mundo (ver capítulo 8).

5.3.2 Endoparasitas sedentários

5.3.2.1 Meloidogyne

O gênero *Meloidogyne* inclui os comumente chamados “nematoídes de galhas”, ou *root-knot nematodes* em inglês, sendo considerado como o grupo de maior importância econômica em termos mundiais. As suas muitas espécies encontram-se disseminadas nas várias zonas geográficas e parasitam círculos tão amplos de plantas hospedeiras que, de certa forma, para os agricultores de inúmeros países, os nematoídes de galhas confundem-se com o próprio filo Nematoda!

Muitos estudos histopatológicos já foram realizados nos últimos 70 anos tratando de interações entre espécies de *Meloidogyne* e plantas filiadas às mais diversas famílias botânicas. Em vista disso, o assunto será tratado de maneira mais ampla, privilegiando-se as características mais comuns da estratégia de alimentação de tais nematoídes e evitando-se menções a situações especiais próprias de interações muito específicas.

O parasitismo inicia-se com a penetração do juvenil infectante J₂, de corpo esguio, na zona de alongamento celular da raiz. Em seguida, move-se intercelularmente em meio ao córtex até alcançar a zona de diferenciação celular. Durante a migração do juvenil, as células no trajeto parecem ficar comprimidas, mas raramente se rompem. Não é comum que o nematoide se alimente sobre células corticais. Após finalmente definir local adequado para servir de sítio de alimentação, no geral na endoderme ou periciclo, ou no parênquima adjacente, o juvenil começa a se nutrir sobre grupo de cinco a seis células. A injeção de secreções das glândulas esofagianas fica evidente a partir das alterações morfológicas e fisiológicas que poucas horas depois passam a ocorrer nas células parasitadas. As células ficam hipertrofiadas e se tornam multinucleadas devido a uma série de cariocineses não acompanhadas de correspondentes citocineses (fig. 5.15). O grupo de células parasitadas, denominadas nutritoras (*giant* ou *nurse cells*, em inglês), passa a formar um tecido

especial, diferenciado, o cenócito, que irá produzir o alimento necessário ao completo desenvolvimento e à reprodução do nematoide. Com a ingestão de alimento, o J₂ muda de filiforme a salsichoide, perde a mobilidade e, desse ponto em diante, irá se nutrir apenas sobre o cenócito. Se eventualmente o J₂ infectante não conseguir incitar a formação do tecido nutridor, não conseguirá avançar no ciclo biológico e tampouco reproduzirá.

Ao final de cada fase de ingestão, as células nutritivas ficam quase exauridas, ocorrendo então, através dos plasmodesmas, passagem de parte do conteúdo citoplasmático de células vizinhas normais para elas. Assim sendo, após novo ciclo de injeção de secreções esofagianas, haverá sempre material para ser transformado em alimento ao nematoide; por essa razão, tem-se atribuído ao cenócito o papel de “dreno metabólico”.

A esta altura, é bem provável que tenham chamado à atenção as semelhanças entre as células gigantes ou nutritivas induzidas por *Meloidogyne* aqui mencionadas e as células multinucleadas incitadas por certos nematoides longidorídeos, como várias espécies de *Xiphinema*, descritas em 5.2.1.1. Porém, apesar da similaridade evidenciada nas reações celulares em ambos os casos, não foi ainda demonstrado que os mecanismos envolvidos sejam idênticos, em especial por se tratar de grupos taxonomicamente afastados e com relativamente poucos aspectos em comum.

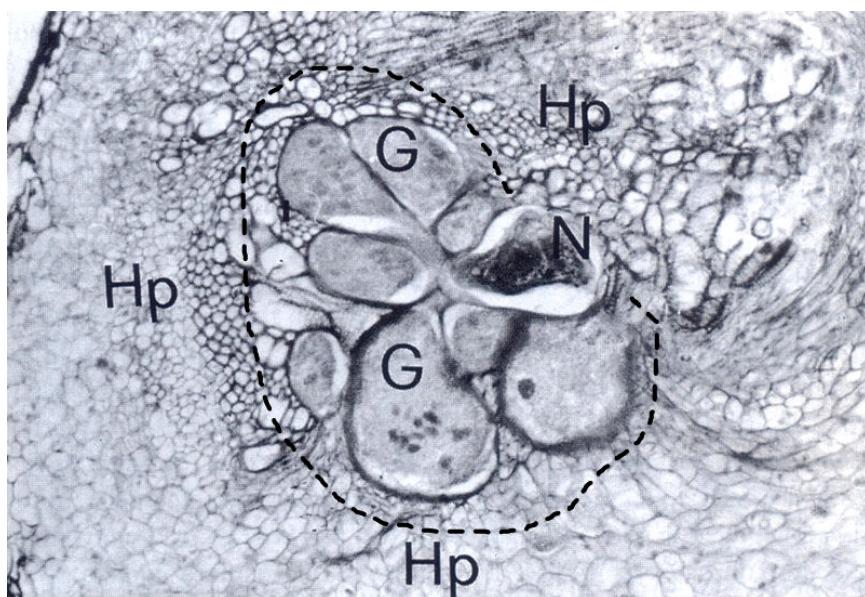


Figura 5.15 – Parasitismo radicular por nematoides de galhas: cenócito (área pontilhada) incitado pelo nematoide sobre o qual se alimenta permanentemente, de J₂ até a fase adulta; as abreviaturas são N = extremidade anterior do nematoide; G = células nutritivas; e Hp = reação de hiperplasia (de N. Vovlas).

Simultaneamente à formação das células nutridoras, ou mesmo antes disso, tecidos no entorno do corpo do nematoide muitas vezes evidenciam reações de hiperplasia (no geral, no periciclo, com mostrado na fig. 5.15) e hipertrofia (no córtex, adjacentes ou bem próximas ao nematoide), daí resultando o aparecimento de engrossamentos típicos nas raízes, de tamanho e posição variáveis, bem evidentes ou pouco perceptíveis, denominados galhas (fig. 5.16). Embora presentes na maioria das interações envolvendo espécies de *Meloidogyne*, as galhas não são sintomas obrigatórios, estando ausentes, por exemplo, em raízes de cafeeiros infectadas por *M. coffeicola* (ver Boxe 5.1).

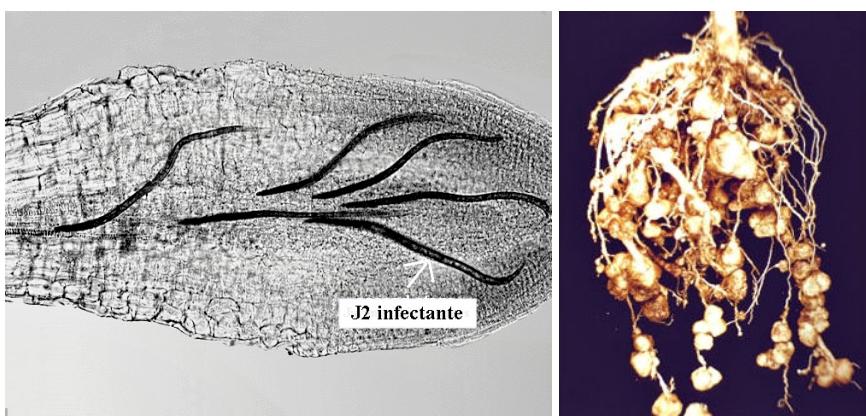


Figura 5.16 – Galhas radiculares devidas ao parasitismo por *Meloidogyne* spp. (de J. Eisenback).

Boxe 5.1 – Cenócity e galhas: essenciais ao desenvolvimento de *Meloidogyne*?

Como visto em parágrafos anteriores, na interação entre *Meloidogyne* e uma planta hospedeira favorável ocorre indução de um sítio bem definido de alimentação, o cenócity, formado por grupo de células diferenciadas contíguas à região anterior do juvenil *J₂* infectante. A partir daí, tal tecido fica responsável pela produção dos nutrientes que irão suportar o desenvolvimento do nematoide até o estádio de fêmea madura, capaz de originar algumas centenas de ovos. Portanto, o cenócity é absolutamente essencial para que nematoides do gênero *Meloidogyne* completem o ciclo de vida e possam realizar a reprodução!

De outra parte, as galhas radiculares nada mais representam que o resultado da associação de reações de hipertrofia e hiperplasia observadas em células localizadas relativamente próximas ao corpo do nematoide, geralmente no córtex; embora manifestadas a certa distância do corpo do nematoide, tais reações são consequentes a efeitos das mesmas secreções das glândulas esofagianas injetadas pelo juvenil *J₂* visando à indução do cenócity na endoderme ou periciclo. Inclusive, podem se manifestar antes de ocorrer a formação do cenócity, ou seja, logo que o juvenil inicia a liberação das secreções já pode acontecer de se ter hipertrofia de células corticais e certo grau de hiperplasia resultando no aparecimento de uma galha, no geral apical (fig. 5.16), sem que sequer haja ainda um tecido nutridor estabelecido.

Portanto, deve-se ter em mente que o cenóctito e a galha são eventos consequentes a uma mesma causa primária (secreções das glândulas esofagianas), mas totalmente independentes! E, mais importante, que o cenóctito é indispensável ao pleno desenvolvimento e à reprodução do nematoide, mas as galhas não são!

Na grande maioria das interações, ocorrem cenóctitos e galhas, porém tanto há casos em que se formam cenóctitos nas raízes (com larga reprodução do nematoide) sem a presença de galhas perceptíveis (*M. coffeicola* x cafeeiros; *M. incognita* x milho) como outros em que se observam muitas galhas evidentes e ausência de fêmeas maduras ou reprodução do nematoide (*M. javanica* x citros; *M. incognita* em certa cultivares de amoreira).

5.3.2.2 *Globodera* e *Heterodera*

Em termos globais, os nematoides de cistos – principalmente os pertencentes aos gêneros *Globodera* e *Heterodera* – representam o segundo grupo de fitonematoides em importância econômica. Ao lado dos nematoides de galhas, incluem-se entre os nematoides fitoparasitas com estratégias de alimentação mais complexas e elaboradas.

Os juvenis J₂ infectantes, filiformes, penetram as raízes na zona de alongamento celular, raramente pela região apical. Passam a se deslocar então por via preferencialmente intracelular através do córtex em direção ao cilindro central até penetrar por completo o corpo na raiz, caracterizando bem situação de endoparasitismo. Tendo hábito sedentário, como os nematoides de galhas, o juvenil necessitará induzir um conjunto de células a se transformar em um sistema capaz de provê-lo permanentemente com nutrientes visando a completar o desenvolvimento e depois iniciar a reprodução, ou seja, estabelecer um sítio definitivo de alimentação. No geral, nessa ocasião, o juvenil seleciona uma determinada célula no pericílio, endoderme ou tecido cortical adjacente e perfura sua parede celular inserindo o estomatoestilete no citoplasma; essa célula escolhida é chamada de “prósincício”. Na sequência, secreções das glândulas esofagianas são injetadas via estilete e vão formar um tubo de alimentação que irá assegurar forte vínculo do nematoide a essa célula específica. A fase de injeção é longa e durante ela as secreções também provocam a dissolução das paredes de apreciável número de células vizinhas, com fusão subsequente dos respectivos protoplastos. As células envolvidas exibem discreto aumento de tamanho, mostram citoplasma com aparência granulosa e, ao final, apresentam-se multinucleadas, pela fusão ocorrida entre várias delas (e não a cariocineses sucessivas, sem correspondentes

citocineses, como em *Meloidogyne*). Tal tecido nutridor estabelecido é denominado sincício (= síncito), equivalendo ao cenóctito incitado por *Meloidogyne* (fig. 5.17).

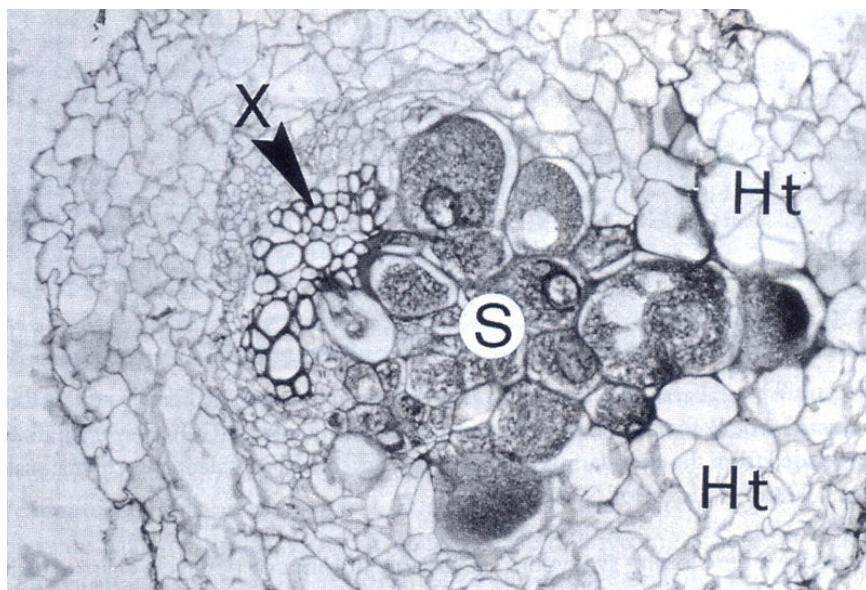


Figura 5.17 – Sincício induzido por *Globodera pallida* em raiz de tomateiro, sendo S = sincício, X = xilema e Ht = células corticais de tamanho ligeiramente aumentado (de N. Vovlas).

Com o passar dos dias, o sincício iniciado no córtex pode se expandir em direção ao cilindro central, incorporando o pericílio e células cambiais. Já no cilindro central, pode se estender ainda mais, crescendo longitudinalmente nos dois sentidos. Apesar de algumas células adjacentes ao sincício poderem mostrar ligeiro aumento de tamanho (fig. 5.17), não há hipertrofia como descrito para *Meloidogyne* e, portanto, não resultam galhas radiculares! Em vista disso, à medida que avança o desenvolvimento e o juvenil se transforma em uma fêmea obesa, ocorre forte pressão do corpo do nematoide em crescimento sobre a epiderme da raiz, que acaba se rompendo. Assim, é condição usual que fêmeas de *Heterodera* (com forma de limão) e de *Globodera* (esféricas) completamente desenvolvidas se mantenham presas à raiz apenas pela parte anterior de seus corpos (região esofágiana), ficando a parte aberrante bem visível fora dela (fig. 5.18).

Vale notar que aquilo que foi comentado para *Meloidogyne* no tocante ao fato de o tecido nutridor atuar como um dreno metabólico aplica-se também aos gêneros *Globodera* e *Heterodera*.

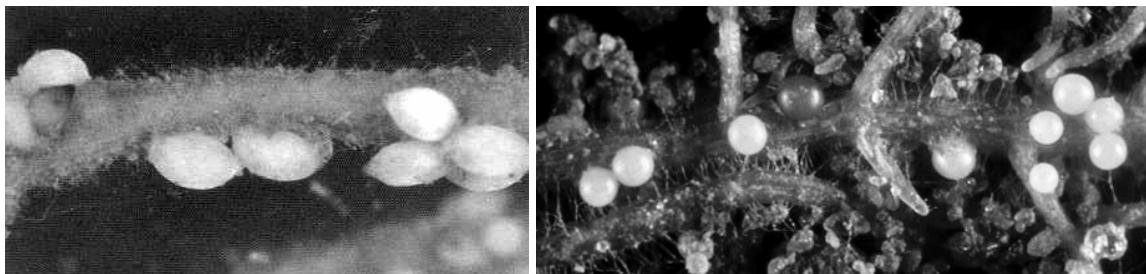


Figura 5.18 – Fêmeas de *Heterodera ciceri* (esq.) e *Globodera rostochiensis* em parasitismo sobre raízes com a maior parte dos corpos fora delas (de N. Greco & N. Vovlas e da European Plant Protection Organization).

5.3.3 Semiendoparasitas sedentários

5.3.3.1 Rotylenchulus

O gênero *Rotylenchulus* compreende ao redor de uma dezena de espécies, das quais *R. reniformis* é, indiscutivelmente, a mais importante em termos mundiais. Um aspecto peculiar a esse gênero no que tange ao ciclo de vida está no fato de que o estádio infectante não é o juvenil J_2 , como usual entre os tilenquídeos sedentários, mas sim a fêmea, ainda imatura sexualmente e com o corpo filiforme, esguio e alongado.

A estratégia de alimentação de *R. reniformis*, aqui usada como modelo do gênero, inicia-se com a penetração da fêmea imatura no córtex da raiz, podendo se verificar morte de células por destruição mecânica durante tal trajeto. A penetração é apenas parcial, restringindo-se à região anterior do corpo do nematoide. Após a seleção da célula do pericílio que irá atuar como pró-sincício e perfuração de sua parede com auxílio do estomatoestilete, o nematoide passa a injetar em seu citoplasma as secreções das glândulas esofagianas (fig. 5.19B). Após breve período, a célula sofre marcante hipertrofia e fica quatro a cinco vezes maior, o núcleo também se expande e se observa a dissolução das paredes de células contíguas, de modo a se ter progressivo estabelecimento de um sincício, como antes descrito para os nematoídes de cistos. No geral, de seis a quinze células do pericílio circundantes ao pró-sincício são incorporadas a ele, para dar origem ao tecido nutridor sincicial definitivo (Fig. 5.19C). Com o passar do tempo, tais células vão aumentando de tamanho, a exemplo do pró-sincício. A ocorrência de dissolução das paredes, mesmo que parcial, evidencia a existência de conexões entre os citoplasmas das

células constituintes do sincício. Como para as espécies de *Globodera* e *Heterodera*, também com *R. reniformis* se tem a formação de um tubo de alimentação na parede do pró-sincício e junto ao estilete bucal do nematoide. As células do sincício exibem citoplasma com aparência densa e granulosa, indicativas de intensa atividade metabólica.

Uma vez mais, como não ocorrem hipertrofia e hiperplasia marcantes na região do córtex próxima ao corpo do nematoide, não resultam galhas radiculares visíveis. Com a ingestão de alimento a partir do tecido nutridor induzido, as fêmeas infectantes amadurecem sexualmente e seus corpos passam a mostrar formato aberrante, tipicamente reniforme, ficando quase totalmente expostas fora da raiz (fig. 5.19A). Em laboratório, podem ser removidas integralmente das raízes parasitadas sem maiores dificuldades.

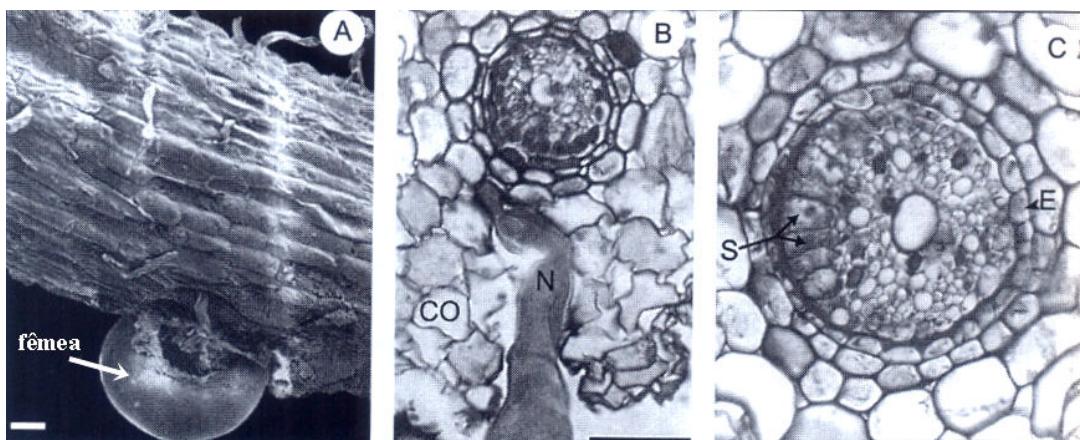


Figura 5.19 – Parasitismo de *Rotylenchulus reniformis* em bananeira: A- fêmea madura reniforme (seta), semiendoparasita, fixada à raiz; B- fêmea (N) parcialmente penetrada no córtex (CO); C- sincício (S) expandindo-se da endoderme (E) para o periciclo e parênquima vascular (de N. Vovlas).

5.3.3.2 *Tylenchulus*

Como em *Rotylenchulus*, há relativamente poucas espécies descritas para o gênero *Tylenchulus* e a mais importante para a Agricultura em todo o mundo é *T. semipenetrans*.

Nas muitas interações entre *T. semipenetrans* e plantas cítricas, suas hospedeiras preferenciais, juvenis femininos infectantes (J_2) ou fêmeas jovens filiformes, ainda imaturas (os machos não são fitoparasitas), iniciam o parasitismo sobre células epidérmicas ou subepidérmicas de raízes novas, com apenas quatro a cinco semanas de idade. Durante a migração a partes mais profundas do córtex, feita por via inter e/ou intracelular, o juvenil J_2 sofre as três ecdises complementares e passa à fase adulta, ainda como fêmea imatura de

corpo filiforme (fig. 5.20). A esta altura, o nematoide mata uma determinada célula cortical e insere o término anterior do corpo no espaço vazio resultante dessa ação. Em seguida, movendo a extremidade anterior, passa a perfurar as paredes de um grupo de células ($n = 6$ a 10) do seu entorno e começa a injetar as secreções das glândulas esofagianas nos citoplasmas destas. Os efeitos das secreções, neste caso, são mais discretos, causando alterações pouco evidentes no tamanho e na aparência do conteúdo das células atingidas. Apesar disso, elas se tornam células nutridoras e o tecido estabelecido nesse sítio de alimentação irá prover de nutrientes o nematoide pelo restante de sua vida, assegurando que se transforme em uma fêmea obesa, sexualmente madura e capaz de produzir cerca de uma centena de ovos. A parte do corpo posterior à região esofágiana fica exposta fora da raiz, apresentando formato aberrante típico (Fig. 5.20).

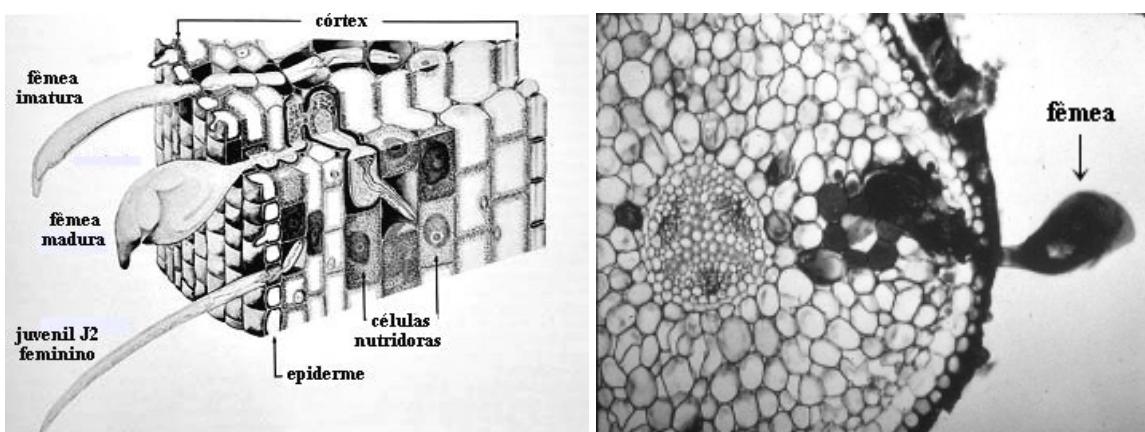


Figura 5.20 – *Tylenchorus semipenetrans* em planta cítrica: (esq.) esquema do desenvolvimento do nematoide no córtex radicular, evidenciando as preferências dos diversos estádios quanto ao local de fitoparasitismo; (dir.) corte transversal de raiz mostrando fêmea em parasitismo (de Nemaplex UC e INRA/Antibes).

5.4 Considerações finais

Por certo não caberia tratar neste capítulo de toda ampla variedade de estratégias de alimentação desenvolvidas por fitonematoïdes, tendo sido incluídas breves descrições apenas daquelas consideradas representativas dos grupos de maior relevância econômica. Alguns eventos em particular devem ter motivado especial interesse após a leitura, como as secreções das glândulas esofágianas, de papel fundamental ao sucesso no estabelecimento de interações entre fitonematoïdes sedentários e suas plantas hospedeiras. O conhecimento aprofundado da atuação de tais secreções, principalmente dos efeitos de vários de seus componentes químicos sobre o conteúdo citoplasmático das células vegetais, levando ao

estabelecimento de sítios eficientes e duradouros de alimentação nas raízes e outros órgãos da planta atacados, tem sido buscado intensivamente nos últimos 20 anos por grupos internacionais de pesquisadores, mormente na Europa (França) e Estados Unidos.

Os nematoïdes de galhas e de cistos constituem os alvos preferenciais em tais estudos avançados (veja a seguir a literatura sugerida para leitura), pelos quais se objetiva o encontro de novas técnicas capazes de interferir em ou mesmo interromper tais processos complexos de alimentação e transformar interações compatíveis em incompatíveis, ou seja, plantas hospedeiras favoráveis (ou suscetíveis) se comportarem como desfavoráveis (ou resistentes), provendo assim o produtor rural com valiosa ferramenta adicional no programa de manejo de tais fitoparasitas. Mais subsídios sobre esse tema serão apresentados no capítulo 10, sobre o Manejo Integrado de Fitonematoïdes.

Literatura consultada e/ou sugerida para leitura

- Banora M.Y.; N. Rodiuc; F. Baldacci-Cresp; A. Smertenko; T. Bleve-Zacheo; M.T. Mellilo; K. Mansour; P. Hilson; J.L. Evrard; B. Faivery; G. Engler; P. Abad; J.A. Engler, 2011.** Feeding Cells Induced by Phytoparasitic Nematodes Require γ -Tubulin Ring Complex for Microtubule Reorganization. *PLoS Pathogens* 7(12): e1002343. doi:10.1371/journal.ppat.1002343
- Caillaud, M.C.; G. Dubreuil; M. Quentin; L. Perfus-Barbeoch; P. Lecomte; J.A. Engler; P. Abad; M.N. Rosso; B. Faivery, 2008.** Root-knot nematodes manipulate plant cell functions during a compatible interaction. *Journal Plant Physiology* 165(1):104-113.
- Engler, J.A.; P. Vieira; N. Rodiuc; M.F. Grossi-de-Sá; G. Engler, 2014.** The Plant Cell Cycle Machinery: Usurped and Modulated by Plant-Parasitic Nematodes. In: *Advances in Botanical Research* 72:155-164.
- Huang, C.S., 1985.** Formation, anatomy, and physiology of giant cells induced by root-knot nematodes. In: *An Advanced Treatise on Meloidogyne: Volume I, Biology and Control*. (Sasser, J.N. & C.C. Carter, Eds.) pp. 155-164. Raleigh, NCSU Graphics.
- Hussey, R. S. & F.M.W. Grundler, 1998.** Nematode Parasitism of Plants. In: *The Physiology and Biochemistry of Free-living and Plant-parasitic Nematodes* (Perry, R.N. & D. Wright, Eds.) pp. 213-243. Wallingford, CABI.

Jones, M.G.K., 1981. The Development and Function of Plant Cells modified by Endoparasitic Nematodes. In: *Plant Parasitic Nematodes, Volume III* (Zuckerman, B.M. & R.A. Rohde, Eds.) pp. 255-279. New York, Academic Press.

Vieira, P. & J.A. Engler, 2015. The plant cell inhibitor KRP6 is involved in multi nucleation and cytokinesis disruption in giant-feeding cells induced by root-knot nematodes. *Plant Signaling Behaviour* **10**(4): e1010924. doi: 10.1080/15592324.2015.1010924.

Wyss, U., 1991. Ectoparasitic Root Nematodes: Feeding Behaviour and Plant Cell Responses. In: *Plant Parasitic Nematodes, Volume III*. (Zuckerman, B.M. & R.A. Rohde, Eds.) pp. 325-351. New York, Academic Press.

Wyss, U., 1991. Video Assessment of Root Cell Responses to Dorylaimid and Tylenchid Nematodes. In: *Vistas on Nematology* (Veech, J.A. & D.W. Dickson, Eds.) pp. 211-220. Hyattsville, Society of Nematologists.

Wyss, U. & F.M.W. Grundler, 1992. Feeding behaviour of sedentary plant parasitic nematodes. *Netherlands Journal of Plant Pathology* **98**:165-173.

6. Principais nematoides ectoparasitas e semiendoparasitas

6.1. Introdução – os modos de parasitismo

Os fitonematoídes estão incluídos principalmente na classe Chromadorea, subclasse Secernentia, ordens Aphelenchida e Tylenchida, não obstante na classe Enoplea, subclasses Dorylaimia e Enoplia, membros de uns poucos gêneros filiados às ordens Dorylaimida e Triplonchida também tenham ingressado no fitoparasitismo (tab. 6.1). Conforme visto no capítulo 5, no geral parasitam raízes e outros órgãos subterrâneos, mas certas espécies de *Aphelenchoides*, *Bursaphelenchus* e *Ditylenchus* podem causar danos severos na parte aérea das plantas. Quanto aos modos de parasitismo, são definidos, arbitrariamente, como ectoparasitas ou endoparasitas e, nessas categorias, podem ser migradores ou sedentários.

Tabela 6.1 – Principais gêneros e espécies de nematoides de importância agrícola no mundo.

Classe/ Subclasse	Gênero	Principal(is) espécie(s)
Chromadorea/	<i>Anguina</i>	<i>tritici</i>
Secernentia	<i>Aphelenchoides</i>	<i>besseyi; fragariae</i>
	<i>Belonolaimus</i>	<i>longicaudatus</i>
	<i>Bursaphelenchus</i>	<i>xylophilus</i>
	<i>Criconemella</i>	<i>xenoplax</i>
	<i>Ditylenchus</i>	<i>dipsaci; destructor</i>
	<i>Dolichodorus</i>	<i>heterocephalus</i>
	<i>Helicotylenchus</i>	<i>multicinctus</i>
	<i>Hemicyclophora</i>	<i>arenaria; similis</i>
	<i>Heterodera</i>	<i>avenae; cruciferae;</i> <i>glycines; schachtii</i>
	<i>Hoplolaimus</i>	<i>columbus; galeatus</i>
	<i>Globodera</i>	<i>pallida; rostochiensis</i>
	<i>Meloidogyne</i>	<i>arenaria; hapla;</i> <i>incognita; javanica</i>
	<i>Nacobbus</i>	<i>aberrans; dorsalis</i>
	<i>Pratylenchus</i>	<i>brachyurus; vulnus;</i> <i>penetrans; zeae</i>
	<i>Radopholus</i>	<i>similis</i>
	<i>Rhadinaphelenchus</i>	<i>cocophilus (*)</i>
	<i>Rotylenchulus</i>	<i>reniformis</i>
	<i>Scutellonema</i>	<i>bradys</i>
	<i>Tylenchulus</i>	<i>semipenetrans</i>
Enoplea/		
Enoplia	<i>Paratrichodorus</i>	<i>minor, pachydermus</i>
Dorylaimia	<i>Xiphinema</i>	<i>index; americanum-</i>

(*) = *Bursaphelenchus cocophilus*

Ectoparasitas (*sensu stricto*) são as formas que introduzem os seus estiletes bucais, usualmente longos (fig. 6.1), no interior das raízes infectadas permanecendo o corpo fora delas, no solo; tal acontece, entre outros, com os representantes dos gêneros *Belonolaimus*, *Criconemoides*, *Dolichodorus*, *Hemicycliophora*, *Longidorus* e *Xiphinema*. Espécies de *Helicotylenchus*, *Tylenchorhynchus*, *Paratrichodorus* e *Trichodorus* mostram semelhante comportamento, mas, possuindo estiletes curtos e/ou frágeis, no geral limitam o parasitismo a pelos radiculares e células das camadas mais superficiais, epidérmicas e subepidérmicas.

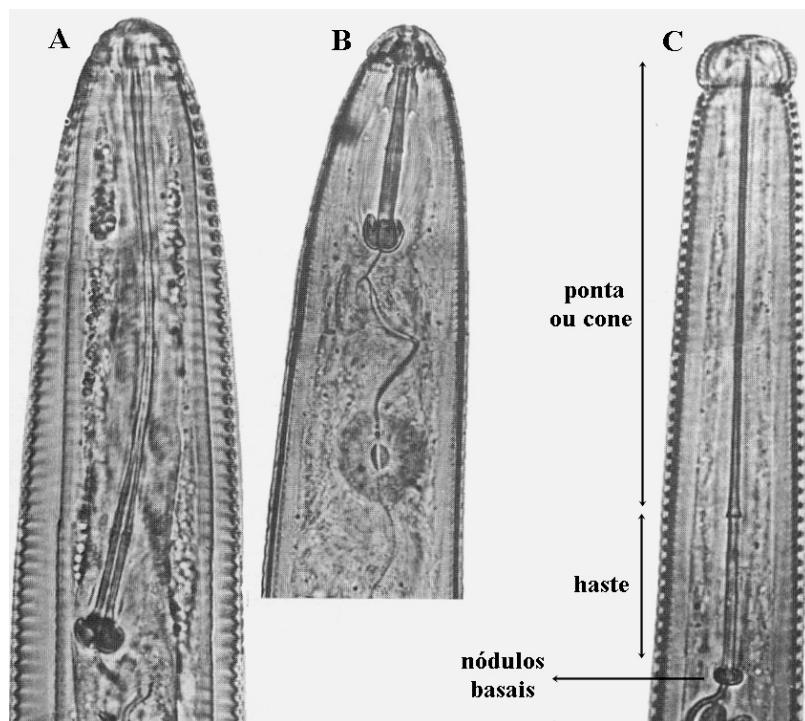


Figura 6.1 – Nematoides ectoparasitas típicos: A. *Hemicycliophora*; B. *Hoplolaimus*; e C. *Belonolaimus* (adaptado de W. F. Mai & H. H. Lyon).

Endoparasitas são os fitonematoides que penetram completamente seus corpos no interior da raiz ou outro órgão vegetal atacado durante pelo menos uma parte de seus ciclos de vida. Aqui estão compreendidas as espécies de *Radopholus*, *Pratylenchus*, *Meloidogyne*, *Globodera*, *Heterodera* e outros gêneros importantes. Há, ainda, alguns casos, como os de *Rotylenchulus* e *Tylenchulus*, nos quais os juvenis e/ou as fêmeas sedentárias ficam apenas com a região anterior (= esofagiana) ou “pescoço” penetrado nas raízes, permanecendo o restante de seus corpos sempre exposto fora delas, sendo hoje, por tal condição, chamadas de semiendoparasitas; este representaria, portanto, um terceiro tipo de parasitismo.

É evidente que não existem limites estreitos, rígidos, entre tais categorias e se aceita que várias espécies possam agir, facultativamente, como ectoparasitas ou endoparasitas na dependência da planta hospedeira e/ou do órgão vegetal atacado. Encontram-se exemplos disso em *Aphelenchoides*, *Helicotylenchus* e *Hoplolaimus*. Todos os tipos de parasitismo já foram relatados entre os membros da subclasse Secernentia, porém, em Dorylaimia e Enoplia, jamais se observou endoparasitismo.

Vale lembrar que os fitonematoídes ectoparasitos típicos são tidos como problemas somente para algumas culturas e, ainda assim, se mostram endêmicos a determinadas regiões geográficas. No entanto, não se pode nem deve negligenciá-los em absoluto, como ocorreu durante largo período no passado. Por isso, nesta primeira parte do capítulo, serão descritas algumas importantes interações a eles pertinentes, mesmo que ainda não relatadas no Brasil, e depois comentados os dois gêneros de fitonematoídes semiendoparasitas mais importantes ao redor do mundo, *Rotylenchulus* e *Tylenchulus*.

6.2. Secernentia / principais casos de ectoparasitismo

Na subclasse Secernentia, formas ectoparasitas obrigatórias de raízes e outros órgãos subterrâneos ocorrem somente nas superfamílias Criconematoidea e Tylenchoidea. Várias espécies causam danos extensivos às raízes parasitadas, resultando certa redução no volume do sistema radicular atacado, ao passo que outras incitam engrossamentos típicos (galhas) nos locais de alimentação, mais comumente nas pontas das raízes. Embora tais situações envolvam prejuízos ao crescimento ou à funcionalidade das raízes, apenas umas poucas espécies ectoparasitas, como *Criconemoides xenoplax*, *Hemicycliophora arenaria*, *Belonolaimus longicaudatus* e *Xiphinema index*, chegam a causar perdas mais graves nos casos de algumas interações e, em vista disso, serão aqui resumidamente tratadas.

6.2.1. Criconematoidea

6.2.1.1. Criconemoides xenoplax

Dentro da superfamília Criconematoidea, *Criconemoides* e gêneros afins incluem os chamados “nematoídes anelados”, devido ao fato de apresentarem estrias transversais profundas e marcantes na cutícula, característica já mencionada no capítulo 2. Além disso, o estomatoestilete é longo e muito robusto. Certas espécies são responsáveis por danos

restritos a determinadas culturas em alguns países ou continentes, como *C. ornata* em amendoim (EUA, África) e *C. onoensis* em arroz (Índia, EUA, África), porém *C. xenoplax* é a única considerada realmente como problema fitossanitário - em pessegueiro - nos Estados Unidos e no Brasil, desempenhando papel importante na ocorrência de uma doença complexa da cultura referida como “morte precoce do pessegueiro” (em inglês, *Peach Tree Short Life* ou, simplesmente, PTSL).

O mal é uma síndrome que envolve vários fatores, alguns concorrendo realmente à morte prematura da planta e outros atuando como agentes predisponentes. É entre os últimos que se inclui *C. xenoplax*, cujos níveis populacionais em pomares atacados muitas vezes se elevam significativamente, causando redução no volume do sistema radicular e contribuindo à supressão parcial do crescimento; exame detalhado das raízes infectadas mostra lesões necróticas predominantemente corticais, rachaduras longitudinais e emissão restrita de novas radicelas. Outros fatores predisponentes são a época de realização da poda, o tipo de porta-enxerto utilizado e diferentes estresses ligados à deficiência de nutrientes, à má drenagem do solo etc. Na parte aérea, observam-se sintomas reflexos como paralisação no crescimento, atraso na (ou ausência de) brotação e floração e seca de ramos (fig. 6.2).

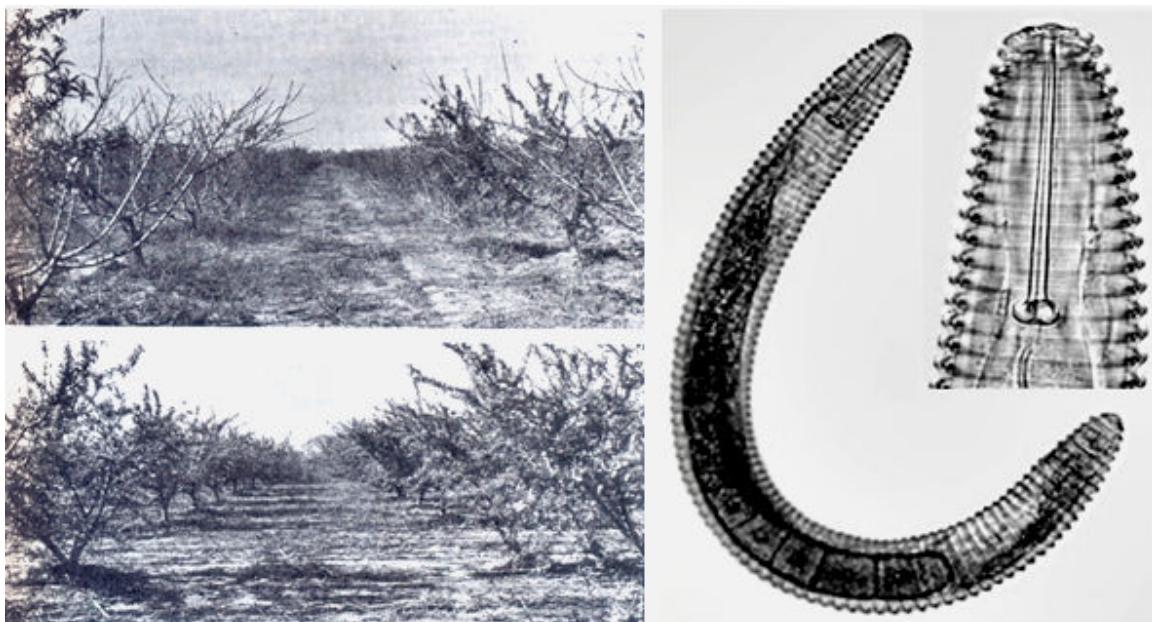


Figura 6.2 – Morte precoce do pessegueiro: (esq.) pomar dos Estados Unidos atacado por *Criconemoides xenoplax* com sintomas da doença complexa na parte aérea (acima) e pomar saudável (abaixo); (dir.) vista geral do corpo e em detalhe do estomatoestilete de *C. xenoplax* (de United States Department of Agriculture e L. Rivera/ Nemachile).

Há evidências de que ataque severo por *C. xenoplax* leva a alterações na partição de carboidratos, afetando subsequentemente a atividade da fenol-oxidase e tornando as plantas parasitadas muito suscetíveis tanto ao frio intenso como principalmente à infecção por *Pseudomonas syringae* pv. *syringae*, agente causal do cancro bacteriano. Nos Estados Unidos, essa associação entre frio excessivo e a doença bacteriana é que no geral causa a morte de plantas, novas ou mais velhas. No Brasil (RS), como não se conhecem relatos de PTSL associado ao cancro bacteriano, temperaturas bem baixas durante invernos rigorosos têm sido apontadas como a causa principal da síndrome. É interessante que o mal se manifesta em plantas individuais ou em grupos delas, ou seja, em manchas ou “reboleiras”.

Nos Estados Unidos, as perdas estimadas para o PTSL durante os anos 1980 e 1990 foram da ordem de US\$ 6,5 milhões ao ano. No Brasil, pomares doentes foram primeiro assinalados no estado de São Paulo e depois o problema se revelou frequente e importante no Rio Grande do Sul, em particular na década de 1990. A indisponibilidade de nematicidas registrados para a cultura e de porta-enxertos de pessegueiro resistentes ou tolerantes ao nematoide no momento no Brasil têm motivado, embora de forma esporádica, estudos sobre métodos de controle alternativos, como o biocontrole através de fungos ou bactérias.

6.2.1.2. *Hemicycliophora arenaria*

Também filiado à superfamília Criconematoidea, o gênero *Hemicycliophora* reúne os “nematoídes de bainha” (*sheath nematodes*), assim conhecidos porque as fêmeas parecem apresentar duas cutículas. Na verdade, é uma só cutícula, tendo suas camadas mais externas se separado das internas (fig. 6.3). Os machos não são fitoparasitas, faltando-lhe o estilete bucal. A espécie *H. arenaria* tem sido a única tida como prejudicial, causando, por vezes, danos apreciáveis a mudas cítricas em viveiros comerciais nos Estados Unidos.

Juvenis e fêmeas do nematoide se alimentam como estritos ectoparasitas introduzindo apenas cerca de 70% do estomatoestilete em raízes cítricas (no geral, nas ramificações secundárias ou radicelas, mais finas), em locais próximos das pontas destas. Pouco tempo após iniciado o parasitismo, ocorre hiperplasia nos sítios de alimentação formados, levando ao aparecimento, após 72 horas, de muitas galhas apicais. Tais mís formações podem causar redução, por vezes severa, no crescimento de mudas em viveiros (fig. 6.3). Uma

geração de *H. arenaria* pode ser completada em 15 a 18 dias a 30°C; solos arenosos são os preferidos pela espécie, possivelmente nativa de áreas desérticas do sul dos Estados Unidos.

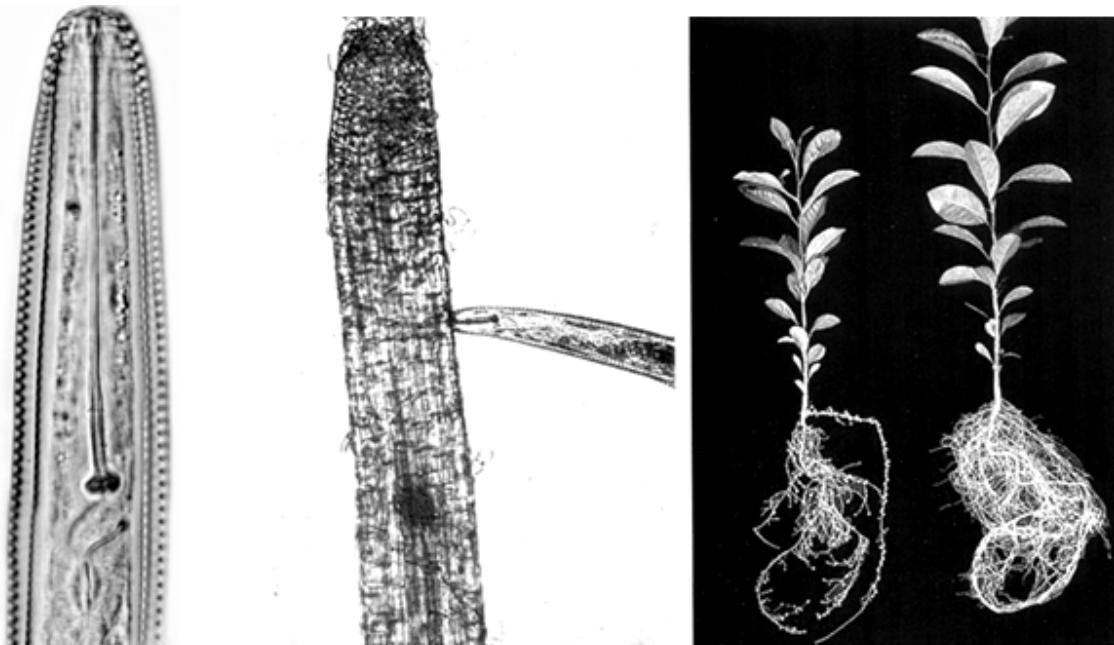


Figura 6.3 – *Hemicycliophora arenaria* em citros: (esq.) detalhes da “cutícula dupla” e do estomatoestilete; (centro) ectoparasitismo sobre radicela; (dir.) muda doente x sadia (de T. Powers e S. D. Van Gundy).

6.2.2. Tylenchoidea

6.2.2.1. (Belonolaimidae) *Belonolaimus longicaudatus*

Esta espécie apresenta, além de longo estomatoestilete (fig. 6.1C), comprimento corporal comumente entre 2 e 3 mm. Mostra clara preferência por solos bem arenosos (80% areia ou mais e até 10-15% de argila) e completa uma geração em cerca de quatro semanas, a 29-30°C. Causa sérios danos e expressivas perdas apenas no Sul dos Estados Unidos, embora já tenha sido assinalado em países próximos como México e Costa Rica. Seu largo círculo de hospedeiras inclui culturas anuais e perenes.

Alimenta-se sobre raízes como ectoparasita típico, concentrando o ataque nas pontas ou na região vizinha a estas. Pode provocar más formações distintas, conforme a planta hospedeira parasitada e o nível populacional atingido, sendo raízes em coto (*stubby-roots*, como as incitadas por tricodorídeos) um dos sintomas mais frequentes. Além de ficarem mais curtas e grossas, por vezes as raízes ficam tomadas de lesões necróticas ao ponto de

sofrerem rachaduras. A forte redução do sistema radicular resultante pode levar plantas jovens a mostrar nanismo, murchura e clorose, além de outros sintomas reflexos. No campo, os indicativos de mau desenvolvimento da cultura geralmente são percebidos pela presença de manchas ou “reboleiras” (fig. 6.4). Perdas bastante significativas já foram relatadas principalmente em algodoeiro, além de batata, cebola, feijoeiro, milho, quiabeiro, repolho, pimenteira e, de forma eventual, em essências florestais. Dignos de nota são os problemas causados em campos de golfe, provocando falhas visíveis no gramado; tal ocorrência já foi observada nos Estados Unidos e em países (Bahamas, Porto Rico) para onde foram levadas mudas de gramíneas com solo infestado produzidas originalmente nos Estados Unidos.



Figura 6.4 – Parasitismo por *Belonolaimus longicaudatus*: (ao alto) “reboleira” evidenciando plantas pouco crescidas em cultivo de soja; (abaixo) nanismo e clorose em algodoeiro nas plantas não tratadas com nematicidas, à frente, em contraste com as tratadas, ao fundo (de University of Georgia e W. T. Crow /IFAS).

Certas plantas hospedeiras são intolerantes a *B. longicaudatus*, sofrendo sérios danos mesmo sob baixas densidades populacionais. Por isso, nos Estados Unidos, é muito importante que novos plantios de tais cultivos sejam antecedidos de análises nematológicas para confirmação de que a espécie não esteja presente.

Como com outros fitonematoídes, em interações envolvendo *B. longicaudatus* é frequente a infecção secundária das raízes atacadas por fungos causadores de importantes doenças vasculares, a exemplo de *Fusarium oxysporum* f.sp. *vasinfectum* em algodoeiro.

6.2.2.2. (Belonolaimidae) *Tylenchorhynchus annulatus* / *T. claytoni*

Conhecidas em inglês como *stunt nematodes*, as espécies de *Tylenchorhynchus* são geralmente polífagas e bem disseminadas nas diferentes zonas geográficas. Atuando como típicos ectoparasitas, alimentam-se sobre pelos radiculares e tecidos próximos ou na região da ponta da raiz (fig. 6.5). Não obstante os seus níveis populacionais por vezes sejam altos, raramente causam danos marcantes ao ponto de requerer manejo específico. Duas espécies merecem destaque, a saber, *T. annulatus* e *T. claytoni*. Esta última já foi relatada causando perdas em cultivos de fumo e de certas ornamentais, como azaleias, além de mudas de coníferas em viveiros, mas em países estrangeiros e não no Brasil.



Figura 6.5 – Ectoparasitismo de *Tylenchorhynchus* sp. em raízes de milho, (esq.-dir.) com forte redução no crescimento de plantas atacadas em relação a uma sadia (de Universidade de Iowa / G. Tylka).

No caso de *T. annulatus*, as plantas hospedeiras preferenciais são gramíneas, a exemplo de arroz, milho, sorgo e cana-de-açúcar. No Brasil, sua presença tem chamado a atenção em canaviais pelas elevadas densidades populacionais muitas vezes determinadas no solo. Ainda que outras espécies fitoparasitas no geral ocorram associadas, há indicações de que seu parasitismo contribua à redução do sistema radicular e mau desenvolvimento da parte aérea das plantas nas lavouras atacadas.

6.2.2.3. (Hoplolaimidae) *Helicotylenchus multicinctus*

Helicotylenchus é um dos gêneros da família Hoplolaimidae incluído entre aqueles cujos representantes são chamados de “nematoídes espiralados” (= *spiral nematodes*); isso decorre do fato de que, quando mortos, os corpos dos espécimes geralmente assumem a forma de uma espiral completa. Congrega inúmeras espécies, porém apenas *H. dihystera* e principalmente *H. multicinctus* causam perdas econômicas em algumas interações. Esta última espécie, de reprodução anfimítica (com machos e fêmeas comuns), é bem conhecida pelos níveis populacionais muito altos que chega a atingir nas raízes e nos rizomas de bananeiras de grande interesse comercial; curiosamente, seus exemplares, quando mortos, adquirem a forma de um C aberto, e não de espiral.

Nas raízes de bananeiras, *H. multicinctus* pode se comportar como ectoparasita e/ou endoparasita, dependendo do órgão atacado, da idade da planta e de outros fatores. De qualquer maneira, restringe sua infecção às camadas epidérmica, subepidérmica e cortical mais externa. Isso acontece porque quase sempre ocorre junto a outro nematoíde parasita de bananeiras muito importante, o “nematoíde cavernícola” *Radopholus similis*. Como este último ataca predominantemente as camadas mais profundas do córtex, nelas provocando intensa destruição, acaba restando a *H. multicinctus* limitar seu ataque aos tecidos mais superficiais. Em quase todo o mundo, inclusive no Brasil, essas duas espécies parasitam bananeiras simultaneamente, sendo *R. similis* considerado o mais prejudicial e *H. multicinctus* o segundo em relevância; em países onde o nematoíde cavernícola não foi assinalado, como Israel, *H. multicinctus* se tornou o principal problema nos bananais, chegando a exigir manejo específico.

O nematoíde se alimenta mais comumente sobre células subepidérmicas das raízes causando lesões necróticas enegrecidas, finas e alongadas (fig. 6.6), evidentes em material

recém-retirado no solo (raízes de bananeiras, depois de lavadas, escurecem totalmente após 12-24 horas, mesmo se mantidas em formalina ou outros fixativos). Sintomas na parte aérea devidos a ataques exclusivos por *H. multicinctus* nem sempre são perceptíveis e o mais típico deles, o tombamento de plantas, é muito raro; apesar disso, perdas econômicas significativas já foram relatadas em Israel. Infecções secundárias por fungos, patogênicos e oportunistas, acontecem com certa frequência em sistemas radiculares atacados. Além das raízes, parasitismo da espécie em tecidos superficiais de rizomas de bananeiras é comum, facilitando a sua disseminação a novas áreas de cultivo através de mudas contaminadas.

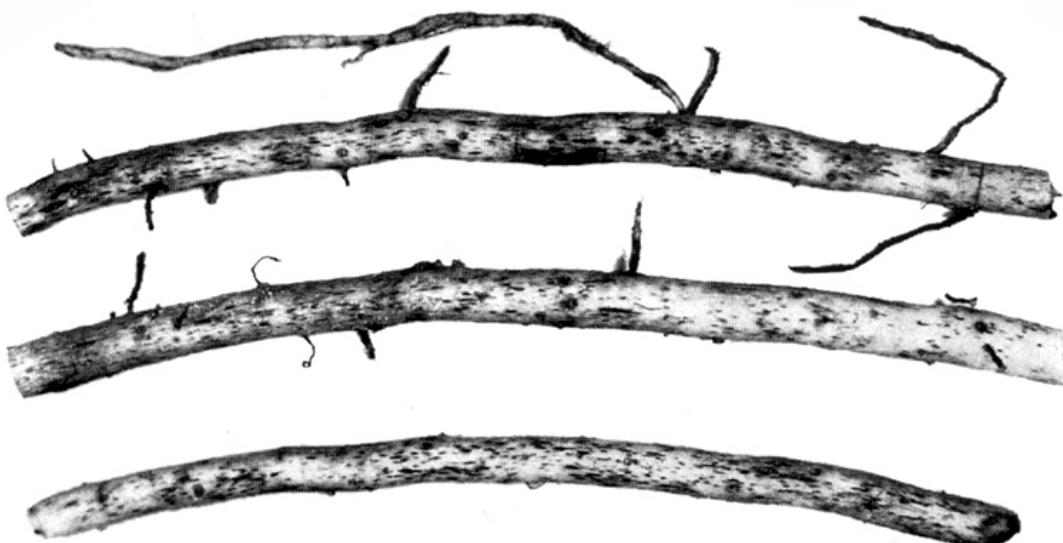


Figura 6.6 – Lesões necróticas superficiais na forma de estrias finas e alongadas, no geral subepidérmicas, em raízes de bananeiras causadas por *Helicotylenchus multicinctus* (de A. Vilardebo).

No Brasil, *H. multicinctus* é extremamente frequente em bananais, ocorrendo quase sempre junto ao nematoide cavernícola e, por vezes, associado a outra espécie do gênero, *H. dihystera*, talvez o fitonematoide mais cosmopolita conhecido. Em tais situações, como ambas concentram os ataques nos mesmos tecidos radiculares, costuma ocorrer competição entre as duas espécies e a predominância de uma ou outra estará ligada ao tipo de bananeira cultivado e/ou ao histórico da área em termos de culturas ali estabelecidas ao longo do tempo. A distinção morfológica entre elas é simples, além de que *H. dihystera* se reproduz por partenogênese, não ocorrendo machos na população, e seus exemplares, quando mortos, formam típica espiral completa.

6.2.2.4. (Hoplolaimidae) *Scutellonema bradys*

Também incluída no grupo dos nematoides espiralados, *Scutellonema bradys* é espécie polífaga cuja importância econômica se restringe à cultura do inhame, sendo até denominado internacionalmente o “nematoide do inhame” (= *the yam nematode*). A distribuição geográfica compreende principalmente países da América Central e América do Sul, havendo relatos ocasionais do sul dos Estados Unidos, da Índia e da África. No Brasil, sua ocorrência já foi limitada à região Nordeste, mas atualmente há relatos em São Paulo e possivelmente em outros estados da região Sudeste. No Nordeste, a nematose que causa em inhame é chamada de “casca preta” ou “podridão seca”.

Embora também atue como ectoparasita, em especial quando se alimenta sobre raízes, *S. bradys* se comporta mais como endoparasita ao atacar inhame, migrando para as tuberas em formação e nestas parasitando tecidos subepidérmicos de modo a causar lesões necróticas de formato e dimensões variáveis. Tais danos superficiais, visíveis já no campo, comumente levam os produtores a promover colheita antecipada das tuberas, ainda sem terem atingido o tamanho ideal à comercialização e apresentando sabor relativamente amargo. Durante o armazenamento, o nematoide se multiplica intensamente e os danos se agravam, ficando bem evidentes as manchas escuras provocadas na casca e áreas de tecido necrosado logo abaixo desta, quando se realiza a sua remoção por via mecânica (fig. 6.7).



Figura 6.7 – *Scutellonema bradys* em inhame: A/B - áreas necrosadas sob a casca (setas) em tuberas no estado de São Paulo e região anterior do nematoide; C – tuberas atacadas (esq.) e sadias (de R. M. Moura).

Dois aspectos relativos à interação entre *S. bradys* e inhame no Brasil devem ser ainda destacados. Em primeiro lugar, há de se frisar que a ocorrência de lesões escuras nas tuberas provocadas pelo nematoide desqualifica o produto para fins de exportação. Em segundo, durante o período de estocagem das tuberas em galpões, além dos sintomas de necrose mais superficiais devidos ao nematoide pode ocorrer podridão extensiva dos tecidos mais profundos causada pelo fungo *Penicillium sclerotigenum*, dessa combinação resultando perda total do produto em termos comerciais; essa condição de dupla infecção é denominada “podridão úmida” do inhame.

Por fim, cumpre salientar que no Nordeste brasileiro tem-se relatado com frequência parasitismo do inhame também por espécies do gênero *Pratylenchus*, em particular por *P. coffeae*, resultando da interação sintomas e danos muito semelhantes. Portanto, para fins de planejamento do manejo, recomendam-se fortemente a coleta de material infectado e a prévia identificação da(s) espécie(s) de nematoide presente(s) na área.

Em áreas sob intensa infestação por *S. bradys*, o cultivo subsequente por outras plantas hospedeiras favoráveis, a exemplo da batata, poderá implicar na ocorrência de danos sérios quantitativos e qualitativos nesta, como já relatado na África (fig. 6.8).



Figura 6.8 – *Scutellonema bradys*: (esq.) lesões necróticas em tubera de inhame visíveis depois da remoção da casca; (dir.) tubérculos de batata, sadio e infectado, este último menor e com rachaduras (de D. L. Coyne).

6.2.2.5. (Hoplolaimidae) *Hoplolaimus columbus*

As espécies de *Hoplolaimus* se caracterizam pelo corpo robusto e estomatoestilete forte, com nódulos basais típicos em forma de tulipa (fig. 6.1B). Subsídios sobre a biologia faltam para a maioria delas, embora se saiba que completam o ciclo de vida em seis a sete semanas. Apresentam certa habilidade na superação de estresses edafoclimáticos, como frente ao dessecamento prolongado. O mais importante membro do gênero, *H. columbus*,

tem ocorrência praticamente restrita aos Estados Unidos, onde causa sérios danos em duas culturas de grande interesse, algodão e soja. Esta última evidencia sintomas de crescimento reduzido associado a pequena produção de vagens, no geral sob altos níveis populacionais. Já em algodoeiro, mesmo sob densidades populacionais moderadas, observam-se nanismo, sinais de desequilíbrios nutricionais e significativa redução na produção; a distribuição irregular do nematoide nas lavouras se reflete na formação de “reboleiras” (fig. 6.9).



Figura 6.9 – *Hoplolaimus columbus* atacando algodoeiro nos Estados Unidos: muitas falhas e enfezamento de plantas evidente em “reboleira” de grandes dimensões (de C. M. Heald).

Em plantas mais novas, *H. columbus* atua como ectoparasito típico, limitando a alimentação a células da epiderme ou até de uma ou duas camadas abaixo desta; mais à frente no ciclo vegetativo, quando ataca raízes mais velhas, comporta-se como endoparasita de células do córtex, embora possa se nutrir ocasionalmente sobre tecidos mais profundos, como da endoderme e do periciclo.

Uma segunda espécie, *H. galeatus*, é polífaga e tem larga distribuição geográfica, sendo relatada como causadora de danos e perdas eventuais em essências florestais na América do Norte. Diferentemente de *H. columbus*, ocorre no Brasil, tendo sido assinalada em cana-de-açúcar, bananeira e em importantes essências florestais (eucalipto e pinheiro); todavia, inexistem dados a respeito de sua ação patogênica sobre tais cultivos e estimativas de possíveis perdas econômicas dela decorrentes.

6.3. Dorylaimia e Enoplia / principais casos de ectoparasitismo

Todos os fitonematoídes filiados às subclasses Dorylaimia e Enoplia se comportam como estritos ectoparasitas. As relativamente poucas espécies de relevância econômica se filiam aos gêneros *Longidorus*, *Paralongidorus* e *Xiphinema*, da família Longidoridae, e *Paratrichodorus* e *Trichodorus*, da família Trichodoridae. Tais nematoídes tanto provocam danos diretos às plantas hospedeiras pelo parasitismo intenso de suas raízes como podem também ser responsáveis, em certas interações, por prejuízos ainda maiores através da transmissão de vírus causadores de importantes viroses (Boxe 6.1).

Ao contrário dos fitonematoídes de Secernentia, que possuem estomatoestilete bem típico dividido em três partes, os de Dorylaimia e Enoplia têm estiletes bucais na forma de dentes, bastante longos e canaliculados em Longidoridae (= odontoestilete) ou curto, recurvado e maciço em Trichodoridae (= onquioestilete). Nos capítulos 2 e 5, ilustrações e subsídios sobre esse tópico já foram apresentados.

6.3.1. (Longidoridae) *Longidorus*, *Paralongidorus* e *Xiphinema*

Os nematoídes longidorídeos são sempre esguios e longos, com comprimento total quase sempre superior a 1,5 mm; há espécies que atingem 10 a 12 mm. O odontoestilete também é muito longo, podendo se assemelhar a uma agulha ou espada, donde adveio a expressão *needle and dagger nematodes* para designá-los em inglês. Uma peculiaridade relativa ao grupo está no fato de que algumas espécies de *Longidorus* e *Xiphinema* possuem apenas três estádios juvenis no ciclo biológico, e não quatro, como usual.

A duração do ciclo de vida, de ovo a ovo, pode variar consideravelmente dentro de uma dada espécie em função de fatores como temperatura, planta hospedeira e outros; *X. index*, por exemplo, demandou 3-4 semanas nos Estados Unidos e 7-9 meses em Israel para completar uma geração sobre videira. Sendo nematoídes bem longos, adaptam-se melhor aos solos arenosos, nos quais os maiores espaços entre as partículas lhes proporcionam movimentação mais ágil.

As espécies de *Longidorus* e de *Paralongidorus* são parasitas mais frequentes de cereais e gramíneas, enquanto *Xiphinema* mostra preferência por plantas lenhosas. Algumas espécies são polífagas, ao passo que outras são muito exigentes em termos de hospedeiros.

Dois exemplos de interações envolvendo certo grau de especialização hospedeira são os de *L. laevicapitatus* em cana-de-açúcar e *X. index* em videira.

Em relação aos números de espécies válidas já descritas para os três gêneros, são poucas as interações envolvendo suas espécies em que danos severos e perdas apreciáveis já foram relatados. Entre estas, pode-se citar: *Longidorus africanus* em beterraba açucareira e diversas hortaliças (África, América do Norte); *L. elongatus* em azevém, morangueiro, pimenteira e beterraba açucareira (Europa e América do Norte); *L. attenuatus* em morangueiro e beterraba açucareira (Europa); *L. laevicapitatus* em cana-de-açúcar e citros (África e América Central); *Paralongidorus maximus* em diversas culturas (Europa); *Xiphinema index* em videira, figueira e roseira (Europa, América do Sul, América do Norte, Austrália e África); *X. diversicaudatum* em pessegueiro e framboeseira (Europa); e *X. pachtaicum* em videira, figueira e pessegueiro (Europa e África).



Figura 6.10 – *Longidorus* sp. x milho: “reboleira” de grandes dimensões em lavoura sobre solo bem arenoso, com falhas e plantas mal crescidas; no detalhe, escassez de raízes secundárias (de D. C. Norton).

O ectoparasitismo por longidorídeos pode provocar danos mecânicos e alterações fisiológicas às raízes das plantas hospedeiras. Juvenis como J₁ e J₂ são de ocorrência mais comum sobre pelos radiculares, enquanto os de estádios mais avançados e as fêmeas

aparecem no geral congregados ao redor das pontas das raízes (fig. 6.11) ou mesmo em locais algo distantes destas. O fitoparasitismo intenso pode causar redução na emissão de raízes secundárias (fig. 6.10) e eventual necrose no local do sítio de alimentação. Espécies de *Xiphinema*, exceto as do chamado “grupo de *X. americanum*”, por vezes incitam a formação de galhas apicais características (ver capítulo 5); o mesmo acontece nos gêneros *Longidorus* e *Paralongidorus*, com a diferença de que nestes o crescimento longitudinal das raízes não é interrompido pela indução das galhas, as quais acabam ficando em posições intermediárias nas raízes. Tais danos diretos se refletem na parte aérea, sendo usual a presença de grandes “reboleiras” de plantas com enfezamento ou nanismo, sinais de deficiências nutricionais e baixo potencial produtivo (figs. 6.10 e 6.11); ataques sobre mudas em viveiros, em particular de algumas essências florestais e fruteiras, podem resultar até em morte de plantas.

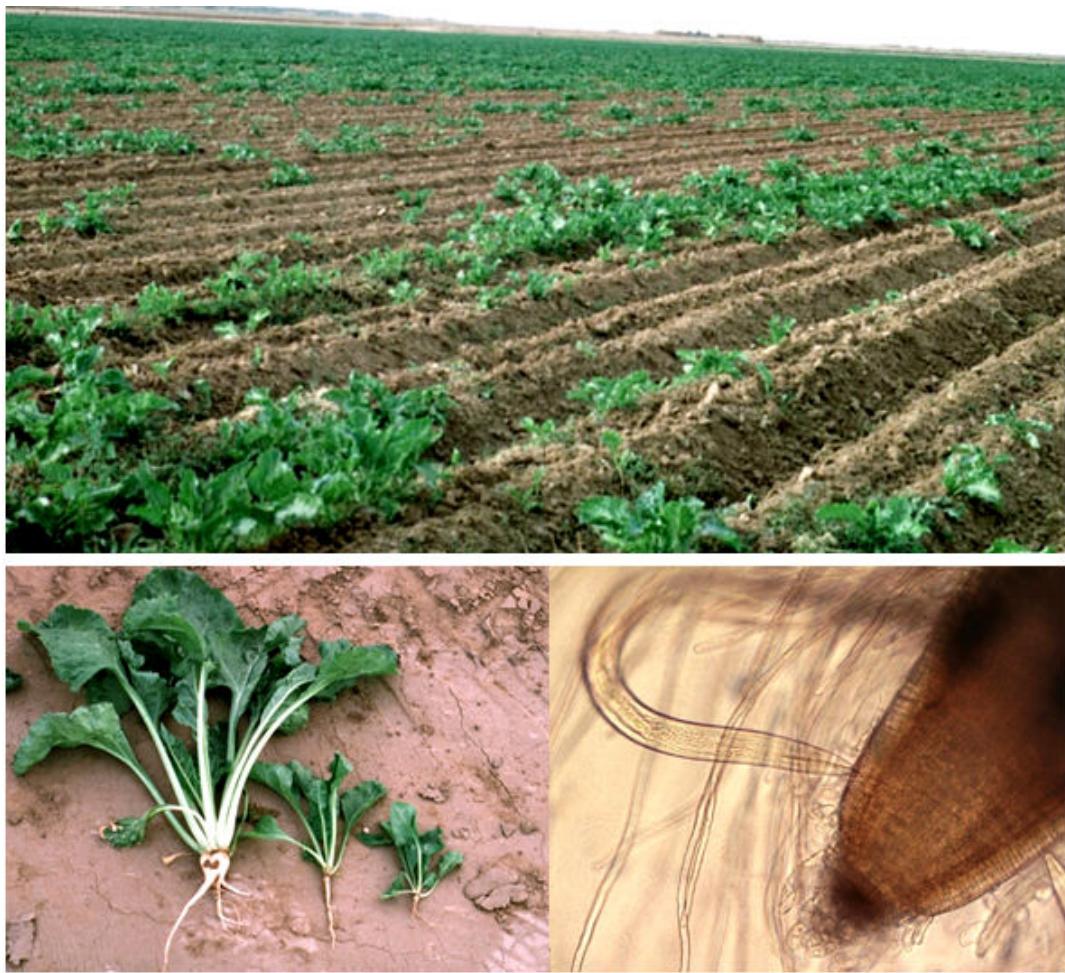


Figura 6.11 – *Longidorus africanus* em beterraba açucareira: sintomas e danos (de UC/Riverside - INAS).

Apesar dos sérios danos muitas vezes relatados em plantações da Europa e da América do Norte, ilustrados inclusive nas figuras anteriores, estimativas de perdas a campo devidas a longidorídeos só existem para poucas espécies e raras interações, como no caso da beterraba açucareira, da ordem de 50-60%, na Europa. No Brasil, embora muitas espécies de *Xiphinema* já tenham sido assinaladas, ocorrências de *Longidorus* são pouco comuns e *Paralongidorus* ainda não foi relatado. Até o presente, não se dispõe de subsídios sobre danos, diretos ou indiretos, causados por longidorídeos no País.

6.3.2. (Trichodoridae) *Paratrichodorus* e *Trichodorus*

Em oposição aos longidorídeos, os tricodorídeos são curtos, de comprimento total do corpo na faixa de 0,5 a 1,2 mm, raramente excedendo 1,5 mm. São robustos e, segundo alguns nematologistas, o formato geral do corpo lembra o de um charuto. A diferença mais óbvia entre os gêneros é que os exemplares de *Paratrichodorus*, mortos e fixados, mostram evidente expansão da cutícula, o que não ocorre com *Trichodorus* (fig. 6.12). Nas espécies anfimíticas, os machos são numerosos e, nas partenogenéticas, raros ou ausentes.

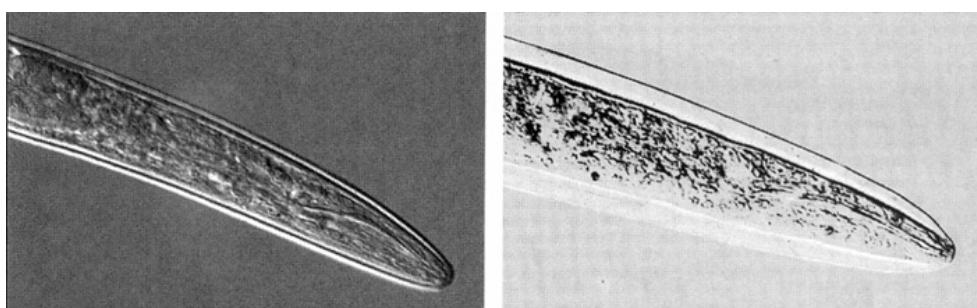


Figura 6.12 – Espécimes fixados de *Trichodorus* (esq.) e *Paratrichodorus* (dir.), este com cutícula expandida.

A duração do ciclo de vida é fortemente dependente de fatores como temperatura, umidade, textura do solo, planta hospedeira e vários outros. Espécie cosmopolita e polífaga, *Paratrichodorus minor* completou uma geração em tomateiro em 21-22 dias à 22°C e 16-17 dias à 30°C; de modo geral, os tricodorídeos parecem bem adaptados à faixa entre 15 e 30°C, na qual aumentos populacionais foram determinados para várias espécies estudadas sob condições controladas. Solos com teores elevados de areia favorecem a multiplicação de *Paratrichodorus*, mas, em contrapartida, sobrevivem neles por períodos bem mais curtos do que em solos classificados como argilosos, quando a área é submetida a alqueive e não há plantas hospedeiras disponíveis.

O parasitismo por tricodorídeos se concentra na zona de alongamento das raízes e agregação de espécimes junto às pontas é bastante comum. Supressão do crescimento radicular já foi relatada em situações de plantas sob ataque por níveis populacionais muito altos de tricodorídeos. O sintoma mais característico é a formação das chamadas “raízes em coto”, curtas e grossas, já descritas no capítulo 5, responsáveis pelo mau crescimento e baixa produtividade das plantas (fig. 6.13). Nas interações entre *Paratrichodorus* e cultivos anuais, a ocorrência de alto nível populacional inicial do nematoide na área da lavoura é condição essencial a que se registrem danos marcantes e perdas expressivas. Estimativas de perdas a campo quase não existem, até porque tricodorídeos no geral aparecem associados a fitonematoídes de outros gêneros em populações mistas, dificultando tais determinações; no entanto, perdas de 30 a 50% têm sido sugeridas com alguma frequência.

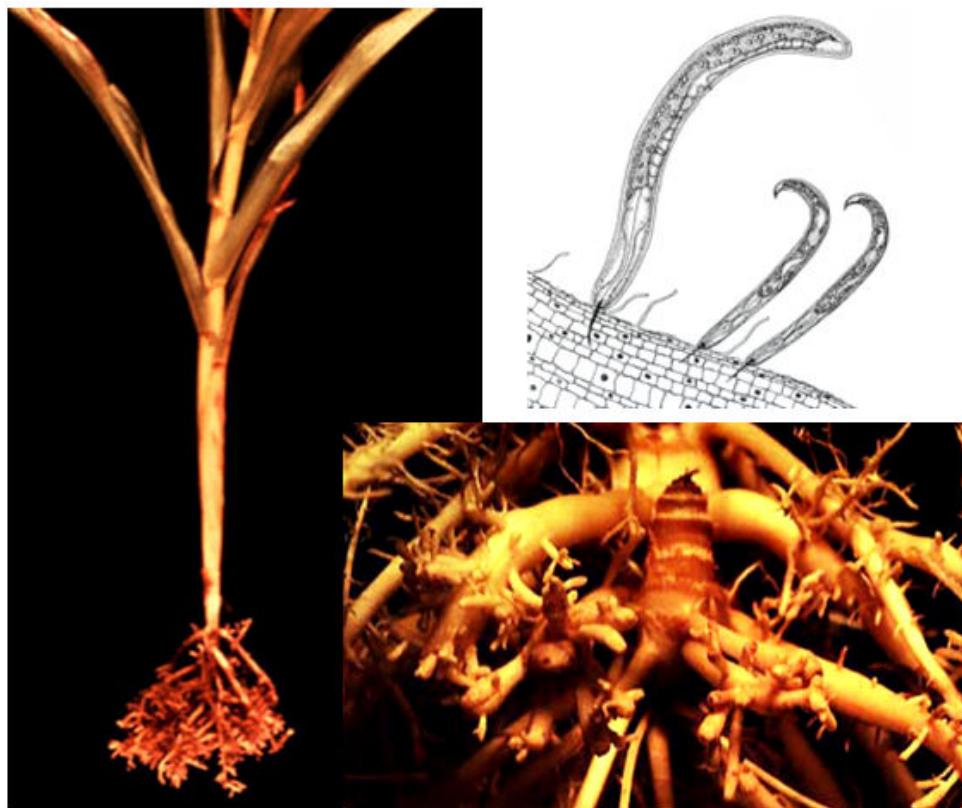


Figura 6.13 – Danos (raízes em coto) de *Paratrichodorus minor* em milho (de SON Slide Collection).

As interações envolvendo tricodorídeos tidas como mais relevantes são as seguintes: *Paratrichodorus minor* em várias culturas (em todo o mundo); *P. pachydermus* em batata e outras culturas (Europa, Ásia); *Trichodorus similis* em batata e outras culturas (Europa); *T. viruliferus* em batata e outras culturas (Europa); e *T. primitivus* em batata (Europa e Ásia).

Boxe 6.1 – A transmissão de vírus por fitonematoïdes.

Até o momento, menos de 1% dos fitonematoïdes já provou ser capaz de atuar como efetivos transmissores de vírus às plantas atacadas, todos eles filiados à classe Enoplea. Os vírus transmitidos pertencem unicamente aos gêneros *Nepovirus* (= nepoviroses) e *Tobravirus* (= tobraviroses). Este último é veiculado por espécies de *Paratrichodorus* e *Trichodorus*, ao passo que as nepoviroses o são por *Longidorus*, *Paralongidorus* e *Xiphinema*.

A primeira comprovação experimental de transmissão de virose por fitonematoïde foi publicada em 1958, dando conta de que *Xiphinema index* estava associada à ocorrência da nepovirose “grapevine fanleaf” em videira nos Estados Unidos. Na tabela a seguir, sumariam-se as principais espécies de fitonematoïdes e respectivas viroses transmitidas.

Fitonematoïde*	Virose*
<i>Longidorus apulus</i>	artichoke Italian latent
<i>Longidorus arthensis</i>	cherry rosette disease
<i>Longidorus attenuatus</i>	tomato black ring
<i>Longidorus diadecturus</i>	peach rosette mosaic
<i>Longidorus elongatus</i>	raspberry ringspot
<i>Longidorus fasciatus</i>	artichoke Italian latent
<i>Longidorus macrosoma</i>	raspberry ringspot
<i>Longidorus martini</i>	mulberry ringspot
<i>Paralongidorus maximus</i>	raspberry ringspot
<i>Xiphinema americanum</i> (<i>sensu lato</i>)	cherry rasp leaf; peach rosette mosaic; tobacco ringspot; tomato ringspot
<i>Xiphinema bricolense</i>	tomato ringspot
<i>Xiphinema californicum</i>	cherry rasp leaf; tobacco ringspot; tomato ringspot
<i>Xiphinema diversicandatum</i>	arabis mosaic; strawberry latent ringspot
<i>Xiphinema index</i>	grapevine fanleaf
<i>Xiphinema intermedium</i>	tobacco ringspot; tomato ringspot
<i>Xiphinema italiae</i>	grapevine fanleaf
<i>Xiphinema rivesi</i>	cherry rasp leaf; tobacco ringspot; tomato ringspot;
<i>Xiphinema tarjanense</i>	tobacco ringspot
<i>Paratrichodorus allius</i>	tobacco rattle
<i>Paratrichodorus anemones</i>	pea-early browning
<i>Paratrichodorus hispanus</i>	tobacco rattle
<i>Paratrichodorus minor</i>	pepper ringspot; tobacco rattle
<i>Paratrichodorus nannus</i>	tobacco rattle
<i>Paratrichodorus pachydermus</i>	pea-early browning; tobacco rattle
<i>Paratrichodorus porosus</i>	tobacco rattle
<i>Paratrichodorus teres</i>	pea-early browning
<i>Trichodorus cylindricus</i>	pea-early browning; tobacco rattle
<i>Trichodorus primitivus</i>	pea-early browning; tobacco rattle
<i>Trichodorus similis</i>	tobacco rattle
<i>Trichodorus tunisiensis</i>	tobacco rattle
<i>Trichodorus viruliferus</i>	pea-early browning; tobacco rattle

(*): adaptada de Ferraz e Brown (2002).

Várias nepoviroses são transmitidas por longidorídeos, mas apenas duas tobraviroses, ou possivelmente três, por tricodorídeos. No Brasil, são muito raros os relatos de nematoídes veiculando vírus a plantas e, embora haja registros de *X. index* em diferentes estados, não se verificaram até o presente casos de transmissão do *grapevine fanleaf virus* em cultivos de videira, ao contrário de outros países da América do Sul (Chile, Argentina).

Os locais de retenção das partículas virais nos nematoídes são: *Longidorus/Paralongidorus* – na região do odontoestilete; *Xiphinema* – no odontóforo e restante do esôfago; *Trichodorus/Paratrichodorus* – na região do onquioestilete e no esôfago. O vírus não sofre replicação no nematoide, não se transmite através do ovo e é eliminado durante as ecdises.

Os sintomas variam muito conforme as interações consideradas, podendo resultar danos quantitativos e qualitativos às culturas; estes últimos são muito evidentes especialmente no caso da batata, na forma de áreas internas apodrecidas. Em termos internacionais, têm merecido destaque especial as perdas devidas ao *grapevine fanleaf virus* em videira, nepovirose veiculada por *X. index* de ocorrência comum em países dos continentes europeu e americano, caracterizada por sintomas foliares (clorose e assimetria no limbo), alteração no padrão normal de ramificações e redução significativa na produção (fig. 6.14).



Figura 6.14 – Sintomas de nepovirose (*grapevine fanleaf virus*) da videira transmitida por fitonematoíde longidorídeo, *Xiphinema index*, observando-se alterações no limbo foliar (clorose e forma assimétrica), anomalia na emissão de novos ramos e redução marcante no tamanho dos cachos formados (de University of California/Davis).

6.4. Secernentia / principais casos de semiendoparasitismo

6.4.1. O gênero *Rotylenchulus* – nematoides reniformes

Rotylenchulus filia-se à família Hoplolaimidae e subfamília Rotylenchulinae, sendo composto por cerca de uma dezena de espécies. Como as fêmeas sexualmente maduras das espécies apresentam corpo aberrante, em forma de rim, são vulgarmente denominadas nematoides reniformes. Contudo, pelo fato de que uma única espécie, justamente a espécie-tipo do gênero, *R. reniformis*, tornou-se conhecida em todo o mundo por sua importância econômica, a designação “nematoide reniforme” (*the reniform nematode*, em inglês) tem sido usada, na verdade, apenas para se referir a ela.

A peculiaridade biológica em *Rotylenchulus* está no fato de que o estádio infectante não é o juvenil J₂, como usual, mas sim a fêmea imatura, móvel e ainda de corpo filiforme. A reprodução é anfimítica, sendo os machos frequentes nas populações; estes não são fitoparasitas, mas ativos sexualmente, ocorrendo com frequência ao redor da parte posterior de fêmeas maduras com o propósito de acasalamento.

No capítulo 5, a estratégia de alimentação adotada no gênero já foi devidamente descrita. Dos ovos, eclodem juvenis de 2º estádio, que já sofreram a primeira ecdise; normalmente no solo e sem se alimentar, estes sofrem as ecdises seguintes passando a J₃, J₄ e depois emergindo como machos ou principalmente fêmeas imaturas. Quando ocorre dessecamento no solo nesse período, é comum que tais estádios permaneçam protegidos no interior das cutículas (= exúvias) dos estádios anteriores. Por fim, as fêmeas imaturas migram à procura de raízes da planta hospedeira, preferindo as secundárias, mais finas. Após localizá-las, penetram-nas parcialmente e, ao atingirem a região mais profunda do córtex, nas adjacências do cilindro central, incitam a formação de tecido nutridor do tipo sincicial. Obtendo nutrientes a partir desse sítio de alimentação estabelecido, a fêmea vai se alargando e acaba por exibir o característico formato reniforme; como praticamente não ocorrem reações de hipertrofia e hiperplasia nas vizinhanças do corpo do nematoide e não se formam galhas ou outras deformações, a porção aberrante do corpo da fêmea madura fica exposta e bem visível fora da raiz (fig. 6.15). Tal posicionamento da fêmea, só com a região anterior presa à raiz, irá redundar sempre na formação de massas de ovos (n = 50-120) externas, em meio a substância gelatinosa que os conserva agregados e protegidos de inimigos naturais e dos efeitos adversos de eventuais estresses ambientais (fig. 6.16).



Figura 6.15 – *Rotylenchulus reniformis*: (abaixo) três estádios de desenvolvimento sucessivos e detalhes das exúvias (setas); (alto, esq. => dir.) fêmeas imaturas em fitoparassitismo mudando de filiforme a reniforme à medida que avançam no amadurecimento sexual (de M. Linford & J. Oliveira e de G. L. Asmus).

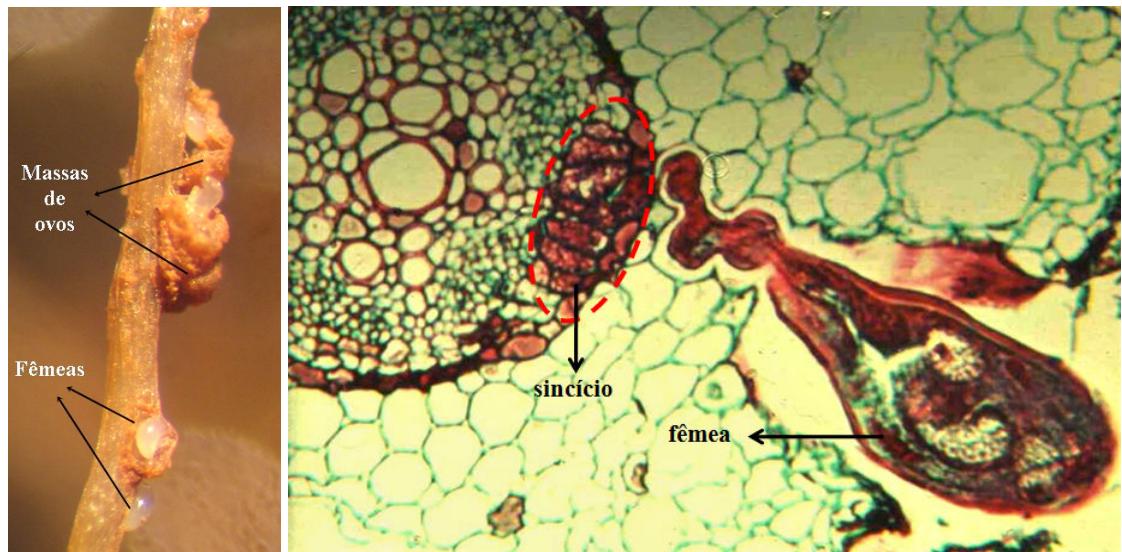


Figura 6.16 – *Rotylenchulus reniformis* parasitando raízes: fêmeas maduras e massas de ovos externas (setas); (dir.) corte histológico de radicela de algodoeiro mostrando fêmea e sincício (setas) por ela induzido (de G. L. Asmus e SON Slide Set).

Em todo o mundo, o nematoide reniforme se destaca como parasita importante do algodoeiro, podendo causar perdas significativas também em soja; outras culturas, como abacaxizeiro, bananeira, feijoeiro, mamoeiro, mamoneira, maracujazeiro e tomateiro, são hospedeiras relativamente comuns, mas não há dados suficientes para se afirmar que sofram danos sérios com frequência, devendo perdas ocorrer de modo ocasional.

No Brasil, historicamente, *R. reniformis* esteve sempre associado à cultura do algodão e, mais recentemente, passou a constituir motivo de preocupação na sojicultura da região Centro-Oeste. Em algodoeiro, a multiplicação da espécie é intensa e rápida, sendo encontrados níveis populacionais muito elevados quando o cultivo é repetido ao longo dos anos na mesma área. O exame de raízes ao estereoscópio no laboratório permite verificar a presença de inúmeras massas de ovos que, quando removidas, deixam expostas as fêmeas maduras em fitoparasitismo. Não se formam galhas radiculares! Na parte aérea, os sintomas usuais são “reboleiras” de plantas com crescimento reduzido exibindo, a partir dos 40-50 dias de idade, muitas folhas com típica clorose referida como “carijó” (atenção: esse sintoma foliar também pode ser causado por outros fitonematoídes, como *Meloidogyne incognita*). Há atraso e diminuição na produção, ocorrendo tanto danos quantitativos como qualitativos, pois certas propriedades das fibras são negativamente afetadas (fig. 6.17).



Figura 6.17 – *Rotylenchulus reniformis* em algodoeiro: (esq.) em primeiro plano, “reboleira” evidenciando plantas mal crescidas devido ao ataque pelo nematoide; (dir.) folhas exibindo sintoma típico de deficiência nutricional (= “carijó”) em escala progressiva (de 1 a 6) de intensidade (de G. L. Asmus e L. C. Ferraz).

Estudo conduzido no Brasil envolvendo cerca de 50 populações de *Rotylenchulus*, oriundas de diferentes culturas e regiões geográficas (Nordeste, Sudeste e Centro-Oeste), levou unicamente à identificação de *R. reniformis*, resultado que uma vez mais destacou o largo círculo de hospedeiros e a clara prevalência dessa espécie.

6.4.2. O gênero *Tylenchulus*

Compreendendo poucas espécies (cinco, até 2013), o gênero *Tylenchulus* se tornou bastante conhecido mundialmente pelo fato de que a sua espécie-tipo, *T. semipenetrans*, representa problema sanitário muito frequente em pomares cítricos, inclusive no Brasil. Além dos citros, a espécie é parasita de poucas culturas, como caquizeiro, oliveira e videira. As demais espécies do gênero não apresentam, até o momento, maior interesse econômico.

A descrição de *T. semipenetrans* ocorreu nos Estados Unidos e data de 1913, tendo sido proposta, já naquela época, a expressão “o nematoide dos citros” (*the citrus nematode*, em inglês) para designar vulgarmente a espécie, haja vista a sua alta incidência em pomares daquele país. Pouco tempo depois, em um artigo publicado em 1917, já foi feita referência à sua presença parasitando plantas cítricas provenientes do Brasil e, em 1921, as primeiras demonstrações de sua ação patogênica no campo foram dadas a conhecer.

O ciclo de vida de *T. semipenetrans* é algo incomum, com certas particularidades, completando-se em seis a oito semanas sob condições favoráveis; a faixa de 24-26°C é tida como adequada às várias etapas do desenvolvimento. A espécie não evidencia a marcante preferência por solos arenosos característica da maioria dos fitonematoides, adaptando-se a solos com teores de 5 a 30% de argila. Aparentemente, a reprodução é partenogenética, com fêmeas não fertilizadas dando origem tanto a juvenis femininos (75-80%) como masculinos (20-25%). Estes, por sinal, vão dar formação a machos que não são fitoparasitas e completam o desenvolvimento em apenas uma semana.

A estratégia de alimentação ocorrente nas interações entre *T. semipenetrans* e plantas cítricas já foi descrita no capítulo 5, sendo assim resumida: i) os juvenis femininos (J_2 a J_4) são ectoparasitas migradores, parasitando células das camadas superficiais das radicelas das plantas cítricas, que morrem pouco tempo depois; ii) após a quarta ecdise, emerge a fêmea imatura, que penetra progressivamente a região anterior (“pescoço”) do corpo até alcançar camada intermediária ou profunda do córtex, onde inicia o parasitismo, ficando sempre metade ou pelo menos um terço do corpo fora da raiz; iii) ali estabelece um sítio permanente de alimentação, localizado no entorno da sua extremidade anterior e constituído por grupo de 6 a 10 células levemente hipertrofiadas (fig. 6.18A); iv) com a alimentação intensa, a fêmea perde a mobilidade e sua parte posterior, externa à raiz, começa a se expandir gradualmente; e v) após atingir a maturidade sexual, a fêmea obesa

(fig. 6.18C) inicia a oviposição, sendo os ovos ($n = 80$, em média) sempre depositados em “massas” externas às raízes (fig. 6.18B) e mantidos agregados por substância gelatinosa liberada através do poro excretor-secretor. Em situações de ataques severos, dezenas de fêmeas maduras podem ser encontradas por centímetro de raiz, ficando agrupadas, umas muito próximas das outras (fig. 6.19).

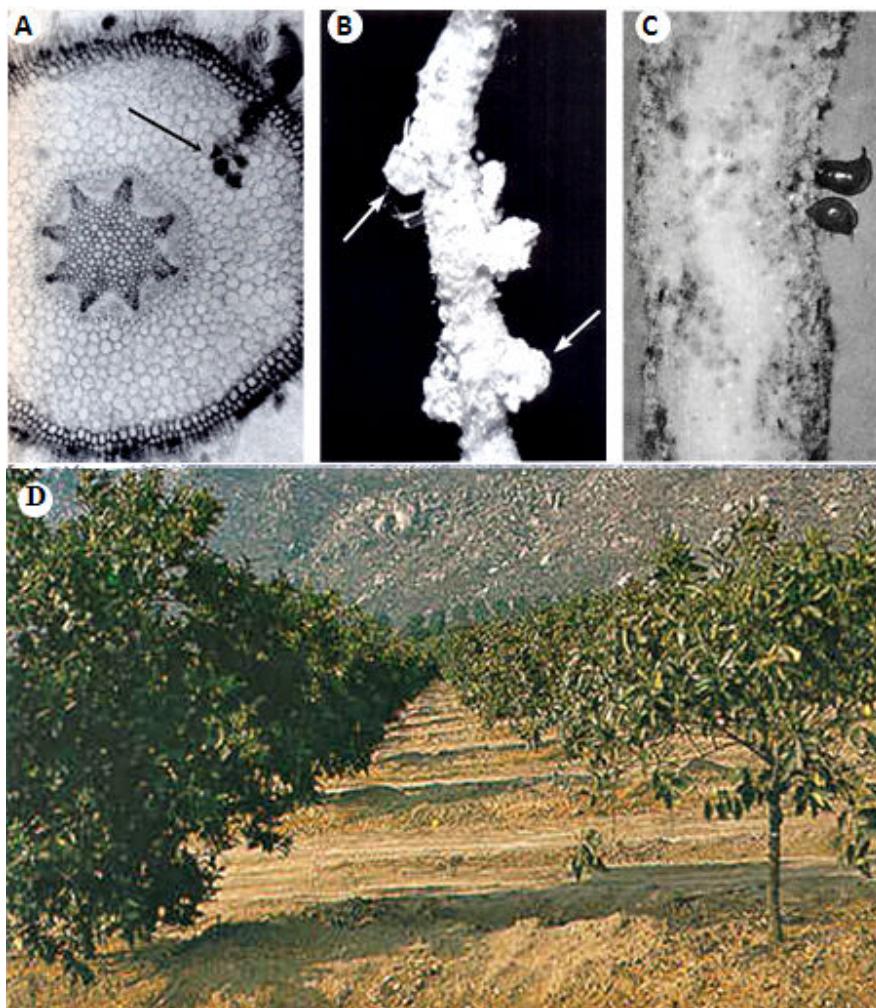


Figura 6.18 – *Tylenchulus semipenetrans* em citros: A. corte histológico de radicela mostrando fêmea madura e o tecido nutridor induzido no córtex (seta); B. massas de ovos externas (setas) recobertas por fina camada de solo aderente; C. duas fêmeas maduras em fitoparasitismo; D. contraste entre fileiras de plantas cítricas com sintoma (à direita) de ataque pelo nematoide (= “declínio lento”) e sem sintomas (à esquerda) devido a tratamento com produto nematicida (de E. Cohn, A. Vilardebo, INRA/França e S. D. Van Gundy).

Nas diversas interações entre *T. semipenetrans* e citros, a intensidade dos danos está fortemente associada ao nível populacional inicial do nematoide (Pi) nas plantas jovens,

que são levadas ao campo na instalação do pomar. Duas situações básicas podem ocorrer, as quais são resumidas a seguir. A primeira delas se refere à ocorrência de danos agudos e muito evidentes às plantas, como enfezamento e clorose, percebidos já nos primeiros meses ou anos de idade do pomar; essa condição é causada por elevada densidade populacional do nematoide nas raízes de plantas ainda bem jovens, logo que transplantadas ao campo. Tal quadro sintomatológico podia ser observado, com alguma frequência, nas décadas de 1960 e 1970, principalmente, época em que a formação de mudas cítricas era feita sem os devidos cuidados, sendo comum a localização de viveiros bem próximos a pomares velhos parasitados pelo nematoide; nesses casos, o nematoide acabava sendo levado até as mudas pela água de irrigação contaminada ou pelo solo infestado usado no enchimento de seus recipientes (= “balinhos”), muitas vezes coletado junto ao pomar velho doente.



Figura 6.19 – Fêmeas do nematoide dos citros, coradas artificialmente de vermelho, em fitoparasitismo, várias delas (à direita) aglomeradas em um único local da radicela (de S. D. Van Gundy).

As mudas, com sistema radicular de volume ainda limitado e já sob ataque intenso, eram plantadas no local definitivo e, pouco tempo depois, já mostravam crescimento muito lento e indicativos foliares de carências nutricionais. No geral, as tentativas de recuperação das plantas, feitas através da aplicação de adubos e/ou defensivos agrícolas, não produziam resultados positivos, até porque na maioria das vezes o produtor recorria a essas medidas sem sequer ter conhecimento de que a causa primária do problema era o nematoide, e não insetos-praga, fungos ou vírus. Quando, apesar de tudo, o pomar era mantido por mais tempo, a juvenilidade das plantas era prolongada e o início da produção de frutos retardado em dois a quatro anos, em média. A erradicação precoce do pomar foi o caminho preferido por muitos citricultores que viveram essa situação.

A partir dos anos 1990, em São Paulo e alguns outros estados produtores, medidas legislativas foram implantadas no sentido de que a produção e a comercialização de mudas cítricas passassem a ser feitas segundo normas técnicas mais rigorosas. Entre estas, pode-se alistar a exigência de viveiristas de utilização de estufas com telado, de bancadas suspensas, de tubetes contendo substrato de origem e composição conhecidas e outras, visando à produção, e de obrigatoriedade de emissão de certificado de isenção de *T. semipenetrans* (e outros fitonematoïdes) por fiscal fitossanitário para fins de comercialização do produto. Tal ação veio restringir a ocorrência de relatos de sintomas agudos ligados à nematose, que hoje devem ser esporádicos.

A segunda situação é aquela pela qual se tem Pi baixo de *T. semipenetrans* por ocasião da formação inicial do novo pomar. Isso acontece quando se transplantam mudas sadias em área onde existiu pomar cítrico atacado pelo nematoide há alguns anos; nesse caso, durante o período em que não há citros plantado, ocorre redução na densidade populacional do *T. semipenetrans*, que somente consegue persistir no local graças à presença de resíduos de raízes não decompostos ou eventuais plantas daninhas hospedeiras.

Como o Pi é relativamente baixo e estando as mudas livres do nematoide quando transplantadas, as plantas apresentam bom e rápido crescimento nos primeiros meses e anos de campo. Há de se lembrar que *T. semipenetrans* demanda seis a oito semanas para completar o ciclo biológico e suas fêmeas produzem até uma centena de ovos, em contraste com outros grupos de fitonematoïdes de ciclo bem mais curto (três a quatro semanas) e maior produtividade (400-500 ovos), como *Meloidogyne* e *Heterodera*. Portanto, o que irá acontecer nos primeiros anos do pomar é que, embora a população do nematoide vá crescer, as plantas o farão também e em ritmo mais rápido, conseguindo superar os efeitos adversos do parasitismo e formando sistemas radiculares bem desenvolvidos.

Após a juvenilidade, os sistemas radiculares tendem a se estabilizar em termos de volume e novas radicelas passam a ser emitidas apenas para substituir aquelas que já apodreceram. A certa altura, no geral na faixa de 8 a 12 anos de idade do pomar, a população do nematoide nas raízes acaba atingindo nível capaz de provocar desequilíbrios na planta e esta passa a exibir sintomas reflexos como paralisação no crescimento, folhas de tamanho irregular e, principalmente, frutos em menor número e de menor diâmetro. Essa anomalia, ligada ao parasitismo por *T. semipenetrans*, tem sido chamada “declínio lento”.

Os sintomas, é bom ressaltar, poucas vezes são evidentes e facilmente perceptíveis ao citricultor, porque mostrados pela maioria das plantas do pomar. Entretanto, num estudo conduzido nos anos 1980, o tratamento de certo número de fileiras de plantas com produto químico de ação nematicida em pomar dos Estados Unidos com sintomas da nematose propiciou que as reduções no crescimento e na produtividade da cultura se tornassem muito visíveis (Fig. 6.18D), demonstrando de modo inequívoco o alcance dessa ação “silenciosa” de *T. semipenetrans*. Aliás, as perdas na citicultura devidas ao nematoide dos citros têm sido estimadas em 8 a 12% da produção global.

Um comentário final que se afigura pertinente é o de que *T. semipenetrans*, como citado anteriormente, possui restrito círculo de hospedeiros, sendo quase um parasita exclusivo de plantas da família Rutaceae, que congrega as plantas cítricas. Portanto, em áreas nunca antes plantadas com citros, a introdução do nematoide estará praticamente limitada à utilização de mudas infectadas, o que torna as medidas de prevenção e exclusão em relação a isso muito relevantes, senão obrigatórias.

Literatura consultada e/ou sugerida para leitura

- Almeida, M.T.S.C.M. & W. Decraemer, 2005.** Trichodoridae: família de nematóides vetores de vírus. *Revisão Anual de Patologia de Plantas* **13**:115-190.
- Brown, D.J.F. & B. Weischer, 1998.** Specificity, exclusivity and complementarity in transmission of plant viruses by plant parasitic nematodes. *Fundamental and Applied Nematology* **21**:1-11.
- Decraemer, W. & E. Geraert, 2006.** Ectoparasitic nematodes. In: *Plant Nematology* (Perry, R.N. e M. Moens, Eds.) pp. 153-184, Wallingford, CABI.
- Decraemer, W. & R.T. Robbins, 2007.** The who, what, and where of Longidoridae and Trichodoridae. *Journal of Nematology* **39**(4):295-297.
- Duncan, L.W., 2005.** Nematode Parasites of Citrus. In: *Plant Parasitic Nematodes in Tropical and Subtropical Agriculture*. (Luc, M.; R.A. Sikora e J. Bridge, Eds.) pp. 437-466. Wallingford, CABI.
- Engle, C.E. & A.C. Scoggan, 1991.** Results of applying Nemacur to Californian citrus crops over a period of several years to control nematodes. *Pflanzenschutz-Nachrichten Bayer* **44**:77-88.

- Hussey, R.S.; C.W. Mims; S.W. Wescott, 1992.** Ultrastructure of root cortical cells parasitized by the ring nematode *Cricconemella xenoplax*. *Protoplasma* **167**:55-65.
- Lewis, S.A.; F.H. Smith; W.M. Powell, 1976.** Host-parasite relationships of *Hoplolaimus columbus* on cotton and soybean. *Journal of Nematology* **8**(2):141-145.
- McSorley, R. & J.L. Parrado, 1986.** *Helicotylenchus multicinctus* on bananas: an international problem. *Nematropica* **16**(1):73-91.
- Mota, M.S., 2012.** Seleção de bactérias potenciais biocontroladoras do nematoide anelado do pessegueiro (*Mesocriconema xenoplax*). Universidade Federal de Pelotas, Tese, 92 p.
- Robinson, A.F.; R.N. Inserra; E.P. Caswell-Chen; N. Vovlas; A. Troccoli, 1997.** *Rotylenchulus* species: identification, distribution, host ranges, and crop plant resistance. *Nematropica* **27**:127-180.
- Soares, P.L.M.; J.M. Santos; P.S. Lehman, 2003.** Estudo morfométrico comparativo de populações de *Rotylenchulus reniformis* do Brasil. *Fitopatologia Brasileira* **28**:292-297.
- Wyss, U., 1981.** Ectoparasitic Root Nematodes: Feeding Behaviour and Plant Cell Responses. In: *Plant Parasitic Nematodes, Volume III* (Zuckerman, B.M. & R.A. Rohde, Eds.) pp. 325-351, New York, Academic Press.

7. Principais nematoides endoparasitas sedentários: nematoides de galhas e nematoides de cistos

7.1. Introdução

Quando se trata de fitonematoides endoparasitas, quatro grupos logo se destacam pela grande importância econômica, dois deles compreendendo formas cujos estádios juvenis e fêmeas se tornam sedentários após o estabelecimento inicial do parasitismo na planta – os nematoides de galhas (gênero *Meloidogyne*) e de cistos (principalmente gêneros *Globodera* e *Heterodera*) – e outros dois que se caracterizam por incluir formas migradoras no ciclo de vida – os nematoides das lesões radiculares (gênero *Pratylenchus*) e os nematoides cavernícolas (gênero *Radopholus*). Nestes últimos, o corpo é sempre esguio, filiforme, o que capacita os juvenis e adultos a entrar e sair de raízes (ou outros órgãos subterrâneos atacados) a qualquer tempo. Por outro lado, nos primeiros, só o juvenil J₂ infectante tem corpo fino e alongado, para permitir a busca e a penetração no órgão vegetal; depois de incitar o tecido nutridor, o J₂ começa a se alimentar e, então, se torna salsichoide, assim permanecendo nos estádios juvenis seguintes até finalmente adquirir forma obesa, aberrante (de saco, de limão, de pêra etc.) ao atingir a fase adulta, como fêmea sexualmente madura.

Todos se filiam à classe Chromadorea, subclasse Secernentia e ordem Tylenchida. Os nematoides de galhas e de cistos estão incluídos nas famílias Meloidogynidae e Hoplolaimidae, enquanto os das lesões radiculares e cavernícolas em Pratylenchidae.

As espécies de *Meloidogyne* constituem o grupo economicamente mais relevante dentro da especialidade de Fitonematologia, em função do alto grau de polifagia e da ampla distribuição geográfica de muitas delas, representando constantes ameaças aos produtores rurais tanto das zonas tropical e subtropical, como da temperada. Já as espécies de *Globodera* e *Heterodera*, por certo período, foram consideradas problemas fitossanitários mais restritos à zona temperada, visão hoje não mais prevalente, na medida em que muitos relatos de danos severos e perdas vultosas devidas a nematoides de cistos em cultivos da zona tropical também se tornaram comuns na literatura nematológica. Pertencendo à mesma superfamília, os nematoides de galhas e de cistos evidenciam diversas semelhanças no que concerne à biologia e à relação parasita-hospedeiro, estas últimas já comentadas parcialmente no capítulo 5.

Os nematoides cavernícolas estão presentes principalmente na zona tropical e, embora o gênero *Radopholus* congregue mais de 20 espécies, apenas uma – *R. similis* – atingiu o *status* de patógeno de grande importância, causando, há muitas décadas, enormes prejuízos à cultura da bananeira em quase todos os países produtores. Em *Pratylenchus*, as espécies mais importantes são comumente polífagas e se acham dispersas principalmente nas zonas tropical e subtropical, apesar de algumas ocorrerem na zona temperada.

Neste capítulo, as formas sedentárias, isto é, nematoides de galhas e de cistos, serão enfocadas, alistando-se subsídios sobre suas espécies mais conhecidas, métodos usados nas suas identificações, seus aspectos bioecológicos e sintomas, danos e perdas que causam.

7.2. Meloidogyne – os nematoides de galhas

7.2.1. Breve histórico e espécies mais relevantes

O gênero *Meloidogyne* foi criado por Emilio Goeldi em 1887 no Brasil, ao incluir, em um extenso relatório técnico-científico sobre problemas sanitários da cafeicultura na então Província do Rio de Janeiro, a descrição da espécie-tipo, *M. exigua*. Na verdade, outros cientistas – como M. Berkeley na Inglaterra - já haviam antes relatado a ocorrência de galhas nas raízes de plantas provavelmente associadas ao parasitismo por minúsculos vermes, mas sem vincular o fato a algum grupo específico de fitonematoídes. Houve muita controvérsia nos 60 anos seguintes em relação à posição sistemática dos nematoides de galhas, tendo sido incluídos em vários gêneros distintos por diferentes pesquisadores. Somente em 1949, B. Chitwood esclareceu a confusão então reinante entre nematoides de cistos e de galhas, definindo claramente que estes últimos estavam vinculados ao gênero *Meloidogyne* e apresentando critérios básicos para a identificação morfológica de suas espécies. Atualmente, o gênero conta com mais de 100 espécies descritas (eram 97, em 2009) e o número delas continua a crescer a cada ano que passa.

Historicamente, quatro espécies se destacaram muito, como as mais cosmopolitas, polífagas e daninhas à Agricultura – *M. arenaria*, *M. hapla*, *M. incognita* e *M. javanica* – e as duas últimas são consideradas, de modo praticamente unânime, as mais importantes do ponto de vista econômico em todo o mundo. Além delas, há outras, de descrições mais recentes, que também foram ganhando realce de forma paulatina ao longo dos anos e, indiferente ao fato de serem polífagas ou parasitarem número restrito de hospedeiros, se

tornaram alvos frequentes das pesquisas nematológicas na última década. No Brasil, pelo menos duas espécies se encaixam nessa situação: *M. paranaensis*, parasita de cafeeiros, e *M. enterolobii*, polífaga, mas causando perdas significativas na cultura da goiabeira. Segue sumário de espécies tidas como de interesse econômico nos diversos continentes.

Tabela 7.1 – Nematoides de galhas (*Meloidogyne* spp.) nos diversos continentes, agrupados segundo o nível de importância econômica (adaptada de diferentes autores).

America N.	America S.	África	Europa	Ásia	Austrália
(1)	(1)	(1)	(1)	(1)	(1)
<i>M. incognita</i>	<i>M. incognita</i>	<i>M. incognita</i>	<i>M. incognita</i>	<i>M. incognita</i>	<i>M. incognita</i>
<i>M. javanica</i>	<i>M. javanica</i>	<i>M. javanica</i>	<i>M. javanica</i>	<i>M. javanica</i>	<i>M. javanica</i>
<i>M. arenaria</i>	<i>M. arenaria</i>	<i>M. arenaria</i>	<i>M. arenaria</i>	<i>M. arenaria</i>	<i>M. arenaria</i>
<i>M. hapla</i>	<i>M. hapla</i>	<i>M. hapla</i>	<i>M. hapla</i>	<i>M. hapla</i>	<i>M. hapla</i>
(2)	(2)	(2)	(2)	(2)	(2)
<i>M. chitwoodi</i>	<i>M. enterolobii</i>	<i>M. acronea</i>	<i>M. naasi</i>	<i>M. enterolobii</i>	<i>M. naasi</i>
<i>M. enterolobii</i>	<i>M. exigua</i>	<i>M. artiellia</i>		<i>M. graminicola</i>	
<i>M. paranaensis</i>	<i>M. paranaensis</i>				
(3)	(3)	(3)	(3)	(3)	
<i>M. microtyla</i>	<i>M. oryzae</i>	<i>M. africana</i>	<i>M. enterolobii</i>	<i>M. malai</i>	
<i>M. graminis</i>	<i>M. salasi</i>	<i>M. litoralis</i>		<i>M. camelliiae</i>	
<i>M. naasi</i>					

(1): de máxima relevância; (2): relevantes a certas culturas; e (3) de interesse em áreas limitadas.

7.2.2. Ciclo de vida

O dimorfismo sexual em *Meloidogyne* é muito evidente, sendo as fêmeas obesas, com forma de saco, e os machos filiformes; as diferenças no formato corporal ocorrem durante o desenvolvimento pós-embriônário.

Completada a embriogênese, o juvenil de primeiro estádio (J_1) sofre a primeira ecdisse ainda no interior do ovo e eclode já como J_2 , o estádio infectante típico dentro do gênero. Este estádio móvel (fig. 7.1), também chamado de J_2 pré-parasita, movimenta-se no solo na busca de raízes de planta hospedeira favorável. Essa procura, que pode durar dias, semanas ou mesmo meses, é suportada por reservas energéticas (= lipídios) previamente acumuladas no intestino. Após penetrarem as raízes (fig. 7.1), os juvenis migram ao longo do córtex até encontrarem local propício ao estabelecimento do sítio de alimentação nas camadas mais profundas, no geral junto à endoderme ou ao periciclo. O parasitismo leva à

formação de células nutridoras ou “gigantes” (ver capítulo 5), que irão prover substancial sustento ao juvenil, o qual perde a mobilidade tornando-se sedentário, sofre alterações morfológicas mudando para a forma de salsicha e passa a ser denominado então J₂ parasita (fig. 7.2A-D).



Figura 7.1 – Juvenis infectantes/J₂ de *Meloidogyne* fora e no interior de raiz (de J. Eisenback e H. D. Campos)

A partir daí, permanecendo fixo ao tecido nutridor e sem evidenciar mudança no formato salsichoide, o nematoide irá sofrer as três ecdises subsequentes para poder atingir a fase adulta, avançando aos estádios de J₃, J₄ e de fêmea (imatura) ou de macho. É importante destacar que os J₃ e J₄, femininos e masculinos, não se alimentam, pois não possuem estilete bucal e os seus esôfagos são mal formados, sendo tais características recuperadas no adulto, ou seja, este volta a apresentar estomatoestilete e esôfago tilencoide normais (figs. 7.2E,F e 7.3E,F).

As fêmeas apresentam dois ramos genitais (= gônadas, constituídos pelo conjunto ovário-oviduto-útero) funcionais e continuam a se alimentar após atingirem a fase adulta pelo restante de suas vidas passando, quando sexualmente maduras, a exibir forma aberrante de saco (Fig. 7.4), ao passo que os machos usualmente têm gônada única e não se alimentam. O restabelecimento do formato filiforme no adulto macho resulta de um alongamento do corpo do J₄ masculino salsichoide. Essa “metamorfose” ocorre estando o J₄ contido no interior das cutículas “velhas” (= exúvias) do J₂ e do J₃ (fig. 7.3F), de onde sai depois para o meio externo ao recuperar a mobilidade. Os machos costumam ter comprimento igual ou superior a 1,0 mm e seus corpos são tipicamente retorcidos em torno do eixo longitudinal, aspecto bem perceptível quando examinados ao microscópio.

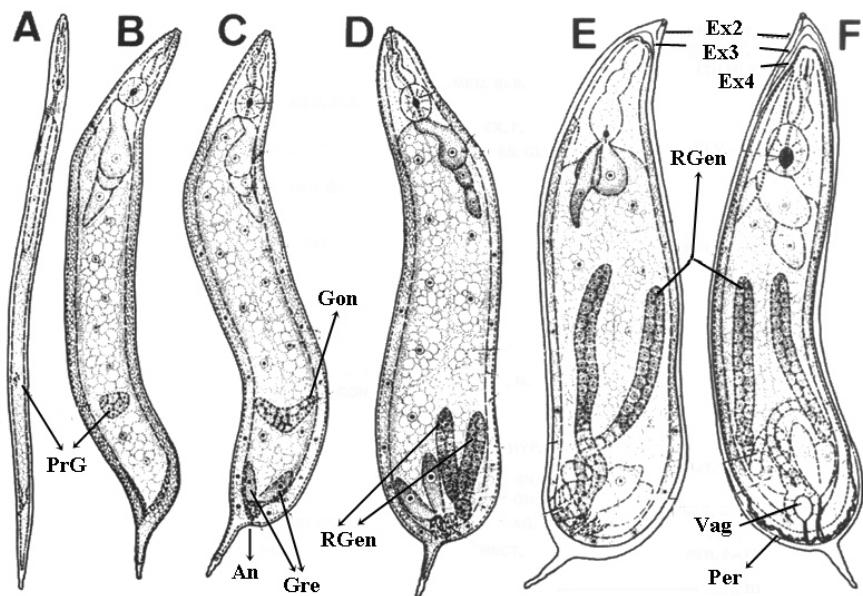


Figura 7.2: Desenvolvimento em *Meloidogyne* (juvenil feminino a fêmea): A- juvenil J₂ infectante ou pré-parasita; B, C, D- J₂ parasita em progressão; E- J₄ no interior das exúvias do J₂ e J₃; F- Fêmea imatura no interior das exúvias dos estádios juvenis anteriores (J₂ a J₄). As siglas são: PrG = primórdio genital; Gon = gônada; An = ânus; Gre = glândulas retais; RGen = ramos genitais (setas indicando os ovários); Vag = vagina; Per = região perineal; Ex2 = exúvia do J₂; Ex3 = exúvia do J₃; e Ex4 = exúvia do J₄ (de J. Eisenback).

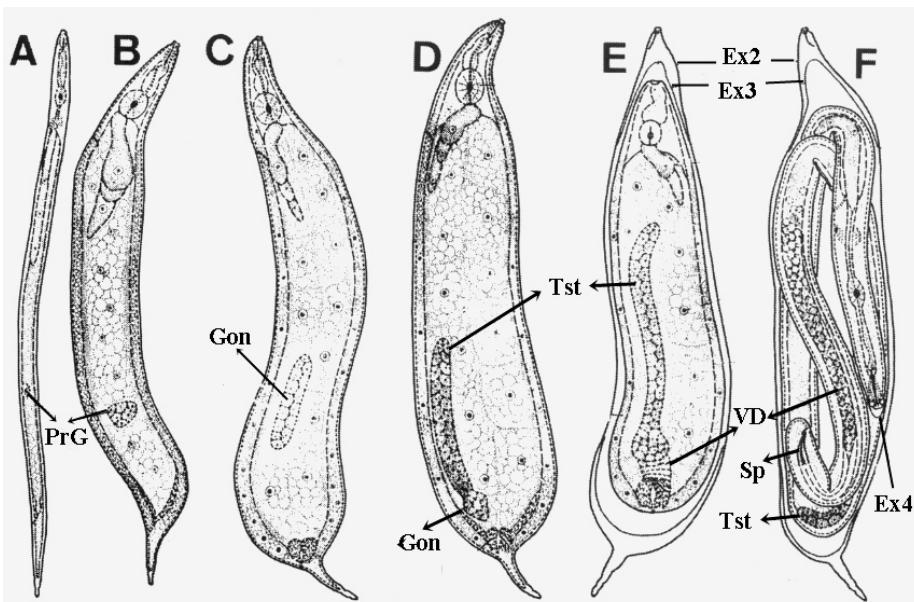


Figura 7.3: Desenvolvimento em *Meloidogyne* (juvenil masculino a macho): A- juvenil J₂ infectante ou pré-parasita; B, C, D- J₂ parasita em progressão; E- J₄ no interior das exúvias do J₂ e J₃; F- Macho em formação no interior das exúvias dos três estádios juvenis anteriores (J₂ a J₄). As siglas são: PrG = primórdio genital; Gon = gônada (setas indicando o testículo); VD = vaso deferente; Sp = espículo; Ex2 = exúvia do J₂; Ex3 = exúvia do J₃; e Ex4 = exúvia do J₄ (de J. Eisenback).

Dois modos de reprodução são conhecidos em *Meloidogyne*, a saber, anfimixia e partenogênese (ver capítulo 3). Nas espécies anfímíticas, os machos são frequentes e ativos sexualmente, ou seja, se movem na busca de fêmeas e copulam ao encontrá-las; confira a seguir uma rara micrografia obtida ao Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV) ilustrando o acasalamento em *M. exigua*, vendo-se o macho filiforme retorcido na tentativa de se alinhar com a região posterior da fêmea obesa (fig. 7.4). Já nas espécies que se reproduzem por partenogênese mitótica obrigatória, machos normais (com um só testículo) são bem raros; entretanto, sob condição de superpopulação devida a algum tipo de estresse, machos atípicos – apresentando dois testículos - podem se tornar numerosos em tais espécies, sendo resultantes de processo de reversão sexual ocorrente em juvenis femininos ainda não completamente desenvolvidos. Vale lembrar que três das quatro espécies mais cosmopolitas e temidas do gênero – *M. arenaria*, *M. incognita* e *M. javanica* – se reproduzem justamente dessa forma!

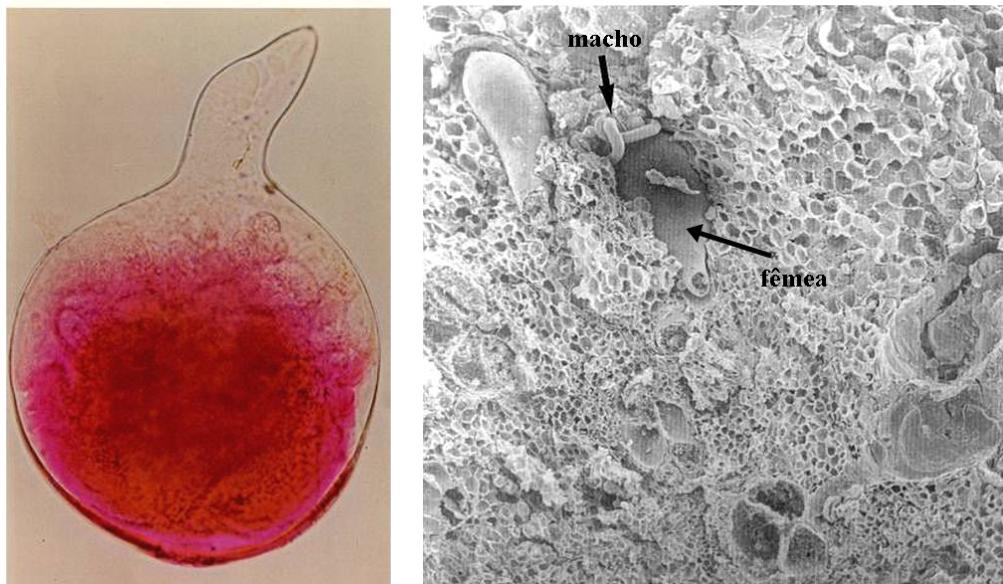


Figura 7.4 – Gênero *Meloidogyne*: fêmea em forma de saco com “pescoço” (= região esofagiana), à esquerda (de B. Tang); cópula em *M. exigua* em raiz de seringueira como vista ao MEV, à direita (de J. M. Santos).

Uma questão interessante emergente em relação a essas formas partenogenéticas de nematoides de galhas, as quais, em termos simples, nada mais representam que populações ameióticas clonais, é “como se tornaram elas tão competitivas biologicamente?” Ainda, como puderam evoluir ao ponto de se tornar parasitas tão bem sucedidos de importantes

plantas cultivadas ao redor do mundo e como conseguiram superar tantas limitações biológicas e ambientais adotando um método de reprodução no qual a restrita diversidade genética observada se baseia apenas na ocorrência de mutações gênicas?

A duração do ciclo biológico é fortemente dependente de fatores como temperatura, planta hospedeira e outros. Sob condições favoráveis, para a maioria das espécies completa-se em três a quatro semanas, ou até menos, como ocorre comumente no Brasil. Cada fêmea pode colocar até 400 ovos, durante período que chega a se estender por três a quatro meses. As temperaturas ótimas para eclosão, desenvolvimento e reprodução das principais espécies se situam na faixa entre 23 e 30°C, o que ajuda a explicar como esses nematoides – em especial *M. incognita* e *M. javanica* – conseguem completar quatro a até cinco gerações e atingir níveis populacionais altíssimos nas culturas anuais brasileiras (soja, feijão, algodão etc.), com ciclos vegetativos de 90 a 140 dias. Aliás, o mesmo costuma ocorrer também em cultivos perenes e semiperenes, como nas interações *M. incognita* e cafeeiro ou *M. javanica* e cana-de-açúcar, quando a cultivar é suscetível ao nematode. Em oposição, condições adversas como temperaturas muito baixas, ausência de plantas hospedeiras, dessecamento do solo e outras podem provocar alongamento do ciclo, quando não induzir diapausa e outras estratégias de sobrevivência (ver capítulo 4), o que não é usual no Brasil.

7.2.3. Identificação de espécies

A identificação de fitonematoides, os do gênero *Meloidogyne* incluídos, envolve sempre a obtenção de um conjunto de dados anatomico-fisiológicos e morfométricos referentes aos estádios juvenis e aos adultos. Tais dados podem se relacionar aos sistemas funcionais (reprodutor, digestório, nervoso), a regiões específicas (cauda) ou mesmo à parede do corpo (ornamentações, campos laterais) do nematode.

No caso dos nematoides de galhas, para identificações de rotina conduzidas em laboratórios, uma característica em particular se tornou muito utilizada a partir de 1949, quando B. Chitwood publicou seu clássico artigo em que o gênero *Meloidogyne* era revalidado (confira na literatura citada, ao final deste capítulo). Naquela publicação, esse eminente nematologista recomendou fortemente o uso do exame da chamada *região perineal* das fêmeas de *Meloidogyne* para fins de identificação específica; tal região se situa no entorno do ânus e da vulva, sendo marcada pela presença de arranjos de linhas na

cutícula que são típicos para cada espécie, propiciando diferenciação em relação às demais (fig. 7.5). Embora trabalhosa, mas sem ser difícil, tal técnica de preparação de cortes da região perineal se consagrou nas cinco décadas seguintes, passando a constituir a principal usada na identificação de nematoides de galhas. Para certas espécies, inclusive algumas das mais importantes, a exemplo de *M. javanica* e *M. hapla*, o método funcionava bem, porém, frente à maioria delas, a identificação final frequentemente se mostrava difícil e acabava embutindo certo grau de subjetividade de parte do nematologista; em outras palavras, o método carecia de precisão e seu emprego, como única ferramenta, nem sempre tornava as identificações fidedignas.

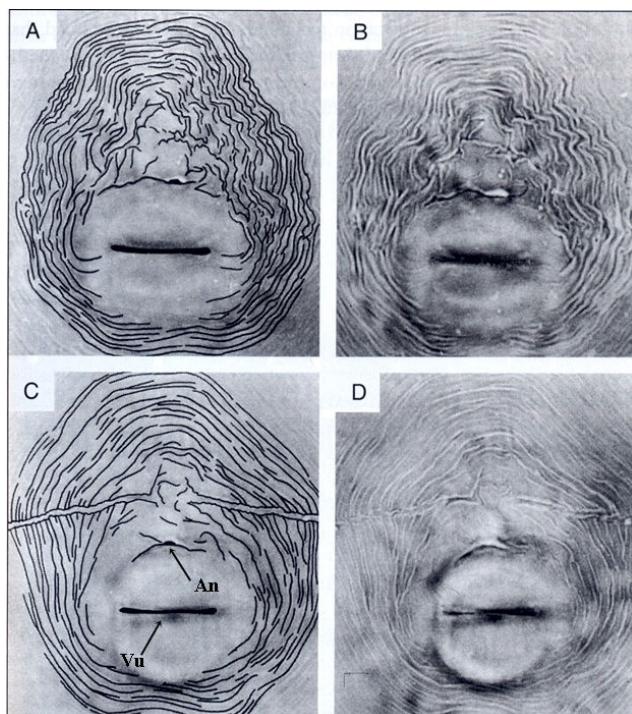


Figura 7.5 – Fêmeas de *Meloidogyne*: A,B- representação esquemática e micrografia da região perineal em *M. incognita*; C,D- idem em *M. javanica*. As siglas são: Vu = vulva; An = ânus (adaptada de J. Eisenback).

Na segunda metade do século passado, em todo o mundo, houve várias situações de relatos de *M. incognita* ocorrendo em culturas nas quais os autores ressaltavam que os exames dos cortes perineais das populações estudadas indicavam na direção dessa espécie, embora diferenças fossem observadas em relação ao padrão original usado como referência. Também no Brasil isso aconteceu e a mais conhecida das ocorrências nesse particular se refere ao encontro no estado do Paraná, a partir dos anos 1980, de populações obtidas de

cafeeiros que, embora identificadas como *M. incognita*, receberam dos pesquisadores a designação adicional de “biótipo IAPAR” como forma de destacar as discrepâncias que evidenciavam frente ao padrão específico. Anos mais tarde, chegou-se à conclusão que tal táxon na verdade constituía espécie nova para a Ciência, distinta de *M. incognita*, a qual foi descrita como *M. paranaensis*. E tal episódio certamente não foi o único.

É óbvio que durante tal período a identificação nunca se apoiou exclusivamente no estudo da região perineal, tendo sido outros caracteres – ligados aos J₂ pré-parasitas e aos machos – utilizados de forma complementar. Não obstante bastante úteis, pelo menos nos casos da identificação de determinadas espécies, deixavam a desejar em termos de precisão para muitas outras, além de que nem sempre se dispunha de exemplares machos em quantidade suficiente para a realização das observações necessárias. Inclusive, na década de 1980, sob grande expectativa foi lançado um livro tratando predominantemente do uso de características dos J₂ na identificação específica dentro de *Meloidogyne* (ver na literatura citada, ao final deste capítulo), cuja aplicação prática, todavia, logo se revelou complexa e limitada, não mostrando tal publicação a utilidade que dela se esperava.

Hoje em dia, a identificação ainda prossegue sendo realizada dessa maneira em muitos laboratórios nematológicos – públicos e privados – do Brasil e do mundo pelo fato de que tal método é relativamente barato, dispensando equipamentos e reagentes de custo mais elevado. No entanto, fica consignada uma vez mais a inadequação de tal prática como ferramenta única à identificação de espécies de *Meloidogyne*, sendo recomendado com ênfase o seu emprego em associação com diversos métodos mais avançados e precisos (= bioquímicos/ biomoleculares) já disponíveis para esse fim. Tais métodos serão brevemente referidos no capítulo 11.

As variações verificadas nas características anatomofolísticas e morfométricas de populações de espécies como *M. arenaria* e *M. incognita*, há pouco comentadas, passaram a ser observadas também em relação ao parasitismo sobre cultivares de diferentes plantas hospedeiras, o que levou um grupo de pesquisadores de um projeto internacional chamado *International Meloidogyne Project* (IMP) a propor, no fim da década de 1970, a criação de “raças” dentro delas. Assim, com base nas reações mostradas por uma série de plantas ditas “hospedeiras diferenciadoras” sob parasitismo por distintas populações de *M. incognita*, devidamente combinadas, chegou-se à proposição de quatro raças (raças 1, 2, 3 e 4) para

essa espécie; para *M. arenaria* foram duas, e assim por diante. A propensão de espécies que se reproduzem partenogeneticamente em produzir biótipos é conhecida e, portanto, tal procedimento, de certa forma, veio apenas consagrar tal habilidade dessas espécies. Essas raças foram e continuam a ser caracterizadas e identificadas em muitos artigos científicos publicados ainda hoje, porém, por diferentes razões, a validade da utilização prática delas tem sido discutida e contestada nos últimos anos, em congressos nacionais e internacionais.

7.2.4. Relação parasita-hospedeiro / Sintomatologia

A estratégia de alimentação dos nematoides de galhas já foi descrita no capítulo 5. O parasitismo de raízes vegetais por espécies de *Meloidogyne* se caracteriza por: i) indução de sítio de alimentação (= cenócito) formado por células nutridoras ou “gigantes”, que diferem morfológica e fisiologicamente das “normais”, das quais os juvenis obtêm os nutrientes essenciais ao desenvolvimento até a fase adulta; essas células modificadas, que se localizam usualmente na endoderme e/ou periciclo, muitas vezes sofrem alterações anatômicas que provocam rompimento na parede do cilindro central ou vascular; e ii) a formação de engrossamentos radiculares típicos chamados galhas, resultantes de reações de hiperplasia e hiperplasia no tecido cortical adjacente ao corpo do nematoide (fig. 7.6).

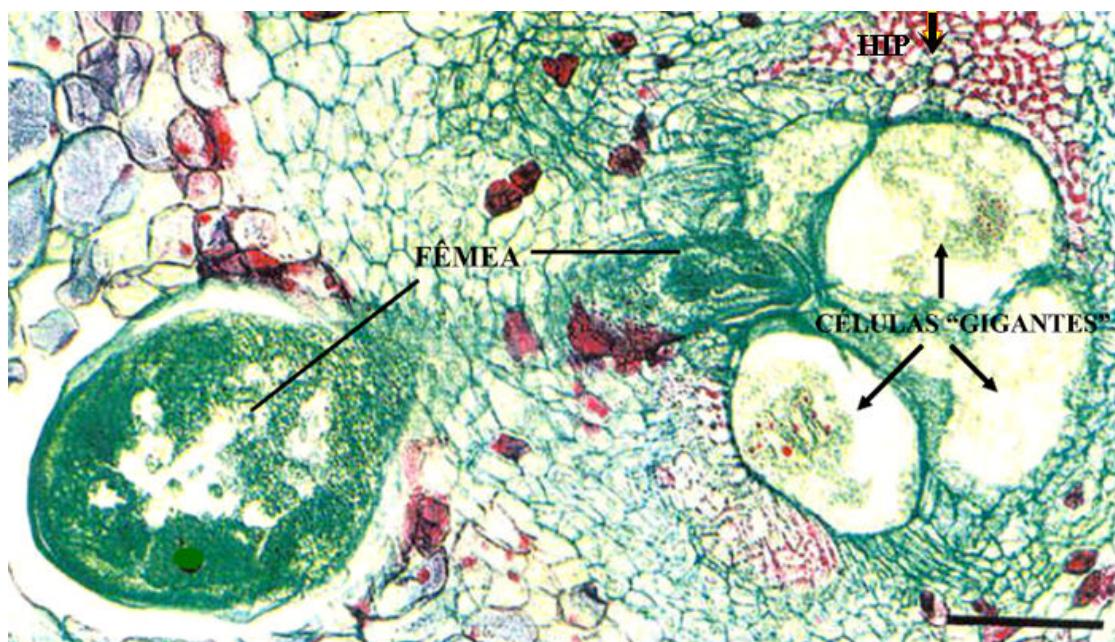


Figura 7.6 – Fitoparasitismo por *Meloidogyne*: fêmea madura com a região anterior e estomatoestilete em contato com as células nutridoras (= células “gigantes”) induzidas na raiz; HIP = hiperplasia (de J. M. Santos)

As galhas no geral aparecem um a dois dias depois da penetração do juvenil infectante na raiz e, como representam mera resposta da planta à infecção, não são essenciais ao sucesso da relação parasita-hospedeiro. As células nutridoras normalmente se formam no interior das galhas incitadas e estas sim são fundamentais e indispensáveis ao desenvolvimento e à reprodução dos nematoídeos.

O tamanho, a forma e a posição relativa das galhas nas raízes podem variar bastante. Podem ser alongadas ou esféricas. Por vezes, são pequenas, pouco evidentes ou tipicamente apicais, requerendo auxílio de lupa para melhor visualização (fig. 7.7). Quando se formam preponderantemente nas pontas das raízes, como é comum em cana-de-açúcar, é preciso muito cuidado durante a coleta de amostras no campo para fins de diagnose porque o arrancamento das plantas pode causar o rompimento das raízes e, então, as galhas não são detectadas. Em diversas cultivares de milho e sorgo é extremamente difícil a identificação de galhas no campo, mesmo quando as plantas se encontram sob intenso parasitismo.

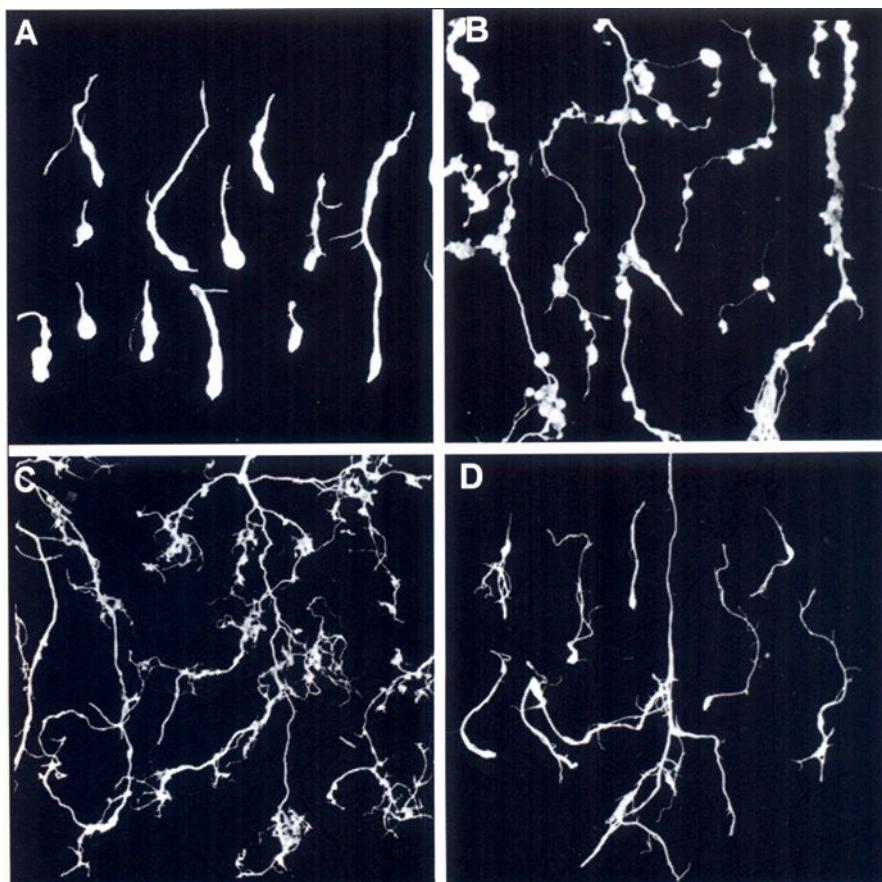


Figura 7.7 – Galhas radiculares incitadas por *Meloidogyne*: A- *M. exigua* em cafeeiro; B- *M. arenaria* em tomateiro; C- *M. hapla* em tomateiro; e *M. naasi* em cevada (de J. Eisenback).

Por outro lado, há muitas plantas cultivadas, como feijoeiro, aboboreira, pepino, quiabeiro, tomateiro, soja, fumo, pessegueiro e outras, que mostram intensa resposta ao parasitismo por *Meloidogyne* spp., observando-se numerosas galhas de grandes dimensões em seus sistemas radiculares (fig. 7.8A); tal condição parece mesmo ser a mais comum nas meloidoginoses (= infecções por espécies de *Meloidogyne*). Portanto, as galhas, embora nem sempre facilmente percebidas a olho nu, constituem sintoma direto de grande utilidade à identificação de ataques por *Meloidogyne* já no campo, inclusive por produtores rurais.

É preciso ter em mente, entretanto, que as galhas não representam o único sintoma decorrente dos ataques por *Meloidogyne*. No geral, a ocorrência de elevado número de galhas bem evidentes costuma estar associada a uma *escassez de radicelas*, ou seja, das raízes muito finas, secundárias e terciárias, importantes na tarefa de absorver água e nutrientes disponíveis no solo (fig. 7.8A,G); uma exceção a essa regra pode ser observada nos ataques devidos à espécie *M. hapla*, cujas galhas induzidas geralmente mostram muitas ramificações laterais atípicas (fig. 7.7C), não resultando, portanto, sistemas radiculares pobres. Há outros casos em que as raízes sofrem severa destruição do tecido cortical, ou *descorticamento*, e ficam quase reduzidas à casca; tal ocorre em ataques de *M. coffeicola*, *M. incognita* e *M. paranaensis* em certos cafeeiros (fig. 7.8B), cujos sistemas radiculares, nas palavras dos agricultores, “esfarelam quando esfregados entre as mãos”. Em cenoura, além das galhas nas raízes laterais, em fase inicial do ciclo vegetativo, podem se verificar depois deformações diversas, principalmente o chamado *digitamento*, isto é, as cenouras ficam bifurcadas ou trifurcadas, perdendo o valor comercial (fig. 7.8C,D). Tubérculos, rizomas, túberas e outros órgãos subterrâneos também sofrem danos diretos, exibindo *rachaduras* (fig. 7.8E) ou crescimentos anormais na superfície, como as conhecidas “pipocas” em batata (fig. 7.8F), que depreciam totalmente o produto para venda.

Sintomas aparecem também na parte aérea das plantas atacadas, como reflexos das galhas incitadas nas raízes, das deformações internas nestas decorrentes da formação das células nutridoras e até mesmo de eventual rompimento da parede do cilindro central. Talvez o mais frequente (e evidente) sintoma no campo seja o *mau crescimento* das plantas parasitadas, que ficam bem menores que aquelas não atacadas; expressões como nanismo, enfezamento e deperecimento são usadas comumente para designar tal anomalia. Como os fitonematoídes no geral mostram distribuição irregular no terreno, esse sintoma se

manifesta normalmente na forma de manchas de plantas de menor porte em meio à lavoura, vulgarmente referidas como “reboleiras” (figs. 7.9 e 7.10); a forma e a extensão de tais manchas podem variar muito, em função de fatores como declividade e textura do solo, disponibilidade de matéria orgânica, presença de organismos nematófagos e outros.

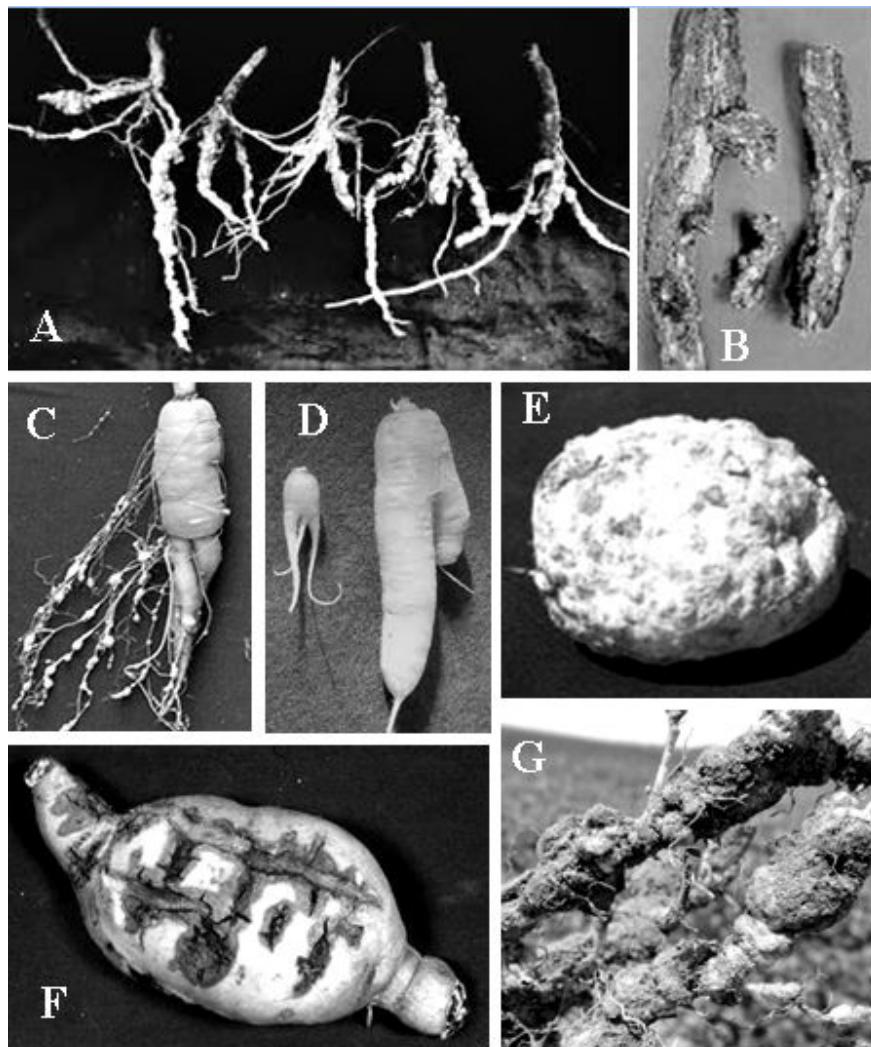


Figura 7.8 – Sintomas diretos de meloidoginose: escassez de radicelas associada à presença de muitas galhas grandes em feijoeiro (A) e soja (G); descorticamento em cafeeiro (B); galhas (C) e digitamento (C,D) em cenoura; “pipocas” em batata-doce (E); e rachaduras em batata-doce (F) [montagem de fotos de vários autores].

Conforme visto no capítulo 5, o cenóbito induzido pelos nematoides de galhas atua como um dreno metabólico, com constante mobilização de fotoassimilados circulantes na planta para o interior das células nutridoras visando prover o desenvolvimento e a reprodução do nematoides. Isso pode levar à ocorrência de desequilíbrios fisiológicos, ou seja, carência de macro e/ou micronutrientes, que vão se expressar na forma de *clorose* e

outros sintomas de *deficiências nutricionais* (fig. 7.10). Durante períodos de estiagem ou calor excessivo, nas horas mais quentes do dia, quando há máxima transpiração, as plantas sob meloidoginose podem exibir *murchamento*, sendo tal sintoma usual em culturas como a do fumo (fig. 7.9), com folhas de limbo largo. Em alguns cultivos, como da cana-de-açúcar, por vezes pode-se perceber *alterações nas características agronômicas* das cultivares, como na espessura do caule, no comprimento dos internódios, na altura de perfilhamento e outras. E, certamente, também ressalta como sintoma perceptível pelo exame da lavoura, a *queda progressiva de produtividade* da cultura na área infestada, o que não é difícil de ser verificado pelo agricultor mais atento ao longo dos anos.



Figura 7.9 – Sintomas reflexos de meloidoginose: (esq.) “reboleira” em cana-de-açúcar devida a *Meloidogyne javanica* e (dir.) murchamento em fumo causado por *Meloidogyne* sp. (de W. R. T. Novaretti e B. G. Lucas).

As reduções na produção e perdas econômicas associadas decorrentes de ataques por nematoides de galhas variam em função de diversos fatores, abióticos e bióticos, como as interações espécie-cultura envolvidas, as condições ambientais durante o ano agrícola, o tipo de manejo da lavoura e vários outros. Há situações extremas como a da cenoura, que, exceto nos casos de cultivares resistentes ou tolerantes, só pode ser produzida na ausência de nematoides de galhas na área, pois os danos e perdas causados no geral são totais. No Brasil, o cultivo de cafeeiros do tipo arábico em áreas sob infestação por *M. incognita* ou *M. paranaensis* afigura-se atividade de alto risco, haja vista os danos severos que tais espécies costumam provocar, podendo acarretar perdas vultosas, como as ocorridas nos anos 1960, 1970 e 1980. Também no Brasil, a incidência de nematoides de galhas, como *M. javanica*, já causou reduções de até 35 toneladas por hectare na cultura da cana-de-açúcar, com enorme impacto econômico. Embora haja inúmeros dados sobre perdas agrícolas

consequentes a ataques por espécies de *Meloidogyne* nos mais variados tipos de culturas, os três exemplos ora citados parecem suficientes para bem ilustrar o porquê de serem os nematoides de galhas os mais temidos e pesquisados no Brasil e no resto do mundo.



Figura 7.10- Cafeiro “envaretado” sob ataque por *Meloidogyne coffeicola* (esq./alto) com sintomas nas folhas de desequilíbrios nutricionais (esq./abaixo); “reboleiras” devidas a meloidoginoses em videira e alface (dir./acima e abaixo) [de L. C. Ferraz, B. G. Lucas, Sonia M. L. Salgado e R. R. A. Lordello].

Não obstante as galhas radiculares sejam de visualização relativamente simples possibilitando ao fitossanitarista ou mesmo ao produtor rural muitas vezes identificar os nematoides do gênero *Meloidogyne* como causa primária dos danos provocados em uma dada lavoura, é importante destacar que os sintomas da parte aérea observados em cultivos sob meloidoginose são *inespecíficos*, ou seja, também podem ser ocasionados por outros fatores ou agentes. Aliás, isso vale para todos os grupos de fitonematoídes e não apenas os nematoides de galhas! De fato, “reboleiras”, nanismo de plantas, murchamento, clorose, rachaduras e os demais sintomas reflexos aqui alistados podem ter outras causas além do parasitismo por espécies de *Meloidogyne*, estando a baixa fertilidade e a compactação excessiva do solo entre elas, ao lado de vários outros fatores edafoclimáticos. Em vista

disso, fica evidente que a diagnose de problema fitossanitário como “devido a nematoides” nunca deve estar baseada apenas em exame visual da lavoura, mas na coleta de raízes e outros órgãos subterrâneos para verificação dos parasitas nos mesmos.

Em algumas culturas, o ataque por nematoides de galhas pode tornar as plantas mais suscetíveis à incidência ou à ação patogênica de outros agentes causais de doenças, como fungos por exemplo. Há mais de um século foi relatado que o parasitismo por *M. incognita* em certas cultivares de algodoeiro favorecia a ocorrência de importante doença vascular, de natureza fúngica, a Fusariose ou Murcha Fusariana, levando a planta à morte. Pior ainda, no caso de cultivares geneticamente melhoradas, com resistência à doença, tal atributo se perdia quando eram plantadas em áreas infestadas e sofriam o parasitismo pelo nematoide. Na literatura nematológica, há muitos registros de interações entre *Meloidogyne* e outros fitopatógenos, sendo este mais um aspecto a contribuir para a grande relevância econômica dos nematoides de galhas em todo o mundo.

Aspecto negativo adicional das infecções de plantas por nematoides de galhas pode acontecer nas culturas da família Fabaceae, isto é, das plantas denominadas leguminosas, como soja, ervilha, os vários tipos de feijoeiro e outras. Estas desenvolveram a habilidade de estabelecer, através das raízes, relação simbiótica com bactérias benéficas do solo (dos gêneros *Bradyrhizobium* e *Rhizobium*, principalmente) que levam à formação de estruturas denominadas nódulos, as quais favorecem a fixação de nitrogênio pela planta. Nos casos de ataques moderados ou severos por nematoides de galhas, já se comprovou que a nodulação pode ser significativamente reduzida, quando não suprimida.

Por fim, não se pode deixar de mencionar as perdas indiretas devidas ao gênero *Meloidogyne*. Aqui se inclui, por exemplo, a questão da desvalorização comercial que uma propriedade agrícola pode sofrer numa situação de venda pelo fato de se saber que está parcial ou quase totalmente infestada por nematoides de galhas, uma característica negativa que será obviamente levada em conta por potenciais compradores.

7.2.5. O gênero *Meloidogyne* no Brasil

Tal como a espécie-tipo, *M. exigua*, as quatro principais espécies do gênero – *M. arenaria*, *M. incognita*, *M. javanica* e *M. hapla* - já foram relatadas atacando extensa lista de culturas em todas as regiões brasileiras. Outras espécies de reconhecida importância,

embora parasitas de número mais restrito de cultivos, como *M. coffeicola* (cafeeiro), *M. enterolobii* (goiabeira), *M. ethiopica* (videira, quivi, cana), *M. graminicola* (arroz irrigado) e *M. paranaensis* (cafeeiro), também foram assinaladas. Há ainda outros registros de ocorrência no Brasil, como de *M. inornata*, *M. pisi*, *M. brasiliensis*, *M. petuniae*, *M. phaseoli*, *M. hispanica*, *M. morocciensis* e *M. polycephannulata*, mas, para essas espécies, até o momento, são ainda poucos os estudos, faltando subsídios maiores acerca do círculo de hospedeiros, da bioecologia e da relação parasita-hospedeiro.

A literatura fitonematológica nacional inclui apreciável número de pesquisas sobre os efeitos das meloidogínoses nos diversos tipos de culturas, sejam anuais, semiperenes ou perenes. Entre estes últimos, incluem-se as essências florestais, que podem também sofrer danos por nematoides de galhas, o mais das vezes em viveiros de mudas (Boxe 7.1). Até mesmo estudos sobre a capacidade reprodutiva de espécies de *Meloidogyne* em plantas daninhas já foram conduzidos, visando à determinação daquelas que possam atuar como bons hospedeiros alternativos aos nematoides de galhas em áreas agrícolas, o que pode dificultar o controle cultural dos mesmos; entre outras, destacaram-se como hospedeiras favoráveis a uma ou mais espécies de *Meloidogyne* algumas plantas daninhas de ocorrência generalizada no Brasil e frequentes em importantes culturas anuais das regiões Sudeste, Sul e Centro-Oeste como corda-de-viola (*Ipomoea* spp.), caruru (*Amaranthus* spp.), ançarinha-branca (*Chenopodium album*), apaga-fogo (*Alternanthera tenella*), capim-arroz (*Echinochloa colonum*), erva-de-botão (*Eclipta alba*), picão-branco (*Galinsoga parviflora*) e melão-de-são-caetano (*Momordica charantia*). Lembrar, portanto, que, em cultivos anuais e principalmente perenes, o manejo de nematoides de galhas deve sempre contemplar o controle das plantas daninhas da área.

Boxe 7.1 – As meloidogínoses em essências florestais.

Em alguns países estrangeiros, da Europa e da América do Norte, há relatos de ataques de certos fitonematoídes sobre essências florestais em povoados a campo e/ou viveiros de mudas. No entanto, raramente tais registros se referem aos nematoides de galhas. Talvez em função desse fato, as pesquisas feitas no Brasil envolvendo espécies de *Meloidogyne* e essências florestais tenham sido negligenciadas ao longo das últimas décadas, sendo poucos os estudos disponíveis sobre o assunto.

Nos casos mais relevantes, de eucaliptos (*Eucalyptus/Corymbia* spp.) e de pinheiros (*Pinus* spp.), praticamente inexistem menções a ataques por nematoides de galhas causando danos no

campo, embora se saiba da suscetibilidade de certas espécies de eucalipto frente a *M. javanica* e principalmente *M. incognita* (fig. 7.11), inclusive com relatos de redução no crescimento de mudas produzidas em viveiros; aliás, parece ser essa condição, a de viveiros de mudas, que requer maior atenção dos silvicultores em relação às meloidoginoses de eucaliptos, pois plantas ainda jovens podem sofrer mais com o parasitismo. Outras essências florestais podem evidenciar atraso no crescimento quando cultivadas em áreas naturalmente infestadas por nematoides de galhas ou na hipótese de os povoamentos serem formados a partir de mudas já atacadas. Aqui se incluem espécies de ipê (*Tabebuia* spp.), a erva-mate (*Ilex paraguariensis*), a caixeta (*Tabebuia cassinoides*), o quirí (*Pauownia* spp.) e outras.

Mais recentemente, com o aumento na utilização do sistema de produção integrada Lavoura-Pecuária-Floresta (ILPF) em alguns estados brasileiros, mormente da região Centro-Oeste, tornou-se necessária maior atenção em relação às meloidoginoses. Nesse sistema, as entrelinhas de plantio de espécies arbóreas (= essências florestais) podem ser empregadas para agricultura (ou pastagem) de diversas espécies. Como culturas agrícolas sabidamente favoráveis aos nematoides de galhas (soja, feijoeiro, milho, arroz) podem ser plantadas, há possibilidade considerável de que contribuam ao rápido aumento nas populações deles nas áreas infestadas, os quais poderão passar a atacar intensivamente a essência florestal cultivada no local caso esta lhes seja suscetível; isso já foi relatado em relação ao cultivo de teca (*Tectona grandis*) em consociação com soja, sendo identificado como *M. javanica* o nematoide que se multiplicou na leguminosa e subsequentemente passou a causar forte redução no crescimento da essência florestal (Fig. 7.12). Por semelhante raciocínio, pode-se também antever a possível introdução de nematoides de galhas em áreas destinadas a ILPF através de mudas de espécies florestais atacadas, passando depois a parasitar a cultura agronômica escolhida para plantio na área.

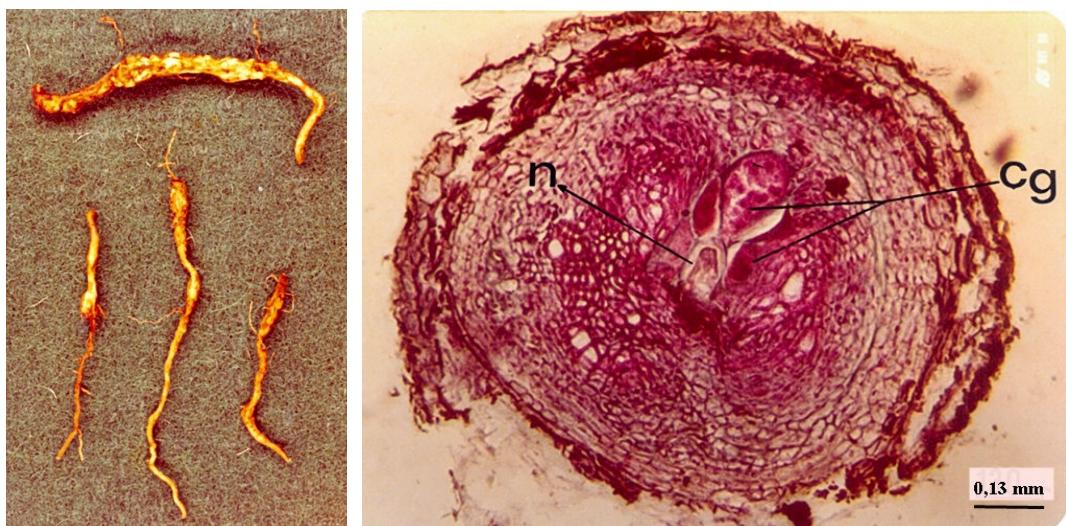


Figura 7.11 – Meloidoginose em mudas de eucalipto (*Corymbia citriodora*) devida a *Meloidogyne incognita* vendo-se (esq.) galhas radiculares e (dir.) cenóbito (Cg) induzido pelo nematoide (n) em raiz (de L.C. Ferraz).



Figura 7.12 – Plantio de teca (*Tectona grandis*), espécie florestal, em área de consorciação com soja no sistema integrado lavoura-pecuária-floresta mostrando (esq.) ‘reboleira’ de plantas mal crescidas (à frente) e galhas radiculares (dir.) devidas a ataque por *Meloidogyne javanica* no Mato Grosso (de R.A. Silva).

7.3. Globodera e Heterodera – os nematoides de cistos

7.3.1. Breve histórico e espécies mais relevantes

Embora haja vários outros, os gêneros *Globodera* e *Heterodera* são, sem dúvida, os de maior interesse dentro da subfamília Heteroderinae, da família Hoplolaimidae, podendo causar sérios danos e elevadas perdas em várias culturas. Internacionalmente, são chamados de *cyst nematodes*, ou seja, nematoides de cistos.

Heterodera foi estabelecido em 1871 por A. Schmidt ao descrever a espécie-tipo *H. schachtii*, parasita da beterraba açucareira que vinha sendo responsável por grandes prejuízos a esta cultura na Alemanha e em outros países da Europa, desde vários anos antes. Uma segunda espécie, *H. goettingiana*, parasita de ervilha, foi descrita vinte anos depois e, atualmente, o gênero já congrega mais de 60 espécies. Entre aquelas consideradas de maior interesse agronômico ao nível mundial estão *H. avenae*, *H. glycines* e a já citada *H. schachtii*, tendo outras, como *H. cruciferae*, *H. carotae* e *H. ziae*, apenas importância em áreas geográficas limitadas. Em contrapartida, *Globodera* é muito mais recente e inclui número bem inferior de espécies, em torno de quinze, sendo *G. rostochiensis* e *G. pallida* as duas mais importantes. Na verdade, a espécie-tipo do gênero, *G. rostochiensis*, foi originalmente descrita em 1881 como *Heterodera schachtii* ‘raça batata’, sendo transferida depois para *Globodera* quando da criação do gênero, no final dos anos 1950.

Tanto espécies de *Globodera* como de *Heterodera* podem originar os chamados cistos, que nada mais são do que fêmeas mortas com tegumento muito rígido, de coloração geralmente escura e os corpos repletos de ovos; nem todas as espécies formam cistos verdadeiros. Os cistos de *Heterodera* são mais alongados, com forma de limão, ao passo que os de *Globodera*, como o nome genérico indica, são esféricos.

7.3.2. Ciclo de vida

O ciclo de vida nos nematoides de cistos é bastante parecido com o dos nematoides de galhas. Juvenis infectantes (J_2 s) penetram em raízes de planta suscetível preferivelmente na região bem próxima da extremidade apical. Tendo atingido camada profunda do córtex e estando com o término anterior do corpo voltado ao cilindro central, o juvenil dá início ao processo de alimentação. A partir de uma célula previamente selecionada, o nematoide passa a injetar pelo estilete bucal secreções esofagianas que irão alcançar várias células vizinhas, causando dissolução parcial ou total de suas paredes. Forma-se, então, sítio de alimentação ou tecido nutridor denominado sincício, um conjunto de células diferenciadas e especializadas na produção dos nutrientes necessários ao desenvolvimento subsequente do parasita e à sua futura reprodução. Estabelecido o sincício, o juvenil perde a mobilidade e se torna sedentário. Alimentando-se intensamente, os J_2 femininos sofrem duas ecdises e passam sucessivamente a J_3 e J_4 , já exibindo nesses estádios corpos expandidos em forma de salsicha. Uma importante diferença em relação ao ciclo de *Meloidogyne* é que os J_3 e J_4 de *Globodera* e *Heterodera* continuam se alimentando normalmente, uma vez que possuem estomatoestilete e esôfago normais. Ao sofrer a quarta ecdise, o J_4 irá dar origem a uma fêmea, que segue no parasitismo até a maturidade sexual, evidenciando nessa fase progressivo aumento no tamanho corporal até assumir a forma final, definitiva, esférica (*Globodera*) ou de limão (*Heterodera*). No caso de juvenis masculinos, o ciclo é igual ao de *Meloidogyne*, isto é, do J_2 se formam sucessivamente J_3 e J_4 incapazes de se alimentar e, com a quarta ecdise, ocorre a metamorfose que leva à formação do macho filiforme.

Como os nematoides de cistos praticamente não incitam reações de hipertrofia e hiperplasia no entorno do nematoide, não resulta galha na raiz, o que contrasta com o descrito para *Meloidogyne*. Não se formando galhas, as fêmeas maduras de *Globodera* e *Heterodera*, com seus corpos fortemente expandidos, acabam por romper a parede das

raízes e os expõem parcial ou quase totalmente fora delas, ficando presas apenas pela região anterior ou esofagiana (“pescoço”). Muitas vezes, como nos casos do nematoide de cisto da soja (*H. glycines*) e do nematoide dourado da batata (*G. rostochiensis*), tais fêmeas ficam visíveis a olho nu ou mediante uso de lupa de bolso, fato que pode facilitar a diagnose das nematose ainda no campo (fig. 7.13).

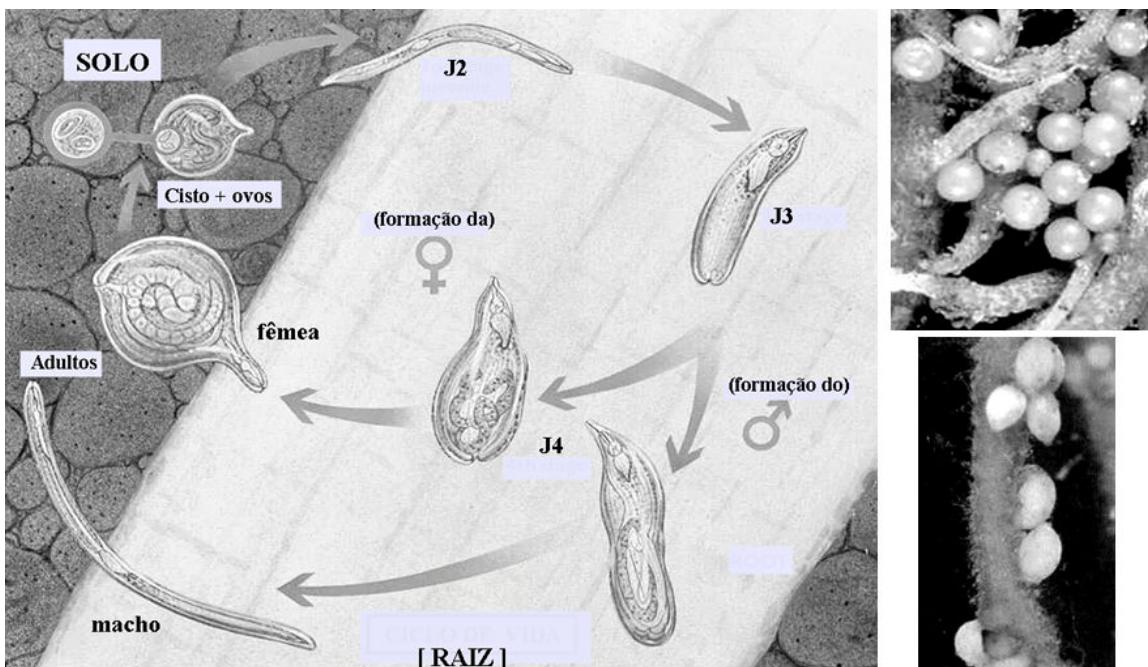


Figura 7.13 – Nematoides de cistos: esquema do ciclo de vida (esq.) e fêmeas maduras de *Globodera* (alto) e *Heterodera* (abaixo) em parasitismo expondo parcialmente seus corpos fora das raízes (de N. G. M. Hague).

Em *G. rostochiensis*, *G. pallida*, *H. glycines*, *H. avenae* e várias outras espécies consideradas de grande interesse agronômico, as fêmeas inicialmente produzem e liberam para fora do corpo uma pequena quantidade de ovos, como qualquer outro fitonematoide. No entanto, depois passam a reter os demais ovos formados (80-90% do total, que pode chegar a 400) no interior de seus úteros, condição que irá acabar provocando-lhes a morte. Nesse período, a coloração externa muda progressivamente de branco para amarelo-claro, pardo ou dourado e, por fim, marrom escuro, como resultado de processo denominado “bronzeamento” (= *tanning*), caracterizado pela ação da polifenol-oxidase sobre polifenois da cutícula; além desse escurecimento, a cutícula se torna também mais rígida, espessa, coriácea. A essa fêmea morta, de tegumento resistente e cor escura, repleta de ovos, é que se atribui o nome de cisto (fig. 7.14).

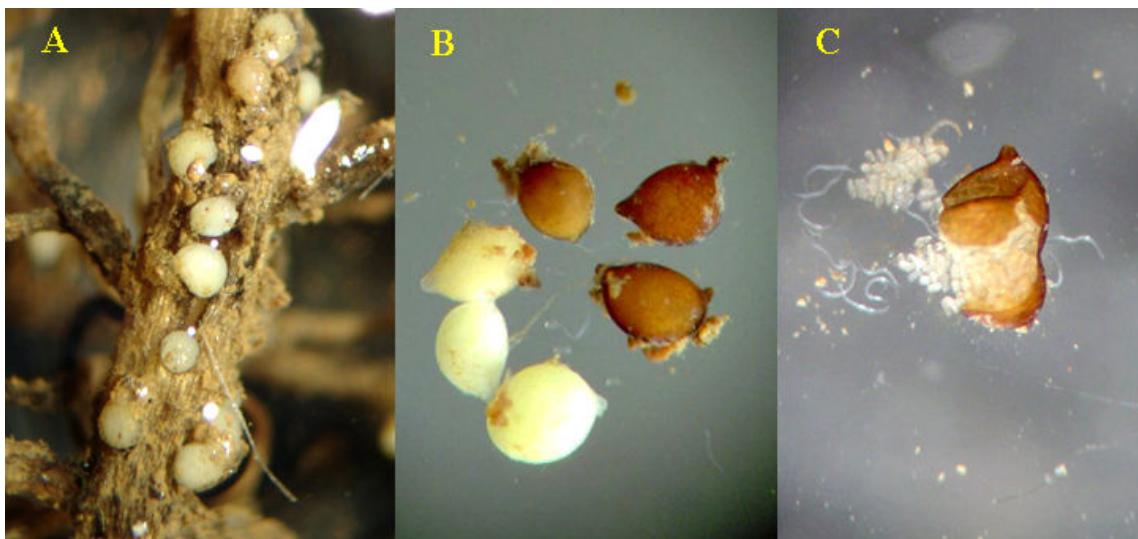


Figura 7.14 – *Heterodera glycines*, o nematoide de cisto da soja (A) fêmeas em raiz; (B) fêmeas maduras e cistos e (C) cisto rompido (com ovos e J₂) obtido de solo cultivado com soja (de H. D. Campos).

Quando ocorre o arrancamento das plantas atacadas em pós-colheita, os cistos – até então presos às raízes apenas pelos “pescoços” – se desprendem e ficam no solo, servindo de estruturas de proteção muito eficientes aos ovos contra inimigos naturais e estresses ambientais durante semanas, meses e até anos. Nos casos de diversas espécies, entre as quais *G. pallida* e *G. rostochiensis*, importantes parasitas de batata na Europa, os ovos no interior de cistos sobrevivem a inverno rigoroso, dessecamento do solo e outras condições adversas até que a cultura seja novamente cultivada na área; nessa ocasião, as plantas recém-germinadas liberam exsudatos pelas raízes que irão penetrar nos cistos e, finalmente, estimular a eclosão dos juvenis J₂ infectantes; dessa forma, os nematoides apenas se tornam ativos e abandonam os cistos quando na presença garantida de cultura hospedeira na área. Esse tipo de comportamento, a um só tempo complexo e altamente especializado, como se pode constatar, torna bem mais difícil o manejo de tais nematoides através de métodos de controle cultural, como o alqueive, a rotação de culturas e outros afins.

Nos nematoides de cistos, a anfimixia é a modalidade de reprodução largamente prevalente, sendo a partenogênese de ocorrência esporádica (= *H. trifolii*) entre as espécies. Portanto, os machos no geral são numerosos e sexualmente ativos, podendo-se ver até vários junto à região posterior de fêmeas maduras, copulando com elas alternadamente; tal característica biológica – fecundação de uma só fêmea por diferentes machos - concorre a

ampla diversidade genética nas proles formadas, geração após geração, com implicações no manejo desses nematoides. Quanto aos machos serem fitoparasitas, não há consenso.

À semelhança dos nematoides de galhas, os nematoides de cistos completam o ciclo biológico em três a quatro semanas, sob condições favoráveis. Entretanto, algumas espécies, no geral ocorrentes em países da zona temperada e que são regularmente expostas a período de frio muito intenso, desenvolveram certos mecanismos biológicos que levam a um atraso no desenvolvimento. Um exemplo relativamente comum é a *diapausa*, ocorrendo de forma preponderante no estádio de ovo. Nesse caso, os cistos permanecem dormentes no solo de uma estação de cultivo até a seguinte, de maneira que apenas uma pequena porcentagem de juvenis ecloda dos ovos a cada ano. Além disso, como já comentado, a presença no solo de exsudatos produzidos pelas raízes de plantas hospedeiras ainda bem novas pode ter papel importante na eclosão de juvenis contidos nos ovos em diapausa; tal acontece normalmente nas interações envolvendo *G. rostochiensis* e *H. goettingiana*, mas aparentemente não nos casos de *H. cruciferae* e *H. schachtii*. Esses exsudatos, em espécies como *H. glycines*, além do efeito estimulante à eclosão, se afiguram relevantes na promoção da localização e penetração dos juvenis nas raízes do hospedeiro.

7.3.3. Identificação de espécies

Vários caracteres morfológicos dos juvenis J2, das fêmeas e dos machos são usados na distinção entre nematoides de cistos e outros fitonematoides, em especial os nematoides de galhas. Embora na identificação de espécies de *Globodera* e *Heterodera* a utilização de dados anatomorfológicos e morfométricos obtidos de espécimes juvenis J2 e machos seja bastante útil, é no exame da porção terminal dos cistos que ela se baseia principalmente.

Em *Heterodera*, cujos cistos têm a forma de limão, na região terminal existe uma projeção típica denominada *cone vulvar*, com diversas estruturas associadas. A abertura vulvar, no ápice do cone, é marginada pelos lábios vulvares [fig. 7.15A] e, entre estes, há uma área ou região de parede fina, lembrando uma janela, chamada de *fenestra*; uma estrutura referida como ponte divide a fenestra em duas semifenestradas. Em certas espécies, as semifenestradas fragmentam e originam duas aberturas distintas, que ficam separadas pela ponte, sendo os cistos com tal configuração ditos ambifenestrados [fig. 7.15B]; em outras, a ponte está ausente e uma só abertura se forma, originando-se os cistos circunfenestrados

[fig. 7.15C]. Outras estruturas eventualmente presentes no cone, como a subponte e as bulas, podem também ter interesse taxonômico na caracterização de certas espécies. Em *Globodera*, não obstante o cone vulvar seja inconspícuo, pouco evidente, as mesmas estruturas antes mencionadas, particularmente as relacionadas à fênestra, são empregadas na identificação específica.

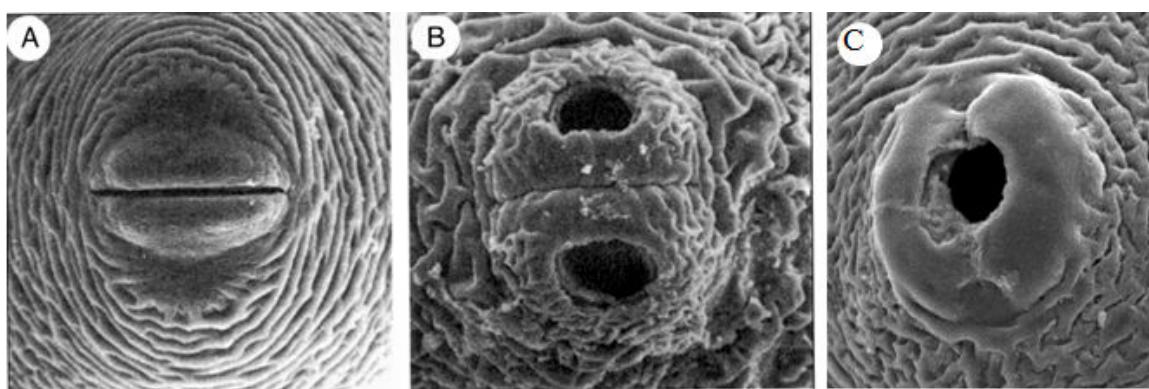


Figura 7.15 – A. Cone vulvar proeminente em *Heterodera trifolii* evidenciando os lábios vulvares; B. cisto ambifenestrado em *H. fici*; e C. cisto circunfenestrado em *Cactodera rosae*. (de J. G. Baldwin e T. Powers).

Por ser método trabalhoso e requerer boa experiência do taxonomista na observação das preparações montadas, a sua utilização, a exemplo do exame da região perineal das fêmeas de *Meloidogyne*, não tem sido recomendada como única ferramenta visando à identificação de nematoides de cistos; apesar disso, por ser menos oneroso, sabe-se que ainda é bastante empregado em laboratórios nematológicos asiáticos, europeus e norte-americanos. Hoje em dia, há várias técnicas mais avançadas, bioquímicas e biomoleculares, tratadas no capítulo 11, que têm sido usadas conjuntamente com esse método tradicional, provendo maior precisão e menor grau de subjetividade às identificações.

7.3.4. Relação parasita-hospedeiro / Sintomatologia

A estratégia de alimentação dos nematoides de cistos já foi descrita no capítulo 5. O parasitismo radicular por esses nematoides, à semelhança do que ocorre com os nematoides de galhas, se caracteriza pela indução de um tecido nutridor ou sítio especializado de alimentação, no geral na região mais profunda do córtex, constituído por certo número de células multinucleadas próximas ao nematoide que diferem morfológica e fisiologicamente das demais, não atacadas; o tecido nutridor neste caso é denominado sincício e as células

“gigantes” que o formam resultam da fusão progressiva dos protoplastos de várias delas situadas junto à região anterior do nematoide, as quais são alcançadas pelas secreções esofagianas por ele injetadas. Em outras palavras, o J₂ infectante seleciona uma dada célula (= pró-sincício) e nela injeta suas secreções esofagianas, que irradiam para as células vizinhas e vão causar a dissolução, parcial ou total, de suas paredes, levando-as a coalescer e dar origem ao sincício (fig. 7.16A,B). O número de células envolvidas varia bastante, mas já foram verificados sincícios compostos por até duzentas.

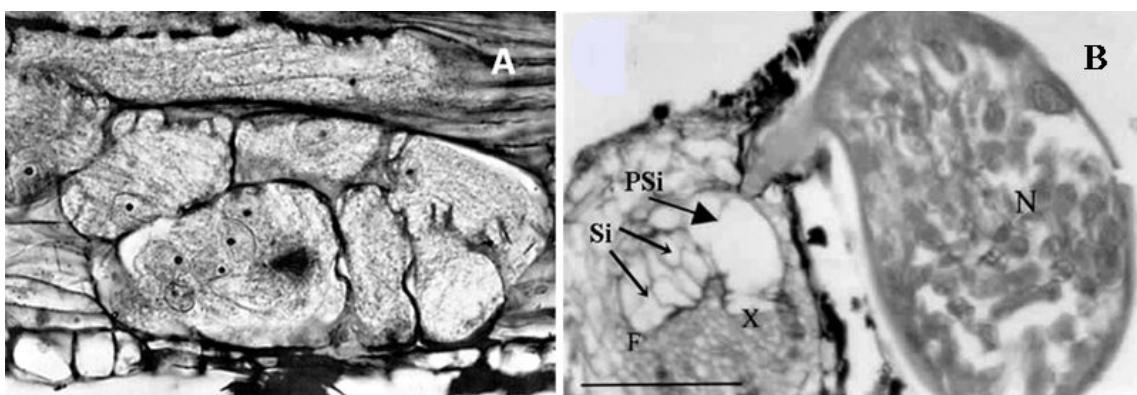


Figura 7.16 – Sincício induzido por *Heterodera glycines* em raiz de soja: A. visão geral do tecido nutridor induzido; B. detalhes do pró-sincício (PSi), sincício (Si), floema (F) e xilema (X), com clara indicação de posição externa à raiz da fêmea do nematoide (N) durante o parasitismo (de APS Collection e J. M. Santos).

O sincício apresenta citoplasma denso e nele podem ser observados núcleos e nucléolos bem evidentes (fig. 7.16A). Como não ocorre hiperplasia e hipertrofia marcante no entorno do nematoide, não se observam galhas radiculares típicas, como as incitadas por *Meloidogyne*; mas, há exceções, sendo galhas bem visíveis induzidas, por exemplo, por *Globodera pallida* em tomateiro. Outros órgãos subterrâneos, como tubérculos de batata, podem ser atacados, resultando danos quantitativos e mesmo qualitativos, com queda de produção significativa e inevitáveis perdas econômicas (fig. 7.18).

Como relatado para os nematoides de galhas, os sintomas na parte aérea de plantas parasitadas por nematoides de cistos são devidos, ao que tudo indica, aos muitos sincícios induzidos no sistema radicular, os quais causam alterações anatômicas que, por sua vez, levam a uma desorganização do cilindro central de maior ou menor intensidade (fig. 7.16A,B). Como consequências, a absorção e o transporte de água e nutrientes são afetados, pois o tamanho e a eficiência dos sistemas radiculares podem sofrer marcantes reduções.

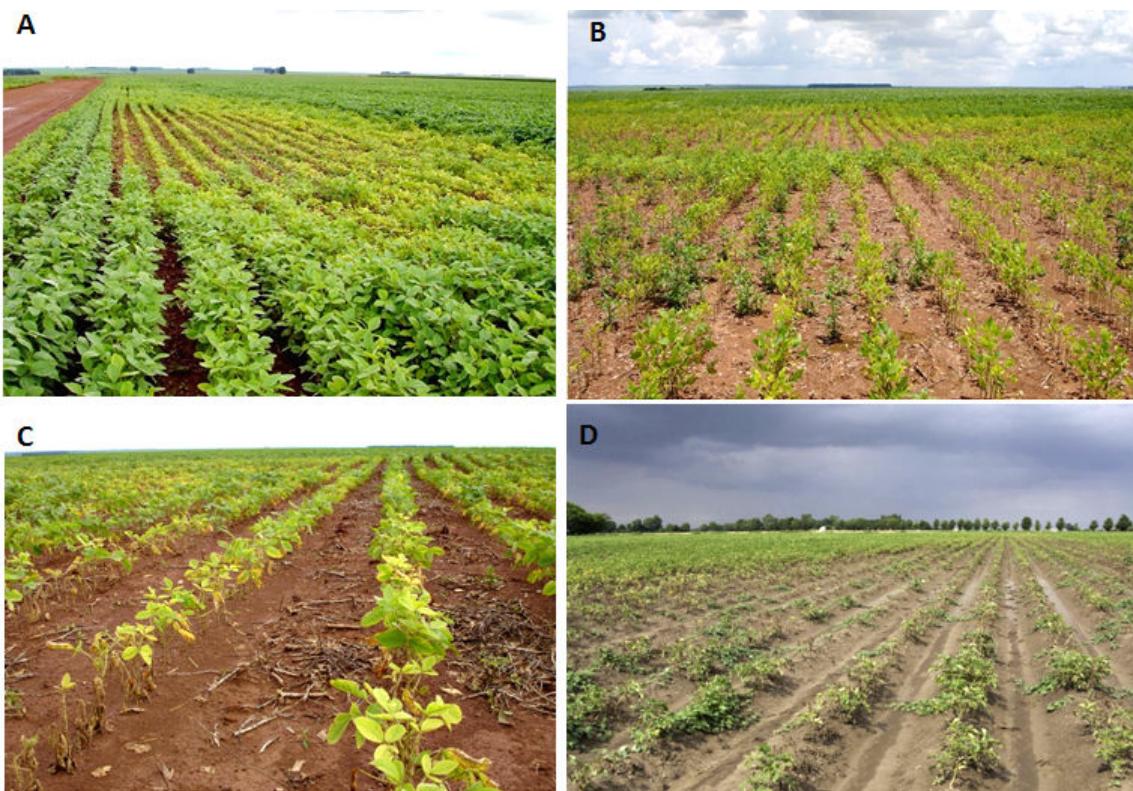


Figura 7.17 – Sintomas reflexos de ataques por nematoides de cistos: reboleiras pequenas (A) ou extensivas (B) e amarelecimento foliar típico (C) em soja sob ataque por *Heterodera glycines*; (D) sérias perdas em batata atacada por *Globodera rostochiensis*, que, como *G. pallida*, são de ampla ocorrência na cultura em países da Europa, além da América do Norte e Ásia [de H. D. Campos (A-C) e N. G. M. Hague].

O sintoma reflexo mais comum é a ocorrência de “*reboleiras*” de plantas pouco ou mal crescidas em meio à plantação, que podem variar em forma e tamanho, em função da distribuição irregular dos nematoides na área. Em certas interações, sob ataques leves ou moderados, a cultura pode não exibir tal sintoma de enfezamento. Indicativos de deficiências nutricionais, como clorose, são frequentes, ao ponto de, na cultura da soja, a nematose causada por *H. glycines* ser vulgarmente chamada de “Nanismo Amarelo da Soja”, haja vista a quantidade de folhas amarelecidas observada nas lavouras (Fig. 7.17).

Murchamento nas horas mais quentes do dia também pode ocorrer, mas apenas em certas interações específicas. Redução progressiva na produtividade da cultura ao longo dos anos numa determinada área de plantio é outro forte indicativo de ocorrência de parasitismo por nematoides de cistos, havendo relatos de perdas de 30% a 80% para aveia, batata, beterraba açucareira e soja (fig. 7.17).

Como feito para os nematoides de galhas, é importante destacar que os sintomas da parte aérea ora descritos para os nematoides de cistos são *inespecíficos*, podendo ter causas não nematológicas. Consequentemente, a confirmação de que os danos e perdas em uma dada lavoura são devidos a espécies de *Globodera* ou *Heterodera* só será possível, de modo seguro, através da verificação de fêmeas (a olho nu ou com ajuda de lupa de bolso, pois elas são de coloração branca ou pardo-clara) atacando as raízes ou pela extração de cistos eventualmente presentes em amostras de solo coletadas no local.

Aspecto relevante a ser lembrado é a possibilidade de ocorrência de disseminação, a curtas, médias e longas distâncias, de espécies de *Globodera* e *Heterodera* através de cistos livres no solo ou levados aderidos a órgãos vegetais parasitados, como tubérculos de batata (fig. 7.18), peças de implementos agrícolas, pneus de veículos em geral que transitem em meio a lavouras atacadas e até por ventos fortes.



Figura 7.18 – Tubérculos de batata x nematoides de cistos: à esquerda, sérios danos diretos causados e, à direita, numerosos cistos de *Globodera pallida* (não são escuros, mas de tonalidade pardo-clara) aderidos, detectados durante fiscalização por serviço quarentenário (de Florida Division Plant Industry e M. Matthews).

Essas alternativas já foram verificadas em relação aos chamados nematoides de cisto da batata (*G. pallida* e *G. rostochiensis*) na Europa e América do Norte e ao nematoide de cisto da soja (*H. glycines*) em países como o Brasil e os Estados Unidos.

Por fim, o que foi dito para os nematoides de galhas no tocante a causarem danos indiretos mediante forte desvalorização no valor da terra em caso de possível venda, vale para os nematoides de cistos também. Afinal, é pouco provável que haja interessados, com mínima familiaridade em relação às práticas agronômicas, na aquisição de propriedades

agrícolas contendo áreas sabidamente contaminadas por organismos como os nematoïdes de cistos, de ação patogênica pronunciada e manejo complexo.

7.3.5. Os nematoïdes de cistos no Brasil

Apesar de existir apreciável número de espécies tidas como válidas de nematoïdes de cistos, bem poucas foram assinaladas no Brasil até o presente. Nos anos 1970, uma primeira espécie de *Heterodera*, parasita de figueira, foi relatada nos estados de São Paulo e Rio Grande do Sul causando danos e perdas restritos: *H. fici*. Apenas duas décadas depois, no início dos anos 1990, outra espécie do gênero foi encontrada no País atacando soja, o temido nematoïde de cisto da soja (NCS), *H. glycines*. Seu aparecimento se deu diretamente em três estados produtores, logo evidenciando grande capacidade de dispersão. Em adição, a literatura estrangeira (asiática e norte-americana) dava conta de que o controle químico dessa espécie era muito difícil pelo fato de que, no interior dos cistos, os ovos e juvenis infectantes ficavam muito bem protegidos de produtos com ação nematicida. Em resumo, o NCS se tornou séria ameaça à sojicultura nacional e durante o período de 1992 a 1997 as perdas por ele causadas foram enormes.

Inúmeras ações de pesquisa desenvolvidas por diferentes empresas e instituições, públicas e privadas, foram essenciais para que os graves danos e as vultosas perdas ocorridas durante meados da década de 1990 pudessem ser freados. Graças ao trabalho de pesquisadores especialistas em Melhoramento Vegetal, em especial da Embrapa/Soja (PR), já por volta de 1997 as primeiras cultivares nacionais resistentes a uma ou mais raças do NCS foram disponibilizadas aos sojicultores. Ao lado disso, a condução de uma série de trabalhos de pesquisa realizados em estufa e no campo propiciou conhecimento bem mais amplo sobre o seu círculo de plantas hospedeiras, quase restrito a soja, feijoeiro e algumas outras leguminosas, o que constituiu etapa básica aos estudos subsequentes sobre os efeitos benéficos da aplicação da técnica de rotação de culturas na redução de suas populações.

A utilização de esquemas de manejo integrado do NCS, incluindo rotação de culturas entre soja suscetível, soja resistente e plantas não hospedeiras, e outros métodos auxiliares de controle destinados a prevenir a dispersão do nematoïde para áreas ainda não contaminadas permitiu que o produtor de soja pudesse passar a ‘conviver’ com o NCS. Hoje em dia, sabe-se da ocorrência de quase todas as raças do nematoïde no País e que se

alastrou a praticamente todos os estados produtores, representando o seu manejo ainda uma preocupação constante. Nesse sentido, a produção de cultivares resistentes às novas raças assinaladas prossegue continuamente, bem como outras linhas de pesquisas que visam ao seu controle de modo sustentável e não oneroso.

Nenhuma espécie do gênero *Globodera* foi relatada ainda no Brasil, embora se tenha conhecimento de sua presença em países vizinhos, inclusive de *G. rostochiensis*, que parece ser nativo da região andina, muito provavelmente do Peru, onde se adaptou ao parasitismo de batata nos cultivos realizados em grandes altitudes. Acredita-se que tenha sido depois levado dali para a Europa, onde se tornou problema fitossanitário muito sério.

Uma espécie do gênero *Cactodera*, também filiado à subfamília Heteroderinae, já foi encontrada no País, havendo relatos ocasionais de seu parasitismo principalmente em plantas ornamentais. Trata-se de *C. cacti*, cuja dispersão no Brasil, China e Estados Unidos tem sido favorecida pela livre e relativamente intensa comercialização de cactos infectados para fins de paisagismo.

Literatura consultada e/ou sugerida para leitura

- Abad, P.; P. Castagnone-Sereno; M.N. Rosso; J.A. Engler; B. Favery, 2009.** Invasion, feeding and development. In: *Root-knot Nematodes* (Perry, R.N. & M. Moens, Eds.) pp. 163-181, Wallingford, CABI.
- Baldwin, J.G. & M. Mundo-Ocampo, 1991.** Heteroderinae, Cyst- and Non-Cyst-Forming Nematodes. In: *Manual of Agricultural Nematology*. (Nickle, W.R., Ed.) pp. 275-362. New York, Marcel Dekker.
- Cares, J.E. & J.G. Baldwin, 1995.** Nematoides de cistos do gênero *Heterodera*. *Revisão Anual de Patologia de Plantas*, 3:29-84.
- Hunt, D.J. & Z. Handoo, 2009.** Taxonomy, identification and principal species. In: *Root-knot Nematodes* (Perry, R.N. & M. Moens, Eds.) pp. 55-95, Wallingford, CABI.
- Karssen, G.; W. Wesemael; M. Moens, 2013.** Root-knot nematodes. In: *Plant Nematology* (Perry, R.N. & M. Moens, Eds.) pp. 73-107. Wallingford, CABI.
- Manzanilla-Lopez, R.H. & N. Marban-Mendoza, 2012.** *Practical Plant Nematology*. Cidade do México, Biblioteca Básica de Agronomia/Mundi Prensa.

- Moens, M.; R.N. Perry; J.L.; Starr, 2009.** *Meloidogyne* species: a diverse group of novel important plant parasites. In: *Root-knot Nematodes* (Perry, R.N. & M. Moens, Eds.) pp. 1-17, Wallingford, CABI.
- Moura, R.M., 1996.** Gênero *Meloidogyne* e a Meloidoginose: Parte 1. *Revisão Anual de Patologia de Plantas* 4:209-244.
- Palomares-Rius, J.; Oliveira, C.M.G.; Blok, V.C., 2014.** Plant Parasitic Nematodes of Potato. In: *The Potato: Botany, Production and Uses* (Navarre, R. & M. Pavek, Org.) pp. 148-166, Wallingford, CABI.
- Rodiuc, N.; P. Vieira; M.Y. Banora; J.A. Engler, 2014.** On the track of transfer cell formation by specialized plant-parasitic nematodes. *Frontiers in Plant Science* 5. doi=10.3389/fpls.2014.00160.
- Turner, S.J. & S.A. Subbotin, 2013.** Cyst nematodes. In: *Plant Nematology* (Perry, R.N. & M. Moens, Eds.) pp. 109-142. Wallingford, CABI.
- Van der Eycken, W.; J. Almeida Engler; D. Inze; M. Van Montagu & G. Gheysen, 1996.** A molecular study of root-knot nematode-induced feeding sites. *Plant Journal* 9:45-54.
- Williamson, V.M. & R.S. Hussey, 1996.** Nematode Pathogenesis and Resistance in Plants. *The Plant Cell* 8:1735-1745.
- Wyss, U. & U. Zunke, 1986.** Observations on the behaviour of second-stage juveniles of *Heterodera schachtii* inside host roots. *Rèvue of Nematologie* 9:153-165.

8. Principais nematoides endoparasitas migradores: nematoides das lesões radiculares e nematoides cavernícolas

8.1. Introdução

Tem sido aceita internacionalmente como válida a afirmação de que os nematoides de galhas e de cistos são os de maior interesse econômico para a Agricultura ao redor do mundo, ocupando as duas primeiras posições em eventuais *rankings* criados nesse aspecto na grande maioria dos países. Contudo, vem se tornando cada vez mais frequente a ocupação de tais colocações por nematoides de outros grupos, particularmente os chamados nematoides das lesões radiculares, do gênero *Pratylenchus*. Em certas situações, como a de alguns países em que a bananicultura tem grande expressão econômica, tem sido o gênero *Radopholus*, dos nematoides cavernícolas, a desempenhar, eventualmente, tal papel.

Neste capítulo, com a mesma estrutura básica do anterior, serão enfocados esses dois gêneros, *Pratylenchus* e *Radopholus*, que reúnem importantes espécies endoparasitas migradoras, inclusive algumas para o Agronegócio do Brasil.

8.2. *Pratylenchus* – os nematoides das lesões radiculares

8.2.1. Breve histórico e espécies mais relevantes

O gênero *Pratylenchus* está filiado à família Pratylenchidae, na qual também se inclui *Radopholus*, a ser tratado na sequência. Um terceiro gênero dessa família, *Nacobbus*, tem importância para diversos países, mas ainda não foi relatado no Brasil; um *box* a respeito dele será apresentado ao final do presente capítulo.

Caminhando paulatinamente para atingir uma centena de espécies descritas válidas, *Pratylenchus* foi proposto em 1934 para conter alguns taxa que vinham sendo incluídos em outros gêneros, principalmente *Tylenchus* e *Aphelenchus*. Assim é que a primeira espécie conhecida, criada na Europa como *T. pratensis* em 1880, passou a ser referida como *P. pratensis*. Na mesma linha, *T. coffeae* descrita em Java em 1898, originou *P. coffeae* e *A. neglectus*, criada em 1924, se tornou depois *P. neglectus*.

Sinopse das seis espécies mais relevantes do gênero, com indicações de áreas de ocorrência e círculos de hospedeiros, está apresentada na sequência (tab. 8.1). Todas já foram relatadas no Brasil, com destaque para *P. brachyurus* e *P. zaeae*.

Tabela 8.1 - Espécies de *Pratylenchus* de maior importância econômica, com as respectivas distribuições geográficas e principais culturas atacadas.

<u>Espécie</u>	<u>Ocorrência</u>	<u>Plantas Hospedeiras</u>
<i>brachyurus</i>	pantrópica; Austrália, EUA, Japão, África do Sul	polífaga (abacaxi, algodão, amendoim, batata, cana)
<i>coffeae</i>	pantrópica; Austrália, EUA, Japão, África do Sul	polífaga (banana, batata, citros, café, inhame)
<i>penetrans</i>	cosmopolita (mas, na zona temperada principalmente)	polífaga (sérios danos em muitas culturas)
<i>scribneri</i>	Brasil, Índia, Israel, Japão, México, Turquia e EUA	batata, milho, soja, tomate e ornamentais
<i>vulnus</i>	África, Américas, Austrália, Europa, Ásia (Japão)	principalmente frutíferas e ornamentais (rosas)
<i>zeae</i>	pantrópica; África, Austrália, EUA, Iraque e Japão	poáceas/gramíneas (arroz, cana, milho, sorgo) e fumo

Embora sejam predominantemente parasitas de raízes, podem atacar também outros órgãos subterrâneos, haja vista seu comportamento migratório característico. Portanto, em culturas nas quais se sabe que podem parasitar tubérculos (batata) ou frutos hipógeos (amendoim) além das raízes, há necessidade de se coletar amostras de solo e desses órgãos vegetais infectados, sob pena de se obter estimativas errôneas dos níveis populacionais ocorrentes na área.

8.2.2. Ciclo de vida, relação parasita-hospedeiro e sintomatologia

O ciclo de vida dos pratilenquídeos compreende as fases de ovo, juvenil (quatro estádios, de J_1 a J_4) e adulto (fêmea ou macho); todos os estádios móveis são infectantes, podendo penetrar e abandonar repetidamente o órgão vegetal atacado durante toda a vida.

As fêmeas no geral depositam os ovos no interior de raízes parasitadas, mas podem liberá-los diretamente no solo, o que é menos comum. Nesse caso, os J_2 recém-eclodidos migram à procura de novas raízes para invadi-las e retomar o parasitismo. O número total de ovos por fêmea varia com a espécie; em média, tem sido estimado em 70 a 120.

A reprodução tanto pode ocorrer por anfimixia como por partenogênese, sendo as duas modalidades de ocorrência frequente. Entre as espécies anfímíticas estão *P. coffeae*, *P. penetrans* e *P. vulnus*, ao passo que *P. scribneri* reproduz por partenogênese meiótica e *P. brachyurus*, *P. neglectus* e *P. zeae* por partenogênese mitótica. A duração média do ciclo é de três a seis semanas sob condições favoráveis, sendo afetada pela planta hospedeira e temperatura, principalmente; a temperatura ótima para o desenvolvimento e reprodução em *P. brachyurus* está na faixa de 29-30°C, enquanto para *P. loosi* se situa entre 18 e 20 °C. Portanto, as diversas espécies se encontram individualmente adaptadas às regiões tropical, subtropical ou temperada. Observa-se, ainda, que a textura do solo influencia tanto a distribuição como a densidade populacional dos pratilenquídeos, sendo que a maioria das espécies apresenta clara preferência por solos arenosos. Ilustração esquematizando o ciclo biológico em *Pratylenchus* consta a seguir.



Figura 8.1 – Ciclo de vida em *Pratylenchus*: A. ovos; B-D. J₂ a J₄; E. macho; F. fêmea; G. raiz seccionada longitudinalmente evidenciando parasitismo por espécimes no interior do córtex (de J. Román).

Juvenis (J₂ a J₄) e adultos penetram em raízes e se deslocam ao longo do córtex em direção ao cilindro central. Em seguida, nas camadas mais profundas do córtex, iniciam típico movimento migratório, movendo-se paralelamente ao eixo da raiz (fig. 8.1). A

migração pode ser inter e intracelular, envolvendo tal processo tanto ação mecânica quanto enzimática (fig. 8.3). As células parasitadas usualmente entram em colapso logo após serem abandonadas pelo nematoide, resultando a presença de largas cavidades no córtex quando o ataque é intenso. As raízes afetadas mostram lesões necróticas de extensão variável e coloração pardo-clara a marrom-avermelhada. Eventualmente, caso ocorra colonização secundária de tais tecidos por organismos do solo (mormente fungos), oportunistas ou fitopatogênicos, a tonalidade das raízes se torna negra; muitas raízes apodrecidas acabam se desintegrando. O confronto entre sistema radicular fortemente atacado por *Pratylenchus* e outro livre de nematoides permite perceber a marcante redução causada no volume total e, em particular, no número de radicelas (fig. 8.2). Em cultivos anuais, próximo à época da colheita, quando a maioria das raízes já se tornou senescente e a densidade populacional de pratilenquídeos costuma ser relativamente alta, é normal a ocorrência de migração em grande quantidade dos nematoides de volta ao solo, onde permanecem até que haja condições de início de um novo ciclo de parasitismo.

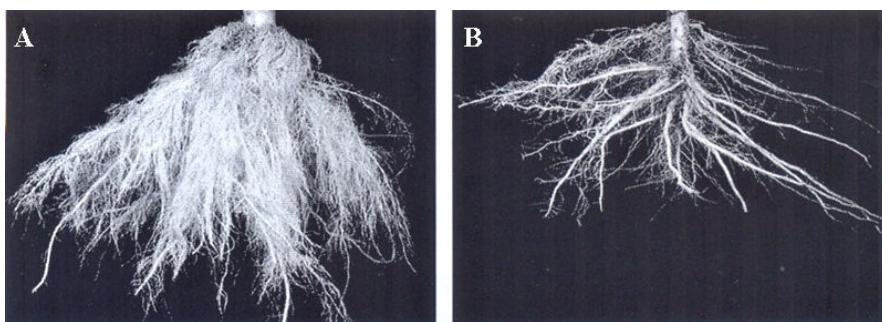


Figura 8.2 – Comparação entre sistemas radiculares de fumo (A) sem nematoides e (B) severamente atacado por espécie de *Pratylenchus* sob condições controladas (de G. B. Lucas).

Sob pratilencose, portanto, os sintomas diretos mais frequentes e evidentes nas raízes são: i) áreas escurecidas ou enegrecidas, devido a muitas lesões necróticas internas, em alternância com outras aparentemente sadias, de tonalidade clara; e ii) forte redução no volume do sistema radicular, expressa pela restrita quantidade de radicelas. Em outros órgãos subterrâneos, como tubérculos de batata e fruto hipógeo de amendoim, a presença de manchas escuras superficiais constitui a causa principal de suspeição de ataque por nematoide pratilenquídeo (fig. 8.3); nesses casos, para confirmação da diagnose, a coleta e o processamento de amostras de solo da área de produção supostamente infestada será necessária, seguindo-se exame microscópico de espécimes e a identificação específica final.

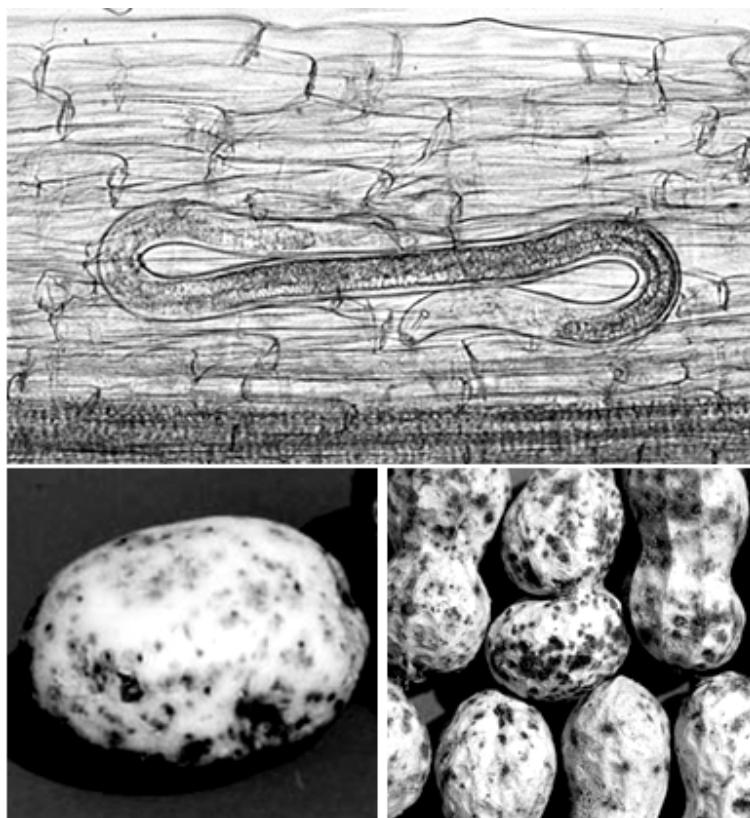


Figura 8.3 – Parasitismo de *Pratylenchus* no córtex radicular (alto); sintomas de ataque por *P. brachyurus* em tubérculo de batata e frutos hipógeos de amendoim (de E. Davis, M. M. Inomoto e Oklahoma State Univ.).

Em vista da estratégia de alimentação descrita, que acarreta morte de numerosas células nas raízes e atuação ineficiente destas nas funções de absorção e de transporte de nutrientes do solo a outros órgãos da planta, as espécies de *Pratylenchus* provocam o aparecimento de diversos sintomas indiretos na parte aérea. Na verdade, tais sintomas são semelhantes aos já descritos para nematoides de galhas e de cistos, a saber, presença de “reboleiras” de plantas pouco crescidas no meio da lavoura, indicativos de deficiências nutricionais – em especial, clorose – ligadas a carências de macro e/ou micronutrientes e murchamento nas horas mais quentes do dia. Em gramíneas, particularmente cana-de-açúcar e milho, as plantações costumam exibir aspecto que lembra o de uma “montanha-russa” quando, de fora da cultura, se olha a linha que delimita o topo das plantas; tal desigualdade na altura, como um sobe-desce, é decorrente das “reboleiras” estabelecidas no interior dos canaviais e milharais (fig. 8.4). Vale repetir, pois já citado no capítulo anterior, que esses sintomas são inespecíficos, podendo não ser causados por nematoides!



Figura 8.4 – Milharal mostrando altura irregular das plantas devido a “reboleiras” causadas por *P. hexincisus* (alto); diferença de crescimento, em canavial, entre plantas atacadas por *P. zeae* (esq.) e protegidas por nematicida (dir.) e lesões necróticas típicas provocadas nas raízes (de D. C. Norton e L. L. Dinardo-Miranda).

Quedas na produtividade que se acentuam ao longo dos anos podem indicar também a ocorrência de pratilenquídeos em áreas sob suspeita de ataque. A intensidade dos danos causados em culturas anuais, e obviamente das perdas decorrentes, costuma mostrar estreita correlação com o nível populacional inicial (P_i) do nematoide, como já verificado para várias interações e em diferentes países (fig. 8.5). Ao redor do mundo, perdas devidas a pratilenquídeos têm sido estimadas em 10 a 80%, dependendo de diversos fatores.

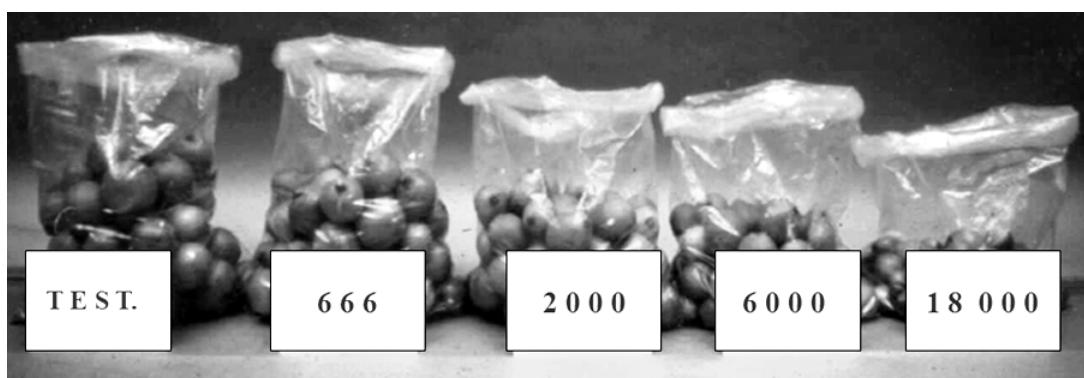


Figura 8.5 – Redução na produção de cebola causada pela inoculação de níveis populacionais iniciais (P_i) crescentes de *Pratylenchus penetrans* (número de nematoides por kg de solo) sendo Test. = 0 (de T. Olthof).

8.2.3. O gênero *Pratylenchus* no Brasil

Na década de 1970, o gênero *Pratylenchus* foi considerado como o segundo em importância agronômica no Brasil, atrás apenas dos nematoides de galhas, por um dos mais eminentes nematologistas de plantas então atuantes no País, o Dr. Luiz G. E. Lordello. Tal assertiva não foi contestada na época ou posteriormente, mantendo-se até o presente.

Algumas espécies já foram aqui registradas, sendo duas nativas, *P. pseudofallax* e *P. jaehni*; entre elas, constam *P. brachyurus*, *P. coffeae*, *P. crenatus*, *P. jordanensis*, *P. neglectus*, *P. penetrans*, *P. scribneri*, *P. vulnus* e *P. zae*. Embora reconhecida como ameaça a várias culturas de elevado potencial econômico em países de clima temperado, *P. penetrans* quase não tem sido causa de danos e perdas no Brasil, limitando-se a uns poucos relatos de parasitismo, sobre alcachofra, alho, batata, crisântemo, ervilha, mandioquinha-salsa e soja. Essa espécie provavelmente foi introduzida no País através de material vegetal importado, como também verificado para *P. crenatus* e *P. neglectus*.

A identificação de espécies de *Pratylenchus* ainda segue sendo feita em muitos países apenas com base no exame de dados anatomicos e morfométricos, embora já estejam disponíveis métodos mais avançados e precisos, biomoleculares, para tal atividade.

P. brachyurus é a espécie que, historicamente, sempre mereceu maior atenção dos nematologistas brasileiros, tendo sido pesquisada desde a década de 1940 no estado de São Paulo pelos evidentes danos que causava à cultura da batata. Sendo polífaga, já foi relatada atacando inúmeras culturas nos últimos 60 anos, incluindo-se hortaliças, fruteiras, florestais e ornamentais. Não obstante não se multiplique bem em cafeeiros do tipo arábico, no campo causa forte atraso no crescimento de plantas jovens; portanto, plantios de café em áreas altamente infestadas pelo nematoide, como naquelas antes cultivadas com milho ou pastagens, devem ser evitados! É de ocorrência comum em cana-de-açúcar, na qual comprovadamente pode causar danos e perdas; entre as culturas anuais de valor econômico, provoca perdas frequentes em amendoim e milho e eventuais em algodoeiro.

Na última década, todavia, tornou-se sério problema sanitário na sojicultura, em particular nos estados produtores da região Centro-Oeste em que se pratica a sucessão de culturas dentro do sistema de Plantio Direto (fig. 8.6). Na verdade, *P. brachyurus* já ocorria em tais lavouras há bastante tempo, mas seus efeitos adversos se mostravam pouco evidentes porque invariavelmente ocorria em conjunto com nematoides de galhas

(*Meloidogyne* spp.) e estes atingiam densidades populacionais bem mais elevadas, haja vista as cultivares mais plantadas lhes serem muito suscetíveis. Com o aparecimento do nematoide de cisto da soja (*Heterodera glycines*) nos anos 1990 e a enorme repercussão que o fato teve, várias novas práticas culturais passaram a ser utilizadas visando ao seu controle e, entre estas, pontificava a recomendação de plantios de milho, sorgo e outras ótimas plantas hospedeiras de *P. brachyurus* após o cultivo da soja no verão. O que viria a suceder se tornou algo previsível, ou seja, o maior inimigo da sojicultura passou a ser *P. brachyurus*, superando os nematoides de galhas e de cisto em importância a partir do início do século atual.

Afinal, *P. brachyurus* tem sido beneficiado pela conjunção de vários fatores: i) ampla dispersão geográfica em região na qual os solos usualmente são de textura arenosa e as temperaturas se mantêm em faixa muito favorável ao seu desenvolvimento e reprodução durante a maior parte do ano (25-30°C); ii) indisponibilidade de cultivares de soja que lhe sejam altamente resistentes; iii) poucas opções de plantas cultivadas que se comportem como não hospedeiras ou más hospedeiras, de interesse para inclusão nos programas de sucessão; e iv) inadequação e/ou inviabilidade econômica do controle químico através de nematicidas em função da grande extensão das áreas de plantio.



Figura 8.6 – *Pratylenchus brachyurus* em soja no Brasil: “reboleiras” de forma e de tamanho variável no meio de lavouras da região Centro-Oeste, contendo plantas de menor porte, cloróticas (dir.) ou não (esq.), de baixa capacidade produtiva (de D. C. Borges e R. A. Silva).

Outras espécies de interesse nacional são *P. zeae* e *P. jaehni*. Os danos mais comuns causados por *P. zeae* ocorrem nas culturas da cana-de-açúcar e do milho, sendo esporádicos em fumo. Em canaviais, embora *P. zeae* costume aparecer em populações mistas com *P. brachyurus*, tem sido geralmente considerada a responsável pelas perdas mais relevantes

(fig. 8.4). Já *P. jaehni* é espécie descrita mais recentemente, em 2001, como parasita de plantas cítricas. Sua distribuição geográfica, ao que se sabe atualmente, está quase restrita ao estado de São Paulo e, ainda que os estudos sobre a sua ação patogênica e círculo de hospedeiros sejam raros até o momento, já se dispõe de relatos de sérios danos e perdas significativas em pomares de diferentes regiões paulistas (fig. 8.7).



Figura 8.7 – *Pratylenchus jaehni* em citros: (acima) plantas adultas sob intenso ataque, evidenciando desfolha e produção de frutos pequenos, associadas ao descorticamento de raízes; (abaixo) confronto, após um ano, entre plantas jovens em microparcelas (A) sem nematoide e (B) com 100000 nematoides (de A. S. Campos).

Plantas jovens, com um a dois anos de idade, sofrem marcante atraso no crescimento se expostas no campo a elevado nível populacional do nematoide. Já as plantas

de maior idade atacadas mostram severo descorticamento (= descolamento cortical) no sistema radicular, que leva a quadro agudo de deperecimento e desfolha generalizada, tornando-se improdutivas pouco tempo após o diagnóstico da nematose (fig. 8.7).

8.3. Radopholus – os nematoides cavernícolas

8.3.1. Breve histórico e espécie mais relevante

A maioria das espécies de *Radopholus* é nativa da região que congrega a Austrália e países vizinhos; umas poucas foram descritas de países africanos. Embora o gênero inclua cerca de vinte espécies, apenas uma – *R. similis* – é considerada de grande importância econômica ao redor do mundo, como parasita comum de musáceas, principalmente de bananeiras. Há décadas, a literatura nematológica internacional registra perdas vultosas à bananicultura devidas a esse nematoide (*the burrowing nematode*, em inglês), que foi originalmente encontrado nas Ilhas Fiji e descrito no final do século XIX, em 1893. Sua excepcional distribuição geográfica atual indica que tenha sido disseminado a quase todos os países produtores de banana do mundo através de mudas contaminadas, inclusive o Brasil. Israel parece ser a única exceção entre os países produtores, estando ainda livre da espécie. O Japão mantém rígido serviço de fiscalização quarentenária em relação a *R. similis* para evitar a sua introdução porque, embora não produza banana comercialmente, cultiva pimenteira, que é também boa hospedeira do nematoide e muito prejudicada por ele.

8.3.2. Ciclo de vida, relação parasita-hospedeiro e sintomatologia

Os nematoides do gênero *Radopholus* apresentam várias semelhanças em relação aos do gênero *Pratylenchus*, na morfologia geral e na estratégia de alimentação. As mais evidentes diferenças morfológicas são: i) as fêmeas de *Pratylenchus* são mono(pro)delfas e as de *Radopholus* di(anfi)delfas (ver capítulo 3); e ii) numerosos nas espécies anfimíticas, os machos de *Pratylenchus* apresentam estomatoestilete robusto e esôfago bem formado, alimentando-se normalmente sobre as plantas hospedeiras, ao passo que os de *Radopholus* possuem estilete bucal muito pequeno e frágil e esôfago degenerado, não sendo capazes de parasitar plantas.

Os ciclos de vida são muito parecidos, exceto pelo fato de os machos de *Radopholus* não serem fitoparasitas. A reprodução em *Radopholus* é tipicamente por anfimixia, sendo

os dois sexos facilmente encontrados em meio às populações. Sob condições favoráveis, a duração do ciclo é de três a quatro semanas, sendo que os machos se formam em período mais curto, entre uma e duas semanas.

A estratégia de alimentação é quase idêntica à das espécies de *Pratylenchus*, sendo responsáveis por lesões necróticas extensivas no córtex das raízes (e em outros órgãos subterrâneos) atacadas; em bananeiras, como resultado da coalescência entre as muitas células destruídas, *R. similis* causa galerias ou cavernas no interior das raízes, que podem ser subsequentemente invadidas por microrganismos de solo, em especial fungos. O ataque iniciado no sistema radicular pode se estender também aos rizomas, que, quando severamente infectados, exibem muitas áreas enegrecidas na região periférica. O número de raízes apodrecidas, não funcionais, se torna muito grande com o passar dos meses e, em vista disso, um sintoma peculiar pode vir a ser observado na parte aérea da cultura: o tombamento de plantas. Tal decorre do fato de os sistemas radiculares intensamente parasitados se tornarem pobres e ineficientes na função de dar sustentação à planta junto ao solo, ou seja, de “ancorá-las” firmemente. Como a parte aérea das bananeiras comerciais no geral é muito volumosa, a incidência de ventos acaba por ocasionar a queda prematura das plantas, podendo então ocorrer o contato dos cachos eventualmente formados com o solo e virem a apodrecer pouco tempo depois (fig. 8.8).

Sintomas aéreos complementares, nem sempre ocorrentes, são clorose e redução na produção, este expresso pela formação de cachos em número e tamanho bem menores que o normal. As perdas econômicas devidas ao nematoide cavernícola não estão disponíveis para todos os países produtores de banana, mas, na literatura internacional, há relatos de redução da ordem de 12 a 18 toneladas métricas por hectare e de 50% na produção de frutos. Em adição, estudos já relativamente antigos comprovaram que a incidência do nematoide cavernícola em bananais predispõe a cultura a uma importante doença fúngica, o Mal do Panamá, que tem *Fusarium oxysporum* f.sp. *cubense* como agente causal.

Em relação a outras culturas hospedeiras, destacam-se os danos que *R. similis* já causou, e ainda vem causando, em pimenteira, principalmente na Indonésia e países vizinhos. No passado, nos anos 1950 e 1960, uma população diferenciada de *R. similis*, primeiro chamada de “raça citros” e depois descrita como *R. citrophilus*, foi considerada responsável por sérios danos à citricultura em certas localidades dos Estados Unidos

causando um mal denominado “declínio progressivo dos citros” (= *spreading decline of citrus*). Tal população especial se caracterizava pelo fato de atacar tanto bananeira quanto plantas cítricas, invadindo até mesmo o cilindro central das raízes parasitadas, o que não é usual na espécie. Com o passar dos anos, a área de ocorrência desse biótipo do nematoide e da nematose por ele causada foi diminuindo e o problema, que já era limitado aos Estados Unidos, perdeu a relevância que apresentava até então, sendo hoje praticamente ignorado.



Figura 8.8 – *Radopholus similis* em bananeira: (alto/esq.-dir.) lesões necróticas em raízes seccionadas longitudinalmente e íntegras e rizoma “descarnado” mostrando tecido periférico enegrecido; (abaixo) típico tombamento de plantas adultas, sendo que, à direita, as vistas ao fundo estão em parte da área previamente tratada com produto nematicida (de APSnet, S. Nelson, R. Sweenen & D. de Waele, J. Bridge e J. Román).

8.3.3. O gênero *Radopholus* no Brasil

Aparentemente, *R. similis* é a única espécie já assinalada no Brasil, podendo a sua identidade ser confirmada pelo simples exame das características anatomofisiológicas. A sua introdução, através de mudas contaminadas, deve datar das primeiras décadas do século passado. Apesar de o primeiro registro formal publicado de sua ocorrência ser do ano de

1959, em bananeira, no município paulista de Juquiá, há forte indicação de sua incidência em bananais daquela região desde os anos 1930. Foi o Dr. Jair C. Carvalho, autor desse primeiro assinalamento, que cunhou o termo “cavernícola” para designar o nome vulgar do nematoide em português, tendo a expressão se consagrado desde então.

A partir da chamada região do Vale do Ribeira, no litoral sul de São Paulo, *R. similis* foi levada às demais áreas de plantio de bananeira do País, com a possível exceção da chamada Zona da Mata no interior pernambucano, onde o maior problema nematológico tem sido representado pelos nematoídes de galhas, do gênero *Meloidogyne*. O comércio livre e indiscriminado de mudas praticado no Brasil foi, sem dúvida, a maior causa de tamanha disseminação do parasita. De fato, durante décadas, o método mais comum e barato na formação de novos bananais residiu no emprego de mudas obtidas de outras plantações, muitas vezes atacadas pelo nematoide, o que favoreceu muito a sua dispersão. Estando tais mudas com infecções leves ou moderadas, a recuperação delas para plantio era até viável tecnicamente, mediante rigorosa limpeza mecânica de suas áreas necrosadas seguida de imersão em solução contendo produto nematicida; todavia, nem sempre essa medida foi adotada e o pior aconteceu.

A partir da década de 1990, vários estados, como Bahia, Minas Gerais, Pernambuco e São Paulo, fizeram publicar portarias restritivas à produção e/ou ao trânsito de mudas de bananeira contaminadas pelo nematoide cavernícola e outros importantes agentes causais de doenças, ação que teve efeito positivo imediato e passou a concorrer a uma redução na dispersão do parasita a partir de então. Hoje em dia, ao contrário do ocorrido no passado, existe uma alternativa que, embora de custo mais alto, pode propiciar o estabelecimento de bananais sadios em áreas livres do nematoide cavernícola. As mudas “biotecnológicas”, produzidas a partir de culturas de tecidos sob condições controladas pelas chamadas Biofábricas de Plantas, constituem, atualmente, a opção ideal aos bananicultores, pois são isentas de pragas, nematoídes e outros fitopatógenos.

No geral, nos bananais do Brasil em que o nematoide cavernícola está presente também ocorre a espécie *Helicotylenchus multicinctus*, já citada no capítulo 6, sendo tal associação possível porque ambas têm preferências por camadas bem distintas do córtex para atacar. Em décadas passadas e mesmo nos dias atuais, essa “parceria” tem provocado prejuízos elevados, sabendo-se que muitos bananicultores brasileiros desistiram da cultura

após perdas acumuladas durante anos ou então venderam suas propriedades e retomaram a atividade em novas áreas de plantio, nas quais *R. similis* comprovadamente não ocorria. É bom lembrar que o nematoide cavernícola não é nativo do País e, portanto, só estará presente em solos nos quais tenha sido ou venha a ser inadvertidamente introduzido.

[Na mesma família Pratylenchidae, que compreende os nematoides cavernícolas e os nematoides das lesões radiculares, porém, em outra subfamília, Nacobinae, inclui-se ainda um terceiro gênero – *Nacobbus* - que será comentado a seguir, no Boxe 8.1].

Boxe 8.1 – Nacobbus: os falsos nematoides de galhas.

O gênero *Nacobbus*, criado para homenagear o grande nematologista N. A. Cobb, se diferencia dos demais membros da família Pratylenchidae, como *Pratylenchus* e *Radopholus*, pelo fato de que seus estádios juvenis e a fêmea imatura se comportam como típicos endoparasitas migradores, conforme esperado, porém a fêmea ao atingir a maturidade sexual perde a mobilidade e se torna sedentária, passando o seu corpo a exibir formato aberrante de saco. Na verdade, a fêmea se torna alargada na parte intermediária do corpo para poder conter o grande número de ovos que produz, permanecendo, todavia, tanto a região anterior (= esofagiana) como a posterior afiladas (fig. 8.10). Congrega, até o presente, apenas duas espécies: *N. aberrans* e *N. dorsalis*.

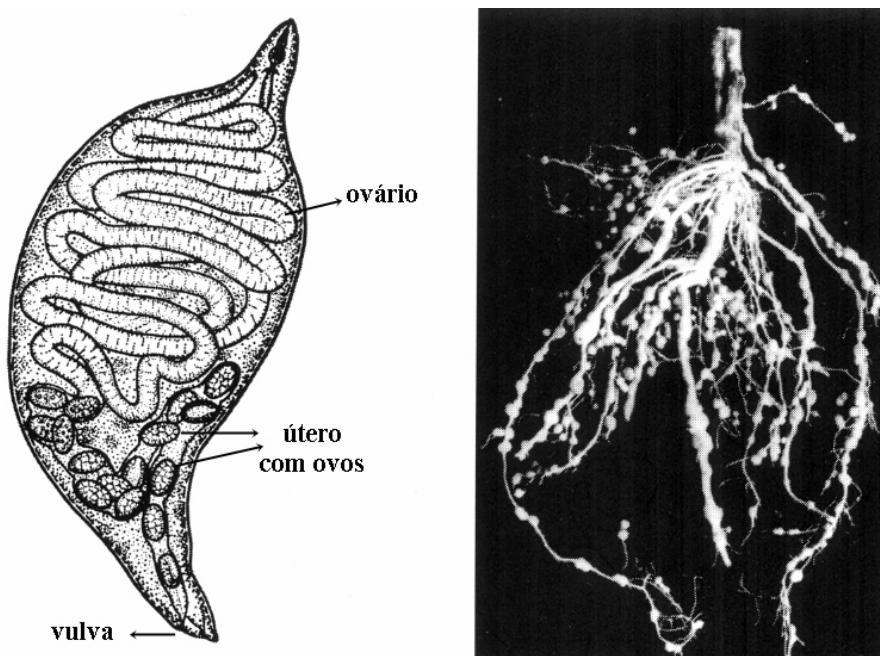


Figura 8.10 – *Nacobbus aberrans*: (esq.) fêmea sexualmente madura e (dir.) anomalias incitadas em sistema radicular de batata, que lembram as galhas causadas por espécies de *Meloidogyne* (de P. Jatala).

Os estádios juvenis, que podem migrar de raízes de uma planta a outra, se alimentam endoparasiticamente sobre células corticais, provocando-lhes a morte e possível necrose. Recém-formada, a fêmea imatura, ainda filiforme, é atraída para raiz de maior diâmetro, na qual penetra até o limite da camada cortical. Ali estabelece sítio de alimentação que irá lhe prover os nutrientes necessários para atingir a maturidade sexual e iniciar a formação dos ovos. Concomitante a esse fato, que ocasiona grande aumento na largura do corpo da fêmea em sua região intermediária, ocorrem reações de hiperplasia e hipertrofia nos tecidos contíguos ao local do parasitismo. O resultado final é o aparecimento de inúmeras más formações arredondadas, que lembram muito as galhas radiculares induzidas por *Meloidogyne* (fig. 8.10). Como esses engrossamentos muitas vezes se dispõem ao longo das raízes laterais, uns seguindo os outros, acabam por dar a impressão de um “colar de contas” (*bead-like root galls*), ou de um rosário, segundo os nematologistas de língua espanhola. De qualquer modo, tais nematoides recebem internacionalmente o nome vulgar de “falsos nematoides de galhas”.

A reprodução é anfimítica, podendo o número total de ovos por fêmea exceder a 1000. Estes são depositados paulatinamente no interior de massa gelatinosa formada externamente à galha incitada. O ciclo de vida se completa em 30 a 45 dias, em média, sendo bastante dependente da temperatura. A espécie mais importante é *N. aberrans*, aparentemente exclusiva do continente americano, ao longo do qual se encontra bem disseminada. É responsável por grandes perdas principalmente nos cultivos de beterraba açucareira nos Estados Unidos e de batata em diversos países sul-americanos; na Argentina, onde se acha largamente dispersa, além da batata tem sido relatada parasitando tomateiro e pimenteira. Várias plantas daninhas são bons hospedeiros alternativos. Chegou a ser introduzida na Europa, mas os focos detectados em casas de vegetação na Holanda e Inglaterra foram erradicados a tempo. Não se conhecem relatos de ocorrência do gênero *Nacobbus* no Brasil até o momento.

Literatura consultada e/ou sugerida para leitura

- Castillo, P. & N. Vovlas, 2007.** *Pratylenchus* (Nemata: Pratylenchidae): Diagnosis, Biology, Pathogenicity and Management. Leiden, Brill.
- Ferraz, L.C.C.B., 1999.** Gênero *Pratylenchus*: os nematóides das lesões radiculares. *Revisão Anual de Patologia de Plantas* 7:157-195.
- Gowen, S.; P. Quénéhervé; R. Fogain, 2005.** Nematode Parasites of Bananas, Plantains and Abaca. In: *Plant Parasitic Nematodes in Tropical and Subtropical Agriculture*. (Luc, M., R.A. Sikora & J. Bridge, Eds.) pp. 611-643. Wallingford, CABI.
- Inomoto, M.M., 2008.** Importância e manejo de *Pratylenchus brachyurus*. *Revista Plantio Direto* 108: 4-9.

Kubo, R.K.; A.C.Z. Machado; C.M.G. Oliveira, 2013. Nematoides fitoparasitos da bananeira. In: *Bananicultura: manejo fitossanitário e aspectos econômicos e sociais da cultura.* (Nogueira, E.M.C.; I.M.G. Almeida; J.T. Ferrari & L.O.S. Beriam, Org.) pp. 136-163, São Paulo, Instituto Biológico.

Loof, P.A.A., 1991. The Family Pratylenchidae. In: *Manual of Agricultural Nematology.* (Nickle, W.R., Ed.) pp. 363-421. New York, Marcel Dekker.

Machado, A.C.Z.; K.M.S. Siqueira; L.C.C.B. Ferraz; M.M. Inomoto; R. Bessi; R. Harakava; C.M.G. Oliveira, 2015. Characterization of Brazilian populations of *Pratylenchus brachyurus* using morphological and molecular analyses. *Tropical Plant Pathology* :DOI 10.1007/s40858-015-0013-0.

Manzanilla-Lopez, R.H.; M.A. Costilla; M.E. Doucet; J. Franco; R.N. Inserra; P. Lehman, 2002. The genus *Nacobbus* (Nemata: Pratylenchidae): systematics, distribution, biology and management. *Nematropica* 32:149-227.

Scurrah, M.I.; B. Niere; J. Bridge, 2005. Nematode parasites of Solanum and sweet-potatoes. In: *Plant Parasitic Nematodes in Tropical and Subtropical Agriculture.* (Luc, M., R.A. Sikora & J. Bridge, Eds.) pp. 193-219. Wallingford, CABI.

Souza, R.M., 2001. O falso nematóide das galhas. *Revisão Anual de Patologia de Plantas*, 9:237-266.

9. Nematoides parasitas da parte aérea das plantas

9.1 Introdução

Na ordem Aphelenchida, da subclasse Secernentia, a larga maioria das espécies é de vida livre, principalmente micófagas, ou seja, alimentam-se de fungos. No entanto, certo número de espécies evoluiu ao zooparasitismo, em particular sobre insetos, e outras tantas ingressaram no parasitismo de plantas, passando a atuar, facultativa ou exclusivamente, como fitonematoides. Estas últimas formas têm estilete bucal delicado e, por isso, atacam os tecidos mais tenros dos órgãos da parte aérea das plantas hospedeiras, como brotos, gemas, folhas, flores e frutos, muitas vezes causando sérios danos e elevadas perdas. Aqui se incluem espécies filiadas a apenas dois gêneros: *Aphelenchoides* e *Bursaphelenchus*.

Por outro lado, na ordem Tylenchida, da mesma subclasse, como tratado nos três capítulos anteriores, a maioria dos fitonematoides evidencia marcante preferência por parasitar raízes e/ou outros órgãos vegetais subterrâneos, sendo apenas esporadicamente encontrados na parte aérea das plantas. Há, porém, no gênero *Ditylenchus*, uma exceção a ser considerada: *D. dipsaci*. Essa espécie, internacionalmente denominada “o nematoide dos caules e bulbos” (*the stem and bulb nematode*, em inglês), não obstante encontrada por vezes no solo e até mesmo em raízes, desenvolveu especial habilidade em parasitar tecidos do caule e de outros órgãos da parte aérea das suas muitas plantas hospedeiras, tornando-se uma ameaça a vários cultivos em todo o mundo, como os de alho, alfafa, cebola, milho e diversas ornamentais de grande valor econômico, entre outros. Além de *D. dipsaci*, outras poucas espécies filiadas a *Ditylenchus* e também algumas do gênero *Anguina* (Box 9.1) podem atacar órgãos vegetais aéreos e serem responsáveis por prejuízos em determinadas culturas, mas como isso atualmente tem ocorrido apenas em áreas geográficas bastante limitadas, são consideradas de menor interesse.

9.2. Aphelenchida

9.2.1. Gênero *Aphelenchoides*

As espécies *Aphelenchoides besseyi*, *A. fragariae* e *A. ritzemabosi* são tidas como problemas importantes para apreciável número de culturas ao redor do mundo, em especial as do morangueiro, crisântemo e arroz. São filiformes, de comprimento variando entre 0,5 e

1,2 mm e se comportam usualmente como ectoparasitas de tecidos vegetais da parte aérea. Na ausência de plantas hospedeiras, vale destacar, tais espécies podem sobreviver no solo por períodos consideráveis, nutrindo-se alternativamente de ampla variedade de fungos. Uma quarta espécie, *A. arachidis*, de ocorrência muito restrita, quase limitada à Nigéria, pode atuar facultativamente como endoparasita de órgãos subterrâneos do amendoim, em particular de seus frutos hipógeos, conforme descrito no capítulo 5.

As três espécies citadas podem parasitar o morangueiro, sendo que, nos Estados Unidos, a de maior importância é *A. fragariae*, seguida por *A. besseyi* e *A. ritzemabosi*. Perdas expressivas têm sido também relatadas na Alemanha, Austrália, Inglaterra, Irlanda, Japão, Polônia e em certos países integrantes da antiga União Soviética. No Brasil, danos já foram igualmente registrados em tais interações, mas não há dados precisos acerca das perdas ocasionadas. No início, os nematoides alimentam-se, de modo intenso, sobre os primórdios foliares ou folíolos, resultando que as folhas, ao se expandirem, mostram-se muito pequenas, estreitas, retorcidas e com coloração mais escura que a normal. Infecções severas afetam negativamente a formação dos frutos, levando a reduções na produção e perdas econômicas significativas (fig. 9.1). O ciclo de vida de *A. fragariae* se completa em 10-11 dias a 18-22°C; no geral, só consegue atingir altas densidades populacionais e provocar prejuízos de monta na estação mais quente do ano, ou seja, no verão. Em alguns países, além dos danos diretos, *A. fragariae* pode interagir com a bactéria *Corynebacterium fascians*, resultando da associação sintomas mais graves ao morangueiro que aqueles causados pelos dois fitopatógenos isoladamente.



Figura 9.1 – Plantas de morangueiro sadia (esq.) e sob ataque por *Aphelenchoides fragariae* (de UC/Davis).

Em crisântemo, *A. ritzemabosi* é a espécie mais prejudicial, sendo chamada de “nematoide da folha do crisântemo”. Danos e perdas têm sido observados mais comumente na Inglaterra e em partes da antiga União Soviética, sendo eventuais nos Estados Unidos.

Essa espécie é anfimítica e completa o ciclo biológico em 10-14 dias, a 13-21°C. Após a fase inicial do ciclo vegetativo, os nematoides migram ascendenteamente pelo caule, movendo-se externamente à planta; tal é possível estando muito alta a umidade relativa do ar, como em dias chuvosos ou quando há orvalho, formando-se filme de água sobre a superfície vegetal. Alcançando as folhas, penetram-nas através dos estômatos, passando a se nutrir dos tecidos do parênquima; à medida que o ataque se intensifica, as folhas passam a exibir lesões necróticas, pardo-escuras, depois ficam dessecadas e acabam caindo. Além da desfolha, os botões florais podem ser invadidos também e não ocorrer a formação de flores ou estas se formarem com anomalias. Como os nematoides podem facilmente se dispersar nos canteiros pelo contato entre folhas das plantas atacadas e sadias, as perdas chegam a ser totais nos casos de infecções severas (fig. 9.2).



Figura 9.2 – *Aphelenchoides ritzemabosi* em crisântemos: (esq.) típicas lesões necróticas e descoloração em folhas atacadas e (dir.) perda total em canteiro (em primeiro plano) não protegido contra o nematoide em contraste com outros tratados (de UC/Davis e H. R. Wallace).

No Brasil, além de crisântemos, outras plantas ornamentais relatadas como alvos de ataques pelas três espécies de *Aphelenchoides* e sujeitas a perdas econômicas são begônias, calateias (= marantas), chefleras, gladiólos, lírios, roseiras, samambaias e violetas.

Em arroz, é *A. besseyi* a espécie mais problemática, causando a nematose conhecida mundialmente como “ponta branca” (*White tip of rice*, em inglês). Ocorrendo em todos os principais países produtores, o mal chegou a ser considerado um dos mais importantes da cultura em meados do século passado, mas, atualmente, se encontra restrito a certas áreas de cultivo de alguns desses países, como a China, tendo perdido muito de sua relevância.

A reprodução em *A. besseyi* é anfimítica e o ciclo de vida, quando o nematoide se alimentou sobre fungos em laboratório, se completou em 8 dias, a 21-23°C. A espécie pode sobreviver por meses e até anos em sementes de arroz armazenadas, resistindo ao extremo dessecamento por permanecer em estado referido como *anidrobiose* (ver capítulo 4); logo que tais sementes contaminadas são lançadas no solo úmido, por ocasião do plantio, começam a se reidratar e, após 6 a 18 horas, voltam à atividade normal. Com o crescimento inicial das plantas, em dias úmidos, os nematoides deixam o solo e migram pelo caule, externa e ascendentemente, em direção às folhas em formação, ainda dobradas. Parasitam tecidos na região da extremidade apical dessas folhas, causando a morte de muitas células; quando as folhas finalmente se desdobram, expandindo e expondo seus bordos, ficam neles bem evidentes as lesões necróticas causadas pelos nematoides, no geral de coloração esbranquiçada, medindo 2 a 5 cm de comprimento, as quais deram origem ao nome vulgar “ponta branca” (fig. 9.3).

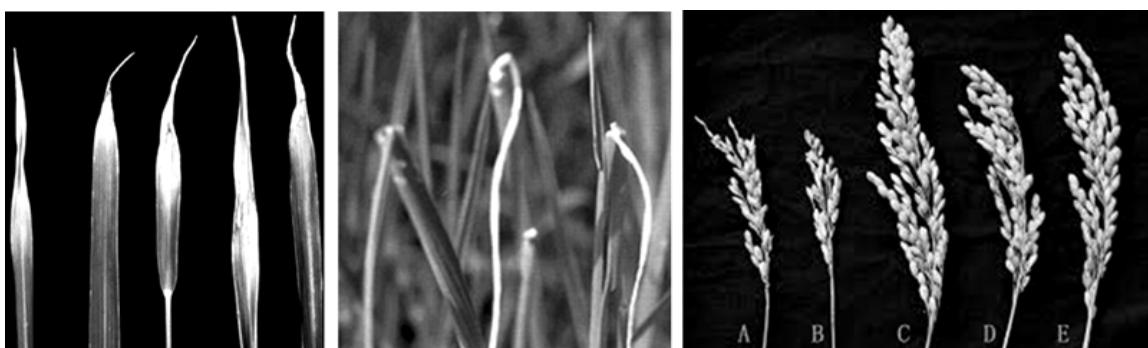


Figura 9.3 – Sintomas da “ponta branca” do arroz devida a *Aphelenchoides besseyi*: (esq.-dir.) típicas lesões necróticas, de coloração esbranquiçada, retorcimento na parte apical das folhas e redução na produção de grãos entre plantas atacadas (A,B) e sadias (C-E) [de SON Slide Set, TNAU-Índia e L. M. Song].

À medida que a planta cresce, os nematoides vão sempre migrando às suas partes mais novas, onde encontram tecidos mais tenros para parasitar. Atingindo o interior dos órgãos florais através de minúscula abertura chamada túnel apical, os nematoides passam a se alimentar intensamente e se multiplicam muito. Do parasitismo nessa fase, em culturais suscetíveis, frequentemente resulta severa redução no tamanho das panículas (fig. 9.3), com evidentes reflexos negativos na produção de grãos. Nas sementes eventualmente formadas e colhidas, com a diminuição progressiva na umidade dos grãos durante o armazenamento, os nematoides, instalados sob a casca, entram em anidrobiose e “adormecem” até que elas venham a ser utilizadas para replantio, quando novo ciclo de parasitismo se iniciará.

No Brasil, a “ponta branca” foi um problema sério, mas de caráter regional, restrito ao estado do Rio Grande do Sul, pelo menos durante as décadas de 1960 a 1980, havendo vários relatos publicados nesse período de assinalamentos locais da nematose, de sintomas e danos causados em lavouras e de avaliação da eficiência de métodos de controle do nematoide. Nos anos 1990, o melhoramento genético propiciou a obtenção de cultivares nacionais com resistência a *A. besseyi*, a partir de cruzamentos com cultivares estrangeiras importadas, e o problema diminuiu consideravelmente. Pelo fato de algumas cultivares tolerantes terem sido também utilizadas no manejo, as quais proporcionavam boa produtividade no campo, mas permitiam a multiplicação do nematoide, deve ficar claro que não houve erradicação da nematose no estado, tendo o problema apenas se tornado de menor relevância, ou de importância secundária em relação a outras doenças.

9.2.2. Gênero *Bursaphelenchus*

Entre as muitas espécies hoje existentes no gênero *Bursaphelenchus*, duas merecem especial destaque: *B. cocophilus* e *B. xylophilus*. Esta última, embora ainda não assinalada no Brasil, já causou enormes perdas à silvicultura mundial como parasita de várias importantes espécies de pinheiro (*Pinus spp.*), em especial na Ásia e, particularmente, no Japão. Em vista disso, será aqui comentada, mais adiante neste capítulo.

Atualmente, *B. cocophilus* (antes denominado *Rhadinaphelenchus cocophilus*) é o membro do gênero que realmente tem relevância em termos de Brasil, onde se acha bem disseminado, ocorrendo em vários estados nordestinos, além do Pará, Rio de Janeiro e São Paulo. Na verdade, representa um dos fitonematoides pesquisados há mais tempo no País, datando já da década 1940 estudos acerca de sua ocorrência e controle na região Nordeste. É encontrado também na Venezuela e em outros países sul-americanos, porém a sua área principal de dispersão é a América Central, englobando a chamada região caribenha. Trata-se de parasita de palmáceas, incluindo-se diversos tipos de coqueiro e o dendezeiro. Um de seus nomes vulgares é “o nematoide do coqueiro” (*the coconutpalm nematode*, em inglês), haja vista a frequência com que ocorre em coqueirais e os danos e perdas que causa à cultura. A inviabilidade de recuperação de plantas atacadas ressalta as medidas preventivas visando ao seu controle. Segue breve descrição de seu ciclo de vida em coqueiro.

Tudo se inicia quando exemplares do besouro *Rhynchophorus palmarum*, inseto-praga popularmente conhecido como “broca do olho do coqueiro”, atacam a parte aérea da planta. As larvas causam galerias e podem destruir o broto terminal, ou palmito, dando depois origem aos adultos (fig. 9.4), que também se alimentam sobre tecidos tenros, a exemplo da base das folhas; caso o coqueiro esteja infectado pelo nematoide, as fêmeas do besouro usualmente acabam se contaminando com eles nas peças bucais e/ou no ovipositor. Posteriormente, ao voarem para outras plantas próximas visando à colocação de ovos, transportam milhares de exemplares do nematoide até elas (Fig. 9.4), promovendo assim a sua eficiente disseminação.

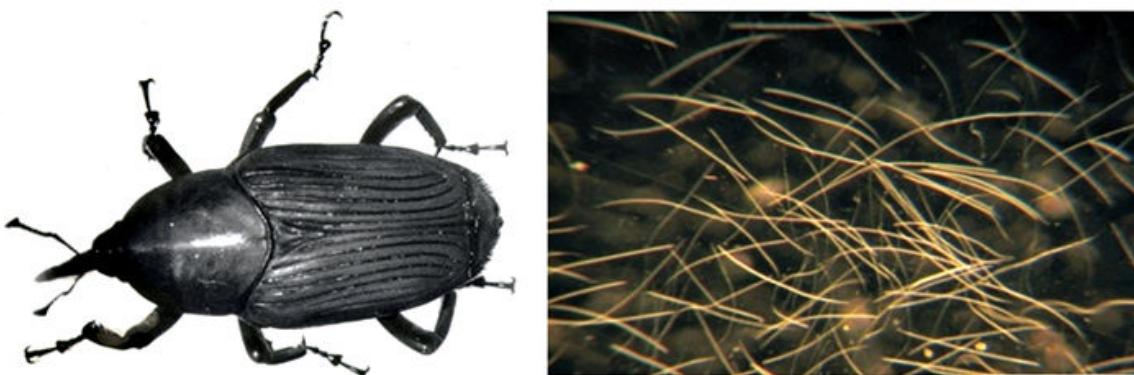


Figura 9.4 – Adulto de *Rhynchophorus palmarum* (esq.), inseto vetor de *Bursaphelenchus cocophilus*, agente causal do Anel Vermelho; (dir.) muitos espécimes livres do nematoide (de AGEITEC e M. S. E. Coelho).

Uma vez levados a um coqueiro sadio, os nematoides rapidamente abandonam o inseto vetor e se alastram pelos órgãos aéreos, de maneira que, algum tempo depois, os sintomas decorrentes do fitoparasitismo gradativamente começam a ficar evidentes. Vale salientar que a faixa etária preferencial para o ataque de *B. cocophilus* se situa entre o 3º e o 10º ano do coqueiral. Um indicativo inicial, nem sempre facilmente percebido, consiste no amarelecimento das folhas (fig. 9.5A), acompanhado de eventual queda prematura de frutos. Em seguida, a maioria das folhas (exceto o tufo apical), ainda com a coloração normal, passa a mostrar perda de sustentação e ficam tipicamente pendentes ao redor do estipe, sem se destacar dele; tal sintoma é chamado de “saia” (fig. 9.5 B,C). A partir daí, a planta exibe quadro de declínio mais acentuado, com evidência de colapso interno agudo, adquirindo tonalidade pardo-escura generalizada (fig. 9.5D). Segue-se a morte. Todo o processo demanda período de apenas dois a quatro meses, não se conhecendo métodos que possibilitem a recuperação de plantas doentes, em especial a partir do estágio de “saia”.



Figura 9.5 – Sintomas do Anel Vermelho em coqueiro: A. amarelecimento foliar; B,C. folhas pendentes ao redor do estipe formando a “saia”; D. planta morta (de M. C. M. Chagas e G. Yepez).

É possível que tais sintomas externos possam ter alguma outra causa, mas há um interno que define o nematoide como verdadeiro agente causal do mal. Se uma incisão parcial (fig. 9.6), ou mesmo corte total, for feito no estipe (com motosserra ou equipamento similar) de um coqueiro atacado por *B. cocophilus* a 0,3-0,5m de altura do solo, irá se verificar nele a presença de camada aproximadamente circular de 3-5 cm de largura de coloração avermelhada localizada próxima à periferia (fig. 9.6); esse sintoma, próprio da nematose, é referido como “anel vermelho” e, por consequência, o mal tem sido chamado de “Doença do Anel Vermelho” (*Red ring disease*, em inglês). Essa camada denominada “anel vermelho” na verdade se estende das raízes até os pecíolos, sendo mais larga na base do estipe e afilando-se dali para cima, razão pela qual se recomenda que o corte visando à

verificação do nematoide seja feito a aproximadamente 0,5 m de altura. Se uma secção do estipe mostrando o sintoma ou mesmo fragmentos dele forem coletados e colocados imersos em água durante algumas horas, é de se esperar que centenas de espécimes (juvenis e adultos) do nematoide – muito longos e finos - sejam obtidos e fiquem disponíveis para exame ao estereoscópio ou microscópio (fig. 9.4).



Figura 9.6 – O sintoma do “anel vermelho” em coqueiro, visto em incisão parcial ou corte pleno do estipe praticado pouco acima do nível do solo (de AGEITEC e American Phytopathological Society Collection).

A outra espécie de *Bursaphelenchus* que apresenta inegável interesse econômico é *B. xylophilus*, conhecida como o “nematoide da murcha dos pinheiros” (*the pinewood nematode*, em inglês). Com histórico de elevadas perdas causadas principalmente no Japão, desde a primeira metade do século XX, esse nematoide tem representado causa de constante preocupação aos silvicultores, constituindo praga quarentenária na Europa e no Brasil. Nos Estados Unidos, de onde foi originalmente descrito, o nematoide tem afetado apenas pinheiros considerados de menor interesse comercial, isto é, espécies empregadas para fins de paisagismo urbano ou destinadas à venda por ocasião das festas natalinas, como o pinheiro da Escócia, *Pinus sylvestris* (fig. 9.7).

Cumpre destacar que um primeiro assinalamento da espécie na Europa, em Portugal no ano de 1999, em duas áreas de cultivo do pinheiro marítimo, *Pinus pinaster*, motivou grande esforço coletivo no sentido que tais focos fossem rapidamente eliminados, evitando-se a dispersão a países vizinhos. Apesar disso, em 2008, o nematoide foi novamente identificado em florestas da região central do país e Portugal considerada, a partir de então, como “área afetada”; levantamentos de ocorrência têm sido feitos periodicamente em

povoamentos de coníferas na Finlândia, Noruega e outros países europeus, sem que novos registros da espécie tenham ocorrido.



Figura 9.7- Rápida progressão dos sintomas de ataque de *Bursaphelenchus xylophilus* no pinheiro da Escócia: (esq.-dir.) fotos de 20 e 25 de agosto e depois 2 de setembro de 2003 (de University of Nebraska/Lincoln).

Como mencionado para o nematoide do coqueiro, o ciclo de vida de *B. xylophilus* também envolve disseminação entomófila, no geral perpetrada por besouros cerambícideos (= serra-paus) do gênero *Monochamus* (fig. 9.8). Como os dois ciclos têm vários aspectos em comum, o de *B. xylophilus* será aqui descrito resumidamente. A partir de pinheiros já atacados pelo nematoide, com sintomas avançados de declínio vegetativo e próximos da morte, insetos adultos (fêmeas, em especial) emergem na primavera e voam em direção a plantas ainda saudáveis. Na ocasião, atuam como eficientes vetores, carregando passivamente, no sistema respiratório, milhares de J₄ do nematoide (denominados *dauerlarvae*, em inglês), que os abandonam ao chegarem ao novo pinheiro e logo iniciam maciça invasão do floema através dos canais resiníferos (fig. 9.9).



Figura 9.8 – Besouro *Monochamus alternatus* (esq.), vetor de *Bursaphelenchus xylophilus* no Japão; (dir.) espécimes livres (J₄ e adultos) do nematoide (de Tokyo University of Agriculture e APSnet).

Após sofrerem a ecdisse final, tais J₄s dão formação aos nematoídeos adultos, machos e fêmeas, que passam a acasalar. A reprodução do nematoídeo é intensa nessa fase e a população se alastrá por toda a parte aérea da planta. Em 15 a 30 dias, sucedem-se os sintomas iniciais decorrentes do fitoparasitismo, com intensa destruição do câmbio, a saber: interrupção na produção e exsudação de oleoresina, redução acentuada na transpiração e amarelecimento foliar. Depois, em período variável de 60 a 90 dias, advém murchamento generalizado seguido de secamento da madeira, ficando a árvore com típica coloração pardo-clara a marrom-avermelhada (fig. 9.9). Por fim, tem-se a morte do pinheiro, do qual besouros adultos vão emergir novamente na primavera seguinte, transportando nematoídeos até outras plantas, sadias, e dando assim continuidade ao ciclo na natureza.

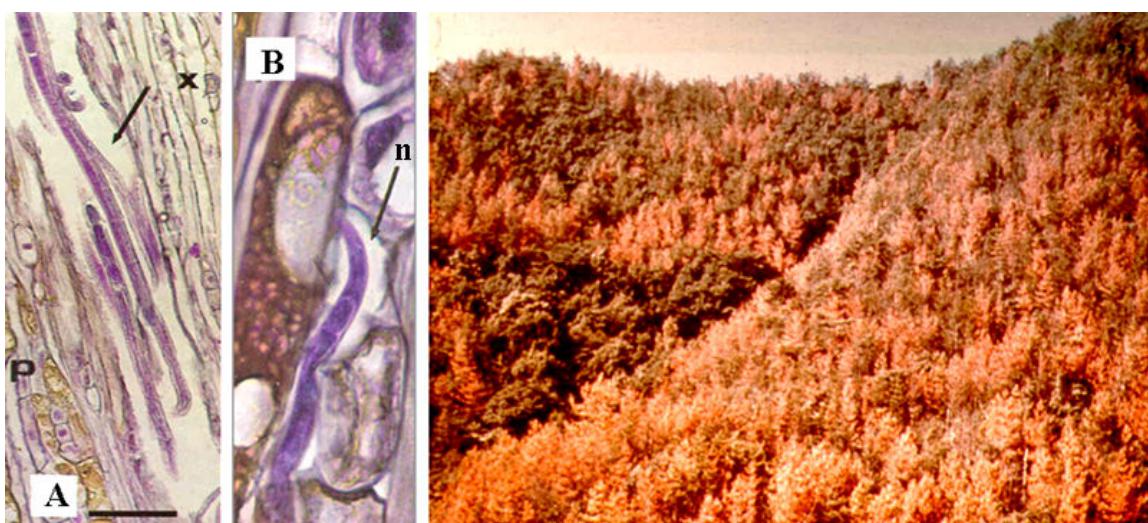


Figura 9.9 – *Bursaphelenchus xylophilus*: A,B – detalhes do fitoparasitismo pelo nematoíde (n) nos canais de resina da planta e vista aérea de povoamento florestal de pinheiros (dir.) com plantas já mortas (tons mais claros) em alternância com ainda vivas (tons mais escuros) [de R. F. Myers e USDA Forest Service].

Como ainda há controvérsias em relação às reações de certas espécies de pinheiros bastante cultivadas no Brasil (*P. elliottii*, *P. taeda*) frente a *B. xylophilus*, o nematoíde tem sido classificado como importante praga quarentenária e esforços no sentido de coibir a sua introdução no território nacional já vem sendo despendidos há muitos anos.

Por fim, é interessante notar que *B. xylophilus* pode ser multiplicado e mantido por várias gerações em laboratório alimentando-se de fungos, mas, após algum tempo, perde a capacidade de parasitar e causar danos a pinheiros. Tal fato é sugestivo de que a sua relação patogênica com pinheiros constitua atributo adquirido em épocas mais recentes, e que a

micofagia represente seu hábito alimentar mais antigo, ou ancestral. Em adendo a isso, tem sido constatado que, com exceção de *B. cocophilus*, as espécies do gênero que mantêm associações com insetos, em sua maioria, não são patogênicas a plantas cultivadas.

9.3. Tylenchida - gênero *Ditylenchus*

Não obstante *Bursaphelenchus* e *Ditylenchus* estejam filiados a ordens diferentes (Aphelenchida e Tylenchida, respectivamente), a micofagia constitui o hábito alimentar ancestral em ambos. Além disso, em *Ditylenchus*, como em *Bursaphelenchus*, umas poucas espécies desenvolveram a habilidade de parasitar plantas cultivadas, no geral concentrando o ataque nos órgãos aéreos. Uma delas, *D. destructor*, comporta-se como típica forma fitoparasita, porém, ainda conserva a capacidade de sobreviver por muitas gerações se cultivada sobre colônias de fungos. Outras duas, *D. angustus* e principalmente *D. dipsaci*, já se tornaram parasitas exclusivas de plantas superiores. A última apresenta interesse econômico em inúmeros países, inclusive no Brasil, e, em vista disso, será tratada de modo mais detalhado na sequência.

Fêmeas e machos de *D. dipsaci* medem aproximadamente 1 mm de comprimento e se reproduzem por anfimixia. Comportam-se basicamente como endoparasitas migradores, sendo todos os estádios móveis infectantes, de corpo filiforme. O ciclo de vida segue o modelo básico dos telenquídeos, isto é, do ovo já eclode o J₂, que sofre três ecdises subsequentes e origina o adulto. Uma geração se completa, em média, em 15 a 25 dias e as fêmeas, embora sempre de corpo fino e alongado, podem colocar de 200 a 500 ovos. A espécie parece se adaptar melhor a temperaturas mais amenas, na faixa de 15 a 21°C.

Sem dúvida, entre os telenquídeos, é a espécie de maior importância entre as formas parasitas da parte aérea das plantas. Tem ampla distribuição geográfica no mundo e possui alto grau de polifagia, atacando culturas filiadas a diversas famílias botânicas. Algumas de suas populações evidenciam marcante preferência pelo parasitismo sobre certas plantas hospedeiras específicas, enquanto outras são capazes de sobreviver atacando largo círculo de culturas. Como a separação de tais populações com base apenas em caracteres morfológicos no geral não é possível, têm sido designadas como “raças”.

A estratégia de alimentação se caracteriza por penetração do nematoide no caule ou em bulbos, quando estes estão presentes, onde causam ampla destruição do parênquima

cortical. Os danos às células nos tecidos parasitados, típicos dos Tylenchida, são devidos a uma combinação de ação mecânica (migração do nematoide) e tóxica (injeção de secreções das glândulas esofagianas). Do parasitismo por *D. dipsaci* em caules comumente resulta dissolução da lamela média das células atacadas e a presença de grandes cavidades no interior do córtex, onde as fêmeas grávidas costumam ficar alojadas para a deposição dos ovos. Em alfafa, por exemplo, tais caules mostram internódios muito curtos e acabam ficando anormalmente grossos, devido à hipertrofia que ocorre nas células do entorno dessas cavidades; em milho, os severos danos internos nos caules os tornam mais frágeis e quebradiços. Em ornamentais bulbosas (gladiólos e outras), há intensa necrose, facilmente identificada na forma de anéis de tecido descolorido ou enegrecido quando os bulbos são seccionados (fig. 9.10).

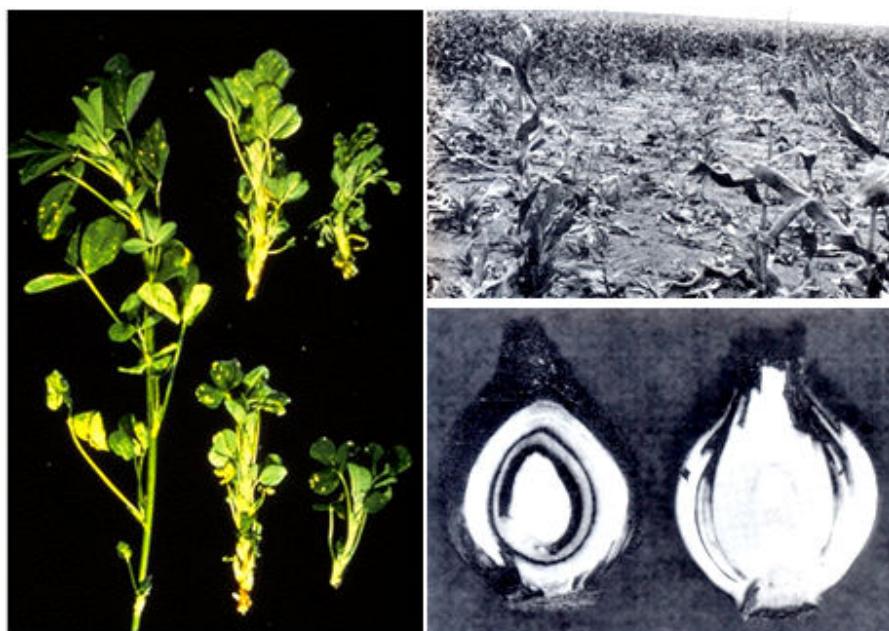


Figura 9.10 – Sintomas de ataque por *Ditylenchus dipsaci*: (esq.) planta sadia de alfafa em contraste com outras, à direita, mostrando caule engrossado e internódios curtos; (dir./alto) muitas plantas de milho atacadas caídas, com caule dobrado ou quebrado pela ação de vento forte; (dir./abaixo) bulbos de gladiolo parasitados exibindo lesões necróticas em forma de anéis quando seccionados (de UC/Riverside e INRA/França).

Em plantios de liliáceas, como cebola e, no Brasil, principalmente alho, observam-se “reboleiras” de plantas mostrando folhas retorcidas e, após a colheita, bulbos e bulbilhos armazenados mostram deformações e rachaduras, além de exalarem mau cheiro, condição referida como “Amarelão do alho” (fig. 9.11).



Figura 9.11 – *Ditylenchus dipsaci* em alho: (acima) folhas fortemente retorcidas típicas, em plantas isoladas e em “reboleira” na lavoura; (abaixo) bulbos sadios (A) e deformados/com rachaduras (B) no armazenamento, contendo “dentes” chochos ou apodrecidos (de J.P. Pimentel).

É fundamental saber que, nos “dentes” de alho atacados, os nematoides, em especial J₄s e adultos, ficam alojados apenas na placa basal (“prato”) e principalmente na “palha” ou folha de proteção, não sendo encontrados no interior do órgão vegetal; podem permanecer “dormentes” por meses, em anidrobiose, voltando à atividade logo que o material seja colocado no solo úmido por ocasião de eventual replantio. Portanto, no caso de verificação de *D. dipsaci* em alho em laboratório, o que se deve analisar e/ou processar para fins de extração do nematoide é a “palha do dente”; tal alerta é necessário porque muitas vezes o exame do material é feito justamente após remoção inicial da “palha”, o que o torna inócuo.

No Brasil, *D. dipsaci* foi primeiro relatado no final dos anos 1970 e, apesar de ter sido também assinalado em outros estados, permanece desde então como responsável por perdas econômicas somente na cultura do alho em Santa Catarina, constituindo problema regional. Apesar da aparente ocorrência, até o momento, apenas da raça que prejudica a cultura do alho, o nematoide tem merecido constante atenção das autoridades da Defesa Fitossanitária, sendo a espécie classificada como praga quarentenária e adotando-se todos os cuidados possíveis no sentido de que seja prevenida a introdução de outras raças.

Boxe 9.1- O gênero *Anguina* e a sua primazia.

Além de *Ditylenchus*, outro gênero de Tylenchida que congrega algumas espécies parasitas de órgãos aéreos das plantas hospedeiras é *Anguina*. Atualmente, devido ao desenvolvimento de métodos eficientes de controle, em particular a separação mecânica de sementes doentes e sadias, o manejo dessas espécies se tornou bem mais acessível e a importância econômica delas ficou restrita a certas regiões geográficas de uns poucos países.

Duas dessas espécies são *A. agrostis*, parasita comum de gramíneas, particularmente capins, e *A. tritici*. Esta, ao lado de ser parasita de trigo e centeio que ainda causa alguma preocupação em determinadas áreas geográficas, tem importância histórica dentro da Nematologia, pois foi a primeira espécie de fitonematoide conhecida e descrita, conforme destacado no capítulo 1.

A menção feita por Turbeville Needham, em 1743, à sua presença em grãos de trigo mal formados, pequenos e escuros, os chamados “cockles”, tornou-se clássica, embora a descrição formal da espécie, por Steinbuch, date de 1799. Sendo verdade que a sua relevância econômica diminuiu significativamente ao longo das últimas quatro décadas, resta ainda ao gênero *Anguina* uma expressiva primazia, a de conter a primeira espécie de nematoide parasita de plantas conhecida da humanidade, e esta não irão conseguir lhe roubar.

Literatura consultada e/ou sugerida para leitura

Griffith, R.; R.M. Giblin-Davis; P.K. Koshy; V.K. Sosamma, 2005. Nematode parasites of coconut and other palms. In: *Plant Parasitic Nematodes in Tropical and Subtropical Agriculture*. (Luc, M.; R.A. Sikora e J. Bridge, Eds.) pp. 493-527. Wallingford, CABI.

Huang, C.S. & S.P. Huang, 1972. Bionomics of the white tip nematode *Aphelenchoides besseyi* in rice florets and developing grains. *Botanical Bulletin Academia Sinica* **13**:1-10.

Hunt, D.J., 1993. *Aphelenchida, Longidoridae and Trichodoridae: Their systematics and bionomics*. Wallingford, CABI.

Mamiya, Y., 1984. The Pine Wood Nematode. In: *Plant and Insect Nematodes* (Nickle, W.R., Ed.) pp. 589-626. New York, Marcel Dekker.

McDonald, A.H. & J.M. Nicol, 2005. Nematode parasites of cereals. In: *Plant Parasitic Nematodes in Tropical and Subtropical Agriculture* (Luc, M.; R.A. Sikora & J. Bridge, eds.) pp. 131-191. Wallingford, CABI.

Mota, M.M. & P.R. Vieira, 2008. *Pine Wilt Disease: a worldwide threat to forest ecosystems*. Heidelberg, Springer.

- Nickle, W.R. & D.J. Hooper, 1991.** The Aphelenchina: Bud, Leaf and Insect Nematodes. In: *Manual of Agricultural Nematology* (Nickle, W.R., Ed.) pp. 465-508. New York, Marcel Dekker.
- Oliveira, C.M.G.; R.K. Kubo; S.R. Antedomenico; A.R. Monteiro; M.M. Inomoto, 2007.** Ocorrência de nematóides fitoparasitos em plantas ornamentais nos Estados de São Paulo e Minas Gerais. *Revista Brasileira de Horticultura Ornamental* **13**:135-141.
- Oliveira, C.M.G., 2008.** Nematoides parasitos de plantas ornamentais. In: *Plantas Ornamentais: Doenças e Pragas* (Alexandre, M. A.V.; L. M. L. Duarte; A. E. C. Campos-Farinha, Org.) pp. 189-206. São Paulo, Instituto Biológico.

10. O manejo integrado dos fitonematoídes

10.1. Introdução

Antes de se tratar dos métodos e técnicas utilizados no manejo ou controle dos fitonematoídes, seria oportuna e interessante a apresentação de alguns preceitos e comentários preliminares a respeito do assunto.

Nos biomas ainda não “perturbados” pela intervenção humana, como florestas, cerrados, savanas e tantos outros, encontram-se comunidades de nematoides compostas por ampla diversidade de formas, inclusive parasitas de plantas, sem que qualquer das espécies presentes, individualmente, atinja densidade populacional capaz de causar algum tipo de dano mais sério a eventuais hospedeiros. Todavia, quando o homem exerce sua influência sobre um de tais ambientes e, através de um conjunto de práticas, o modifica, essa densidade populacional pode crescer muito e rapidamente, e um determinado táxon vir a adquirir o status de “praga” ou de problema fitossanitário. Os cultivos por longos (ou até breves) períodos de uma mesma cultura num dado local, ou seja, a chamada monocultura, representa exemplo clássico de condição de campo ótima para a multiplicação de fitonematoídes. Portanto, é importante ficar claro que, em última análise, as estratégias de manejo ou controle de fitonematoídes têm como principal objetivo prevenir a ocorrência de altas populações das espécies consideradas mais prejudiciais, evitando assim que venham a causar graves danos e significativas perdas econômicas.

Também é relevante atentar ao fato de qual é o significado de “controle” quando usado em relação aos fitonematoídes. Diferentemente dos nematoides zooparasitas, em particular daqueles que afetam a saúde humana, os nematoides parasitas de plantas não podem ser erradicados de uma cultura infestada porque isso exigiria completa remoção e substituição do solo da área, medida obviamente impraticável e inexequível. A única provável exceção, nesse caso, talvez ocorra quando o custo de tal erradicação venha a ser totalmente financiado por agências governamentais, o que constituirá, então, decisão bem mais de natureza política do que econômica.

Diante do exposto, uma definição mais adequada ao controle de fitonematoídes seria a de *adoção de medidas que provoquem reduções em seus níveis populacionais, mantendo-os durante o tempo necessário em patamares nos quais não causem maiores*

danos à cultura. Ou, em outras palavras, controlar fitonematoídes implicaria em **tolerar a presença deles numa área de cultivo, mas agindo continuadamente no sentido de manter suas populações dentro de limites mínimos.** A propósito de tais limites, seria oportuno aqui introduzir, desde logo, um conceito relativo a eles, qual seja o de limiar de dano econômico (= *damage level threshold*), que vem a ser a densidade populacional mínima de uma dada espécie de fitonematoíde tida como capaz de causar perdas econômicas significativas a uma determinada cultura hospedeira.

Dados de limiar de dano econômico já estão disponíveis na literatura científica há várias décadas (tab. 10.1), não apenas no âmbito da Fitonematologia, como da Acarologia e, principalmente, da Entomologia. Muitos estudos em estufas e sob condições de campo foram necessários para o estabelecimento de tais valores e, portanto, não devem ser encarados como simples estimativas numéricas obtidas sob condições edafoclimáticas e para interações planta-nematoíde específicas, constituindo sim dados úteis e relevantes, sem dúvida. Na prática, são utilizados por extensionistas e outros profissionais da área fitossanitária, muitas vezes em conjunto com produtores rurais “avançados”, como referenciais básicos visando à definição da necessidade, ou não, de se iniciar de imediato um programa de manejo de fitonematoídes em uma plantação; prestam-se também, de certo modo, a auxiliar na seleção dos métodos de controle mais adequados para uso em uma determinada situação de campo. No Brasil, ao longo das últimas décadas, têm sido mais empregados no âmbito das nematose da cultura da cana de açúcar, estando disponíveis tanto dados relativos a espécies de nematoídes de galhas (*Meloidogyne incognita* e *M. javanica*) como de nematoídes das lesões radiculares (*Pratylenchus brachyurus* e *P. zae*).

Não obstante os limiares de dano econômico apresentem inegável interesse, também mostram limitações. Em primeiro lugar, na literatura nacional e internacional, os dados só existem para número ainda reduzido de interações. Além disso, em certas culturas, apesar de disponíveis, os dados perderam atualidade, referindo-se a cultivares que, por diversos motivos, já não são mais plantadas ou o são de maneira restrita. Mas, acima de tudo e independente de outros aspectos negativos que poderiam ser alistados, está o fato de que a realização do controle de fitonematoídes não será jamais decisão balizada apenas pelo exame de dados técnicos, como os de limiar de dano econômico. Pelo contrário, embora o agricultor frequentemente saiba da existência e do valor de tais dados, o item que irá

priorizar na tomada de decisão será a relação custo/benefício. Se o valor corrente de mercado da cultura com problema nematológico estiver baixo e/ou o aumento de produtividade decorrente do controle dos fitonematoídes for insuficiente para o pleno custeio dos métodos preconizados no programa de manejo, o produtor dificilmente cogitará da realização deste. Em resumo, o controle de fitonematoídes passa em boa parte pelo valor atual de mercado do produto agrícola envolvido: se elevado, várias medidas, e não só uma, poderão ser usadas; se baixo, ficará restrito a medidas baratas ou nem será feito.

Tabela 10.1. Limiares de dano econômico para algumas interações planta-nematoide*.

Nematoide	Cultura	Limiar de dano econômico
<i>Anguina tritici</i>	trigo; cevada	10 juvenis/grama de solo
<i>Aphelenchoides besseyi</i>	arroz	300 nemas/100 sementes
<i>Ditylenchus dipsaci</i>	cebola	10 nemas/400cm ³ solo
<i>Heterodera avenae</i>	trigo; cevada	20 J ₂ /grama de solo
<i>Heterodera cajani</i>	guandu	5 J ₂ /100cm ³ solo
<i>Heterodera cicuri</i>	grão de bico	1 ovo/cm ³ solo
<i>Heterodera glycines</i>	soja/EUA	12 cistos /250cm ³ solo
	soja/Brasil	1 cisto/100cm ³ solo
<i>Heterodera goettingiana</i>	ervilha	3-5 ovos/cm ³ solo
<i>Meloidogyne arenaria</i>	melancia	2-50 J ₂ /100cm ³ solo
<i>Meloidogyne incognita</i>	alface	60 J ₂ /100cm ³ solo
	inhame	50-250 ovos + J ₂ /planta
	fumo/EUA	200 J ₂ /0,5L de solo
<i>Meloidogyne</i> spp.	chá	40 nemas/100g solo
<i>Pratylenchus loosi</i>	banana (geral)	≥ 2000 nemas/100g raízes
<i>Radopholus similis</i>	banana/Brasil	3% plantas tombadas
	grão de bico	50 nemas/100g solo
<i>Rotylenchulus reniformis</i>	algodão/USA	1 nema/grama de solo
	citros/Israel	40000 J ₂ /10g radicelas
<i>Tylenchulus semipenetrans</i>	citros/USA-CA	1600 J ₂ /100g solo
	citros/USA-FL	> 2000 J ₂ /100g solo

(*): adaptada de vários autores e fontes de consulta.

Ainda entre as considerações preliminares, seria interessante comentar que muitas técnicas foram testadas visando ao controle de fitonematoídes no passado, mais precisamente a partir do início do século XX, embora na literatura se encontrem menções pontuais a avaliações experimentais da ação nematicida de certos compostos químicos aplicados ao solo desde o final do século XIX.

Na verdade, nesse período inicial, os estudos praticamente se limitavam ao controle químico dos nematoídes de plantas e a algumas observações a campo, quase empíricas, sobre possíveis efeitos benéficos advindos do uso de rotação de culturas nas áreas infestadas. Uma das louváveis exceções foi a conhecida publicação nacional de E. Goeldi (1887) que tratou do declínio de cafezais no interior fluminense devido a uma “moléstia” causada pelo nematoíde *Meloidogyne exigua*, na qual, com raro descritivo, o autor antecipou e já valorizou a importância de medidas como a produção de mudas sadias, a incorporação de matéria orgânica ao solo das plantações e de um “descanso” nas áreas de cafezais velhos erradicados antes da implantação de novos plantios, para combater o mal.

A partir da segunda metade do século passado, intensificaram-se as pesquisas sobre o manejo dos fitonematoídes por outras técnicas, embora sem descartar o controle químico, dada a sua comprovada eficácia em relação a várias espécies de importância econômica. À proporção que os bons resultados consequentes ao emprego de outras técnicas – alternativas ao controle químico - se tornavam mais frequentes, a ideia de um manejo populacional de fitonematoídes baseado em programa que integrasse várias medidas, em lugar de uma só, começou a ganhar corpo; estava surgindo o MIN, ou seja, **Manejo Integrado de Nematoídes**, à semelhança do então já existente e bem sucedido Manejo Integrado de Pragas (MIP), criado para o combate dos insetos daninhos à Agricultura.

10.2. Principais métodos utilizados no MIN

É essencial frisar, de início, que o método ideal de controle de fitonematoídes em relação a um país, a uma área de produção ou mesmo a uma simples lavoura seria a exclusão, isto é, a adoção de conjunto de medidas que assegurasse rigorosa proibição, fiscalização e/ou interceptação de plantas ou órgãos vegetais possivelmente atacados, impedindo assim a introdução do fitopatógeno em ambientes ainda não contaminados. Viável ou não, essa seria a primeira medida a se cogitar, sem dúvida.

10.2.1. Técnicas de uso restrito ou que ficaram no passado

O presente capítulo vai incluir subsídios sobre o controle de fitonematoídes, tarefa que não é fácil, mas também não é impossível. Para viabilizá-lo, alguns métodos se mostraram, ao longo do tempo, muito mais eficientes do que outros e, por isso, se tornaram os preferidos de fitossanitaristas e agricultores na atualidade. Em vista disso, apenas esses métodos tidos como mais importantes serão aqui descritos e comentados em maior profundidade.

Não obstante, cabem aqui pelo menos breves referências sobre algumas técnicas empregadas no passado visando ao controle dos nematoides de plantas. Em sua maioria, não são mais usadas ou o são somente em situações especiais.

Para se ter ideia de como os pesquisadores afeitos às doenças de plantas se mostravam preocupados com a extensão dos danos provocados por fitonematoídes nas culturas agronômicas e buscavam alternativas para controlá-los, pode-se citar estudo datado do início dos anos 1950, na atual África do Sul, pelo qual se avaliou – incrivelmente - a possível eficácia de descargas elétricas aplicadas a solos infestados na tentativa de baixar seus níveis populacionais. Sendo a passagem da corrente dependente do tamanho do corpo condutor e a grande maioria dos fitonematoídes de dimensões microscópicas, o método de pronto se revelou inviável. Também nessa época, radiações ionizantes foram tentativamente avaliadas na desinfecção de partes de plantas atacadas por fitonematoídes, verificando-se que os tratamentos com raios-x e raios-gama podiam causar a esterilização e/ou morte dos parasitas, porém as taxas requeridas nas aplicações eram igualmente letais ao material vegetal tratado e, portanto, o método inexequível.

Outro método que foi preconizado em outros tempos, este de natureza cultural, foi a inundação. Baseava-se no fato de que sob encharcamento prolongado (por dois ou mais meses) do solo, os fitonematoídes ocorrentes na área tratada morreriam pela falta de plantas hospedeiras, pelas condições anaeróbicas resultantes e pela formação de substâncias tóxicas a partir da decomposição da matéria orgânica presente. O alvo dessa técnica eram os nematoides de galhas, principalmente, contudo sua utilização, por se limitar a situações de campo muito especiais, foi sempre restrita e hoje em dia não tem sido mais cogitada.

Entre as medidas culturais de controle recomendadas no passado, incluía-se o chamado alqueive, de emprego limitado às culturas anuais. Alqueivar o solo de uma dada

área de produção agrícola significava mantê-lo “no limpo”, isto é, totalmente sem vegetação durante certo período de tempo; no Brasil, essa prática era indicada para a entressafra no sistema tradicional de plantio em que só se realizava um cultivo por ano, no verão. Com arações e gradações periódicas durante os meses de abril-maio até agosto-setembro a área ficava sem plantas hospedeiras (cultura e mato) e o solo, permanecendo descoberto, sofria sensível dessecamento. Sob tais condições, bem adversas, acreditava-se que as populações de certos fitonematoídes, em particular os migradores, como as espécies de *Pratylenchus*, que colocam ovos no solo, poderiam sofrer marcantes reduções em seus níveis populacionais. Em relação aos nematoídes de galhas (*Meloidogyne* spp.), cujas fêmeas formam massas de ovos em meio a substância gelatinosa protetora, a eficácia do método possivelmente seria menor. Não obstante sua utilização possa ocorrer esporadicamente em certos países ainda nos dias atuais, aspectos negativos como os custos das operações de aração e gradagem, os maiores riscos de ocorrência de erosão e os prejuízos decorrentes da manutenção da área sem qualquer rendimento tornaram o alqueive uma técnica de interesse secundário.

Outra técnica que chegou a ser difundida no passado, no caso visando de modo específico ao controle dos nematoídes do gênero *Meloidogyne*, foi o uso das culturas armadilhas (= *trap crops*). De concepção engenhosa, sua utilização esbarrava, diante de seus críticos, no fato de embutir considerável grau de risco ao agricultor. Em resumo, consistia do seguinte. Numa área de cultivo no sistema tradicional, com plantio único de verão, logo que chegassem as primeiras chuvas e o solo ficasse úmido, realizava-se breve preparo e semeava-se alguma planta boa hospedeira da espécie de *Meloidogyne* identificada como ocorrente no local; tal semeadura poderia até ser feita a lanço, sendo suficiente que permitisse germinação de plantas em boa parte da área. O método se apoiava no conhecimento de que, mesmo em hospedeiros favoráveis, o ciclo de vida dos nematoídes de galhas demanda, pelo menos, três a quatro semanas para se completar. Assim, o produtor aguardava de 15 a 18 dias a partir da data da germinação das primeiras plantas, período durante o qual deveria acontecer maciça penetração nas raízes por J_2 infectantes recém-eclodidos presentes no solo. Uma vez decorrido o período aprazado, as plantas tinham de ser mortas para que o ciclo biológico dos nematoídes fosse interrompido antes que pudessem iniciar a reprodução; para tanto, promovia-se o arrancamento total das plantas, de

preferência por via mecânica, usando-se máquinas e implementos adequados, embora tal etapa pudesse ser feita também por via química, com aplicação de herbicida. Na teoria, era verdadeiro “ovo de Colombo”, porém, se a eliminação das plantas atrasasse uma ou duas semanas, o resultado seria desastroso, com a formação de milhares de ovos e marcante aumento na população local do fitonematoide, ao invés de se ter a sua desejada diminuição.

Entre as técnicas que foram recomendadas com certa frequência durante o século passado para controlar fitonematoídes, uma que teve inegável destaque foi o emprego do calor. Em muitos países europeus (Alemanha, França, Holanda e outros) e nos Estados Unidos, o uso da chamada hidrotermoterapia – imersão de material vegetal atacado por nematoides em água quente durante intervalo de tempo bem definido – foi bastante utilizada ao longo das décadas de 1940 a 1980. Baseava-se no conhecimento de que a maioria dos fitonematoídes, mesmo no interior de órgãos vegetais parasitados, normalmente morre após certo número de minutos de exposição à água aquecida mantida em temperatura próxima de 50°C. Na literatura nematológica dessa época, há muitos trabalhos relatando combinações de temperatura da água e intervalo de tempo em minutos necessários à completa erradicação de diversas espécies de fitonematoídes importantes, em especial quando atacavam plantas que entravam em período de repouso vegetativo, ou dormência. Mudas de bananeira, citros e pessegueiro, rizomas de gengibre, sementes de arroz e vários tipos de plantas ornamentais de alto valor econômico incluíam-se entre os materiais vegetais tratados dessa forma (fig. 10.1). No Brasil, não obstante haja alguns estudos tratando da erradicação de *Radopholus similis* e *Tylenchulus semipenetrans* em mudas de bananeira e de citros, tal técnica nunca se tornou popular ou foi praticada de fato.



Figura 10.1 – Tratamento de mudas de citros de raízes nuas por hidrotermoterapia (à esquerda) nos Estados Unidos, já próximo ao pomar em formação; controle de fitonematoídes por solarização (à direita) em área de produção de hortaliças (de Florida State Extension Service e Infobibos/F. R. A. Patrício).

O tratamento de solo infestado por fitonematoídes com vapor superaquecido também chegou a ser usado na Europa, particularmente em estufas de produção de hortaliças e ornamentais nos anos 1950 a 1970, sendo incomum o seu emprego atual. Outra variante de uso do calor para desinfestação de solos avaliada em muitos países foi a solarização (fig. 10.1). Entendida basicamente como a cobertura de solo preparado na forma de canteiros com um filme de plástico – claro ou escuro - visando à retenção do calor acumulado diante da exposição ao sol durante semanas ou meses, tal prática foi testada em diversos países tropicais, com resultados variáveis em termos de eficiência. A maior dificuldade observada foi que certo grau de supressão de nematoídes até ocorria na maioria dos casos, porém, com frequência, limitava-se praticamente aos 10-15 cm superficiais, não provendo maior controle abaixo dessa profundidade, o que era insuficiente. A forte dependência de incidência de elevado número de dias com várias horas de sol pleno e o custo, por vezes alto, da cobertura plástica também constituíram aspectos limitantes ao emprego dessa técnica.

Por fim, mais uma medida interessante que teve uso preconizado em décadas passadas e que persiste em determinados países, inclusive o Brasil, é o plantio de certas culturas de cobertura ditas antagonistas ou armadilhas automáticas. Tais plantas atuam por diferentes mecanismos, produzindo compostos tóxicos liberados no solo ou atraindo os nematoídes a suas raízes e nelas causando-lhes a morte. Aqui se incluem, entre outras, aspargo, canola, mamoneira, mostarda, gergelim, mucunas e, principalmente, as crotalárias (gênero que congrega várias espécies consideradas bons adubos verdes) e os conhecidos cravos de defunto (plantas ornamentais bem populares, do gênero *Tagetes*).

As plantas que liberam exsudatos no solo capazes de causar desorientação e/ou morte de fitonematoídes o fazem no geral frente a formas estritamente ectoparasitas, como as espécies de *Trichodorus* e *Tylenchorhynchus*, apresentando interesse prático bastante limitado, embora não deixe de ser um efeito benéfico. Nessa linha, representam ferramentas úteis de fato as culturas que atuam sobre os fitonematoídes após estes penetrarem em suas raízes, ou seja, crotalárias e cravos de defunto. Nessas culturas, os benefícios já foram demonstrados em relação a fitonematoídes sedentários, como os nematoídes de galhas (*Meloidogyne* spp.), e migradores, como os nematoídes das lesões radiculares (*Pratylenchus* spp.). No caso de *Meloidogyne*, em especial ao atacar certas crotalárias, o

que ocorre é a atração e penetração do juvenil infectante (J_2) nas raízes, no interior das quais acaba morrendo prematuramente, quase sempre após evidenciar breve desenvolvimento, avançando até o estádio de J_2 salsichoide; há exceções, em que o desenvolvimento vai até a fase adulta, porém bem poucas fêmeas são formadas e raríssimas dão origem a massas de ovos.

Já os cravos de defunto, embora possam igualmente atuar sobre *Meloidogyne*, são usados preferencialmente visando ao controle de espécies de *Pratylenchus*. Aqui, o que sucede aparentemente é que as formas móveis desses fitonematoídes (J_2 a J_4 e adultos), depois de penetrarem nas raízes, acabam provocando a liberação, nos tecidos parasitados, de substâncias que lhes são tóxicas e lhes causam a morte, antes que possam escapar de volta ao solo. No Japão, onde tal método ainda é usado para controlar espécies como *Pratylenchus penetrans*, realizam-se plantios intercalares de cravos de defunto em meio a cultura de melancia; em canteiros preparados como sucessivos quadrados de 1,0 m de lado, as plantas de melancia são formadas somente nos vértices e toda a área interna dos quadrados fica reservada para o cultivo do cravo de defunto. Com isso, plantada na maior parte da área, essa ornamental, de menor valor comercial, acaba sendo responsável por redução significativa da população do nematoíde, protegendo assim a cultura principal e mais rentável, de melancia (fig. 10.2).



Figura 10.2 – Cultura antagonista (cravo de defunto, do gênero *Tagetes*) em plantio intercalar com melancia no Japão, técnica utilizada para promover marcante redução populacional de *Pratylenchus penetrans* na área (de A. R. Monteiro).

No Brasil, os cravos de defunto praticamente não foram utilizados na forma de culturas antagonistas a fitonematoídes, pelo menos ao que se sabe. Todavia, plantios de

crotalárias como culturas de verão em esquemas de rotação – usualmente com soja – na região Centro-Oeste se tornaram comuns nos últimos 15 anos visando aos controles de *Meloidogyne incognita*, *M. javanica* e *Pratylenchus brachyurus*, o que será tratado mais adiante. Portanto, mesmo que empregadas dentro de contexto mais amplo de manejo, certas culturas antagonistas, como as crotalárias, ainda são utilizadas atualmente.

10.2.2. Controle varietal: plantas resistentes a fitonematoídes

Plantas são definidas como resistentes a fitonematoídes quando previnem, ou restringem marcadamente, a reprodução deles. Há várias décadas, é sabida a existência de genes condicionantes de resistência a fitonematoídes e o potencial de uso deles em programas de MIN através de cultivares resistentes em vários tipos de cultura (cafeeiro, tomateiro, cenoura, soja, batata, cana de açúcar, pêssegoiro, fumo, algodoeiro, arroz, trigo e outras) já vem sendo explorado, visando principalmente aos controles de nematoides de galhas e de nematoides de cistos (fig. 10.3).



Figura 10.3 – Contraste entre cultivares de soja resistente (área ao fundo, com plantas bem crescidas e de tonalidade mais escura) e suscetível ao nematoíde de cisto *Heterodera glycines* (de J. P. Ross).

A resistência natural está baseada em genes presentes tanto na cultura (= espécie botânica cultivada) quanto em suas formas selvagens, podendo ser passiva ou ativa. A

resistência passiva, ou também chamada de pré-infeccional, é característica inerente às plantas, ocorrendo independentemente do parasitismo por fitonematoídes. É geralmente devida à presença de substâncias repelentes ou tóxicas a fitonematoídes, acreditando-se que ocorra na grande maioria das plantas consideradas “não-hospedeiras” de uma ou mais espécies fitoparasitas.

Por sua vez, a resistência ativa, ou pós-infeccional, consiste na habilidade de uma dada planta de reagir ao parasitismo por fitonematoídes através de mecanismos de defesa. Estes costumam representar respostas fisiológicas consequentes à injeção de secreções das glândulas esofágianas pelo estádio infectante do nematoide destinadas a induzir a formação de um sítio de alimentação nas raízes atacadas, conforme já verificado com importantes formas sedentárias, endoparasitas e semiendoparasitas, filiadas aos gêneros *Heterodera*, *Globodera*, *Meloidogyne* e *Rotylenchulus* (capítulo 5). A propósito, o número de cultivares resistentes é bem maior para fitonematoídes sedentários do que migradores. Isso se explica pelo fato de que as formas sedentárias estabelecem relação de parasitismo duradoura num determinado local da raiz (ou outro órgão vegetal sob ataque), dividida em fases distintas, o que facilita a realização de estudos aprofundados de cada uma delas e a identificação dos genes envolvidos em seus diferentes passos; diferentemente, nas interações relativas aos nematoídes migradores, o tempo de permanência junto a uma determinada célula para fins de alimentação costuma ser bem restrito, limitado a uns poucos minutos, o que por certo dificulta muito a realização de observações detalhadas sobre cada fase do processo, sobre os mecanismos nele envolvidos e particularmente sobre os possíveis compostos químicos que os mediam. Além disso, tem-se especulado que o menor número de estudos sobre os mecanismos de resistência a fitonematoídes migradores, ecto e endoparasitas, possa ser devido ao fato de a maioria deles não causar perdas econômicas significativas em muitas das culturas hospedeiras, bem como várias delas teriam distribuição geográfica ou círculo de hospedeiros bastante limitados.

A resistência pode ser efetiva em relação a diferentes espécies de nematoídes ou apenas frente a algumas raças (= patótipos) de uma determinada espécie. É usualmente controlada por genes com dominância total ou somente parcial, mas sua herança pode ser poligênica ou recessiva, com os genes produzindo efeitos que resultam de suas ações, independentes ou associadas (tab. 10.2).

Tabela 10.2 – Mapeamento de alguns genes dominantes para resistência a nematoides.

Cultura	Planta/Origem	Nematoide/Patótipo	Locus
Tomate	<i>Lycopersicon peruvianum</i>	<i>Meloidogyne arenaria</i>	Mi
		<i>Meloidogyne incognita</i>	
		<i>Meloidogyne javanica</i>	
Tomate	<i>Lycopersicon pimpinellifolium</i>	<i>Globodera rostochiensis</i>	Hero
Batata	<i>Solanum tuberosum andigena</i>	<i>G. rostochiensis</i> Ro1/ Ro4	H1
Batata	<i>Solanum spegazzinii</i>	<i>Globodera pallida</i> Pa2/ Pa3	Gpa
Batata	<i>Solanum bulbocastanum</i>	<i>Meloidogyne chitwoodi</i>	R _{Mc1}
Soja	<i>Glycine max</i>	<i>Heterodera glycines</i> raça 3	Rhg ₄
Trigo	<i>Triticum aestivum</i>	<i>Heterodera avenae</i>	Cre
Trigo	<i>Triticum tauschii</i>	<i>H. avenae</i>	Cre3

O gene mais conhecido por conferir resistência a certos nematoides de galhas (*Meloidogyne arenaria*, *M. incognita*, *M. javanica*) é o Mi. Em tomateiro, esse gene controla mecanismo de resistência já devidamente documentado, descrito objetivamente na sequência. Doze horas após a inoculação de raízes com J₂ infectantes, quando as tentativas iniciais de indução do sítio de alimentação já foram feitas, o gene causa reação de hipersensibilidade no local, ou seja, as células da raiz próximas ao nematoide degeneram e originam área necrosada (fig. 10.4) que o isola das demais células vivas; assim, não há formação do tecido nutridor (= cenóbito) e, com isso, o juvenil não se desenvolve além daquele estádio, não atingindo a fase adulta nem reproduzindo.

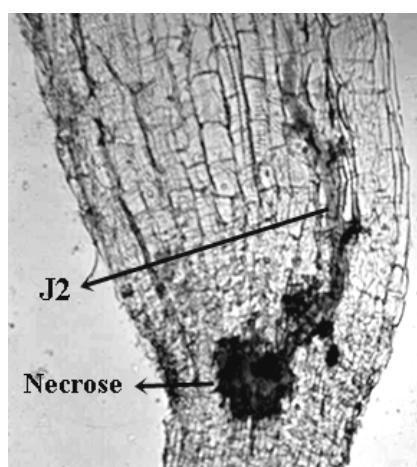


Figura 10.4 – Mecanismo de resistência (hipersensibilidade) a espécies de *Meloidogyne*; as setas indicam o juvenil infectante (J₂) e a necrose incitada junto à sua extremidade anterior (da SON Slide Collection).

Em comparação com o gene H1, que regula a resistência da batata ao nematoide de cisto *Globodera rostochiensis*, a resposta controlada por Mi parece ser expressa em momento e local da raiz distintos. Em raízes de batata inoculadas com *G. rostochiensis*, a reação de resistência devida a H1 se caracteriza também por ocorrência de necrose junto ao corpo do juvenil; apesar disso, um tecido nutridor inicial (= sincício) chega a ser estabelecido e o nematoide consegue se alimentar suficientemente sobre ele para se tornar sedentário. Com o tempo, esse sítio de alimentação precário acaba ficando delimitado por tecido morto e degenera; em consequência, o ciclo é interrompido e o espécime que eventualmente alcançar a fase adulta irá sempre originar um macho, refletindo a nutrição pobre provida ao nematoide por plantas de batata portadoras do gene H1 (fig. 10.5).

Como afetam diretamente o metabolismo da planta, vários grupos de compostos químicos desempenham papéis importantes em tais mecanismos de defesa contra os fitonematoïdes, a exemplo de fenóis, fitoalexinas, fitormônios (auxinas, citoquininas) e diversas enzimas (peroxidases e glicosidases). Pesquisas intensivas têm sido conduzidas em anos recentes sobre as interações planta-nematoide ao nível celular, visando melhor compreensão dos aspectos bioquímicos envolvidos nesses mecanismos de resistência.

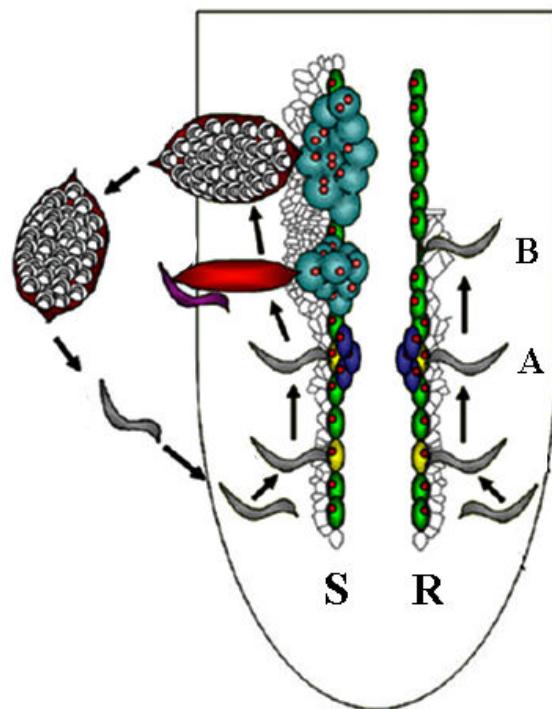


Figura 10.5 – Desenvolvimento de *Heterodera* em raiz de cultivar suscetível (S) e resistente (R); A = formação inicial de sincício; B = sincício já degenerado com juvenil ou macho associado (de V. P. Klink).

A resistência é contraposta pela virulência, definida como a habilidade que um dado genótipo dentro de uma espécie de fitonematoide apresenta de conseguir se reproduzir em cultivares de uma determinada planta. Há genes específicos para o controle tanto da resistência da planta quanto da virulência do fitonematoide. Estudos genéticos têm enfocado os mecanismos de herança da virulência e da avirulência em fitonematoídes, bem como o isolamento, a caracterização e a clonagem de genes para a avirulência, em particular entre os nematoídes de cistos. Entretanto, como as espécies de *Globodera* e *Heterodera* são predominantemente anfimíticas (= reprodução cruzada), a variação genética intraespecífica no geral é alta e a heterogeneidade resultante entre os espécimes em relação ao círculo de hospedeiros e à virulência tem imposto grandes dificuldades no melhoramento visando à resistência a fitonematoídes em culturas como soja e batata. Apesar disso, tem-se alcançado avanços significativos na seleção de genes que se mostram bons candidatos a genes de avirulência em espécies como *H. glycines* (o nematoíde de cisto da soja) e *G. rostochiensis* (o nematoíde dourado da batata).

Com referência às mais importantes espécies de nematoídes de galhas, que se reproduzem por partenogênese obrigatória, como *Meloidogyne arenaria*, *M. incognita* e *M. javanica*, a ausência de reprodução cruzada tem tornado praticamente impossível o desenvolvimento de pesquisas ligadas à herança da virulência e avirulência, pelo menos com base nos métodos hoje disponíveis.

Durante muitos anos, os programas de melhoramento genético vegetal têm identificado genes para resistência em certos genótipos de plantas cultivadas (ou de suas formas selvagens) e muitos desses genes têm sido incorporados com sucesso em outros genótipos, que, ao final de criteriosos processos de seleção (= *screening*), se tornam cultivares ou variedades comerciais. Hoje em dia, com o expressivo avanço observado na área de Biotecnologia e o advento de modernas técnicas genericamente designadas como “biomoleculares”, tornou-se possível, por exemplo, a transferência de genes de resistência (a fitonematoídes) clonados entre diferentes plantas hospedeiras, isto é, por transgenia. Tais técnicas e estratégias facilitaram o surgimento de um segundo e mais amplo tipo de resistência, referido usualmente como *Engineered Resistance* (ER) em inglês. Como indicado pelo nome, o objetivo da ER é a “construção”, ou criação, de plantas com capacidade de expressar genes que afetem diretamente os fitonematoídes, os genes

antinematoídes (= *anti-nematode genes*), ou interfiram no estabelecimento por eles de sítios de alimentação nas raízes, os genes antialimentação (= *anti-feeding genes*).

Os genes antinematoídes atuam como mediadores na produção de substâncias inibidoras ou tóxicas a fitonematoídes; no primeiro caso, são exemplos os genes que codificam para a inibição de proteinases, e, no segundo, à produção de toxinas que causam desorganização e até rompimento da cutícula dos fitonematoídes.

Já os genes antialimentação apresentam especial interesse para o controle dos fitonematoídes sedentários que induzem a formação de sítios de alimentação nas raízes atacadas, quais sejam, sincício e cenóctito para os nematoídes de cistos e de galhas, respectivamente. Essa abordagem se baseia na interrupção do processo que leva ao estabelecimento de tais tecidos nutridores, pois se sabe que os nematoídes são altamente dependentes deles para se alimentarem. Para isso, a intrincada série de passos ocorrente no processo, mediados por compostos químicos, necessita ser muito bem pesquisada.

Métodos envolvendo o emprego de anticorpos mono e policlonais têm sido usados visando ao esclarecimento do papel desempenhado pelas secreções protéicas produzidas pelas glândulas esofagianas dorsal e subventrais dos fitonematoídes durante o parasitismo. Com *M. incognita* e *G. rostochiensis*, a participação de uma proteína sintetizada pelas glândulas subventrais na indução das células nutridoras (= *nurse cells*) já foi verificada; todavia, isso só ocorreu nos juvenis J₂ pré-parasita e parasita de *G. rostochiensis*, e não no J₃, J₄ e na fêmea, indicando que tal proteína realiza alguma função bem no início da interação. A definição dos genes de maior interesse para clonagem é processo complexo, pois implica na seleção de substâncias que, ao serem utilizadas, se mostrem tóxicas e destrutivas apenas às células do tecido nutridor incitado pelo fitonematoide, sem estenderem tais efeitos adversos aos tecidos saudáveis adjacentes.

Uma segunda técnica, o silenciamento gênico, vem sendo explorada no sentido de se conseguir reduzir, ou limitar, a capacidade de expressão de genes essenciais ao desenvolvimento e à manutenção dos sítios de alimentação nas raízes da planta hospedeira. A principal consequência dessa supressão parcial ou total das células nutridoras seria que o ciclo de vida sofreria interrupção e muitos juvenis não lograriam chegar à fase adulta, além de que os juvenis femininos que eventualmente conseguissem avançar no desenvolvimento acabariam, por reversão sexual, originando machos anormais e não fêmeas.

Estudos incluindo os recursos biotecnológicos ora citados têm sido conduzidos no Brasil e no mundo e resultados promissores já foram obtidos, principalmente em relação à resistência aos nematoides de galhas (*Meloidogyne* spp.). Independente do sucesso que já se alcançou e ainda possa vir a ser atingido com tais pesquisas, há certas questões referentes ao assunto para as quais ainda não se dispõe de respostas adequadas: i) conseguirão os genes permanecer plenamente funcionais em plantas hospedeiras por vezes tão distintas entre si?; ii) poderá a transferência de genes de uma dada planta (doadora) causar efeitos secundários ou modificações indesejáveis numa segunda planta (receptora)?; e iii) poderá a eficiência da técnica ser reduzida, com o tempo, em função de eventual aquisição pelo fitonematoide de “novos” genes para a virulência?

Dois outros aspectos relevantes relacionados com a resistência a fitonematoídes que devem ser mencionados são a pressão de seleção e a tolerância de plantas. A pressão de seleção se refere aos efeitos adversos que podem resultar do cultivo contínuo de cultivares resistentes em áreas infestadas com fitonematoídes que usualmente se reproduzem por anfimixia, como os nematoides de cistos. Na maioria das espécies de *Globodera* e *Heterodera*, a descendência, ou prole, de uma dada fêmea é constituída por espécimes resultantes da inseminação de uma única “mãe” por vários machos (“pais”), o que concorre a uma ampla variação genética intraespecífica no âmbito da população. Assim sendo, a exposição de cultivares resistentes de determinada cultura a esses fitonematoídes por anos sucessivos pode levar ao aparecimento de número crescente de espécimes “geneticamente diferentes” (= mutantes), capazes tanto de parasitar como de se reproduzir nas raízes das plantas, mesmo que a taxas reprodutivas inferiores às de espécimes que parasitassem cultivares suscetíveis. Com efeito, após certo período de tempo, a resistência de tais cultivares aos fitonematoídes acabaria sendo perdida. Tal condição tem sido chamada de pressão de seleção e as populações de fitonematoídes que acabam “quebrando a resistência” são referidas como raças ou patótipos. Tal fato já foi relatado para diversas interações, a exemplo de soja x *Heterodera glycines* e batata x *G. rostochiensis*.

O termo tolerância se refere à habilidade de um determinado genótipo vegetal (espécie botânica ou cultivar) de superar, ou de se sobrepor, aos danos decorrentes de ataque por fitonematoídes (ou ainda de se recuperar deles) e produzir uma boa colheita. Sabe-se bem de plantas com tolerância ao calor, à seca, ao frio, à salinidade e a outros tipos

de estresses ambientais. Portanto, a *tolerância de plantas aos danos causados por fitonematoídes* não deve causar nenhuma surpresa. As plantas não são receptores passivos das lesões provocadas por fitonematoídes; pelo contrário, normalmente tentam reparar o dano causado, promovendo a regeneração de tecidos. Nesse sentido, já foi verificado inclusive, em experimentos conduzidos no passado, que a inoculação com baixos níveis populacionais de certos fitonematoídes em determinadas espécies vegetais causava aparente estímulo ao crescimento das plantas, como observado nas interações entre *Paratrichodorus minor* e tomateiro, *Heterodera schachtii* e beterraba açucareira, *Paratylenchus projectus* e *Festuca arundinacea* e *Meloidogyne* spp. e pimenteira. No entanto, sob altas densidades populacionais, algum dano é de se esperar mesmo em plantas tolerantes.

A tolerância é evento independente da resistência, referindo-se ao crescimento da planta hospedeira e não à reprodução do fitonematoide, como ocorre com a resistência. Ambos os termos são comumente usados de modo comparativo (tab. 10.3) e, portanto, uma cultivar ideal deveria ser tanto tolerante quanto resistente a uma dada espécie de fitonematoide, de maneira que os danos resultantes de sua penetração (ou invasão inicial) nas raízes pudessem ser prontamente reparados.

Tabela 10.3 – Situações possíveis referentes ao crescimento da planta hospedeira em relação aos conceitos de resistência a fitonematoídes e tolerância aos danos causados.

Crescimento da planta hospedeira		
	<u>Bom</u>	<u>Pobre</u>
Reprodução do nematoide	<u>Boa</u>	Tolerante/ Não-resistente
	<u>Pobre</u>	Tolerante/ Resistente
		Intolerante/ Resistente

O plantio de culturas ou de cultivares tolerantes/ não resistentes (= suscetíveis) em áreas infestadas por fitonematoídes é prática até aceitável e que muitas vezes se mostra lucrativa. Contudo, uma de suas desvantagens potenciais está no fato de que os fitonematoídes continuarão a se reproduzir no local e isso poderá vir a comprometer, no

futuro, a possível implantação de programa de controle por rotação de culturas (tópico a ser tratado mais adiante) na gleba. Por outro lado, o plantio comercial de culturas ou de cultivares intolerantes em áreas sob infestação por fitonematoídes, indiferente aos seus graus de resistência, não é recomendado!

10.2.2.1. A avaliação de cultivares frente aos fitonematoídes

Uma vez obtidos novos genótipos de uma dada planta cultivada, entre as muitas características que os melhoristas ou pesquisadores em geral cuidam de avaliar, antes de cogitar seus lançamentos em nível comercial como cultivares ou variedades, está a resistência a fitonematoídes. Em praticamente todo o mundo, o critério mais empregado em tais estudos tem sido o conhecido Fator de Reprodução (FR), proposto na década de 1960 por M. Oostenbrink e baseado na reprodução do fitonematoíde. O valor do FR é definido pela relação entre a população final do nematoide (P_f) e a população inicial (P_i) inoculada no solo do recipiente onde o genótipo sob avaliação é colocado para crescer durante período de tempo pré-estabelecido; também por definição, são tidos como resistentes os genótipos para os quais se determinam valores de FR inferiores a 1,0 e não resistentes (ou suscetíveis) aqueles com $FR \geq 1,0$. No geral, os experimentos dessa natureza são realizados em estufas, preferencialmente com equipamentos para os controles da temperatura e da umidade, mantendo-se os vasos com as plantas sobre bancadas; todavia, é evidente que isso vai depender dos recursos financeiros disponíveis à execução dos estudos.

Atualmente, tal critério vem sendo utilizado com muitas variações, na maioria das vezes definidas arbitrariamente pelos pesquisadores. Isso acontece, por exemplo, em relação ao tempo de condução das plantas nos experimentos, que chega a variar de 45 a 90 dias para culturas anuais e de 120 a 250 dias para perenes. As densidades iniciais de população (P_i) também variam, embora para alguns gêneros, como *Meloidogyne*, já existam na literatura nematológica valores recomendados para uso.

Críticas há tanto para os estudos feitos em estufas quanto sob condições de campo. Nas estufas, alega-se ocorrer certo artificialismo das condições ambientais, não observado no campo, mas, em contraposição, como se usam recipientes com volumes bem definidos (= vasos), tem-se maior controle sobre o nível populacional inicial do fitonematoíde (P_i) ao qual a planta sob avaliação é exposta. Nas avaliações conduzidas no campo, as condições

ambientes se aproximam muito mais da realidade, porém, o Pi é apenas estimado, perdendo-se em precisão nesse aspecto. Para muitos, o ideal seria, tanto quanto possível, realizar-se tais estudos em microparcelas, nas quais se tem maior equilíbrio entre os aspectos positivos e negativos mencionados.

Outro ponto que motiva discussões é a necessidade – ou conveniência – de se repetir as avaliações, visando à maior fidedignidade dos resultados obtidos. É evidente que a replicação pura e simples de quaisquer estudos de caracterização de cultivares nem sempre é viável, por razões técnicas e econômicas, afigurando-se exagero a sua imposição. No entanto, em experimentos com número muito restrito de repetições ou nos casos de genótipos cujos valores obtidos para o FR ficaram muito próximos de 1,0, a reavaliação é sempre desejável, senão indispensável.

Muitas vezes, há interesse em se investigar o comportamento de certas cultivares quanto à tolerância aos danos causados por um determinado fitonematoide. Isso pode acontecer, por exemplo, quando grande número de cultivares é avaliado e entre aquelas que acabam classificadas como não resistentes ou suscetíveis ao fitonematoide há uma ou mais com boas características agronômicas gerais e, em particular, de produtividade. Em tais casos, a verificação de possível tolerância pode tornar tais cultivares ainda úteis e interessantes à ocupação de áreas infestadas pelo fitonematoide.

Nos experimentos em que se avalia a tolerância de cultivares, mais comumente se empregam valores crescentes e equidistantes de Pi (0, 250, 1000, 4000, 16000 ...) e os dados obtidos para as variáveis estudadas (massa seca de raízes e da parte aérea, altura de planta, diâmetro do caule, produção final etc.) são submetidos a análises de regressão visando à verificação, ou não, de eventual densidade de população inicial a partir da qual o fitonematoide comece a causar danos significativos (fig. 10.6). Outro critério usado, mas com menor frequência, é o do chamado limite de tolerância, proposto por J. W. Seinhorst e baseado na aplicação da equação $Y = m + (1-m) \cdot Z^{Pi-T}$ em que Y é a razão entre a variável estimada para crescimento da planta numa densidade populacional inicial do nematoide (Pi) dividida pelo valor obtido na testemunha, m é o rendimento mínimo da planta obtido sob altas densidades populacionais do nematoide, Z é uma constante menor que 1 ($Z < 1$), Pi é densidade populacional inicial do nematoide e T é o limite de tolerância, ou seja, a densidade populacional mínima de nematoides capaz de afetar o crescimento da planta.



Figura 10.6 – Valores crescentes de Pi (0,1,2,4,8,16,32,64,128 e 256 espécimes inoculados por grama de solo, da esquerda para a direita) de *Pratylenchus penetrans* em cultivar de milho (de M. P. Pudasaini).

10.2.2.2. O controle varietal de fitonematoídes: um apanhado

A utilização de cultivares/variedades resistentes é técnica já consagrada no controle de fitonematoídes em quase todo o mundo há muitas décadas, constituindo ainda hoje uma das ferramentas mais usadas em programas de manejo integrado desses parasitas vegetais.

À parte estudos esporádicos datados bem do início do século passado, na história da resistência de plantas a nematoídes merecem destaque as investigações iniciais procedidas por K. C. Barrons no final dos anos 1930 acerca da natureza da resistência aos nematoídes de galhas, do gênero *Meloidogyne*, que constituíram importante ponto de partida ao desenvolvimento de pesquisas subsequentes sobre o assunto nas décadas seguintes.

Como já comentado antes, ao redor do mundo existe bem maior disponibilidade de cultivares resistentes a fitonematoídes sedentários do que migradores, principalmente voltadas ao controle de espécies de nematoídes de cistos, como *G. rostochiensis*, *G. pallida*, *H. glycines* e *Heterodera avenae*, e de galhas, a exemplo de *M. arenaria*, *M. incognita*, *M. javanica* e *M. hapla*. As espécies de nematoídes de cistos citadas, com exceção de *H. glycines*, são de ocorrência bem mais frequente em países de clima ameno, com temperaturas menos elevadas que aquelas da zona tropical; isso explica porque os programas de melhoramento genético vegetal de vários países europeus e norte-americanos priorizaram a obtenção de cultivares resistentes a tais nematoídes de cistos em culturas como batata (Fig. 10.7), beterraba açucareira, trigo, aveia, tomateiro e outras. Já com os nematoídes de galhas acontece o inverso, sendo todas comuns em países tropicais, exceto *M. hapla*, mais adaptada às zonas subtropical e temperada.



Figura 10.7 – Cultivares de batata resistente (abaixo) e suscetível (acima) a *Globodera* spp. (de J. Jones).

Além das muitas cultivares geneticamente melhoradas - com graus variáveis de resistência – obtidas visando ao emprego no manejo de nematoides de cistos e de galhas, também já se produziram cultivares resistentes a outras importantes espécies sedentárias como o nematoide reniforme, *Rotylenchulus reniformis* (em especial de algodoeiro e soja), e o nematoide dos citros, *Tylenchulus semipenetrans* (porta-enxertos cítricos), em particular nos Estados Unidos. Com relação a *T. semipenetrans*, a principal fonte de genes para resistência é a espécie de limão *Poncirus trifoliata*, sabidamente muito resistente. Por não constituir porta-enxerto dos mais qualificados em termos agronômicos, embora utilizado por citricultores dos Estados Unidos, realizaram-se cruzamentos seus com certas espécies do gênero *Citrus*, bem suscetíveis ao nematoide, buscando a incorporação de tais genes nos híbridos originados. Assim, de cruzamentos entre *P. trifoliata* e *C. sinensis* resultaram pelo menos dois híbridos (= citranges) com moderada a alta resistência, a saber, Citrange Troyer e Citrange Carrizo; já de cruzamentos entre *P. trifoliata* e *C. paradisi* resultou ao menos um híbrido (= citrumelo) com boa resistência ao nematoide, o Citrumelo Swingle.

Com referência aos fitonematoides endoparasitas migradores, não obstante a complexidade reconhecidamente maior na realização de estudos sobre os mecanismos de resistência envolvidos, muitos avanços já foram alcançados, sendo as pesquisas

direcionadas no geral ao nematoide cavernícola, *Radopholus similis*, no melhoramento de bananeiras, e a várias espécies de *Pratylenchus*, em diferentes culturas.

No gênero *Musa*, em que se incluem as bananeiras de interesse comercial, duas fontes de resistência são conhecidas desde os anos 1970: Pisang Jari Buaya e Yangambi km5. O uso de Pisang Jari Buaya, grupo de genótipos diploides AA, em programa de melhoramento conduzido em Honduras já propiciou, por exemplo, a obtenção do híbrido (diploide AA) SH-3142, resistente ao nematoide cavernícola. Por outro lado, Yangambi km5, um genótipo triploide AAA, apesar da resistência mostrada frente a *R. similis*, não tem sido empregado no melhoramento porque suas progênies produzem folhas anormais e cachos com padrões indesejáveis. Na literatura nematológica mundial, há relatos de outros genótipos de bananeira promissores como fontes de resistência ao nematoide cavernícola, mas, na maioria das vezes, os bons resultados obtidos a partir de seus cruzamentos em laboratório, estufas e telados não se confirmaram a campo ou as bananeiras geneticamente melhoradas não apresentaram a mesma produtividade das cultivares suscetíveis já tradicionalmente plantadas. Dada a inegável importância econômica da bananicultura em termos globais, vários programas de melhoramento genético, suportados por instituições públicas e empresas privadas, continuam sendo mantidos em diferentes países visando à produção de genótipos resistentes não só a *R. similis*, mas a outros nematoides e fungos patogênicos à cultura.

Em relação às espécies de *Pratylenchus* mais adaptadas às zonas subtropical e temperada, com clima mais ameno e por vezes até frio, como *P. crenatus*, *P. hexincisus*, *P. neglectus*, *P. penetrans*, *P. scribneri*, *P. thornei* e *P. vulnus*, o melhoramento genético já permitiu a obtenção de cultivares resistentes principalmente em milho (Estados Unidos) e trigo (Austrália), embora algum sucesso tenha sido alcançado também para aveia, batata e o capim *Panicum maximum*. No caso do arroz, apenas genótipos tolerantes foram produzidos.

Nos Estados Unidos, em milho, as fontes de genes de resistência mais comuns foram *Zea perennis* e *Z. diploperennis*, tidos como possíveis ancestrais de *Z. mays*. Também os cruzamentos entre aquelas e esta última espécie possibilitaram a obtenção de alguns híbridos resistentes, como SD101 e SD102, utilizados no manejo de *P. hexincisus*, e SD103, no controle dessa espécie e de *P. scribneri*. No mesmo país, o melhoramento da batata visando resistência a *P. penetrans* foi totalmente negligenciado por várias décadas,

porque se acreditava não existir germoplasma resistente a partir do qual se pudesse promover a incorporação de genes às cultivares comerciais; nos anos 1990, após avaliações de inúmeros clones disponíveis, algum avanço foi atingido a partir de uma população derivada de *Solanum tuberosum* ssp. *andigena* que havia sido previamente melhorada visando ao controle do nematoide de cisto *G. pallida*. Embora a resistência dessa população a *P. penetrans* fosse apenas parcial, foi a que causou maior redução na densidade populacional do fitonematoide entre os materiais testados e, em vista disso, passou a ser usada regularmente no programa de melhoramento.

No que concerne aos principais nematoides do gênero *Aphelenchoides*, típicos parasitas de órgãos da parte aérea, em particular a *A. besseyi*, causador da chamada Ponta Branca do Arroz, o controle através do uso de cultivares resistentes atingiu um de seus pontos mais altos e significativos. Sem dúvida, no caso do arroz, já a partir dos anos 1950, nos Estados Unidos, foram lançadas as primeiras cultivares com elevada resistência a *A. besseyi*, destacando-se Bluebonnet, Fortuna, Nira, Rexoro e Starbonnet, largamente utilizadas nas décadas seguintes em programas de melhoramento genético conduzidos em vários outros países. Tal fato propiciou a obtenção de muitas cultivares bem adaptadas às condições locais de cultivo, com moderada a alta resistência ao fitonematoide, ou então com tolerância aos danos por ele provocados; foram os casos da antiga União Soviética, China, Índia, Itália, Irã e Turquia, além do próprio Brasil. No Japão, a cultivar Asa-Hi foi, aparentemente, a fonte de resistência mais relevante utilizada. Frise-se que várias cultivares resistentes a *A. besseyi* o são também a doenças fúngicas e viroses do arroz. Portanto, o controle varietal foi e continua a ser usado em todo o mundo para o manejo da Ponta Branca, tendo contribuído significativamente à minimização das perdas históricas causadas por esse fitonematoide.

Em relação ao nematoide dos caules e bulbos, *Ditylenchus dipsaci*, mais comum nos países de clima temperado, já se dispõe, pelo menos, de cultivares de alfafa, aveia e trevo com moderada a alta resistência a algumas de suas raças, as quais têm sido plantadas com frequência na Europa. No Brasil, embora os alhos ditos “nobres”, mais produtivos, sejam suscetíveis, tem-se buscado a obtenção de cultivares tolerantes ou, preferivelmente, resistentes à raça do nematoide predominante no País.

10.2.2.3. O controle varietal de fitonematoídes no Brasil

As primeiras referências ao uso de cultivares resistentes a fitonematoídes no Brasil foram feitas relativamente à cultura da batata e aos nematoídes de galhas ainda na década de 1940 pelo pesquisador Dr. Olavo J. Boock, do Instituto Agronômico de Campinas (SP). Nas duas décadas seguintes, além da batata, também as culturas da soja e do café passaram a ser alvos de recomendações de maiores cuidados na seleção das cultivares a serem plantadas em áreas infestadas por espécies de *Meloidogyne*, sendo muitas das publicações produzidas por L. G. E. Lordello, da ESALQ/USP-Piracicaba. E, a partir dos anos 1970, também se intensificaram os estudos sobre o controle varietal de fitonematoídes, em especial dos nematoídes de galhas, na cultura da cana de açúcar. Durante esse período, embora se conduzissem também pesquisas sobre a resistência de algumas outras culturas (amoreira, citros, tomateiro, certas fruteiras e ornamentais), foram esporádicas. Nos últimos 30 anos, tal situação se consolidou, sendo hoje o controle varietal mais uma opção acessível aos agricultores dentro de programas de manejo de fitonematoídes, embora o seu uso mais frequente esteja ainda limitado a um círculo relativamente restrito de culturas.

É oportuno lembrar que não existiam registros de nematoídes de cistos no Brasil até o início da década de 1990, quando *Heterodera glycines* – o nematoide de cisto da soja – foi assinalado. Aliás, essa continua sendo a única espécie do grupo considerada de grande importância econômica registrada no País até o momento. Em vista disso, a predominância na busca por genótipos com resistência aos nematoídes de galhas durante as décadas de 1940 a 1980 revelou-se natural e justificada.

Para facilitar a apresentação do presente tópico, após essa introdução, será adotada divisão em subitens para algumas das culturas agronômicas em que o controle varietal a fitonematoídes tem sido mais empregado no Brasil.

Soja: a partir das décadas de 1970 e 1980, passaram a ocorrer avanços na obtenção de cultivares nacionais com alta resistência, em particular a *Meloidogyne incognita*, por melhoramento baseado em cruzamentos entre cultivares norte-americanas tidas como padrões de resistência a essa espécie (Bragg, Centennial, Forrest) e cultivares brasileiras suscetíveis (fig. 10.7). No caso de *M. javanica*, não se dispõe de germoplasma estrangeiro resistente como ponto de partida, o sucesso não foi tão grande, embora se

tivesse obtido cultivares com resistência moderada a essa espécie. As pesquisas visavam à obtenção de cultivares bem adaptadas às regiões Sul, Sudeste e Centro-Oeste, onde se concentrava então a sojicultura.

Com o assinalamento do nematoide de cisto (NCS) na safra 1991-92, por vários anos as pesquisas em controle varietal passaram a ser focadas quase unicamente nessa espécie e, já em 1997, ocorreram os lançamentos das primeiras cultivares nacionais com resistência a uma ou mais de suas raças obtidas a partir de cruzamentos entre genótipos nacionais e cultivares norte-americanas sabidamente resistentes (fig. 10.8). A partir daí, tornou-se frequente a produção de cultivares nacionais com resistência ao NCS, adaptadas às mais diferentes regiões produtoras e com resistência a número cada vez maior de raças. É fundamental se lembrar que a recomendação de plantio de tais cultivares se refere a novas áreas de cultivo, ainda não infestadas; em glebas já sob ataque pelo nematoide de cisto, a fim de evitar problemas de pressão de seleção, o uso de cultivares resistentes deve ser feito dentro de esquema que inclua alternância com cultivares suscetíveis e rotação com culturas não hospedeiras.

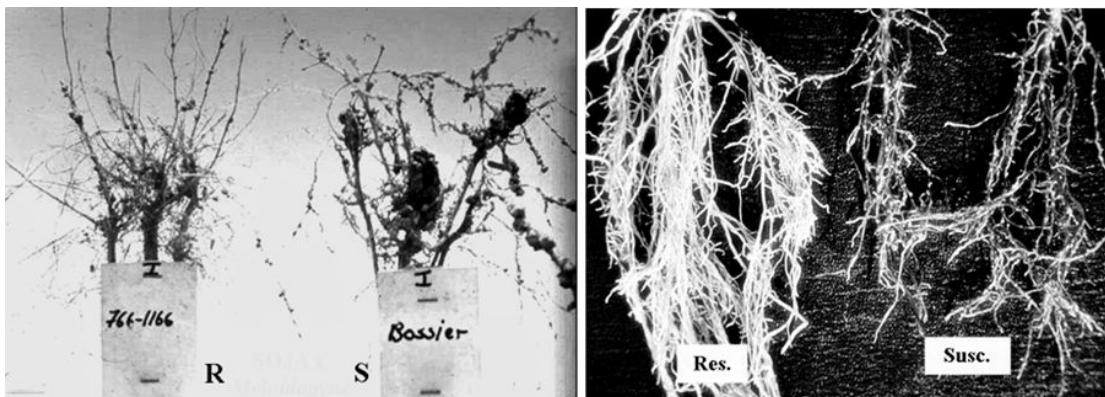


Figura 10.8 – Controle varietal em soja: (e-d) confrontos entre cultivares resistentes (R/Res.) e suscetíveis (S/Susc.) a nematoide de galha e ao nematoide de cisto (de SON Slide Collection e C. J. Southards).

A adoção das estratégias de manejo que visavam ao nematoide de cisto em áreas de produção no sistema de Plantio Direto, quase sempre incluindo cultivos de gramíneas (milho, milheto) como culturas “safrinhas”, após alguns anos motivou impressionante crescimento em importância de uma espécie - *Pratylenchus brachyurus* - que até então ocorria nas lavouras de soja (principalmente nos cerrados do Centro-Oeste) sem causar

maiores preocupações (ver capítulo 8). Esse fitonematoide migrador tornou-se, em muitos casos, a espécie mais problemática em termos de controle, inclusive varietal, superando os nematoides de galhas e o NCS. Até o momento, apesar dos esforços dos melhoristas, não se dispõe de cultivares com alta resistência a essa espécie, ainda que certa tolerância venha sendo atribuída a algumas em determinadas regiões geográficas.

É oportuno ressaltar que, nos últimos 20 anos, com o advento das técnicas biomoleculares, novos métodos, a exemplo da seleção de genótipos/plantas resistentes assistida por marcadores moleculares de microssatélites, se tornaram disponíveis e propiciaram diversas vantagens significativas ao melhorista de soja na obtenção de cultivares resistentes a fitonematoídes.

Em resumo, tal situação geral é a que se verifica hoje, com a produção constante, de parte da Embrapa/Soya e de outras empresas, de novas cultivares com resistência a uma ou mais espécies de nematoides de galhas e a várias raças do nematoide de cisto. Aparente tolerância a *P. brachyurus* já tem sido relatada a campo em algumas regiões, como das cultivares BRS 7980 e BRS8280RR no oeste da Bahia, e outras, o que deverá ainda ser devidamente comprovado. Ao lado da resistência aos nematoides, as cultivares lançadas em anos recentes incorporam outras características favoráveis no aspecto fitossanitário, como resistência a pragas e doenças, além de se mostrarem compatíveis com diversas novas tecnologias e bem adaptadas às condições edafoclimáticas de todas as áreas de produção de soja do País. Muitas são as publicações nacionais editadas anualmente contendo compilações das cultivares de soja com todas essas características, como o “Portfólio Embrapa de Cultivares de Soja”, que poderão nortear sojicultores e fitossanitaristas na escolha de cultivares resistentes ou tolerantes por ocasião do planejamento do manejo de fitonematoídes na cultura.

Cafeiro: como cultura perene, o cafeiro é fortemente dependente de sistema radicular sadio e bem formado para crescer e produzir de maneira satisfatória por muitos anos. Assim, pelo fato de os fitonematoídes no geral parasitarem as raízes, a resistência em cafeeiros constitui atributo mais do que simplesmente desejável, sendo essencial.

Historicamente, a importância dos nematoides à cafeicultura brasileira remonta ao final do século XIX, quando E. Goeldi em 1887 diagnosticou *Meloidogyne exigua* como o

agente causal do declínio de cafezais no interior da então província do Rio de Janeiro. Na ocasião, a incapacidade de genótipos suscetíveis de cafeeiro de resistir aos ataques por nematoides de galhas já ficou bem evidente. No século XX, foi o Instituto Agronômico de Campinas a instituição que primeiro liderou as pesquisas na busca por genótipos com resistência a *M. exigua* e *M. incognita*, as duas espécies então mais disseminadas nos estados de São Paulo e Paraná; em Minas Gerais, *M. exigua* foi sempre a espécie prevalente. Em 1996, foi descrita *M. paranaensis*, que também logo se mostrou bem disseminada no Paraná e em São Paulo, tornando-se igualmente causa de preocupação e mais um alvo para os melhoristas do café. Com o passar do tempo, mais instituições ou órgãos de pesquisa nacionais, a exemplo do já extinto Instituto Brasileiro do Café, do Instituto Agronômico do Paraná, do Instituto Biológico de São Paulo, do Incaper e de várias universidades, entre outras, foram importantes no desenvolvimento de cafeeiros resistentes a fitonematoídes.

O cafeeiro arábico (*Coffea arabica*) representa 65-70% do total cultivado no País, respondendo o cafeeiro robusta (*C. canephora*) pelo restante da área. Em relação aos nematoides de galhas, os cafeeiros do grupo arábico são usualmente suscetíveis e quase não se conhecem fontes de resistência entre eles; todavia, tais fontes foram identificadas em algumas outras espécies do gênero, produzindo-se vários grupos de híbridos interespecíficos resistentes a *M. exigua*, *M. incognita* e/ou *M. paranaensis* através de cruzamentos de *C. arabica* com *C. canephora* (Híbrido do Timor, Icatu, Sarchimor, Catimor), com *C. congensis* e com *C. dewevrei*.

Embora tais espécies de *Coffea* cruzadas com o cafeeiro arábico apresentem aspectos positivos como sistemas radiculares muito desenvolvidos e resistência a outros fitopatógenos, além das espécies de *Meloidogyne*, evidenciam também desvantagens. Por exemplo, sendo de fecundação cruzada, *C. canephora* apresenta taxa de segregação para suscetibilidade aos nematoides de galhas de 10-15%; em adição, não são imunes aos citados fitonematoídes, o que pode ter implicações negativas em longo prazo. Tal linha básica de cruzamentos interespecíficos, aperfeiçoada tecnicamente ao longo de sucessivas gerações de plantas, tem sido adotada no melhoramento genético há 40 anos e vem provendo, de modo satisfatório, os cafeicultores com novas cultivares resistentes, eficazes e produtivas. Apesar disso, sempre há espaço para boas novidades no controle varietal, como

o lançamento em 2012 da cultivar IPR 100, a primeira de café arábico resistente a *M. paranaensis* sem necessidade de enxertia; a partir dela e da cultivar IPR 106, tem-se buscado também a obtenção de progênies resistentes a *M. incognita*.

Por falar em enxertia, em termos de resistência a nematoides de galhas, resta destacar que, alternativamente ao plantio dos citados híbridos interespecíficos (e suas derivações) em pé-franco, pode-se cultivar – e isso já é feito em expressiva parcela do parque cafeeiro nacional – café arábico enxertado em porta-enxerto de café robusta resistente a *Meloidogyne* spp. (fig. 10.9).

Nesse caso, o porta-enxerto amplamente empregado no Brasil é da cultivar de café robusta Apoatã IAC 2258, resistente a *M. exigua*, *M. incognita* e *M. paranaensis*. Não obstante sua enorme relevância, tendo viabilizado a manutenção da cafeicultura em muitas áreas infestadas, principalmente por *M. incognita* no estado de São Paulo, as plantas enxertadas apresentam certos inconvenientes como a já comentada taxa de segregação para suscetibilidade de 10-15%, quebra do cavaleiro na região da enxertia, enraizamento do enxerto quando o plantio é feito muito fundo e custo mais elevado das mudas.



Figura 10.9 – Cafeiro arábico em pé-franco (primeiro plano) e enxertado sobre cafeiro robusta Apoatã IAC 2258 (ao fundo) plantados em área infestada por *Meloidogyne incognita* (de L. C. Fazuoli).

Em resumo, após anos de utilização quase exclusiva do controle químico com produtos nematicidas nas plantações atacadas, muitas vezes sem bons resultados, o controle varietal passou a ocupar espaço apreciável na preferência dos cafeicultores, tornando-se opção importante, quando não única, para a ocupação de áreas infestadas por *Meloidogyne* spp.. Entretanto, para outras espécies parasitas de cafeeiros, como *Pratylenchus coffeae* e *P. brachyurus*, não há, ainda, cultivares resistentes ou tolerantes.

Cana de açúcar: os canaviais brasileiros são alvos constantes de ataques por quatro principais espécies de fitonematoídes, a saber, os nematoides de galhas *M. incognita* e *M. javanica* e os nematoides das lesões radiculares *P. brachyurus* e *P. zeae*. As perdas sempre foram maiores nas áreas de solo arenoso e, muitas vezes tão elevadas, que o uso do controle químico constituiu alternativa atraente aos agricultores nas décadas de 1970 e 1980, pois os acréscimos de produção decorrentes do manejo dos fitonematoídes claramente compensavam os custos das aplicações de produtos químicos nematicidas. Apesar disso, já nesse período, os melhoristas de cana de órgãos públicos, como o Instituto Agronômico de Campinas e o extinto Planalsucar (Programa Nacional de Melhoramento da Cana de Açúcar), este sucedido pela Ridesa (Rede Interuniversitária de Desenvolvimento do Setor Sucroalcooleiro), e privados, como a Copersucar (Cooperativa dos Produtores de Cana de Açúcar, Açúcar e Álcool do Estado de São Paulo), entre outros, intensificaram suas pesquisas visando à obtenção de cultivares resistentes ou tolerantes aos dois nematoides de galhas antes citados.

Como resultado de tais esforços, muitas cultivares com moderada ou alta resistência a *M. incognita* e/ou principalmente a *M. javanica*, adaptadas ao cultivo no Sudeste ou no Nordeste, foram produzidas e lançadas a partir do final dos anos 1970, passando, desde então, o controle varietal – ao lado do controle cultural e do controle químico - a representar técnica adicional relevante no manejo integrado dessas espécies em diferentes áreas de produção canavieira do País (fig. 10.10). As muitas publicações nacionais editadas nos últimos 40 anos contendo dados sobre as cultivares das séries IAC (Instituto Agronômico de Campinas), SP (Copersucar) e RB (Planalsucar/Ridesa), normalmente incluem subsídios específicos a respeito de suas reações frente às espécies de fitonematoídes de maior importância.



Figura 10.10 – Cultivares de cana suscetível (esq.) e resistente (dir.) a nematoide de galhas (de Agrofit).

A grande maioria das cultivares com resistência aos nematoídes de galhas não revelou igual reação quando testadas frente aos nematoídes do gênero *Pratylenchus*, sendo consideradas suscetíveis ou hipersensíveis (= intolerantes) a *P. brachyurus* e/ou *P. zae*. Número restrito de cultivares com tolerância principalmente a *P. zae* existe, mas a recomendação de plantio destas deve se limitar a áreas em que apenas essa espécie de fitonematoíde esteja presente, e não nematoídes de galhas. Também, vale lembrar que tais cultivares permitem ao nematoíde continuar se reproduzindo no local, o que poderá trazer problemas em períodos subsequentes.

Hoje em dia, as características mais procuradas pelos melhoristas variam em função do mercado. Entretanto, indiferente ao maior interesse na produção de etanol ou de açúcar, as variedades hoje desenvolvidas objetivam conciliar teor considerável de açúcar sem perda da rusticidade, inclusive da resistência (ou tolerância) a nematoídes.

Tomateiro: a cultura do tomate é uma das mais afetadas por ataques de nematoídes de galhas, sendo atualmente a resistência a esses fitonematoídes praticamente um requisito obrigatório nos híbridos comerciais nacionais. Portanto, o controle varietal, em especial visando às espécies de *Meloidogyne*, tem na tomaticultura o seu exemplo mais frisante. No Brasil, há grande número de cultivares resistentes a *M. incognita*, *M. javanica* e *M. arenaria*, em sua maioria produzidas por empresas privadas, mas ainda não se dispõe de material resistente a *M. enterolobii*, espécie que consegue parasitar cultivares portadoras do gene *Mi*; por sinal, esse tem sido o desafio atual aos melhoristas de tomate no que tange à resistência à meloidoginose.

Culturas Diversas: Para consulta a genótipos/cultivares/porta-enxertos resistentes a fitonematoídes ou tolerantes aos danos por eles causados em diferentes culturas de interesse econômico no Brasil (milho, milheto, sorgo, citros, pessegoiro, algodoeiro, arroz, alface, pimentão, agrião, meloeiro, pepino, cenoura, espinafre, abobrinha e outras), além daquelas já tratadas nos subitens anteriores, pode-se recorrer ao Registro Nacional de Cultivares/RNC, serviço disponível no site do Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (MAPA) - www.agricultura.gov.br - em que se incluem as cultivares regularmente cadastradas junto ao órgão. Em publicações nacionais, como o livro “Manejo Sustentável de Fitonematoídes” (na literatura ao final do capítulo), também se encontram tabelas sumariando parte das cultivares utilizadas no controle varietal de fitonematoídes.

O ponto fundamental no tocante ao controle varietal é que, com raras exceções, irá constituir *uma das ferramentas* a serem empregadas no controle de fitonematoídes, dentro de programa mais amplo, integrado, no qual irão constar também outras medidas igualmente relevantes ou meramente auxiliares. O controle varietal não deve jamais ser entendido, por si só, como solução aos problemas fitonematológicos, embora, por conciliar diversas vantagens, seja tido como o método ideal dentro do MIN e, de fato, se mostre bastante eficiente em muitas situações. Com certa frequência, o uso de material geneticamente resistente terá de ser combinado com outras ações benéficas como aplicação de produtos nematicidas, químicos ou biológicos, rotação com culturas antagonistas ou não hospedeiras, controle do mato, correção de pH, incorporação de matéria orgânica etc. visando ao máximo sucesso no manejo dos fitonematoídes, e isso é algo que o produtor rural precisa sempre ter em mente.

10.2.3. Controle cultural

Várias técnicas de controle cultural foram e continuam a ser usadas no sentido de promover reduções nos níveis populacionais de fitonematoídes. Algumas delas já foram mencionadas antes neste capítulo, como as culturas armadilhas e as culturas antagonistas. Uma que se consagrou entre as preferidas de fitossanitaristas e agricultores em todo o mundo foi a chamada rotação de culturas, que, por isso, será ora destacada.

Rotação de culturas: o monocultivo com cultura suscetível em determinada área por anos sucessivos concorre decisivamente ao aumento dos níveis populacionais de fitonematoídes no local tornando previsível a ocorrência de danos e perdas após certo período. Nesse sentido, a rotação com culturas não hospedeiras objetiva justamente quebrar tal tendência, não permitindo tais aumentos e, muitas vezes, promovendo até reduções nas populações dos fitonematoídes mais importantes na área a patamares situados abaixo de seus níveis limiares de dano econômico. Tem sido recomendada primordialmente para cultivos anuais e, em caráter eventual, aos semiperenes e perenes de ciclo curto.

No Brasil, encontra-se citação sobre a grande utilidade, senão essencialidade, da rotação no controle de *M. exigua* em cafezais já no clássico relatório técnico de E. Goeldi, de 1887, quando o autor sugere período de cultivo de 8 a 10 anos com culturas anuais após erradicação de lavoura infestada e antes da formação de novo cafezal; em suas palavras, “replantio imediato de cafeeiros sadios em áreas de cafezais velhos erradicados equivaleria a tentar encher com água um cesto de vime”. Depois, apenas nos anos 1960 é que o assunto ganhou maior evidência novamente. Isso se deveu ao descortino do agricultor Hirofumi “Carlos” Kage, que não apenas disponibilizou suas terras a pesquisadores paulistas para a realização de experimentos pioneiros de rotação visando ao controle de nematoides de galhas como compartilhou sua larga experiência sobre adubação verde na formulação dos sistemas de rotação a serem então avaliados, sugerindo o plantio de mucunas e outras plantas possivelmente não hospedeiras.

A tarefa de planejar esquemas de rotação de culturas para cultivos anuais requer acurada identificação – ao nível de espécie – dos fitonematoídes ocorrentes nas áreas atacadas e adequado conhecimento acerca de seus círculos de hospedeiros. Tais subsídios prévios são indispensáveis, na verdade. Muitas vezes, uma única espécie é causa de maior preocupação em termos de controle em uma dada área, mas, por ser polífaga e apresentar extensa lista de plantas hospedeiras, a elaboração de esquema de rotação já se mostra difícil. Outras vezes, duas espécies importantes ocorrem de forma simultânea, o que dificulta ainda mais o planejamento da rotação. Associada a essas limitações da técnica, está o fato de que muitas vezes as culturas que restam como boas opções para rotação num certo local não são economicamente rentáveis ao produtor ou apresentam problemas adaptação de ordem edafoclimática.

Aspecto adicional polêmico em relação à recomendação de rotação de culturas para controle de fitonematoídes é o que respeita ao tempo necessário de cultivo de plantas não hospedeiras para o método ser eficaz, isto é, para se conseguir a redução da densidade populacional abaixo do nível de dano econômico. Isso vai depender de vários fatores, bióticos e abióticos, não sendo possível resposta única para a questão. É sempre bom lembrar que o tempo de sobrevivência dos diferentes grupos de fitonematoídes no solo na ausência de hospedeiros suscetíveis varia bastante, indo de seis meses a um ano para formas como *Radopholus similis* (nematoide cavernícola) e várias espécies de *Pratylenchus* a mais de cinco anos para a maioria dos nematoídes de cistos. Como os nematoídes de galhas, o nematoide reniforme (*Rotylenchulus reniformis*) e o nematoide dos citros (*Tylenchulus semipenetrans*), estes formam massas de ovos no interior de substância gelatinosa e apresentam outros mecanismos biológicos que os tornam mais tolerantes a condições de dessecamento do solo e à falta de plantas hospedeiras, exigindo maiores intervalos de tempo de rotação para serem adequadamente manejados.

A indicação de apenas um ciclo de cultivo da cultura não hospedeira tem se revelado suficiente em certos casos, porém o mais recomendado são dois ciclos; em relação ao nematoide reniforme, por exemplo, dois anos de rotação de algodoeiro com gramínea não hospedeira, como braquiária, produziu muito bons resultados (fig. 10.11).



Figura 10.11- Efeito positivo da rotação de algodoeiro com braquiária (dois anos de cultivo) no controle do nematoide reniforme, *Rotylenchulus reniformis*, na região Centro-Oeste (adaptado de G. L. Asmus).

Para minimizar os problemas decorrentes de diminuição na renda auferida pelo agricultor em virtude da rotação, o que se propõe muitas vezes é a alternância entre cultivares, resistente e suscetível, mantendo-se ao máximo a área ocupada pela cultura principal, mais rentável. Um exemplo foi o preconizado no manejo integrado do nematoide de cisto da soja (NCS) no Brasil a partir do final da década de 1990, em que se tinha, para um período de quatro anos, um ciclo da cultivar de soja suscetível ao NCS, um de cultura alternativa não hospedeira, dois ciclos de soja de cultivar resistente ao NCS e então reinício da sequência. Com tal recomendação, advinha o benefício de produção da soja durante a maior parte do tempo e se evitava o problema de eventual pressão de seleção que poderia acontecer se apenas a cultivar resistente fosse plantada.

Nos últimos 20 anos, no sistema de plantio direto na região Centro-Oeste, tem sido preconizada a escolha de culturas resistentes, antagonistas ou não hospedeiras para uso na rotação da cultura de verão (algodoeiro e principalmente soja) e na sucessão dos chamados plantios de inverno ou culturas “safrinhas” visando ao manejo integrado de um grupo de espécies importantes constituído basicamente pelo nematoide de cisto da soja (*Heterodera glycines*), por nematoides de galhas (*M. incognita*, *M. javanica*), pelo nematoide reniforme (*R. reniformis*) e pelo nematoide das lesões *P. brachyurus*. Muitos estudos a campo foram feitos até se chegar aos esquemas de rotação (fig. 10.12) e de sucessão (fig. 10.13) que hoje permitem a ocupação dessas áreas de cerrado infestadas por fitonematoídes, representando tais esquemas bons exemplos da utilização bem sucedida do controle cultural, e em particular da rotação de culturas, no Brasil.

A possibilidade que a rotação de culturas abre de se conciliar várias técnicas de controle em uma só (esquema de rotação incluindo alternância da cultura principal com culturas antagonistas, culturas armadilhas ou mesmo com cultivares resistentes, eventualmente associado aplicações pontuais de nematicida biológico ou químico) a torna, de certo modo, o método que melhor simboliza o chamado MIN. A sua prática deve ser estimulada tanto quanto possível, sendo, nesse sentido, indispensáveis a orientação técnica de profissionais das áreas de Fitotecnia e Fitossanidade e a disponibilidade de literatura nematológica contendo subsídios sobre as listas de plantas hospedeiras (e não hospedeiras) dos fitonematoídes de maior interesse econômico.

Culturas	Nematoídes				
	<i>Heterodera glycines</i>	<i>Meloidogyne javanica</i>	<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>Rotylenchulus reniformis</i>	<i>Pratylenchus brachyurus</i>
Algodoero	SIM	SIM	NÃO	NÃO	NÃO
Milho	SIM		NÃO	SIM	NÃO
Sorgo forrag.	SIM			SIM	NÃO
Cana-de-açúcar	SIM	NÃO	NÃO	SIM	NÃO
Amendoim	SIM		SIM	SIM	NÃO
Feijoeiro	NÃO	NÃO	NÃO	NÃO	NÃO
Caupi	SIM	NÃO			NÃO
Mandioca	SIM	NÃO	NÃO	NÃO	NÃO
Arroz	SIM	NÃO	NÃO		NÃO
<i>C. spectabilis</i> *	SIM	SIM	SIM	SIM	SIM
<i>C. breviflora</i> *	SIM	SIM	SIM	SIM	SIM
<i>C. juncea</i> *	SIM			SIM	NÃO
Mucunas	SIM			SIM	NÃO
Guandu				NÃO	

Figura 10.12 – Culturas para rotação com soja no Centro-Oeste e seus efeitos sobre fitonematoídes. “Sim” significa que reduz a população do fitonematoide e “Não” que a aumenta. Células vazias indicam falta de informação conclusiva. Os * simbolizam crotalárias (de M.M. Inomoto, G.L. Asmus e R.A. Silva).

Culturas	Nematoídes				
	<i>Heterodera glycines</i>	<i>Meloidogyne javanica</i>	<i>Meloidogyne incognita</i>	<i>Rotylenchulus reniformis</i>	<i>Pratylenchus brachyurus</i>
Milheto	SIM		NÃO	SIM	
Braquiárias	SIM	SIM	SIM	SIM	NÃO
Sorgo forrag.	SIM			SIM	NÃO
Pé-de-galinha	SIM	NÃO	NÃO	SIM	
Nabo forrag.	SIM	NÃO	NÃO	SIM	
Girassol	SIM	NÃO	NÃO	SIM	
Milho	SIM		NÃO	SIM	NÃO
Sorgo granif.	SIM		NÃO	SIM	NÃO
Algodão	SIM	SIM	NÃO	NÃO	NÃO

Figura 10.13 – Culturas para sucessão da soja no Centro-Oeste e seus efeitos sobre fitonematoídes. “Sim” significa que reduz a população do fitonematoide e “Não” que a aumenta. Células vazias indicam falta de informação conclusiva sobre as interações envolvidas (de M.M. Inomoto, G.L. Asmus e R.A. Silva).

10.2.4. Controle químico

Desde o final do século XIX, quando os danos e perdas devidos a certas espécies de fitonematoídes já tinham sido claramente demonstrados, principalmente na Europa, já eram realizadas pesquisas objetivando a descoberta de substâncias que, aplicadas ao solo, pudessesem praticamente esterilizá-lo, livrando os agricultores de pragas e de fitopatógenos, inclusive fitonematoídes. Desnecessário dizer que os primeiros produtos a oferecer resultados promissores em tal tarefa, como o bissulfeto de carbono e a cloropicrina, apresentavam, além de outros inconvenientes, altos riscos aos aplicadores e elevada ação fitotóxica, somente sendo indicados para uso em pré-plantio e em áreas relativamente restritas; no geral, preparavam-se previamente canteiros de 15 a 30 cm de altura, os quais eram recobertos com lençol plástico. Mantidos na forma líquida em recipientes metálicos, tais produtos, ditos fumigantes, gaseificavam-se ao serem liberados no solo e o lençol destinava-se a evitar a deriva dos gases e evidente redução na eficiência do tratamento.

Na década de 1930, o brometo de metila surgiu como produto fumigante que, apesar das desvantagens mencionadas, representou avanço no controle químico de fitonematoídes especialmente em viveiros de mudas e cultivos protegidos, tendo sido utilizado com frequência ao redor do mundo durante mais de 60 anos. Suas proibições de uso e de comercialização, definidas nos anos 1980, foram várias vezes proteladas, inclusive nos Estados Unidos, sob alegação de que não se dispunha de substituto à altura. Desde então, o Dazomet, tem sido o produto fumigante mais empregado em todo o mundo; apresentado na forma granulada, deve ser aplicado no solo úmido, ocorrendo então a gaseificação a partir da decomposição dos grânulos e subsequente liberação do princípio ativo letal aos nematóides, o metil isotiocianato.

Ainda nessa linha, outros produtos com ação nematicida foram desenvolvidos no início da década de 1940, só que agora objetivando tratamento do solo em áreas infestadas de maior extensão. Eram aplicados na forma líquida ao solo, em diferentes profundidades, através de implementos agrícolas providos de barras metálicas com bicos injetores. Com exceção de um deles, o dibromocloropropano (DBCP), os demais (dicloropropano-dicloropropeno/D-D e dibromoetileno/EDB) eram muito fitotóxicos e, por isso, requeriam aplicações de 20 a 30 dias antes do plantio. Tais produtos foram principalmente usados durante os anos 1940 e 1950, sendo apenas o DBCP empregado por período mais longo.

Já na década de 1970, foram lançados no mercado outros produtos – no geral, organofosforados e carbamatos – em diferentes formulações e também com ação sistêmica sobre os fitonematoídes, ou seja, podiam matar inclusive espécimes contidos em tecidos das raízes e/ou de outros órgãos vegetais atacados. Embora pouco ou não fitotóxicos e, em alguns casos, mostrando eficiência também no controle de artrópodes-praga (insetos e ácaros), continuavam apresentando o grande inconveniente de alta toxicidade a mamíferos. Entre os produtos dessa fase dos não-fumigantes incluem-se Aldicarbe, Cadusafós, Carbofurano, Carbossulfano, Etoprofós, Fenamifós, Fostiozato, Oxamyl e Terbufós, alguns dos quais foram (e ainda são) bastante utilizados no Brasil, embora em número restrito de culturas, como cana de açúcar, milho, soja (estas três perfazem 90% do mercado de nematicidas químicos), algodoeiro (fig. 10.14), cafeeiro, batata, citros e arroz; uns foram formalmente proibidos (o Aldicarbe, em 2012), outros retirados do mercado brasileiro por iniciativa de seus fabricantes, mas, alguns persistem, sendo ainda usados normalmente. E mais produtos continuam surgindo nos últimos anos, como Benfuracarbe (= Pottente) e Fluensulfona (= Nimitz), sendo avaliados e registrados para cana de açúcar e para outras culturas nas quais mostram boa eficiência no controle de fitonematoídes e relação custo/benefício favorável.



Figura 10.14 – Controle químico de nematoides em algodoeiro (área tratada indicada por setas brancas, à esquerda) propiciando melhor crescimento e maior produtividade das plantas (de G. L. Asmus).

Nos últimos anos, a associação entre métodos geoestatísticos e o sensoriamento remoto tem permitido a detecção e delimitação mais precisa dos locais críticos de infestação dentro das lavouras – as “reboleiras” – o que representa aspecto positivo em relação ao emprego do controle químico, pois, assim, as aplicações podem ficar limitadas a áreas mais reduzidas e o custo do tratamento se tornar bem menos oneroso.

Alguns produtos basicamente inseticidas, mas também com ação nematicida, por contato e/ou ingestão, como a Abamectina e o Imidacloprido-tiodicarbe, destinam-se ao tratamento de sementes, como as de algodão, milho e soja, atuando sobre espécies como *M.*

incognita, *M. javanica*, *P. brachyurus* e *R. reniformis*, entre outras. Uma tendência de crescimento no uso dessa linha de produtos tem sido observada em anos recentes.

Perto de outros mercados fitossanitários nacionais, o de nematicidas é ainda bem limitado, embora tenha mostrado crescimento expressivo nos últimos dez anos, saindo de US\$ 90 milhões (net fábrica) em 2007 para US\$ 224 milhões em 2011, um grande salto impulsionado pelas culturas de soja e milho, que entraram com força no mercado de nematicidas em 2010.

Ao término do presente subitem, afigura-se oportuno enfatizar que, embora haja muitos argumentos contrários ao uso do controle químico com produtos nematicidas, ligados tanto à economicidade do método quanto principalmente aos aspectos de contaminação do solo com seus resíduos tóxicos, o emprego de tal técnica foi e continuará sendo recurso ao qual o agricultor por vezes irá recorrer. Isso porque, aplicados de forma correta e em situações para as quais a sua recomendação encontra boa justificativa, os nematicidas, ainda que não erradiquem os fitonematoídes da área tratada, causam-lhes reduções populacionais por período de tempo suficiente a que as culturas, em particular as anuais, tenham bom crescimento inicial e possam depois se mostrar bem produtivas. Portanto, o ideal não será que o emprego desse tipo de controle seja simplesmente abolido, mas que se restrinja com o passar do tempo, à medida que outros eficientes instrumentos alternativos sejam disponibilizados ao produtor rural e ele possa de fato elaborar para a sua propriedade um programa de MIN ecologicamente sustentável e economicamente viável.

Tabela regularmente atualizada incluindo os produtos nematicidas registrados no Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (MAPA) – contendo dados sobre composição química, extensões de uso, doses recomendadas, modos de aplicação, espécies-alvo de fitonematoídes e outros - pode ser encontrada na área “Agrofit” do site daquele órgão governamental (www.agricultura.gov.br), atendendo bem a consultas de interessados a qualquer tempo.

10.2.5. Controle biológico *sensu stricto*

Não obstante sejam abundantes os organismos encontrados no solo que atuam como predadores ou parasitas de fitonematoídes, como fungos, bactérias, protistas, tardigrados,

microartrópodes e nematoides (fig. 10.15), só nas últimas décadas alguns deles passaram a ser cogitados para uso efetivo em programas de Manejo Integrado.

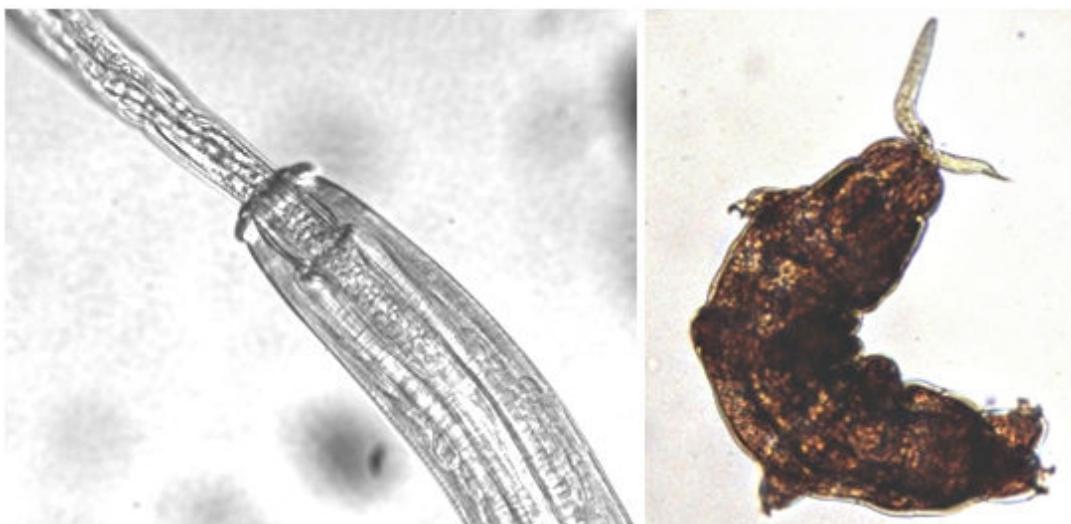


Figura 10.15 – Organismos antagonistas a fitonematoídeos comuns nos solos utilizados para fins agronômicos: nematoide mononquídeo (à esquerda) e tardígrado (à direita) em predação sobre fitonematoídeos (de University of California/Davis e K. Hohberg).

Tais organismos têm sido genericamente denominados antagonistas ou inimigos naturais. Na tentativa de utilizá-los como formas úteis no controle de fitonematoídeos, tanto se pode adotar ações que visem à manipulação do ambiente natural “solo” para torná-lo mais favorável ao seu desenvolvimento e multiplicação, como para nele inoculá-los gradualmente ou introduzi-los de modo inundativo.

Ambos os caminhos são árduos, pois requerem profundo conhecimento sobre os ciclos de vida desses inimigos naturais, em especial de seus mecanismos reprodutivos, e as muitas influências às quais estão sujeitos vivendo no solo. Nos casos em que a multiplicação do inimigo natural em larga escala em laboratório se mostra pertinente, visando à produção de bionematicida comercial para aplicação a campo, há fatores que tornam a tarefa ainda mais complexa, a exemplo do desenvolvimento de técnicas para a criação massal *in vivo* ou *in vitro* e de formulações que, a um só tempo, permitam a sobrevivência do organismo durante meses sem perda da infectividade – a chamada “vida de prateleira” - e se revelem economicamente viáveis. A isso tudo ainda têm de ser somados os elevados custos envolvidos nos estudos de avaliação da eficiência e da segurança de aplicação dos produtos, além dos seus demorados processos de registro junto

aos órgãos governamentais. Sim, porque, no Brasil, para fins de registro, os bionematicidas são incluídos na modalidade “agrotóxicos e afins”, sendo requeridos ensaios a campo em diferentes localidades para verificação da eficácia frente ao fitonematoide-alvo e da inocuidade a mamíferos e ao meio ambiente.

Tais dificuldades, técnicas e econômicas, devem ser suficientes para explicar a razão de relativamente poucos produtos biológicos para o manejo de fitonematoídes estarem hoje disponíveis em vista da ampla diversidade de organismos já estudados. Realmente, entre as muitas formas que podem promover reduções significativas nos níveis populacionais de fitonematoídes de interesse agrícola incluem-se, principalmente, fungos e bactérias, a saber: fungos predadores (*Arthrobotrys* e *Monacrosporium*), parasitas de ovos e de fêmeas [*Purpureocillium* (= *Paecilomyces*) e *Pochonia*] e produtores de metabólitos tóxicos (*Aspergillus*, *Fusarium*, *Penicillium*, *Trichoderma* etc.), bactérias endoparasitas (*Pasteuria* spp.), endofíticas (*Acinobacter*) e rizobactérias (*Bacillus*, *Pseudomonas*).

Fungos: em relação aos fungos, particularmente os predadores, comuns em solos naturais e cultivados, pesquisas foram conduzidas já na década de 1970, em especial na Europa. Inclusive, houve bionematicidas que ficaram conhecidos, como Royal 300[®] e Royal 350[®], à base de espécies de *Arthrobotrys* (fig. 10.16), lançados na França para uso em tomateiro e que não persistiram no comércio em vista dos resultados irregulares mostrados no controle.

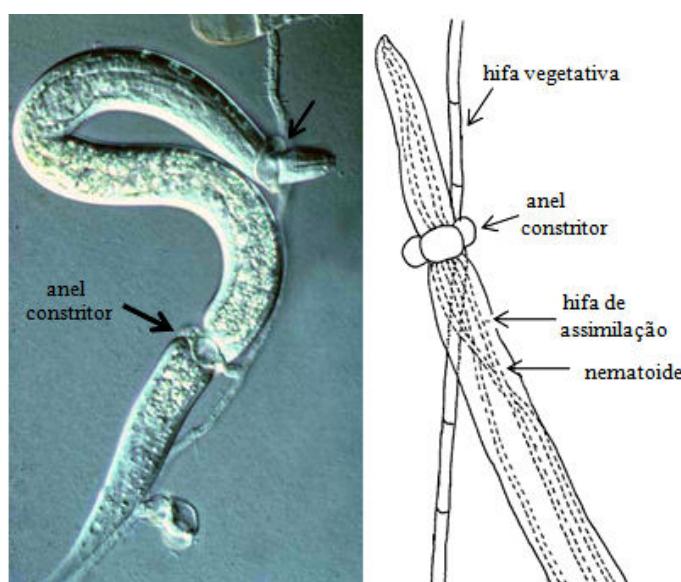


Figura 10.16 – Fungo predador do gênero *Arthrobotrys*, formador de armadilhas na forma de anéis constritores, útil no controle biológico de fitonematoídes (adaptado de University of Guelph).

No Brasil, principalmente no estado de Minas Gerais, estudos de laboratório e casa de vegetação foram conduzidos a partir dos anos 1980 com fungos nematófagos visando à utilização no MIN. Apesar dos resultados promissores em vários casos, não houve avanços maiores no sentido de se tornarem reais candidatos a bioproductos comerciais. Nos primeiros anos deste século, no estado de São Paulo, um coquetel composto por fungos dos gêneros *Arthrobotrys*, *Dactylela* e *Monacrosporium* propiciou bons índices de controle de nematoides de galhas em crisântemos, quando aplicado ao solo em cultivos protegidos. Testes semelhantes conduzidos em culturas a céu aberto, como em pomares cítricos, para o manejo do nematoide dos citros (*Tylenchulus semipenetrans*), já não evidenciaram o mesmo desempenho, possivelmente em vista das marcantes variações de temperatura e umidade ocorrentes nessas condições. Dados os resultados inconsistentes e outros problemas ligados à produção massal dos fungos, a ideia de emprego comercial da citada mistura, aparentemente, acabou abandonada.

Ainda entre os fungos, destaque maior tem sido dado ao grupo dos parasitas de ovos e de fêmeas e, em particular, à espécie *Paecilomyces lilacinus* (10.17). Conhecida há mais de um século, essa espécie foi transferida ao novo gênero *Purpureocillium*, criado em 2011, resultando a combinação *Purpureocillium lilacinum*. O potencial de uso no biocontrole de fitonematoídes já foi realçado no início dos anos 1980, quando se publicaram bons resultados obtidos no controle de nematoides de galhas e de cistos em plantações de batata no Peru. Tal fungo se mostra eficiente na redução populacional de formas fitoparasitas sedentárias, como *Meloidogyne*, *Globodera* e *Heterodera*, além de *Rotylenchulus* e *Tylenchulus*, embora para estes dois últimos não haja maiores estudos.

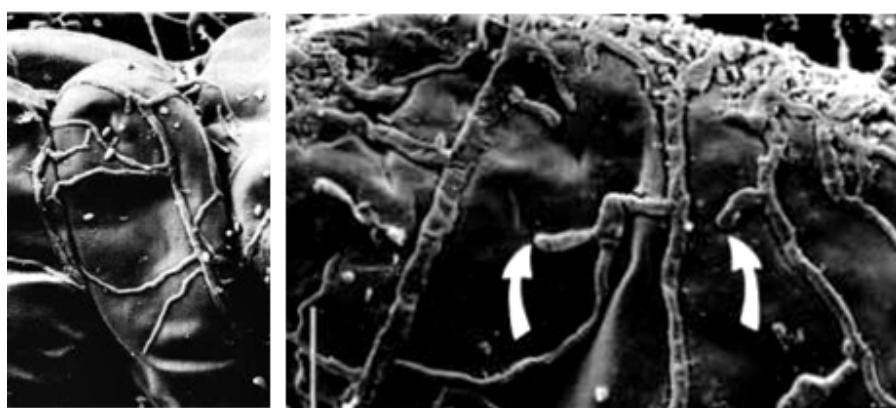


Figura 10.17 – Ovos de nematoides de galhas (*Meloidogyne* spp.) parasitados por *Purpureocillium lilacinum*; as setas indicam locais de penetração do fungo no ovo (de R. Holland).

O parasitismo se concentra nas massas de ovos formadas por tais fitonematoídes na parte externa das raízes, pois o fungo se alimenta basicamente de quitina, que é encontrada em apreciável quantidade formando uma das camadas da casca dos ovos. As fêmeas maduras, com menor frequência, também podem ser atacadas e destruídas pelo fungo, mas os estádios móveis quase não são parasitados (Fig. 10.17).

Apesar de certa inconsistência nos resultados de experimentos de avaliação de seu desempenho a campo realizados no passado, *P. lilacinum* acabou se tornando agente de biocontrole de uso frequente em diversos países, inclusive no Brasil, onde é hoje bionematicida registrado (= Nemat[®]), com indicação básica de uso para o manejo de *Meloidogyne incognita* e outros nematoídes de galhas. Tem sido usado com sucesso, em anos recentes, por exemplo, na recuperação de bananais atacados por *Meloidogyne* spp., associado ao emprego de fertilizantes e/ou incorporação de matéria orgânica. Um sabido inconveniente relativo ao fungo é que pode causar infecções eventuais em humanos na manipulação ou aplicação do produto, particularmente em pessoas imunodeprimidas.

Outro fungo do grupo dos parasitas de ovos e fêmeas de interesse no biocontrole é *Pochonia chlamydosporia*. No Exterior, incluída Europa e África, *P. chlamydosporia* var. *catenulata* isolado Pc-10 foi intensivamente estudado e considerado eficiente no manejo de fitonematoídes sedentários, atingindo fêmeas e ovos de nematoídes de galhas e de cistos tanto dentro como fora das raízes. Em Cuba, a partir de outro isolado dessa variedade de fungo (IMI SD 187), desenvolveu-se um produto comercial (= KlamiC[®]) para utilização no biocontrole de nematoídes de galhas em hortas e cultivos protegidos de tomate, pepino, cenoura e beterraba. No Brasil, isolado de outra variedade do fungo, *P. chlamydosporia* var. *chlamydosporia*, foi avaliado positivamente no controle de nematoídes de galhas em diversas culturas olerícolas em Minas Gerais, em especial através de aplicações conjuntas com rizobactérias e outros agentes via água de irrigação, tendo tal bioproduto (= Rizotec) sido registrado para uso comercial em 2016.

Atenção especial tem sido dada também às pesquisas envolvendo gêneros de fungos produtores de metabólitos tóxicos a vários importantes fitonematoídes. Filtrados obtidos a partir desses fungos - conhecidos principalmente pela alta eficiência no biocontrole de fungos fitopatogênicos - têm sido avaliados positivamente em vários países também quanto à eficácia no biocontrole de fitonematoídes. No caso de certas espécies de

Trichoderma, demonstrou-se, por exemplo, a formação de substâncias inibidoras da eclosão e da mobilidade de juvenis de *M. incognita*. Biotrich®, Ecotrich® e Quality WG são alguns produtos à base de *Trichoderma asperellum*, *T. harzianum* e/ou *T. viride* disponíveis para emprego no Brasil, atuando sobre fungos fitopatogênicos, como promotores de crescimento das plantas tratadas e podendo apresentar, ainda, certo efeito antagonista sobre nematoídeos de galhas e outras formas fitoparasitas de interesse.

Bactérias: no que concerne às bactérias, as espécies endoparasitas do gênero *Pasteuria* (*P. penetrans*, *P. thornei*, *P. nishizawae* e *P. usgae*) são as de maior potencial para emprego no biocontrole de *Meloidogyne* e outros fitonematoídeos. Seus endósporos contatam formas móveis de fitonematoídeos em trânsito no solo e se fixam externamente à cutícula deles; depois, emitem tubos germinativos que a perfuram e se propagam pelo interior dos corpos, iniciando em seguida intensa formação de novos esporos, o que acaba causando a morte do nematoíde. No caso de *P. penetrans*, que ataca nematoídeos de galhas, os esporos aderem aos J₂ infectantes em migração no solo (fig. 10.18) e vão se multiplicar nas fêmeas geradas por eles no interior das raízes, provocando-lhes castração parasitária e/ou morte.

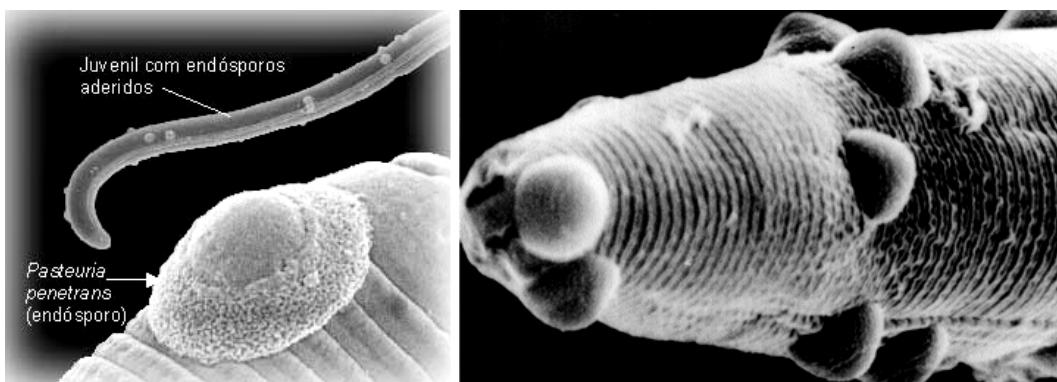


Figura 10.18 – Esporos da bactéria endoparasita *Pasteuria penetrans*, agente do biocontrole de espécies de *Meloidogyne*, vistos aderidos a juvenis infectantes (de S. Ferraz e University of California/Davis).

Como os endósporos de *P. penetrans* são imóveis, para se ter a supressividade de solos infestados é necessário que haja densidade populacional elevada de juvenis de *Meloidogyne* na área, o que facilitaria o encontro entre ambos. Daí, a indicação de uso para solos arenosos e em locais com temperaturas propícias ao bom desenvolvimento do nematoíde, características que favorecem a presença de altas populações. No Brasil,

experimento conduzido no estado do Maranhão, sob temperaturas mais altas, levou à supressividade de solo arenoso infestado por *Meloidogyne javanica* cultivado com jaborandi; já em cultivo de fumo em solo argiloso de Santa Catarina, sob temperaturas mais baixas, não se obteve bom nível de supressividade.

P. penetrans foi a espécie mais estudada durante as últimas três décadas e seus atributos (sobrevivência no solo por longos períodos, alta capacidade reprodutiva, inocuidade a mamíferos, boa resistência a estresses ambientais, ausência de inimigos naturais, ótima “vida de prateleira” sem perda de infectividade dos esporos) a tornaram óbvia candidata a bionematicida já nos anos 1990. Porém, tal objetivo esbarrou em duas sérias limitações: a alta especificidade em relação ao fitonematoide-alvo e a ausência de metodologia para a multiplicação massal *in vitro*. Esta última restrição, impositiva de multiplicação da bactéria *in vivo* (sobre *Meloidogyne* sp., em interação com tomateiro suscetível), vem restringindo as aplicações a campo – em áreas de solo arenoso e de clima tropical - ao chamado método “inoculativo”, ou seja, poucos endósporos são liberados em suspensão sobre o solo ao redor dos sistemas radiculares, ocorrendo a multiplicação intensiva da bactéria nas semanas ou meses seguintes.

Nos Estados Unidos, um primeiro produto, EconemTM, à base de *Pasteuria* sp. (na verdade, *P. usgae*), foi lançado em 2010 pela Pasteuria Bioscience visando ao controle de *Belonolaimus longicaudatus* em campos de golfe, tendo sido, porém, mal avaliado quanto à eficácia em estudos realizados no estado da Flórida no ano seguinte. Em 2013, o bionematicida ClarivaTM, à base de *P. nishizawae*, foi lançado pela empresa Syngenta para o controle do nematoide de cisto da soja, *H. glycines*. Avaliações iniciais de desempenho do produto, quando aplicado isoladamente, em ensaios no estado de Minnesota, ficaram também aquém das expectativas. No Brasil, sob registro especial temporário junto ao MAPA, estão sendo testados isolados de *P. thornei* com o objetivo de uso comercial pela empresa no futuro visando ao biocontrole de *Pratylenchus brachyurus* em diversas culturas.

Quanto às rizobactérias, normalmente encontradas na rizosfera ou no rizoplano das plantas, além de atuarem significativamente como promotoras do crescimento (daí serem chamadas em inglês de PGPR, isto é, *plant growth-promoting rhizobacteria*) podem conferir boa proteção frente a fungos e a outros agentes causais de doenças, inclusive

fitonematoídes. Além da promoção do crescimento vegetal, a antibiose, a competição e até a indução de resistência sistêmica incluem-se entre os possíveis mecanismos de ação das rizobactérias. O efeito positivo no controle de fitonematoídes tem sido enfatizado mais frequentemente para os gêneros *Bacillus* e *Pseudomonas*. No Brasil, estudos destacando marcante redução no número de galhas radiculares induzidas por espécies de *Meloidogyne* em diferentes plantas hospedeiras cujas sementes foram tratadas com isolados de rizobactérias já foram publicados. No Exterior, também se obtiveram resultados animadores de controle para o nematoide de cisto *H. schachtii* em beterraba açucareira e para *R. reniformis* em algodoeiro, comparáveis aos decorrentes de tratamento químico com nematicidas registrados para uso nessas culturas.

Muito interessante e digno de nota o fato de a indução de resistência sistêmica poder ser um dos mecanismos de ação de rizobactérias contra fitonematoídes. Em pesquisa nacional, verificou-se que isolados de *Rhizobium etli*, obtidos da rizosfera de plantas de batata, induziram resistência em tomateiros inoculados frente a *M. javanica*, evidenciada por reduções superiores a 30% determinadas nos números de galhas radiculares e de ovos do nematoide entre os tratamentos envolvidos.

Já foi demonstrado que, como outros organismos antagonistas, as rizobactérias podem atuar sobre diferentes espécies de fitonematoídes presentes numa área tratada, o que constitui aspecto positivo adicional a ser destacado. Alguns produtos à base de rizobactérias, em particular de isolados de *Bacillus pumilus* e *B. subtilis* (Ballad®, Serenade®, Sonata®) já foram, ou continuam sendo, comercializados no Brasil, podendo ser eventualmente incluídos em programas de MIN em combinação com outras técnicas, em especial a incorporação de matéria orgânica.

Comentários finais sobre o biocontrole: cabem alguns informes complementares e uma breve reflexão a respeito do uso do controle biológico de fitonematoídes com inimigos naturais no mundo e, em particular, no Brasil.

Conforme exposto, há uma apreciável gama de organismos antagonistas, ou inimigos naturais, com interesse potencial para emprego no combate a fitonematoídes. Em termos comerciais, no entanto, a lista encurta bastante, ficando restrita a grupo de 40-50 produtos registrados mundialmente. O gênero *Trichoderma* responde por quase metade dos

antagonistas comercializados, sendo seguido por *Bacillus*, *Purpureocillium*, *Pseudomonas* e *Streptomyces*. Dentro desses gêneros, por sua vez, *T. harzianum*, *B. subtilis*, *B. firmus*, *P. lilacinum* e *P. fluorescens* estão entre as espécies mais usadas visando ao desenvolvimento de novos bioprodutos.

Nos últimos cinco anos, em vista do crescente interesse no biocontrole, algumas empresas de menor porte que vinham se dedicando intensivamente ao desenvolvimento de produtos biológicos, inclusive bionematicidas, acabaram adquiridas por “gigantes” da área. Assim, só em 2012-2013, a BASF adquiriu a Becker Underwood, a Bayer CropScience fundiu-se com a Agraquest e a Prophyta e a Syngenta adquiriu a Pasteuria Bioscience.

Para melhor conhecimento sobre os produtos biológicos disponíveis no mundo que apresentam ação direta ou indireta sobre fitonematoídes, no geral à base de fungos ou bactérias, é recomendada consulta da publicação editada em 2012 pela Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (Embrapa) intitulada “Documentos # 88: Produtos comerciais à base de agentes de biocontrole de doenças de plantas” (ver a referência na literatura ao final deste capítulo), também acessível como arquivo PDF para salvamento em <http://www.infoteca.cnptia.embrapa.br/bitstream/doc/930378/1/Doc881.pdf>. Apesar de que produtos comerciais entram e saem do mercado com certa frequência e que muitas vezes são detentores apenas de registros temporários restritos a poucas culturas, a lista contida na publicação citada serve como boa referência para a obtenção de dados sobre suas características gerais, modos de ação, formulações, doses e culturas indicadas para uso, países onde são comercializados e outros.

Além da publicação mencionada no parágrafo anterior, outra leitura essencial a respeito do biocontrole de fitonematoídes é a da segunda edição do livro “Biological Control of Plant-Parasitic Nematodes” de G. R. Stirling, datada de 2014, em especial de seu capítulo 12, intitulado “Biological products for nematode management”. Trata-se de excepcional revisão comentada a respeito do estado da arte dos produtos comerciais já disponíveis ou em desenvolvimento visando ao manejo de fitonematoídes ao redor do mundo. Uma análise isenta e detalhada sobre os prós e contras dos bionematicidas de maior potencial de uso na atualidade, preparada por pesquisador de larga experiência no trato do assunto e notório especialista em estudos sobre a bactéria *Pasteuria penetrans*. Tal leitura, muito provavelmente, virá reforçar a percepção aqui expressa de que o biocontrole de

fitonematoídes é tarefa bastante complexa, indiferente aos agentes biológicos pensados para uso nos programas de manejo (*Arthrobotrys*, *Purpureocillium*, *Streptomyces*, *Rhizobium*, *Trichoderma*, *Pasteuria*, *Pochonia*...), contrapondo-se aos seus vários atributos uma série de limitações ligadas à sua produção em larga escala, à sua vida de prateleira, à sua especificidade quanto ao fitonematoíde-alvo, à sua perda de eficácia sob determinadas condições ambientais e muitas outras.

Um bom exemplo, discutido no referido capítulo, é o caso do Econem®, produto formulado à base de *Pasteuria usgae* lançado em 2010 para controle de *Belonolaimus longicaudatus* em campos de golfe, que não confirmou a campo os bons resultados dos testes em laboratório e sob condições controladas. Como se sabe, por muitos anos as bactérias do gênero *Pasteuria* foram multiplicadas de modo massal apenas por cultivo *in vivo*, conseguindo-se, porém, na década passada, também o cultivo *in vitro* através do uso de fermentadores, o que supostamente tornaria viável seu emprego comercial. Ocorre que, como sugerido por Stirling, algumas características dos esporos da bactéria, como o tamanho e a aderência ao nematoíde, podem ter sido modificadas e afetadas negativamente com a mudança do sistema de produção *in vivo* para *in vitro*, causando a discrepância nos resultados obtidos; só esse aspecto parece mais do que suficiente para evidenciar o grau de dificuldade embutido no assunto.

Apesar de tudo, também Stirling continua a acreditar na possibilidade de se alcançar maior sucesso no controle de fitonematoídes com bioproductos do que aquele já atingido até o momento, para isso sendo necessária a continuidade dos estudos por pesquisadores não só das empresas comerciais envolvidas como de outras instituições.

Da mesma forma como se constata, agradavelmente por sinal, que o emprego do controle biológico com inimigos naturais, usualmente associado a outras técnicas, vem crescendo na área de manejo de fitonematoídes nos últimos dez anos, há de se frisar que tal expansão, pelo menos no Brasil, tem sido caracterizada por certo desarrumo e feita aos atropelos, o que causa alguma preocupação. A verdade é que, após tantos anos de pesquisas com resultados promissores e a formulação de expectativas favoráveis em relação ao uso do biocontrole no MIN, em poucos anos uma apreciável quantidade de produtos nessa linha - nem sempre com identificação adequada de seus componentes, dos fabricantes, do modo de ação e do registro legal junto aos órgãos governamentais - foi disponibilizada no mercado,

motivando certa confusão entre os agricultores e mesmo fitossanitaristas. Teme-se que tal situação indesejável possa vir a se tornar causa de relatos de baixa eficiência ou até de ineficácia de produtos usados como bionematicidas sob condição de campo nos próximos anos, com inevitáveis implicações negativas na recomendação futura dessa importante e eficiente técnica.

10.3. O MIN na atualidade

O manejo integrado de nematoides fitoparasitas (MIN) é hoje uma realidade no âmbito da Agricultura mundial. Se havia clara predominância de emprego de apenas dois ou três métodos de controle de fitonematoídes até as décadas de 1960 e 1970, nos dias atuais a situação se modificou muito.

Por um lado, tem-se que algumas técnicas usadas no passado hoje estão quase completamente esquecidas e, por outro, que novas tecnologias possibilitaram o advento de medidas que agora são adotadas com frequência. Mas, acima disso, impõe-se realçar que atualmente se tornou corriqueira a programação do manejo de fitonematoídes com base no emprego de diversas técnicas, e não mais apoiada em somente uma ou duas.

Na literatura nematológica brasileira, como na mundial, se encontram muitos exemplos dessa moderna tendência. Nas culturas anuais, seja no sistema de plantio convencional ou no plantio direto, recorre-se hoje à integração dos métodos varietal, cultural, biológico e químico de controle de fitonematoídes para a formulação de estratégias que permitam manejo eficiente de diferentes espécies presentes numa gleba infestada. E aqui se incluem até as situações de maior complexidade, como a ocorrência de formas migradoras e sedentárias em populações mistas. Também nos principais cultivos perenes, mormente de clima tropical e subtropical, o uso quase exclusivo de produtos químicos nematicidas no controle de *Meloidogyne* e outros fitonematoídes já constitui mero registro histórico, sendo o manejo atual baseado, tanto quanto possível, na utilização dessa técnica em associação com plantio de cultivar resistente/tolerante, com plantio intercalar de culturas não hospedeiras ou antagonistas, com a incorporação de matéria orgânica ao solo e outras medidas.

Se a realidade dos tempos atuais proporciona, de certa forma, maior conforto aos fitossanitaristas e fitonematologistas por ocasião do planejamento do manejo, há de se

lembra que essa tarefa nunca será fácil, pois cada situação de ocorrência de nematosses a campo irá sempre representar um caso à parte a ser analisado. Sim, será necessário que se identifique devidamente a espécie presente (ou as espécies presentes!), que se conheçam suas principais características bioecológicas, seu modo de alimentação, seu círculo de hospedeiros e que se reúnam várias outras informações a seu respeito antes de se cogitar as ações a serem priorizadas no controle integrado.

Além disso, o manejo terá de ser pensado por vários anos, numa linha de continuidade, pois as medidas adotadas podem ter efeitos de intensidades diferentes sobre as espécies presentes e, com o passar do tempo, tornar-se evidente a necessidade de alterar o esquema para corrigir eventuais distorções observadas. Os casos de *P. brachyurus*, que se tornou evidente problema sanitário na sojicultura do Centro-Oeste em decorrência de aplicação de manejo voltado a outros fitonematoides ocorrentes na região, e de *Tubixaba tuxaua*, espécie tida como de vida livre e que vem sendo apontada nos últimos anos como possível nova ameaça a alguns importantes cultivos nacionais (fig. 10.19), bem ilustram e corroboram essa afirmação.

Não à toa, historicamente, o manejo tem sido considerado o “calcanhar de Aquiles” da Nematologia de Plantas.



Figura 10.19 – “Reboleira” em lavoura de soja, com plantas mal crescidas e muitas falhas nas linhas de cultivo, possivelmente devida à presença da espécie *Tubixaba tuxaua* (de N. A. Ribeiro).

Literatura consultada e/ou sugerida para leitura

Atkinson, H.J.; P.E. Urwin; R.S. Hussey, 2009. Plant biotechnology and control. In: *Root-knot nematodes* (Perry, R.N; M. Moens; J.L Starr, Eds.) pp. 338-362. Wallingford, CABI.

- Campos, V.P.; J.T. Souza; R.M. Souza, 1998.** Controle de fitonematoídes por meio de bactérias. *Revisão Anual de Patologia de Plantas* 6:285-327.
- Carneiro, R.M.D.G.; M.R.A. Almeida; R.S. Braga; C.A. Almeida; R. Goria, 2006.** Primeiro registro de *Meloidogyne mayaguensis* parasitando plantas tomate e pimentão resistentes à meloidoginose no estado de São Paulo. *Nematologia Brasileira* 30:81-86.
- Crow, W.T; J.E. Luc; R.M. Giblin-Davis, 2011.** Evaluation of Econem™, a formulated *Pasteuria* sp. Bionematicide for Management of *Belonolaimus longicaudatus* on Golf Course Turf. *Journal of Nematology* 43(2):101-109.
- Daulton, R.A.C. & W.M. Stokes, 1951.** High frequency electric currents kill eelworm. *Rhodesian Tobacco Journal* 3:108-109.
- De Waele, D. & A. Elsen, 2002.** Migratory endoparasites: *Pratylenchus* and *Radopholus* species. In: *Plant resistance to parasitic nematodes* (Starr, J.L., R. Cook; J. Bridge, eds.) pp. 175-206. Wallingford, CABI.
- Dias, W.P.; J.F.V. Silva; A. Garcia; G.E.S. Carneiro, 2007.** Nematóides de importância para a soja no Brasil. In: *Boletim de Pesquisa da Soja* (Fundação MT, Ed.) pp. 173-183. Rondonópolis, Fundação MT.
- Dias, W.P. ; J.F.V. Silva; G.E.S. Carneiro; A. Garcia; C.A.A. Arias, 2009.** Nematóide de cisto da soja: biologia e manejo pelo uso da resistência genética. *Nematologia Brasileira* 33:1-16.
- Dinardo-Miranda, L.L., 2015.** Manejo de nematoídes em cana de açúcar. XXXII Congresso Brasileiro de Nematologia. Anais. 15-19 de junho, Londrina, SBN/IAPAR.
- Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, 2012.** Documentos # 88: *Produtos comerciais à base de agentes de biocontrole de doenças de plantas*. Jaguariúna, Embrapa Meio Ambiente.
- Ferraz, S.; L.G. Freitas; E.A. Lopes; C.R. Dias-Arieira, 2010.** *Manejo sustentável de fitonematoídes*. Viçosa, Editora UFV.
- Hernández, M.A. & L. Hidalgo-Díaz, 2008.** KlamiC®: bionematicida agrícola producido a partir del hongo *Pochonia chlamydosporia* var. *catenulata*. *Revista Protección Vegetal* 23(2),131-134.
- Inomoto, M.M. & G.L. Asmus, 2008.** Manejo de nematoídes na cultura da soja no Mato Grosso. In: *Boletim de Pesquisa da Soja*, pp. 161-169. Rondonópolis, Fundação MT.

- Ito, D.S., 2010.** *Tecnologia “kit de cultivares de café resistentes aos nematoides” na viabilização da cafeicultura em áreas infestadas.* Universidade Estadual de Londrina, Tese de Doutorado, 64p.
- Kanayama, F.S.; G.H. Sera; T. Sera; J.S. da Mata; P.M. Ruas; D.S. Ito, 2009.** Progêneres de *Coffea arabica* cv. IPR 100 com resistência ao nematoide *Meloidogyne incognita* raça 1. *Ciência e Agrotecnologia* **33**:1321-1326.
- Lamovsek, J.; G. Urek; S. Trdan, 2013.** Biological control of root-knot nematodes: microbes against the pests. *Acta agriculturae Slovenica* **101**:263-275.
- Lopes, E.A.; S. Ferraz; P.A. Ferreira; L.G. Freitas; O.D. Dhingra; C.G. Gardiano; S.L. Carvalho, 2007.** Potencial de isolados de fungos nematófagos no controle de *Meloidogyne javanica*. *Nematologia Brasileira* **31**:78-84.
- Luangsa-Ard, J.; J. Houbraken; T. van Doorn; S.B. Hong; A.M. Borman; N.L. Hywel-Jones; R.A. Samson, 2011.** *Purpureocillium*, a new genus for the medically important *Paecilomyces lilacinus*. *FEMS Microbiol. Lett.* **321**(2):141-149.
- McSorley, R.; D.W. Dickson; J.A. Brito; R.C. Hochmuth, 1994.** Tropical rotation crops influence nematode densities and vegetable yields. *Journal of Nematology* **26**:308-314.
- Moens, M. & R.N. Perry, 2009** - Migratory Plant Endoparasitic Nematodes: A Group Rich in Contrasts and Divergence. *Annual Review of Phytopathology* **47**:313-332.
- Monteiro, A. R., 1981.** Não se deve “plantar” nematóides. *Sociedade Brasileira de Nematologia, Publicação* # **5**:13-20.
- Myers, R.F. & V.H. Dropkin, 1959.** Impracticability of control of plant parasitic nematodes with ionizing radiations. *Plant Disease Reporter* **43**:311-313.
- Novaretti, W.R.T.; L.G.E. Lordello; E.J. Nelli; G. Wenig Filho, 1978.** Viabilidade econômica do nematicida Carbofurano na cultura da cana-de-açúcar. *Publicação da Sociedade Brasileira de Nematologia*, **3**:117-131.
- Perry, R.N. & M. Moens, 2006.** *Plant Nematology*. Wallingford, CABI.
- Potter, B.; S. Chen; P. Glogoza; R. Miller, 2015.** A 2014 multi-site field study on the effects of Clariva seed treatment on soybean yield and SCN reproduction. University of Minnesota, Extension Service Document, 4p.
- Roberts, P.A., 1992.** Current status of the availability, development, and use of host plant resistance to nematodes. *Journal of Nematology* **24**:213–227.

- Roberts, P.A., 2002.** Concepts and consequences of resistance. In: *Plant resistance to parasitic nematodes* (Starr, J.L.; Cook, R.; Bridge, J., Eds.) pp. 23-41. Wallingford, CABI.
- Rodriguez-Kábana, R.; G. Morgan-Jones; B.O. Gintis, 1984.** Effect of chitin amendments to soil on *Heterodera glycines*, microbial populations, and colonization of cysts by fungi. *Nematropica* 14:10-25.
- Sikora R.A.; J. Bridge; J.L. Starr, 2005.** Management practices: an overview of integrated nematode management technologies. In: *Plant Parasitic Nematodes in the Subtropical and Tropical Agriculture* (Luc, M.; R.A. Sikora; J. Bridge, Eds.) pp. 793-825. Wallingford, CABI.
- Starr, J.L.; J. Bridge; R. Cook, 2002.** Resistance to plant-parasitic nematodes: history, current use and future potential. In: *Plant resistance to parasitic nematodes* (Starr, J.L.; Cook, R.; Bridge, J., Eds.) pp. 1-21. Wallingford, CABI.
- Stirling, G.R. (Ed.), 2014.** Obligate parasites of nematodes: viruses and bacteria in the genus *Pasteuria*. In: *Biological control of plant-parasitic nematodes*. pp. 193-223. Wallingford, CABI, 2nd ed.
- Yu, Y.T.; H.L. Liu; A.G. Zhu; G. Zhang; L.B. Zeng; S.D. Xue, 2012.** A Review of Root Lesion Nematode: Identification and Plant Resistance. *Advances in Microbiology* 2:411-416.

11. A classificação dos nematoides, com ênfase aos fitoparasitas

11.1. Introdução

A identificação dos nematoides obtidos de amostras de solo e/ou raízes coletadas em área agrícola sob suspeição de ocorrência de nematoses constitui etapa essencial ao planejamento do programa de manejo a ser aplicado futuramente no local. Nesse processo, um primeiro passo consiste da determinação dos percentuais de nematoides fitoparasitas (ou fitonematoides) e de vida livre (de outros hábitos alimentares) ocorrentes nas amostras. Em seguida, entre os fitonematoides, identificam-se os vários gêneros presentes e definem-se aqueles tidos como problemáticos para a cultura plantada na área; por fim, para estes, são realizadas as identificações dos *taxa* ao nível de espécie e estimados os seus níveis populacionais. Apenas de posse de tais dados, será possível uma análise adequada dos métodos mais indicados para uso integrado na área visando, a um só tempo, à otimização do controle ao menor custo e segundo os preceitos da sustentabilidade ambiental.

Quando se fala em reconhecimento ou identificação de nematoides e de outros tipos de seres vivos, de pronto se pensa em Taxonomia e em Sistemática. A Taxonomia tem sido definida como “a ciência que trata, fundamentalmente, do reconhecimento dos *taxa*”, enquanto a Sistemática “consiste no método de classificação dos *taxa* em um sistema hierárquico, incluindo a definição de grupos e estabelecendo as suas posições relativas dentro do sistema”. Na verdade, ambas dizem respeito ao mesmo tema, sombreiam-se em muitos aspectos e, com frequência, são tratadas como uma coisa só.

A Taxonomia de nematoides ganhou destaque a partir da metade do século XIX, época em que extensas monografias foram publicadas, principalmente na Europa, incluindo numerosas descrições de espécies de vida livre e zooparasitas. Isso teve continuidade no século XX, sendo que, a partir da década de 1930, intensificaram-se as publicações sobre os nematoides parasitas de plantas, com as descrições de muitos gêneros e espécies. Em todo esse período, a Taxonomia se baseou no chamado “método clássico”, isto é, em descrições dos gêneros e espécies de nematoides apoiadas quase exclusivamente nas características morfológicas e morfométricas dos espécimes. Entre os caracteres morfológicos usados mais comumente estavam as formas do corpo, da região caudal, do estoma, de alguns órgãos sensoriais (anfidios, fasmídios), dos espícululos e demais anexos do sistema reprodutor

masculino, do estilete bucal (quando presente), das ornamentações da cutícula e outras, bem como os tipos de organização do esôfago e do sistema reprodutor feminino. Entre os caracteres morfométricos, referentes a relações entre diferentes medidas tomadas no corpo do nematoide, destacavam-se os tradicionais valores demanianos (a,b,c), além de V, c' e outros. A partir dos anos 1970, passou-se a dispor da microscopia eletrônica de varredura (MEV) como ferramenta auxiliar no estudo das características morfológicas externas dos nematoides, sendo sua utilização nos estudos taxonômicos incorporada rapidamente.

O método clássico, apesar de sua indiscutível relevância, principalmente histórica, teve sempre, entre seus aspectos negativos, o fato de comportar considerável grau de subjetividade nas identificações, pois requer apreciável experiência do nematologista. Tendo em vista essa restrição e o fato de que os *experts* em Taxonomia hoje são muito poucos em todo o mundo, a sua utilização isolada para lastrear as descrições de novos *taxa* não tem sido mais aceita. De fato, atualmente, para que um novo gênero ou espécie tenha a sua descrição publicada em periódicos científicos, além do emprego do método clássico tem sido exigida também a utilização de outras técnicas. E quais métodos seriam esses?

A verdade é que já a partir da década de 1960, dadas as limitações do método clássico, outras técnicas passaram a ser tentativamente avaliadas nos estudos taxonômicos sobre nematoides. Uma das primeiras foi a Taxonomia Numérica ou Análise Fenética, sistema de classificação biológica baseado nas semelhanças e diferenças morfológicas e fisiológicas que os organismos estabelecem entre si, não considerando suas relações de ancestralidade (= filogenéticas); no geral, não se mostrou satisfatória ou conclusiva, embora alguns de seus procedimentos, como a análise multivariada e de agrupamentos (= *clusters*), tivesse propiciado adequada discriminação específica em alguns gêneros de fitonematoides, como *Rotylenchus*.

Seguiu-se a Cladística, método baseado na genealogia. A realização de análises comparativas diversas apoiadas em uma série de caracteres dos nematoides previamente definidos como de dois tipos opostos, a saber, ancestral (= plesiomórficos) ou derivado (= apomórficos), permitia uma classificação sistematizada final fundamentada em suas relações filogenéticas. Tal método se mostrou robusto em expressivo número de estudos conduzidos nas últimas três décadas, e, em vista disso, a sua incorporação à Nematologia já é uma realidade. Paralelamente a essas técnicas citadas, nos anos 1970 e principalmente

1980, desenvolveram-se métodos baseados na Citogenética visando à identificação de nematoides. Nesses casos, o estudo aprofundado do modo de reprodução e do cariótipo (número cromossômico incluído) se revelou particularmente eficiente na discriminação dos *taxa* filiados a dois importantes grupos de fitonematóides, quais sejam, os chamados nematoides de galhas (gênero *Meloidogyne*) e de cistos (gêneros *Globodera* e *Heterodera*). O seu emprego persiste até hoje, embora não de modo tão intensivo quanto o de outros.

Não obstante os vários métodos complementares ao “método clássico” ora alistados, aqueles que efetivamente “vieram para ficar” foram os ligados à Bioquímica e à Biologia Molecular. Após tímida utilização inicial durante os anos 1980, os métodos bioquímicos de análise protéica, em especial as técnicas de eletroforese de isoenzimas, tornaram-se rapidamente ferramentas de emprego rotineiro na descrição de novos *taxa* de nematoides; nos dias atuais, o uso delas extrapolou a área taxonômica e se expandiu a muitos laboratórios de análises nematológicas, embora, por razões de ordem econômica, nestes ainda não representem técnica de rotina. Da mesma forma, diversas técnicas baseadas na análise de DNA foram paulatinamente desenvolvidas a partir dos anos 1990 (RFLP, RAPD, DNA-satélites etc.), logo evidenciando o enorme potencial da Biotecnologia em contribuir para o progresso nos estudos taxonômicos envolvendo fitonematóides. Já neste século, os métodos de sequenciamento genético, particularmente da região do ITS do DNA ribossômico, passaram a ser empregados, fornecendo subsídios decisivos a análises filogenéticas mais abrangentes dentro do filo Nematoda e facilitando o reconhecimento de importantes espécies de fitonematóides através da técnica de PCR.

O dinamismo na agregação de novas técnicas úteis à identificação de nematoides se acentuou ainda mais nos últimos dez anos, com sucessivos métodos inovadores sendo dados a conhecer. Exemplo dos mais recentes, nessa linha, é o chamado código de barras do DNA, ou *barcode*, em inglês.

Em resumo, hoje em dia, nos estudos taxonômicos no âmbito da Nematologia, tem sido estimulada a integração entre o método clássico e outros considerados mais avançados e precisos, especialmente os bioquímicos e os moleculares. O que é mais relevante de se dizer é que uns e outros possuem atributos e limitações, de modo que a prática da chamada “taxonomia integrativa” se afigura como o caminho ideal. Na literatura nematológica, há vários textos em que os diversos métodos – que não o clássico - usados para a identificação

de fitonematoídes, ora mencionados de passagem, são adequadamente descritos, *razão pela qual tais tópicos não serão aqui detalhados*. Alguns desses textos estão citados ao final deste capítulo na forma de referências bibliográficas.

11.2. Classificação simplificada de Nematoda

Muitos esquemas de classificação foram propostos para Nematoda ao longo do tempo, contemplando sucessivas atualizações à sistemática do filo à medida que novos subsídios, taxonômicos e/ou filogenéticos, se incorporaram ao acervo nematológico internacional. Alguns eram abrangentes, tratando de todo o filo, outros bem mais restritos, enfatizando apenas determinados grupos (como as formas zooparasitas, por exemplo, ou, entre os fitonematoídes, tão somente as formas parasitas de órgãos aéreos de plantas).

Em 1998, um grupo de cientistas liderado por M. L. Blaxter publicou artigo em que a Sistemática de Nematoda foi amplamente revista com base nos significativos avanços filogenéticos providos pelas técnicas biomoleculares; tal trabalho científico representou, sem dúvida, um marco importante relativamente ao assunto. A partir de então, novos arranjos classificatórios foram publicados paulatinamente, merecendo destaque os de DeLey e Blaxter (2002) e, no tocante aos fitonematoídes, os de Siddiqi (2000) e de Decraemer e Hunt (2006), sendo este último o adotado nesta publicação e constando na tabela 11.1, apresentada a seguir. Esse esquema de classificação foi simplificado a partir de Siddiqi (2000) e nele figuram tanto formas comprovadamente fitoparasitas e responsáveis por perdas econômicas como apenas suspeitas de causarem danos a plantas cultivadas.

A Taxonomia e a Sistemática, vale lembrar, são áreas muito dinâmicas e os sistemas de classificação, para se manterem válidos e úteis, necessitam passar por frequentes revisões e sofrer constantes atualizações; um exemplo está na família Pratylenchidae, à qual foi incorporado, em 2009, um novo gênero, *Apratylenchus*, para conter duas novas espécies (*A. vietnamensis* e *A. binhi*) cujas fêmeas maduras adquirem a forma de clava, perdendo a mobilidade e se tornando sedentárias; tal característica, que foge ao padrão morfológico e comportamental dos demais pratilenquídeos, exceto os membros de *Achlysiella* e de *Nacobbus*, acabou motivando também a criação de uma nova subfamília – Apratylenchinae – para abrigar esse novo gênero. Portanto, é preciso estar atento frente às novidades!

Na tabela, estão grafados em negrito os gêneros que contêm espécies consideradas mais prejudiciais à Agricultura e já foram assinalados no Brasil, tendo sido abordados em sua grande maioria nos capítulos anteriores desta publicação.

Tabela 11.1. Classificação simplificada do filo Nematoda enfatizando os *taxa* tidos como fitoparasitas ou suspeitos de fitoparasitismo.

Filo Nematoda

Classe Enoplea

Subclasse Dorylaimia

Ordem Dorylaimida

Subordem Dorylaimina

Família Longidoridae

Gêneros

Australodorus *Paralongidorus* ***Xiphinema***

Longidorus *Paraxiphidorus*

Longidoroides *Xiphidorus*

Subclasse Enoplia

Ordem Triplonchida

Subordem Diphtherophorina

Família Trichodoridae

Gêneros

Allotrichodorus *Monotrichodorus* ***Trichodorus***

Ecuadorus ***Paratrichodorus***

Classe Chromadorea

Subclasse Secernentia

Ordem Rhabditida

Subordem Tylenchina

Superfamília Sphaerularioidea

Família Anguinidae

Gêneros

<i>Anguina</i>	<i>Orrina</i>	<i>Subanguina</i>
<i>Ditylenchus</i>	<i>Pterotylenchus</i>	

Superfamília Tylenchoidea

Família Dolichodoridae

Gêneros

<i>Amplimerlinius</i>	<i>Macrotylenchus</i>	<i>Sauertylenchus</i>
<i>Belonolaimus</i>	<i>Meiodorus</i>	<i>Scutylenchus</i>
<i>Brachydorus</i>	<i>Merlinius</i>	<i>Telotylenchoides</i>
<i>Bitylenchus</i>	<i>Morulaimus</i>	<i>Telotylenchus</i>
<i>Carpodorus</i>	<i>Nagelus</i>	<i>Trichotylenchus</i>
<i>Dolichodorus</i>	<i>Neodolichodorus</i>	<i>Trophurus</i>
<i>Geocenamus</i>	<i>Neodolichorhynchus</i>	<i>Tylenchorhynchus</i>
<i>Ibipora</i>	<i>Paratrophurus</i>	<i>Uliginotylenchus</i>
<i>Histotylenchus</i>	<i>Quinisulcius</i>	

Família Hoplolaimidae

Gêneros

<i>Acontylus</i>	<i>Senegalonema</i>	<i>Dolichodera</i>
<i>Aorolaimus</i>	<i>Verutus</i>	<i>Ekphymatodera</i>
<i>Aphasmatylenchus</i>	<i>Afenestrata</i>	<i>Globodera</i>
<i>Bilobodera</i>	<i>Atalodera</i>	<i>Heterodera</i>
<i>Helicotylenchus</i>	<i>Bellodera</i>	<i>Hylonema</i>
<i>Peltamigratus</i>	<i>Betulodera</i>	<i>Meloidodera</i>
<i>Hoplolaimus</i>	<i>Cactodera</i>	<i>Punctodera</i>
<i>Rotylenchulus</i>	<i>Cameolodera</i>	<i>Rhizonema</i>
<i>Scutellonema</i>	<i>Cryphodera</i>	<i>Sarisodera</i>

Família Meloidogynidae

Gêneros

<i>Bursadera</i>	<i>Meloidogyne</i>	<i>Meloineema</i>
------------------	---------------------------	-------------------

Família Pratylenchidae

Gêneros

<i>Achlysiella</i>	<i>Hirschmanniella</i>	<i>Pratylenchus</i>	<i>Zygotylenchus</i>
<i>Apratylenchoides</i>	<i>Hoplotylus</i>	<i>Radopholoides</i>	<i>Zygradus</i>
<i>Apratylenchus</i>	<i>Pratylenchoides</i>	<i>Radopholus</i>	<i>Nacobbus</i>

Família Tylenchidae

Gêneros

<i>Atylenchus</i>	<i>Duosulcius</i>	<i>Filenchus</i>	<i>Pleurotylenchus</i>
<i>Basiria</i>	<i>Ecphyadophora</i>	<i>Gracilancea</i>	<i>Tanzanius</i>
<i>Boleodorus</i>	<i>Ecphyadophoroides</i>	<i>Malenchus</i>	<i>Thada</i>
<i>Cephalenchus</i>	<i>Epicharinema</i>	<i>Miculenchus</i>	<i>Tylenchus</i>
<i>Coslenchus</i>	<i>Eutylenchus</i>	<i>Ottolenchus</i>	<i>Tyloedorus</i>

Superfamília Criconematoidea

Família Criconematidae

Gêneros

<i>Bakernema</i>	<i>Neolobocriconema</i>	<i>Caloosia</i>
<i>Criconema</i>	<i>Ogma</i>	<i>Hemicaloosia</i>
<i>Criconemoides</i>	<i>Xenocriconemella</i>	<i>Colbranium</i>
<i>Discocriconemella</i>	<i>Hemicriconemoides</i>	
<i>Lobocriconema</i>	<i>Hemicycliophora</i>	

Família Tylenchulidae

Gêneros

<i>Meloidoderita</i>	<i>Trophotylenchulus</i>	<i>Tylenchocriconema</i>	<i>Paratylenchus</i>
<i>Sphaeronema</i>	<i>Tylenchulus</i>	<i>Cacopaurus</i>	

Superfamília Aphelenchoidea

Família Aphelenchoididae

Gêneros

<i>Aphelenchoides</i>	<i>Schistonchus</i>	<i>Bursaphelenchus</i>
------------------------------	---------------------	-------------------------------

*: classificação simplificada a partir de Siddiqi (2000) e amplamente baseada em Decraemer & Hunt (2006), com atualizações eventuais.

11.3. Diagnoses das principais famílias que congregam fitonematoïdes

A seguir, são apresentadas diagnoses – apoiadas no método clássico de identificação - para cada uma das famílias listadas na tabela 11.1, com ênfase às características morfológicas mais relevantes dos gêneros de maior importância econômica.

Família Longidoridae: (fig. 11.1) corpo longo (1,2-6,5 mm em *Xiphinema* e até acima de 8 mm em *Longidorus*) a muito longo (mais de 12 mm em *Paralongidorus*); região labial destacada ou contínua com o corpo; abertura anfidal de formatos variáveis (poro diminuto a bolsa, em *Longidorus*; fenda transversal ou estribo invertido, em *Xiphinema*); odontoestilete longo lembrando agulha com anel-guia em posição bem anterior (*Longidorus*, *Paralongidorus*) ou se assemelhando a espada com anel-guia em posição mais posterior (*Xiphidorus*, *Xiphinema*, *Paraxiphidorus*); odontóforo com nódulos evidentes, bem visíveis (*Xiphinema*) ou inconsícuos na base (*Longidorus*); esôfago dorilaimoide com porção cilíndrica mais alargada de luz trirradiada contendo as glândulas esofagianas; núcleo da glândula esofágiana dorsal menor (*Longidorus*, *Xiphidorus*) ou maior (*Xiphinema*) do que os das glândulas subventrais; fêmeas di(anfí)delfas, as vezes com o ramo genital anterior menor do que o posterior (pseudomonodelfas), ou ainda mono(opisto)delfas (*Xiphinema*); ovários reflexos; uma estrutura esclerotizada, o órgão-Z, pode eventualmente ocorrer no útero (*Xiphinema*); cauda da fêmea de formas variáveis, de hemisférica a filiforme; machos diórquios, com os testículos opostos; espículos bem desenvolvidos, curvados ventralmente; número variável (1-20) de suplementos mediano-ventrais presentes na região anterior à abertura cloacal; bolsa de cópula ausente.

Família Trichodoridae: (fig. 11.1) cutícula usualmente não expandida (*Trichodorus*) ou claramente expandida (*Paratrichodorus*) em exemplar morto pelo calor ou tratado com fixativo ácido; onquioestilete curvado dorsalmente; esôfago com região posterior mais alargada separada do intestino (*Monotrichodorus*, *Trichodorus*) ou recobrindo em parte o início deste (*Paratrichodorus*); ânus subterminal; fêmeas di(anfí)delfas (*Paratrichodorus*, *Trichodorus*) ou mono(pro)delfas (*Allotrichodorus*, *Ecuadorus*, *Monotrichodorus*); vagina larga, com reforços esclerotizados na parede (*Trichodorus*) ou pequena, com parede simples, delicada (*Paratrichodorus*); machos bem comuns (*Trichodorus*) ou algo raros

(*Paratrichodorus*); bolsa de cópula ausente (*Monotrichodorus*, *Trichodorus*) ou presente, pequena a conspícuia (*Allotrichodorus*, *Paratrichodorus*); espículos curvados ventralmente (*Trichodorus*) ou retilíneos (*Paratrichodorus*).

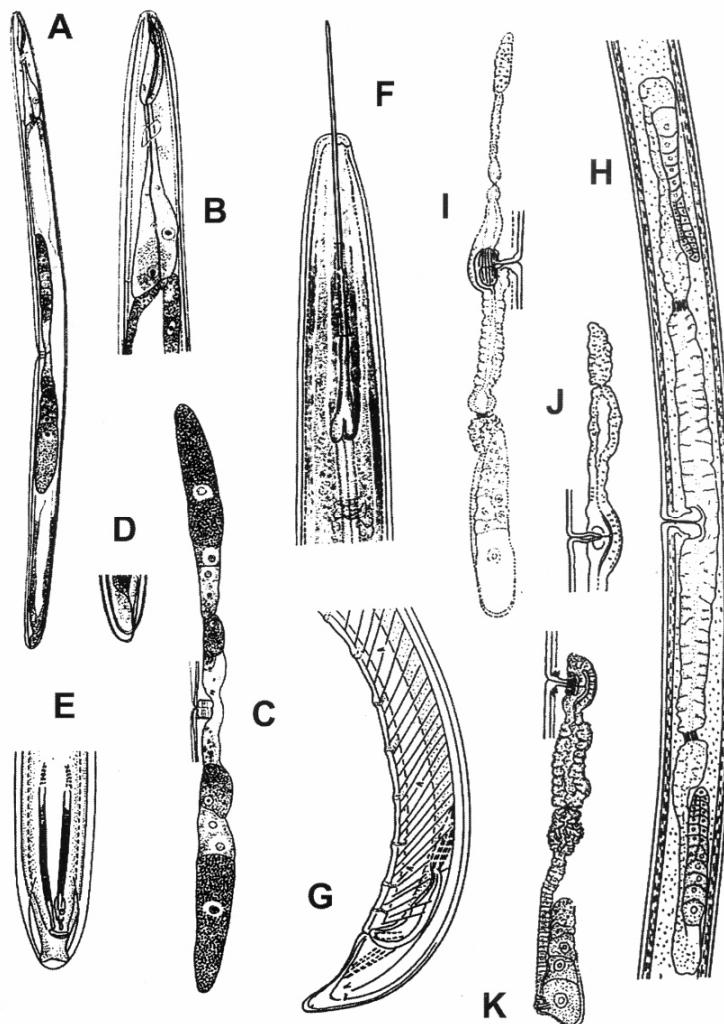


Figura 11.1 – Caracteres morfológicos de Longidoridae e Trichodoridae – *Paratrichodorus*: fêmea (A-D) na íntegra, região anterior, sistema reprodutor e cauda; macho (E), região posterior; *Xiphinema*: fêmea (F,H-K), região anterior e variações na constituição do sistema reprodutor; macho (G), região posterior.

Família Anguinidae: (Fig. 11.2) corpo esguio e bem alongado (*Ditylenchus*) ou levemente expandido nas fêmeas maduras (*Anguina*); comprimento de 1,2-2,2 mm (*Ditylenchus*) ou maior, entre 3 e 5 mm (*Anguina*); região labial baixa; estomatoestilete pequeno e delicado; abertura anfídial em fenda; campo lateral com número variável de incisuras; esôfago tilencoide com bulbo mediano ovoide a esférico e bulbo posterior que raramente recobre o

início do intestino; poro excretor-secretor no geral ao nível do istmo; fêmea mono(pro)delfa com ovário distendido ou reflexo e saco uterino posterior de extensão variável; valor V alto, normalmente; fasmídios ausentes, ou não perceptíveis; machos com bolsa de cópula que não se estende até o término da cauda; região caudal conoide em ambos os sexos, com término pontiagudo.

Família Dolichodoridae: (fig. 11.2) corpo tipicamente esguio (*Tylenchorhynchus*) a robusto (*Belonolaimus*, *Dolichodorus*); comprimento de 0,55-0,75 mm (*Tylenchorhynchus*) a 1,7-3,2 mm (*Belonolaimus*, *Dolichodorus*); região labial baixa, achatada (*Tylenchorhynchus*) ou alta, claramente anelada (*Dolichodorus*) ou não (*Belonolaimus*); campo lateral com 3 (*Dolichodorus*), 4 (*Neodolichodorus*, *Tylenchorhynchus*) ou 1 a 4 (*Belonolaimus*) incisuras; estilete relativamente pequeno, delicado (*Tylenchorhynchus*), ou muito longo, com a ponta bem maior que a haste (*Belonolaimus*, *Dolichodorus*); esôfago tilencoide, com porção posterior alargada não recobrindo o intestino (*Dolichodorus*, *Tylenchorhynchus*) ou com os lobos das glândulas esofágianas recobrindo-o parcialmente (*Belonolaimus*); fêmeas di(anfí) delfas, com ovários distendidos; espermateca arredondada, no geral com espermatozoides; fasmídios punctiformes; cauda de forma variável conforme os diversos gêneros: conoide com anelação transversal evidente (*Tylenchorhynchus*), cilíndrica com término arredondado (*Belonolaimus*) ou conoide, larga, afilando-se abruptamente na metade e terminando em espinho pontiagudo (*Dolichodorus*); macho menor (*Dolichodorus*) ou de igual tamanho (*Belonolaimus*, *Tylenchorhynchus*) ao da fêmea; bolsa de cópula presente, subterminal (*Dolichodorus*) ou estendendo-se por toda a cauda (*Belonolaimus*, *Tylenchorhynchus*).

Em classificações anteriores, *Belonolaimus* e *Tylenchorhynchus* filiavam-se à Belonolaimidae, família que passou a pertencer, como subfamília, a Dolichodoridae.

Família Hoplolaimidae: (fig. 11.2) fêmea madura de forma muito variável, de filiforme (*Helicotylenchus*, *Hoplolaimus*, *Rotylenchus*, *Scutellonema*) a aberrante, lembrando saco (*Globodera*), limão (*Heterodera*), rim (*Rotylenchulus*) etc.; região labial tipicamente alta e reforçada (*Hoplolaimus*, *Rotylenchus*, *Scutellonema*) ou não; estomatoestilete com nódulos basais arredondados, por vezes muito evidentes (*Helicotylenchus*, *Scutellonema*), ou em forma de tulipa (*Hoplolaimus*); esôfago tilencoide com as glândulas esofágianas recobrindo

o início do intestino dorsolateralmente (*Hoplolaimus*, *Rotylenchus*, *Scutellonema*) ou ventrolateralmente (*Helicotylenchus*, *Rotylenchulus*); abertura da glândula esofagiana dorsal na luz do esôfago a distância mais curta (*Heterodera*, *Hoplolaimus*, *Scutellonema*) ou mais longa (*Helicotylenchus*, *Rotylenchulus*) dos nódulos basais do estomatoestilete; fêmeas tanto di(pro)delfas (*Globodera*, *Heterodera*) como di(anfi)delfas (*Helicotylenchus*, *Rotylenchulus*, *Scutellonema*), as vezes com o ramo genital posterior parcialmente atrofiado (*Rotylenchus*); ovários distendidos ou, ocasionalmente, reflexos; fasmídios punctiformes (*Heterodera*, *Helicotylenchus*, *Rotylenchus*, *Rotylenchulus*) ou em escutelos (*Hoplolaimus*, *Scutellonema*); macho com cauda hemisférica sem bolsa de cópula (*Globodera*, *Heterodera*) ou geralmente conoide com bolsa de cópula, evidente (*Helicotylenchus*, *Hoplolaimus*, *Scutellonema*) ou discreta (*Rotylenchulus*), se estendendo por toda a cauda.

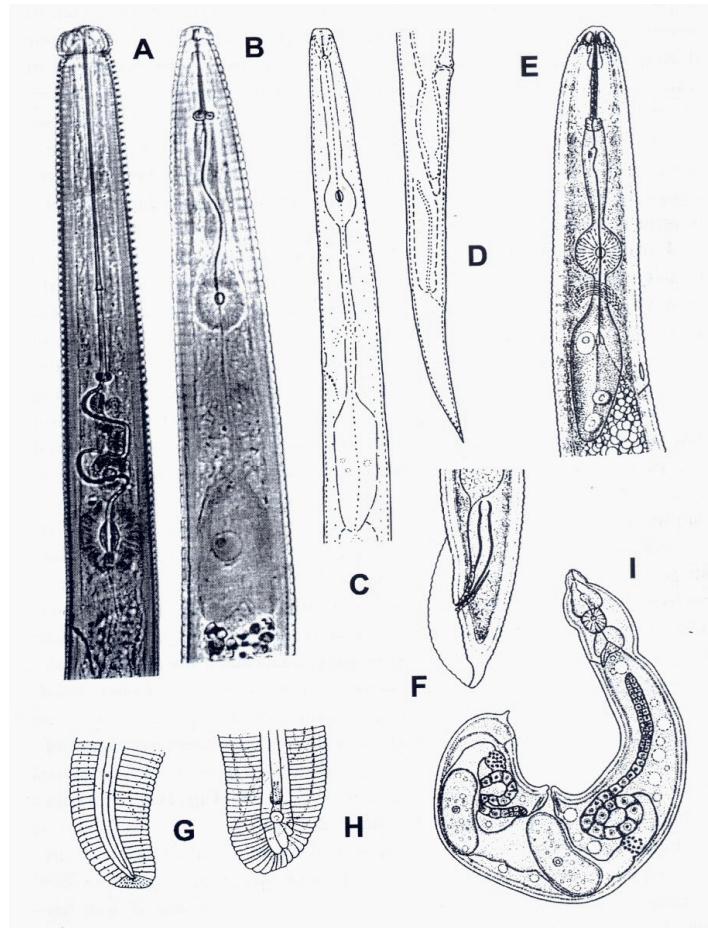


Figura 11.2 - Caracteres morfológicos de Anguinidae, Dolichodoridae e Hoplolaimidae – A,B. região anterior de *Belonolaimus* e *Tylenchorhynchus*; C-D, regiões anterior e posterior de *Ditylenchus*; E-F, região anterior e cauda de macho de *Hoplolaimus*; G-H, fasmídio punctiforme em *Helicotylenchus* e em escutelo em *Scutellonema*; I, fêmea madura de *Rotylenchulus*, com corpo em forma de rim.

Em classificações anteriores, *Globodera*, *Heterodera* e gêneros afins filiavam-se à Heteroderidae, família que passou a pertencer, como subfamília, a Hoplolaimidae.

Família Meloidogynidae: (fig. 11.3) atualmente, com três gêneros, sendo *Meloidogyne* o mais importante e o único aqui destacado; atentar ao fato de que, em classificações mais antigas, *Meloidogyne* se filiava à Heteroderidae; fêmea madura com corpo aberrante, em forma de saco ou pêra, brancacenta; estomatoestilete relativamente pequeno; poro excretor-secretor localizado bem anteriormente, ao nível da base do estilete ou próximo; fêmea di(pro)delfa; glândulas retais bem desenvolvidas; fasmídios punctiformes; machos no geral medindo 1,2 mm ou mais, com corpo tipicamente retorcido e sem bolsa de cópula, numerosos ou raros, monórquios (normais) ou diórquios (sexualmente revertidos).

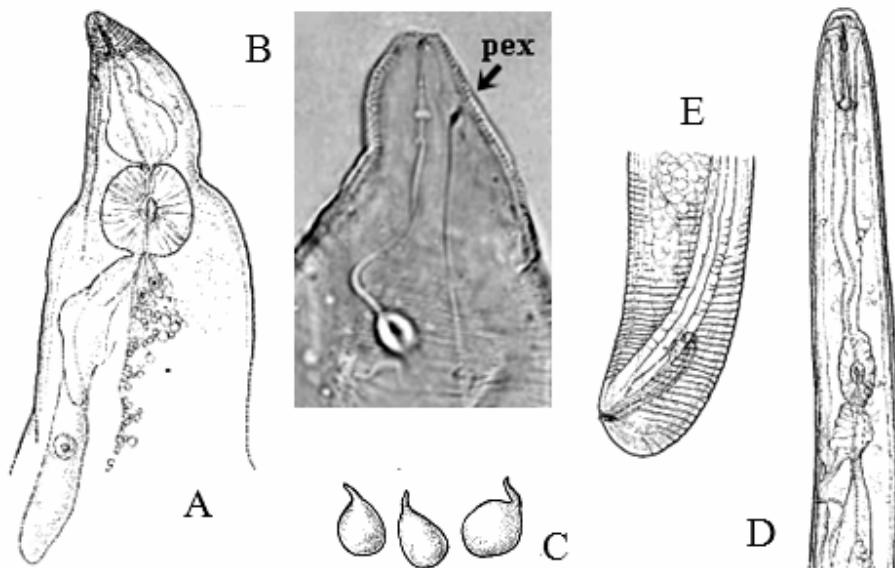


Figura 11.3 – Caracteres morfológicos de Meloidogynidae, com ênfase a *Meloidogyne*: A,B. região anterior de fêmea, onde pex = poro excretor-secretor; C. fêmeas maduras em forma de pêra e de saco; D,E. região anterior e típico retorcimento do corpo do macho como percebido na região posterior.

Família Pratylenchidae: (fig. 11.4) fêmea geralmente filiforme, também obesa (*Nacobbus*), salsichoide (*Achlysiella*) ou clavada (*Apratylenchus*); comprimento no geral inferior a 1,0 mm, mas eventualmente mais longo, de 1,5 a 4,0 mm (*Hirschmanniella*); região labial baixa/achatada e reforçada; estomatoestilete pequeno, inferior a 25 µm, com nódulos basais de forma variável; esôfago tilencoide com lobos das glândulas esofagianas recobrindo a

porção inicial do intestino ventrolateralmente (*Pratylenchus*, *Hirschmanniella*) ou dorsolateralmente (*Radopholus*); fêmeas di(anfí)delfas (*Hirschmanniella*, *Radopholus*) ou mono(pro)delfas, com saco uterino posterior (*Pratylenchus*); espermateca ovoide ou arredondada, evidente nas espécies anfimíticas ou inconspicua nas partenogenéticas; cauda conoide, subcilíndrica ou alongada, com término arredondado provido de projeção (= mucro) pontiaguda (*Hirschmanniella*) ou não; fasmídios punctiformes, sempre na cauda; machos e fêmeas semelhantes na morfologia geral (*Hirschmanniella*, *Pratylenchus*), ou com dimorfismo sexual evidente (*Radopholus*) tendo o macho região labial muito alta, hemisférica, e estomatoestilete diminuto; monórquios, com testículo distendido; bolsa de cópula subterminal (*Hirschmanniella*, *Radopholus*) ou terminal (*Pratylenchus*, *Nacobbus*).

Família Tylenchidae: (grupo bastante diversificado, compreendendo gêneros de interesse reduzido porque as formas são parasitas usuais de pelos radiculares ou camadas superficiais das raízes) comprimento variando de 0,3 a 1,2 mm; região labial nunca expandida, sem reforços visíveis; estomatoestilete medindo de 7 a 110 µm, delicado e com nódulos basais pouco visíveis; esôfago tilencoide, no geral com bulbo mediano fusiforme, com ou sem aparelho valvular, istmo longo e bulbo posterior não recobrindo o início do intestino; fêmeas mono(pro)delfas, raramente di(anfí)delfas, com saco uterino ou não; espermateca bem visível ou inconspicua; macho semelhante à fêmea no aspecto geral; bolsa de cópula adanal, pouco desenvolvida; nos dois sexos, forma da cauda conoide/alongada a filiforme.

Família Criconematidae: (fig. 11.4) fêmea filiforme ou salsichoide; cutícula espessa, por vezes parecendo dupla e lembrando uma bainha (*Hemicycliophora*), com anelação transversal frequentemente nítida (*Criconemoides*) e ornamentações variadas (escamas, espinhos) associadas; campos laterais típicos ausentes; estomatoestilete longo e usualmente muito robusto (*Criconemoides*), mas, as vezes nem tanto (*Hemicycliophora*), sempre com a ponta mais longa que a haste e os nódulos basais; esôfago tilencoide com procorpo e bulbo mediano fundidos e bulbo posterior pequeno, que não se sobrepõe ao intestino; fêmeas mono(pro)delfas, com valor V elevado; machos raros, por vezes desconhecidos, muito diferentes das fêmeas, sem estomatoestilete e com esôfago degenerado; bolsa de cópula ausente ou se estendendo por apenas um terço da cauda.

Família Tylenchulidae: (fig. 11.4) formato variável das fêmeas maduras, de filiforme (*Paratylenchus*) a obesa (*Meloidoderita*, *Tylenchulus*); campo lateral presente, evidente apenas nas formas esguias; região labial sem reforços na parede, de aparência frágil; estomatoestilete delicado, curto, com menos de 30 µm (*Tylenchulus*), a muito longo, com mais de 100 µm (*Cacopaurus*); esôfago tilencoide com procorpo e bulbo mediano fundidos (*Paratylenchus*), ou bem distintos e separados, seguidos de bulbo posterior em forma de garrafa contendo as glândulas esofagianas (*Tylenchulus*); poro excretor-secretor usualmente à altura do istmo, excepcionalmente bem posterior, próximo à vulva (*Tylenchulus*); ânus obscuro ou ausente (*Sphaeronema*, *Tylenchulus*); fêmeas mono(pro)delfas, com vulva em localização bem posterior (*Paratylenchus*, *Tylenchulus*) ou terminal (*Sphaeronema*); machos com esôfago degenerado, não fitoparasitas; bolsa de cópula ausente.

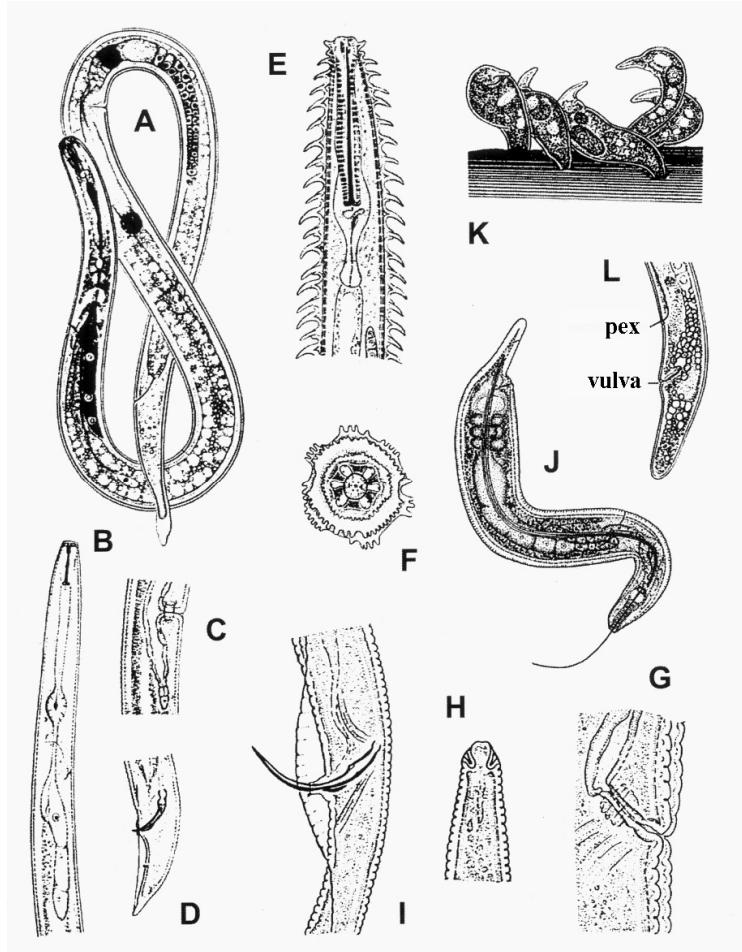


Figura 11.4 – Caracteres morfológicos de Pratylenchidae, Criconematidae e Tylenchulidae – *Radopholus*, fêmea (A); *Pratylenchus*, vistas da fêmea (B,C) e macho (D); *Ogma*, região anterior (E,F); *Hemicycliophora*, detalhes da fêmea (G) e macho (H,I); *Paratylenchus*, fêmea (J); *Tylenchulus*, fêmeas maduras e imatura (K,L)

Um gênero bem próximo de *Paratylenchus*, com estilete bucal mais longo, descrito como *Gracilacus*, não foi aceito por Siddiqi (2000) e Decraemer & Hunt (2006), embora haja vários autores que o considerem válido.

Família Aphelenchoididae: (fig. 11.5) fêmeas sempre filiformes, esguias a muito esguias (*Aphelenchoides*, *Bursaphelenchus*); comprimento do corpo varia de 0,4 a 1,5 mm; região labial alta, no geral levemente destacada do corpo; campo lateral com duas a quatro linhas; estomatoestilete delicado, curto, com menos de 20 µm, com ou sem nódulos basais visíveis; esôfago com bulbo mediano bem distinto, mas sem istmo; glândulas esofagianas presentes logo após o bulbo mediano, como lobos que se projetam sobre o intestino; abertura da glândula dorsal no interior do bulbo mediano, anteriormente ao aparelho valvular (= esôfago afelencoide); fêmea mono(pro)delfa, com ovário distendido; saco uterino posterior no geral bem longo; machos semelhantes às fêmeas na morfologia geral; bolsa de cópula curta e terminal (*Bursaphelenchus*) ou ausente (*Aphelenchoides*); espículos típicos, em espinho de roseira; cauda de comprimento variável em ambos os sexos, conoide com término arredondado ou provido de projeções em forma de espinho (= um ou mais mucros).

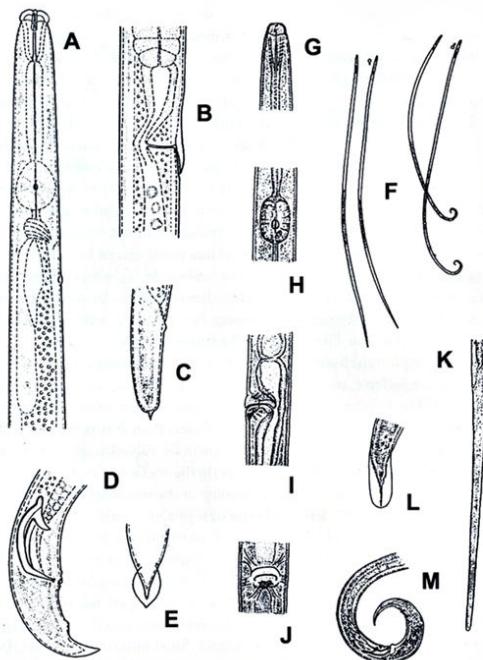


Figura 11.5 – Caracteres morfológicos gerais de Aphelenchoididae: *Bursaphelenchus xylophilus* (A-C) região anterior, vagina/vulva e cauda da fêmea e (D-E) detalhes da cauda do macho; *B. cocophilus* (F) adultos, (G-K) região anterior, bulbo mediano, vagina/vulva e cauda da fêmea e (L-M) detalhes da cauda do macho.

LITERATURA CONSULTADA E/OU SUGERIDA PARA LEITURA

- Blaxter, M.L., P. De Ley, J.R. Garey, L.X. Liu, P. Scheldeman, A. Vierstraete, J.R. Van Flettern, L.Y. MacKay, M. Dorris, M. Frisse, J.T. Vida, W.K. Thomas, 1998.** A molecular evolutionary framework for the phylum Nematoda. *Nature* **392**: 71-75.
- Burrows, P.R., 1995.** The Use of Nucleic Acids to identify Plant Parasitic Nematodes: Advantages and Limitations. In: *International Congress of Tropical Nematology*, Rio Quente, Brazil, *Annals*, Brazilian Nematological Society & Organization of Nematologists of the Tropical America, pp. 318-328.
- Curran, J., 1991.** Application of DNA Analysis to Nematode Taxonomy. In: *Manual of Agricultural Nematology*. (Nickle, W.R. ed). pp. 125-143. Nova York, Marcel Dekker.
- Decraemer, W. & D.J. Hunt, 2006.** Structure and classification. In: *Plant Nematology* (Perry, R.N. & M. Moens Eds.) pp. 3-32. Wallingford, CABI.
- De Ley, P. & M.L. Blaxter, 2002.** Systematic position and phylogeny. In: *The Biology of Nematodes* (Lee, D.L. ed.) pp. 1–30. Londres, Taylor & Francis.
- Fonseca, G.; S. Derycke; T. Moens, 2008.** Integrative taxonomy in two free-living nematode species complexes. *Biol. J. Linnean Society* **94**:737-753.
- Gadea, E., 1973.** Sobre la Filogenia interna de los Nematodos. *Publicacion del Instituto de Biología Aplicada (Barcelona)* **54**: 87-92.
- Hunt, D.J., 1993.** *Aphelenchida, Longidoridae, and Trichodoridae: their Systematics and Bionomics*. Wallingford, CABI.
- Machado, A.C.Z.; K.M.S. Siqueira; J.V. Araujo Filho, 2010.** *Methods and techniques in Plant Nematology*. Saarbrucken, VDM Verlag.
- Maggenti, A.R., 1991.** Nemata: Higher Classification. In: *Manual of Agricultural Nematology*. (Nickle, W.R. ed.). pp. 147-187. Nova York, Marcel Dekker.
- Maggenti, A.R.; M. Luc; D.J. Raski; R. Fortuner; E. Geraert, 1987.** A reappraisal of Tylenchina (Nemata). 2. Classification of the suborder Tylenchina (Nemata: Diplogasteria). *Revue de Nematologie* **10**:135-142.
- Nickle, W.R. & D.J. Hooper, 1991.** The Aphelenchina: Bud, Leaf, and Insect Nematodes. In: *Manual of Agricultural Nematology*. (Nickle, W.R., Ed.). pp. 465-507. Nova York, Marcel Dekker.

Oliveira, C.M.G.; A.R. Monteiro; V.C. Blok, 2011. Morphological and molecular diagnostics for plant-parasitic nematodes: working together to get the identification done. *Tropical Plant Pathology* **36**:65-73.

Perry, R.N. & J.T. Jones, 1998. The use of molecular biology techniques: past, present and future. *Russian Journal of Nematology* **6**:47-56.

Powers, T., 2004. Nematode molecular diagnostics: from bands to barcodes. *Annual Review of Phytopathology* **42**:367-383.

Siddiqi, M.R., 2000. *Tylenchida: parasites of plants and insects*. Wallingford, CABI.

Trinh, P.Q.; L. Waeyenberge; C.N. Nguyen; J.G. Baldwin; G. Karssen; M. Moens, 2009. *Apratylenchus vietnamensis* gen. n., sp. n. and *A. binhi* gen. n., sp. n., sedentary Pratylenchidae from coffee in Vietnam, with proposal of Apratylenchinae subfam. n.. *Nematology* **11**(4):565-581.

Apêndice



A título de informação aos adeptos da Nematologia de Plantas não suficientemente engajados no cotidiano dessa especialidade, vale destacar que, atualmente, existem no mundo 16 (dezesseis) sociedades científicas inteiramente dedicadas ao trato desse tema. Estão todas reunidas sob a égide de uma entidade internacional fundada há duas décadas, a International Federation of Nematological Societies (IFNS).

A Sociedade Brasileira de Nematologia (SBN), fundada em fevereiro de 1974, ao lado das três maiores e mais tradicionais sociedades coirmãs, a European Society of Nematology (ESN), a Society of Nematologists (SON) e a Organization of Nematologists of Tropical America (ONTA), inclui-se hoje entre aquelas com maior número de membros e atividade mais intensa, realçando, neste particular, a realização de congressos anuais e publicação de periódico próprio.

Para detalhes sobre as associações científicas acima referidas, consultar os sites que são por elas mantidos na Internet, acessando-os nos seguintes endereços eletrônicos:

IFNS – www.ifns.org

ESN – www.esn-online.org/

SON - www.nematologists.org/

ONTA - www.ontaweb.org/

SBN – nematologia.com.br/

Nematologia de Plantas: fundamentos e importância

[obra organizada no período de julho a outubro de 2015]



Capa



De cima para baixo, esquerda para a direita: i) nematoide mononquídeo em predação (Roy Neilson); ii) fungo *Arthrobotrys* e suas estruturas de captura de fitonematoídes (Biophoto Associates/Science); iii) fêmea do nematoide de cisto da soja parasitando raiz (Melissa Mitchum/University of Missouri); iv) danos causados por fitonematoídes na cultura da cana de açúcar (Agrofit); v) galhas em raízes de soja devidas a *Meloidogyne* sp. (Adriano Bóss); vi) coloração de fitonematoídes no interior de radicelas (Greg Tylka); vii) batata parasitada por fitonematoídes (Mario Inomoto/Claudio M. G. Oliveira); viii) amendoim atacado por *Pratylenchus brachyurus* (Texas Agriculture Extension Service); ix) ilustração esquemática de fitonematoídes ectoparasitas (Oregon State University); x) digitamento em cenoura devido à meloidoginose (Tom Isakeit); xi) juvenil infectante de *Meloidogyne* penetrando raiz (Jon Eisenback); xii) “reboleira” em lavoura de milho devida a fitonematoídes (University of Nebraska/Lincoln); e xiii) ilustrações esquemáticas de fitoparasitismo por nematoídes de galhas, com ênfase às células nutridoras incitadas e massa de ovos externa a raiz (T. Fester).

