

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DO OESTE DO PARANÁ
CAMPUS DE MARECHAL CÂNDIDO RONDON**

VINÍCIUS RIGUEIRO MESSA

**CONTROLE BIOLÓGICO DE FITONEMATÓIDES MEDIANTE APLICAÇÃO DE
FUNGOS NEMATÓFAGO E MICORRÍZICOS NA CULTURA DA SOJA**

MARECHAL CÂNDIDO RONDON – PARANÁ

2020

VINÍCIUS RIGUEIRO MESSA

**CONTROLE BIOLÓGICO DE FITONEMATÓIDES MEDIANTE APLICAÇÃO DE
FUNGOS NEMATÓFAGO E MICORRÍZICOS NA CULTURA DA SOJA**

Dissertação apresentada à Universidade Estadual do Oeste do Paraná, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Agronomia, para obtenção do título de Magister Scientiae.

Linha de Pesquisa: Fitossanidade e Controle Alternativo

Orientador: Dr. Antônio Carlos Torres da Costa

Co-orientadores: Dr. Odair José Kuhn

Dra. Camila Torres Stroze

MARECHAL CÂNDIDO RONDON – PARANÁ

2020

Ficha de identificação da obra elaborada através do Formulário de Geração Automática do Sistema de Bibliotecas da Unioeste.

Messa, Vinícius Rigueiro

Controle biológico de fitonematóides mediante aplicação de fungos nematófago e micorrízicos na cultura da soja / Vinícius Rigueiro Messa; orientador(a), Antônio Carlos Torres da Costa; coorientador(a), Odair José Kuhn, coorientador(a)II, Camila Torres Stroze, 2020.
92 f.

Dissertação (mestrado), Universidade Estadual do Oeste do Paraná, Campus Marechal Cândido Rondon, Centro de Ciências Agrárias, Programa de Pós-Graduação em Agronomia, 2020.

1. Agronomia. 2. Fitossanidade. 3. Indução de resistência. 4. Nematologia. I. Costa, Antônio Carlos Torres da. II. Kuhn, Odair José. III. Stroze, Camila Torres. IV. Título.



unioeste

Universidade Estadual do Oeste do Paraná

Campus de Marechal Cândido Rondon - CNPJ 78680337/0003-46

Rua Pernambuco, 1777 - Centro - Cx. P. 91 - <http://www.unioeste.br>

Fone: (45) 3284-7878 - Fax: (45) 3284-7879 - CEP 85960-000

Marechal Cândido Rondon - PR.



PARANÁ

GOVERNO DO ESTADO

VINÍCIUS RIGUEIRO MESSA

Controle biológico de fitonematóides mediante aplicação de fungos nematófago e micorrízicos na cultura da soja

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia em cumprimento parcial aos requisitos para obtenção do título de Mestre em Agronomia, área de concentração Produção Vegetal, linha de pesquisa Fitossanidade e Controle Alternativo, APROVADO pela seguinte banca examinadora:

Orientador - Antonio Carlos Torres da Costa

Universidade Estadual do Oeste do Paraná - Campus de Marechal Cândido Rondon (UNIOESTE)

José Renato Stangarlin

Universidade Estadual do Oeste do Paraná - Campus de Marechal Cândido Rondon (UNIOESTE)

Odair Alberton

Universidade Paranaense - UNIPAR - Umuarama (UNIPAR)

Marechal Cândido Rondon, 13 de fevereiro de 2020

A minha família, aos meus pais Adilson e Marina pelo exemplo de vida, por seus ensinamentos, amor e apoio incondicionais em todos os momentos da minha vida. E as minhas irmãs Juliana e Pollyana pela presença, amizade, companheirismo e apoio durante o percorrer dos caminhos.

Dedico!

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus, por ter me concedido saúde, sabedoria para enfrentar mais esta etapa de minha vida, e concedido serenidade para que eu pudesse manter-me calmo diante das dificuldades do caminho e superá-las com equilíbrio e alegria.

A minha família, gratidão por estar sempre ao meu lado, pelo carinho, apoio emocional, nos estudos, no trabalho do dia-a-dia, me fortalecendo.

A Universidade Estadual do Oeste do Paraná (UNIOESTE) e ao Programa de Pós Graduação em Agronomia (PPGA) pela oportunidade de cursar o mestrado.

Agradecer a equipe do PPGA em apoiar nos momentos necessários, em especial a assistente de coordenação Leila Dirlene Allievi Werlang.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela disponibilização da bolsa de mestrado.

Ao meu orientador, professor Dr. Antônio Carlos Torres da Costa pela oportunidade, ensinamentos, paciência, confiança e ajuda para conclusão deste trabalho.

Ao meu coorientador, professor Dr. Odair José Kuhn pelo aceite em me acompanhar nesta etapa de formação, me auxiliando nos momentos precisos, trocando experiências e conhecimentos.

A minha coorientadora da NemaBrasil, Dra. Camila Torres Stroze, pelo apoio incondicional na realização deste trabalho e ao Dr. Fernando Cesar Baida por acompanhar a pesquisa.

A equipe do Laboratório de Saneamento Ambiental, da Unioeste, campus de Cascavel, Paraná, do Programa de Pós Graduação em Engenharia Agrícola (PGEAGRI) por ceder o espaço e equipamentos do laboratório para análises.

A equipe do Laboratório de Biotecnologia, da Unioeste, campus de Cascavel, Paraná, do Programa de Pós Graduação em Conservação e Manejo de Recursos Naturais.

Ao Dr. Sidney Sturmer, da Universidade Regional de Blumenau - FURB, curador da Coleção Internacional de Cultura de Glomeromycota - CICG por sua prestatividade.

Ao Dr. Odair Alberton, da Universidade Paranaense - UNIPAR, Umuarama, Paraná por compartilhar sua experiência em micorrizas e solicitude nos momentos que precisei.

A Simbiose Agrotecnologia Biológica, através do Gerente de Pesquisa e Desenvolvimento Dr. Artur Soares pelo fornecimento do produto para a pesquisa.

A todas as pessoas que direta e indiretamente me apoiaram para a conquista deste trabalho.

Muito Obrigado!

“Talvez não tenha conseguido fazer o melhor, mas lutei para que o melhor fosse feito”.

Marthin Luther King

“Tudo posso naquele que me fortalece.”

Filipenses 4:13

RESUMO

MESSA, Vinícius Rigueiro. Universidade Estadual do Oeste do Paraná, Fevereiro - 2020. **Controle biológico de fitonematóides mediante aplicação de fungos nematófago e micorrízicos na cultura da soja.** Orientador: Antônio Carlos Torres da Costa. Coorientadores: Odair José Kuhn, Camila Torres Stroze.

Os nematoides das galhas (*Meloidogyne* spp.) estão entre os principais fitopatógenos de sistema radicular, limitando a produção nas áreas infestadas, o que é favorecido em função da ampla gama de hospedeiros. O controle químico desse se baseia no uso de nematicidas sintéticos que apresentam alta toxicidade, mas com baixa durabilidade, necessitando-se desenvolver métodos alternativos de amplo espectro. Uma nova alternativa de controle para os fitonematoides precisa ser encontrada para que se possa otimizar o manejo sustentável das lavouras. Diante do exposto a presente dissertação teve como objetivos avaliar o efeito do isolado de *Purpureocillium lilacinum*, e dos fungos micorrízicos arbusculares (FMAs) *Claroideoglossum etunicatum* e *Rhizophagus clarus* como agente biocontrolador e indutor de resistência de *Meloidogyne incognita*. Para isso, foi conduzido um experimento com a cultura da soja em casa de vegetação avaliando-se variáveis nematológicas, micorrízicas e vegetativas. O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado com seis formulações distintas de isolados fúngicos com cinco repetições cada. O fungo nematófago *P. lilacinum* (Simbiose[®]) padrão comercial foi aplicado em suspensão líquida e os fungos endomicorrízicos provenientes da Coleção Internacional Cultura Glomeromycota (CICG) aplicados em solo inóculo. Os isolados foram colocados embaixo da semente com intuito de simular a aplicação em sulco. Soja cv. Monsoy 6410 IPRO, suscetível a *M. incognita* foi utilizada. A semeadura de duas sementes foi realizada em vasos plásticos de 2 L com mistura de areia e solo na proporção de 3:1 (areia:solo). A inoculação de 2000 ovos e eventuais (J2) por planta foi procedida na sequência. A avaliação das variáveis foi realizada 65 dias após a inoculação. Os dados foram submetidos a teste de comparação de médias a 5% de probabilidade de erro. O fungo nematófago *P. lilacinum* confirmou seu alto potencial no controle de *M. incognita*, exercendo forte pressão na capacidade reprodutiva do patógeno, o qual apresentou 89% e 74% de redução no número de ovos + J2 nas raízes da soja e no solo respectivamente, podendo atuar como estratégia complementar do controle deste fitoparasita, bem como de promover o crescimento vegetal. O fungo endomicorrízico *R. clarus* possui eficiência em atenuar a presença do nematoide no solo e raiz, reduzindo a infectividade do patógeno em 88% e 90% de ovos + J2 na raiz e no solo respectivamente, bem como,

aumentou a massa fresca parte aérea (MFPA). O tratamento com *C. etunicatum* apresentou valores superiores de ovos e formas infectantes do patógeno no sistema radicular das plantas de soja, excedendo o tratamento testemunha, porém, este isolado micorrízico no solo mostrou-se eficiente com 84% de redução de ovos + J2. A interação *P. lilacinum* + *C. etunicatum* na raiz alcançou somente 15% de redução, e no solo, a interação atingiu 41% de controle, inferior em relação aos demais tratamentos. Em contrapartida *P. lilacinum* + *R. clarus* reduziu 87% e 89% o número de ovos + J2 na raiz e no solo respectivamente. Portanto, existe o potencial biocontrole dos fungos *P. lilacinum* e *R. clarus* como uma potencial alternativa agrícola para o manejo biológico de *M. incognita*.

Palavras-chave: *Claroideoglossum etunicatum*. *Rhizophagus clarus*. *Purpureocillium lilacinum*. Nematóide das galhas. Biocontrole.

ABSTRACT

MESSA, Vinícius Rigueiro. Western Paraná State University, February - 2020. **Biological control of phytonematodes by application of nematophagous and mycorrhizal fungus in soybean culture.** Advisor: Antônio Carlos Torres da Costa. Co-mentors: Odair José Kuhn, Camila Torres Stroze.

Root-Knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) are among the main phytopathogens of the root system, limiting production in the infested areas, which is favored due to the wide range of hosts. The chemical control of this is based on the use of synthetic nematicides that have high toxicity, but with low durability, requiring the development of alternative methods with a broad spectrum. A new control alternative for phytonematoids needs to be found in order to optimize the sustainable management of crops. Given the above, this dissertation aimed to evaluate the effect of the *Purpureocillium lilacinum* isolate, and of the arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) *Claroideoglossum etunicatum* and *Rhizophagus clarus* as a biocontrol agent and resistance inducer of *Meloidogyne incognita*. For this, an experiment was carried out with the soybean culture in a greenhouse, evaluating nematological, mycorrhizal and vegetative variables. The experimental design used was completely randomized with six different formulations of fungal isolates with five replicates each. The commercial standard nematophagous fungus *P. lilacinum* (Simbiose®) was applied in liquid suspension and the endomycorrhizal fungi from the International Culture Glomeromycota Collection (CICG) applied to inoculum soil. The isolates were placed under the seed in order to simulate the furrow application. Soybean cv. Monsoy 6410 IPRO, susceptible to *M. incognita* was used. The sowing of two seeds was carried out in 2 L plastic pots with a mixture of sand and soil in the proportion of 3: 1 (sand: soil). The inoculation of 2000 eggs and eventual (J2) per plant was carried out in sequence. The variables were evaluated 65 days after inoculation. The data were subjected to a means comparison test at 5% probability of error. The nematophagous fungus *P. lilacinum* confirmed its high potential in the control of *M. incognita*, exerting strong pressure on the reproductive capacity of the pathogen, which presented 89% and 74% reduction in the number of eggs + J2 in the soybean roots and in the soil respectively, which can act as a complementary strategy for the control of this phytoparasite, as well as promoting plant growth. The endomycorrhizal fungus *R. clarus* has efficiency in attenuating the presence of the nematode in the soil and root, reducing the infectivity of the pathogen by 88% and 90% of eggs + J2 in the root and soil respectively, as well as increasing the fresh mass (MFPA). The treatment with *C. etunicatum* showed higher values of eggs and infectious forms of the

pathogen in the root system of soybean plants, exceeding the control treatment, however, this mycorrhizal isolate in the soil was efficient with 84% reduction of eggs + J2. The interaction *P. lilacinum* + *C. etunicatum* in the root reached only 15% reduction, and in the soil, the interaction reached 41% of control, inferior in relation to the other treatments. In contrast, *P. lilacinum* + *R. clarus* reduced 87% and 89% the number of eggs + J2 in the root and soil, respectively. Therefore, there is the biocontrol potential of fungi *P. lilacinum* and *R. clarus* as a potential agricultural alternative for the biological management of *M. incognita*.

Key words: *Claroideoglossum etunicatum*. *Rhizophagus clarus*. *Purpureocillium lilacinum*. Root-Knot nematode. Biocontrol.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL	7
2 CAPÍTULO 1: FUNGO NEMATÓFAGO, ENDOMICORRÍZICOS E A INTERAÇÃO PLANTA-<i>Meloidogyne</i>: REVISÃO DE LITERATURA.....	10
2.1 A CULTURA DA SOJA E SUA IMPORTÂNCIA ECONÔMICA.....	11
2.1.1 Patógenos que atacam a cultura da soja.....	12
2.2 NEMATOIDES DE GALHAS (<i>Meloidogyne</i> spp.).....	12
2.2.1 Características Gerais	12
2.2.2 Gênero <i>Meloidogyne</i> Goldi, 1892.....	13
2.2.2.1 Aspecto Biológico do Gênero <i>Meloidogyne</i>	14
2.2.2.2 Alterações vegetais durante a infecção: Sintomatologia	19
2.2.2.3 Composição da Secreção Salivar	20
2.3 CONTROLE DE FITONEMATOIDES	21
2.3.1 Controle biológico de fitonematoides.....	22
2.4 FUNGO NEMATÓFAGO: <i>Purpureocillium lilacinum</i>	23
2.4.1 Ocorrência e desenvolvimento	24
2.4.2 Modo de infecção: <i>Purpureocillium lilacinum</i>	24
2.5 FUNGOS ENDOMICORRÍZICOS.....	27
2.5.1 Estrutura e germinação de glomerosporos.....	30
2.5.2 Sinalização e transdução de sinais em MA: Desenvolvimento da simbiose	31
2.5.3 Interfaces simbióticas: Troca bidirecional de nutrientes	34
2.5.4 Benefícios nutricionais	36
2.5.5 Benefícios não nutricionais.....	38
2.6 MECANISMOS DE DEFESA DAS PLANTAS	39
2.6.1 Proteínas relacionadas à patogênese	41
2.7 ASPECTOS GERAIS DA INDUÇÃO DE RESISTÊNCIA.....	42
2.7.1 Elicidores abióticos	43
2.7.2 Elicidores bióticos.....	43
2.7.3 Indução de resistência em plantas e efeitos sobre interações simbióticas com microrganismos	44
2.8 FATORES ELICIADORES	45
2.9 PROCESSO DE SINALIZAÇÃO DESENVOLVIDO PELA CÉLULA VEGETAL.....	45
2.9.1 Padrões moleculares associados aos microrganismos - MAMPs.....	47

2.9.1.1 Mecanismos de defesa após o reconhecimento entre simbioses durante a interação micorrizica arbuscular	47
2.10 EFEITOS DA INTERAÇÃO PLANTA-NEMATOIDE-MICORRIZA.....	49
2.11 CONSIDERAÇÕES FINAIS	49
2.12 REFERÊNCIAS	49
3 CAPÍTULO 2: FUNGO NEMATÓFAGO E ENDOMICORRÍZICOS NO CONTROLE DE <i>Meloidogyne incognita</i> NA SOJA.....	70
3.1 INTRODUÇÃO.....	71
3.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	73
3.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	75
3.3.1 Fungo nematófago e endomicorrízicos como potencial biocontrole de <i>Meloidogyne incognita</i> no solo e ao parasitismo do nematoide no sistema radicular da soja.	75
3.3.2 Colonização micorrízica, densidade de esporos micorrízicos em plantas de soja, com <i>Meloidogyne incognita</i>	77
3.3.3 Avaliação do tecido vegetal: macronutrientes e micronutrientes	79
3.3.4 Altura de plantas, massa fresca parte aérea (MFPA) e número de botões florais.	81
3.4 CONCLUSÕES	84
3.5 REFERÊNCIAS	84
4 CONCLUSÕES GERAIS	89
5 REFERÊNCIAS.....	90

1 INTRODUÇÃO GERAL

A cultura da soja (*Glycine max* L.), tem sido afetada por diversas doenças, causando perdas econômicas aos agricultores. Aproximadamente 40 doenças causadas por fungos, bactérias, nematoides e vírus já foram identificados no Brasil (SOARES, 2011).

As doenças que ocorrem nas raízes e que limitam o desenvolvimento do sistema radicular são de difícil controle (DIAS et al., 2010). A presença relevante de mais de 100 espécies e em torno de 50 gêneros de nematoides, predispõe uma desorganização no crescimento da parte aérea e raiz (GOMES; CAMPOS, 2003) alterando a fisiologia da planta, pois raízes parasitadas reduzem a capacidade de utilizar água, minerais e fertilizantes adequadamente (HUSSAIN; MUKHTAR; KAYANI, 2016).

Dentre os nematoides mais danosos na cultura da soja no Brasil estão: *Meloidogyne incognita*, *Meloidogyne javanica*, *Heterodera glycines*, *Pratylenchus brachyurus* e *Rotylenchus reniformis* (LIMA et al., 2016). Nematoides de galhas (*Meloidogyne* spp.) vem sendo relatados com frequência no Brasil (HUSSAIN; MUKHTAR; KAYANI, 2016; KAYANI; MUKHTAR; HUSSAIN, 2017) com perdas economicamente expressivas no âmbito produtivo (TARIQ-KHAN et al., 2017).

Anualmente, o agronegócio brasileiro contabiliza prejuízos de R\$ 35 bilhões, provocados pelos nematoides fitoparasitas. Apenas na produção de soja, as perdas são estimadas em R\$ 16,2 bilhões de acordo com os dados da Sociedade Brasileira de Nematologia (SBN, 2017).

Danos causados por *Meloidogyne* spp. estão aliados ao fato da contínua multiplicação nos sistemas de cultivo, devido sua ampla distribuição geográfica, e polifagia, estando presente em regiões de clima tropical, subtropical e temperado (DIAS et al., 2010; FERRAZ; BROW, 2016), e de erradicação muito difícil por serem fitoparasitas e sua disseminação ser por meio de solo infestado, sementes contaminadas, vento, água, implementos agrícolas e até mesmo pelo homem (TIHOHOD, 1993).

Considerando que muitos nematicidas químicos estarem sendo gradualmente proibidos para proteção, a melhora de outras práticas agrícolas e métodos duráveis são imediatamente necessários para minimizar a densidade populacional dos fitonematoides e os impactos do parasitismo sobre as culturas (MUKHTAR; HUSSAIN; KAYANI, 2017; INOMOTO, 2016).

Com mais de 200 organismos relatados como inimigos naturais dos fitonematoides (PIMENTEL; PEIXOTO; PAZ, 2009), interagindo na microbiota ou induzidamente, o manejo

fitossanitário alternativo através dos fungos nematófagos têm se destacado como os agentes de controle biológico mais estudado, por ser uma tática de gestão potencial e eficaz (RAHOO et al., 2017).

A utilização de microrganismos pelas atividades agrícolas tem recebido destaque por alcançar aumentos de produtividade na agricultura (MOREIRA; CARVALHO; SIQUEIRA, 2010), além de serem utilizados como agentes de biocontrole de fitopatógenos (BROTMAN; GUPTA; VIERBO, 2010).

O manejo consciente é a combinação de diferentes estratégias de controle (genético, cultural, químico e biológico) ocorrendo redução da população de patógenos, entre eles nematoides (VAZ et al., 2011). Aproximadamente 75% dos antagonistas microbianos já identificados são fungos e 7% são bactérias, encontrados naturalmente nos solos e inócuo às culturas (MACHADO; KANEKO; PINTO, 2016).

O controle biológico se destaca como medida em ascensão no mercado, sendo sua eficácia em função da existência de especificidade ao patógeno desafiante (GONZAGA; SANTOS, 2009) com crescente emprego em todas as culturas agrícolas, bem como a adoção desta prática de controle cresce 10% a 15% anualmente (LOBO, 2016). É um campo de conhecimento de ordem multidisciplinar (GARCIA et al., 2016), incrementando a produtividade pela absorção de macronutrientes e micronutrientes, além da tolerância a fatores abióticos e bióticos, atenuando os efeitos deletérios dos nematoides (MARRO et al., 2014) atuando como controladores biológicos de resistência nas plantas (VERESOGLOU; RILLING, 2012).

Porém, a adoção excessiva de agroquímicos, aliado ao monocultivo oportuniza o crescimento da população de patógenos específicos, inclusive fitonematoides, levando-se à supressão da microbiota benéfica do solo, causando um desbalanço biológico, tornando o sistema não autossuficiente, ocasionando perdas equivalentes à aproximadamente US\$ 141 bilhões anualmente em torno do mundo (FLEMING et al., 2016).

Para o controle de nematoides no Brasil, alguns dos agentes biológicos disponíveis são os fungos *Purpureocillium lilacinum* e *Pochonia chlamydosporia*, e as bactérias *Pasteuria nishizawae*, *Bacillus firmus*, *B. amyloliquefaciens*, *B. subtilis*, *B. licheniformis* e *B. methylotrophicus* (ADAPAR, 2018).

Bionematicidas a base de *Purpureocillium lilacinum* existem no mercado, como método alternativo eficaz e mais seguro ambientalmente (SOUZA, 2016), com mecanismos de ação, ovicida, oportunistas, colonizando ovos e fêmeas de nematoides em seus estágios de vida, exercendo forte pressão na capacidade reprodutiva do patógeno (STIRLING, 1991).

A indução de resistência ativada por eliciadores bióticos (microrganismos) têm sido uma das práticas importantes, pois desencadeia reação de hipersensibilidade, provocando mudanças histológicas e morte celular perto do sítio de infecção do J2 (PASCHOLATI, 2011).

No controle de *Meloidogyne* spp. prega-se que a indução de resistência pode afetar a penetração e o desenvolvimento dos juvenis nas raízes, as células do sítio de alimentação, formação de galhas e até mesmo a fecundidade de fêmeas, além de levar ao incremento no acúmulo de proteínas relacionadas à patogênese (proteínas-RP), atividade de enzimas relacionadas à resistência vegetal e lignificação (MOLINARI, 2016).

Logo, o presente trabalho objetivou o estudo da aplicação de isolados fúngicos *Purpureocillium lilacinum*, *Claroideoglossum etunicatum* e *Rhizophagus clarus* como agentes de controle biológico contra *Meloidogyne incognita* na cultura da soja, visando observar a eficiência destes microrganismos para utilização na agricultura, para produção biológica e biotecnológica no controle deste fitoparasita, desenvolvimento da planta nas medidas vegetativas e micorrízicas.

2 CAPÍTULO 1: FUNGO NEMATÓFAGO, ENDOMICORRÍZICOS E A INTERAÇÃO PLANTA-*Meloidogyne*: REVISÃO DE LITERATURA

Resumo: No Brasil uma das principais doenças causadas por fitopatógenos de sistema radicular no que se refere à ocorrência e danos na agricultura é causada por nematoides, principalmente espécies do gênero *Meloidogyne* spp. Medidas protetivas existem como ferramentas para o controle do patógeno, dentre elas estão, a resistência genética, plantas antagonistas, rotação de culturas, produtos químicos, agentes de biocontrole, indução de resistência. O controle biológico possui capacidade de controle, e muitos estudos estão sendo desenvolvidos visando avaliar sua aplicabilidade. Em vista disso, a presente revisão buscou explicar acerca da interação planta-*Meloidogyne*, o modo de infecção dos fungos nematófagos ovicidas e oportunistas, e os benefícios nutricionais e não nutricionais dos fungos endomicorrízicos. Os fungos nematófagos vêm sendo pesquisados mediante sua aptidão na fase reprodutiva dos nematoides. Atualmente, há crescente conscientização da importância das interações planta-microrganismo na reciclagem de nutrientes e na promoção de crescimento de plantas, especialmente sob estresse (abiótico ou biótico). Os fungos endomicorrízicos detêm de uma simbiose com reconhecido papel na nutrição mineral e na atenuação de diversos estresses, uma vez que estimulam as plantas acionarem seus mecanismos de defesa latentes contra o patógeno, e esta pode ser uma tecnologia auxiliar, pois estimula o sistema de defesa dos vegetais. Na natureza, um fitopatógeno geralmente está sob influência de um complexo de microrganismos, agentes potenciais de controle biológico. O uso de microrganismos como agentes de biocontrole de doenças de plantas, apesar de muito estudado ultimamente, ainda precisa ser mais bem compreendido, e medidas conjuntas de manejo sustentável requerem mais estudo para obter-se uma administração ecologicamente correta e eficaz.

Palavras-chave: Nematóide de galhas. Interação de microrganismos. Controle Alternativo. Fungos nematófagos. Micorrizas.

2.1 A CULTURA DA SOJA E SUA IMPORTÂNCIA ECONÔMICA

A soja (*Glycine max* L.) é uma planta pertencente da família das leguminosas, classe *Magnoliopsida*, ordem *Fabales*, família *Fabaceae*, gênero *Glycine*, que teve como seu centro de origem o continente Asiático, na China (CÂMARA; HEIFFIG, 2006; MONTANARINI, 2009). É uma planta autógama, ciclo anual, diploide, dispendo de quarenta cromossomos, porte ereto, folhas ramificadas compostas por trifólios alternados. Suas flores diferenciam do branco ao roxo, com duas a cinco sementes por vagem (SEDIYAMA et al., 2005).

No ocidente, o Estados Unidos foi o primeiro país a iniciar a exploração comercial da cultura, primeiro como forrageira e depois como grãos (EMBRAPA, 2017).

A cultura chegou ao Brasil na Bahia em 1882, e foi introduzida no Rio Grande do Sul, em 1914, no município gaúcho de Santa Rosa, RS, a qual se adaptou muito bem por conta do fotoperíodo, e evoluiu-se em larga escala, destacando-se como a principal cultura explorada no mercado interno (CÂMARA; HEIFFIG, 2006; PINAZZA, 2007; EMBRAPA, 2017).

Na década de 1960 obteve o status de cultura econômica e a partir da década de 1970 consolidou-se de grande importância para a economia brasileira (EMBRAPA, 2013; PINAZZA, 2007). A partir das décadas de 80 e 90, houve uma grande expansão e crescimento da produtividade com o avanço da soja para a região centro oeste do Brasil (EMBRAPA, 2017). À medida que foram se desenvolvendo cultivares nacionais, com bom desenvolvimento ao fotoperíodo, e explorando novas fronteiras agrícolas, firmou-se como sendo destaque no mercado mundial das *commodities* agrícolas, (BLACK, 2000; HIRAKURI; LAZZAROTTO, 2011).

Em consideração a expressão dessas *commodities*, a biotecnologia vem a auxiliar para a evolução de novas tecnologias a fim de somar a produtividade dessa cultura (FERREIRA et al., 2013). O Brasil expõe vasto avanço nas tecnologias de produção da soja, o que vem oportunizando em ato contínuo o aumento da produtividade, alcançando 3.206 kg ha⁻¹ na safra 2018/2019 (CONAB, 2019) e conforme o seguimento da Conab (2020) estima-se uma produtividade de 3.322 kg ha⁻¹ variação de aumento de 3,6% na safra 2019/2020.

Conforme a Conab (2019) a safra 2018/2019 a área cultivada foi de 35,87 milhões de hectares, com produção de 115,03 milhões de toneladas. Na safra 2019/2020, mediante levantamentos de dados da Conab (2020) estima-se crescimento na área cultivada de 2,6% chegando a 36,80 milhões de hectares, assim como uma variação de 6,3%, na produção em relação ao ciclo passado, com produção de 122,22 milhões de toneladas.

Analisando a produção estadual, dentre os estados da União, em conformidade com a Companhia Nacional de Abastecimento - CONAB (2020), o ranking brasileiro é comandado pelo estado do Mato Grosso com produção de 33,40 milhões de toneladas, área cultivada de 9,97 milhões de hectares e produtividade de 3.350 kg ha⁻¹, subsequente o estado do Paraná com produção de 19,74 milhões de toneladas e área cultivada de 5,48 milhões de hectares, e produtividade de 3.598 kg ha⁻¹, e o estado do Rio Grande do Sul, com produção de 18,60 milhões de toneladas, área cultivada de 5,90 milhões de hectares e produtividade de 3.153 kg ha⁻¹.

2.1.1 Patógenos que atacam a cultura da soja

Dentre as limitações estão às doenças, mediante relato de Ferraz e Monteiro (2011), que desde o primórdio da fitopatologia como ciência, são vistos relações entre dois organismos (planta e agente causal), tais como fungos, bactérias, vírus, nematoides, que vem crescendo com o aumento da área semeada e ampla janela de semeadura, expansão da cultura para novas regiões e entrada de novos patógenos no país (GODOY et al., 2016).

As doenças consideradas importantes, atualmente, estão à ferrugem asiática da soja (FAS), causada pelo fungo (*Phakopsora pachyrhizi*) (LANGENBACH et al., 2016). No entanto, o oídio (*Erysiphe difusa*) protagonista frente às mudanças climáticas (BLUM et al., 2016), mofo branco (*Sclerotinia sclerotiorum*) (MEYER et al., 2016), mancha alvo (GODOY; BUENO; GAZZIERO, 2015), juntamente com a fusariose (*Fusarium solani*). Além do mais, os nematoides fitoparasitas, com ênfase ao nematoide das lesões radiculares (*Pratylenchus brachyurus*), reniforme (*Rotylenchulus reniformes*), cistos (*Heterodera glycines*) e os de galhas (*Meloidogyne* spp.), parasitam círculos extensos de plantas hospedeiras (DIAS et al., 2010; FERRAZ; BROWN, 2016).

2.2 NEMATOIDES DE GALHAS (*Meloidogyne* spp.)

2.2.1 Características Gerais

Dentre os nematoides em conhecimento, quase que sua totalidade, 99% das espécies, possui corpo longo, fino, e forma cilíndrica, e sua cauda diferindo-se em curta ou longa, mediante o estágio de desenvolvimento, e o sexo dos nematoides (DECREAMER; HUNT, 2006).

A constituição da parede de seu corpo é composta por uma cutícula, epiderme e uma musculatura somática, exibindo externamente de maneira sucinta, diferenciação entre as seções, podendo ser dividido em dorsal, ventral e duas seções laterais (DECREAMER; HUNT, 2006).

Os considerados parasitas de plantas exibem região labial achatada e indivisa, evidenciando seu estilete principal característica utilizada no parasitismo das plantas, cujo comprimento pode variar de 10 a 25 μm (KARSSSEN; MOENS, 2006).

De acordo com Ferraz e Monteiro (2011) há dois tipos de estilete: odontoestilete (estrutura coniculada com extremidade antecedente cortada em bisel), e o estomatoestilete (integrado em três partes, a anterior cônica, uma haste e uma porção basal). O comprimento de seu corpo varia de 300 a 1000 μm , podendo atingir em eventuais casos 4 mm, e uma espessura variável de 15 a 35 μm (AGRIOS, 2005).

Os tipos de parasitismo existentes tratam-se: (a) ectoparasitas, nematoides de vida livre, utilizam o estilete para romper as células do tecido das plantas, porém, não as migram internamente, alimentam-se das células epidérmicas, externamente a raiz, como exemplo os ectoparasitas migradores, entre eles *Longidorus* e *Mesocriconema*, e os ectoparasitas sedentários ou semi-endoparasitas, que estabelecem sítio específico ou célula da raiz por um período prolongado, sendo exclusivamente a parte anterior de seu corpo que penetra a raiz e a parte posterior mantêm-se no solo, tais como *Rotylenchulus* e *Tylenchulus*; (b) endoparasitas, ao contrário, penetram no tecido da raiz para alimentar-se, como exemplo, os endoparasitas migradores, que não estabelecem um sítio de alimentação, migram no tecido da planta, tais como o *Pratylenchus* e *Rodopholus*, e os endoparasitas sedentários, os quais passam por uma fase migratória, até o momento que antecede o estabelecimento de seu sítio de alimentação, entre eles estão os nematoides de galhas *Meloidogyne* e de cisto *Heterodera* (DECREAMER; HUNT, 2006).

2.2.2 Gênero *Meloidogyne* Goldi, 1892

Os nematoides com maior interesse agrônômico pertencem à classe *Chromadorea*, ordem *Rhabditida*, subordem *Tylenchina*, compondo-se este grupo, os nematoides do gênero *Meloidogyne* (FERRAZ; MONTEIRO, 2011).

É um parasita com elaborado sítio de alimentação no interior das raízes das plantas hospedeiras, devido sua complexidade aparente, destacando-se como o mais avançado evolutivamente na natureza, de acordo com Hussey, Davis e Ray (1994).

Foi concretizado por Miles Joseph Berkeley o primeiro relato sobre nematoides de galhas, em pepino no ano de 1855. Depois de alguns anos de descoberta, em 1887, o sueco Émil August Goldi, nomeou como *Meloidogyne*, descrito mediante encontro de galhas em raízes de café no estado do Rio de Janeiro, no Brasil, identificando-as como *Meloidogyne exigua* Goldi. Desde esse momento, entre 1887 ou 1892 esta descrição de Goldi encontra-se na literatura como a data da publicação (HUNT; HANDOO, 2009).

O gênero *Meloidogyne* até o final de 2004 tinha sido descritas 106 espécies, destas 89 espécies haviam sido tidas como válidas (PERRY; MOENS, 2006).

Dentre inúmeras espécies, quatro delas são consideradas as mais relevantes à agricultura, justo sua ampla distribuição geográfica: *M. incognita* (Kofoid e White, 1919), *M. javanica* (Treub, 1885), *M. arenaria* (Neal, 1889) e *M. hapla*, Chitwod, (1949) (FERRAZ; MONTEIRO, 2011), responsáveis por aproximadamente 95% das perdas no setor (FERRAZ; BROWN, 2016).

Devido esse amplo número de espécies descritas no mundo, faz-se necessário o conhecimento de qual e/ou quais espécies estão presentes na área de cultivo, para isso é primordial a identificação das mesmas, para definir o mais correto método de controle (FERRAZ; MONTEIRO, 2011).

Todavia, constantemente a caracterização morfológica, bioquímica e molecular é utilizada como ferramenta de análises (FERRAZ; MONTEIRO, 2011).

Os caracteres morfológicos mais utilizados é a configuração perineal, visualizando-se a área vulvar e anal, término caudal, fasmídeos, linhas laterais, estrias cuticulares, dego, estomatoestilete de fêmeas de *Meloidogyne* spp (FERRAZ; MONTEIRO, 2011).

Há ainda, a caracterização bioquímica e molecular, através da identificação pelo fenótipo isoenzimático, por eletroforese de isoenzimas esterase e malato-desidrogenase (HUNT; HANDOO, 2009; OLIVEIRA et al., 2012), e por diagnósticos moleculares pelas metodologias baseadas na reação em cadeia de polimerase (PCR) (HUNT; HANDOO, 2009), porém, o método integrado das análises tem sido utilizado (FERRAZ; MONTEIRO, 2011).

2.2.2.1 Aspecto Biológico do Gênero *Meloidogyne*

Morfologicamente, o macho e a fêmea dos nematoides do gênero *Meloidogyne* são desiguais (Figura 1). Os machos contém cerca de 1,2 a 1,5 mm de comprimento, e entre 30 a

36 μm de diâmetro. Dessemelhantemente, as fêmeas, possuem formato de pêra e por volta de 0,40 a 1,3 mm de comprimento, e próximo de 0,27 a 0,75 mm de largura (AGRIOS, 2005).

No que diz respeito, ao comprimento do estilete, os machos apresentam um comprimento intermédio de 24,5 μm , em contrapartida, as fêmeas manifestam entre 15 a 16 μm (KARSSSEN; MOENS, 2006; WILLIAMSON; GLEASON, 2003).

Variadas estruturas são responsáveis por esses eventos como os órgãos secretores: os anfídios (quimiorreceptores cefálicos), as sensilas (posicionada na região cefálica do nematoide), os fasmídeos (quimiorreceptores caudais), as glândulas esofagianas, o sistema excretor e o reto, que concebem a matriz gelatinosa que preserva os ovos dos predadores e da desidratação (EISENBACK, 1985). A casca do ovo de *Meloidogyne*, conforme Bird e McClure (1976), estima-se que 30% de sua composição é de quitina, testes realizados com *M. javanica*. Possuem três camadas: externa (vitelina), média (quitina) e a interna (lipídeo).

Além do mais, carboidratos são encontrados na superfície do nematoide capaz de regular o fluxo de fluídos na parede do corpo, amplificando a percepção de um sinal químico na atração do nematoide para a planta hospedeira (EISENBACK, 1985).

No decorrer da fase migratória do parasitismo, ativa a produção de secreção em suas glândulas dorsais e subventral para preservar e desenvolver os sítios de alimentação (JAUBERT et al., 2002).

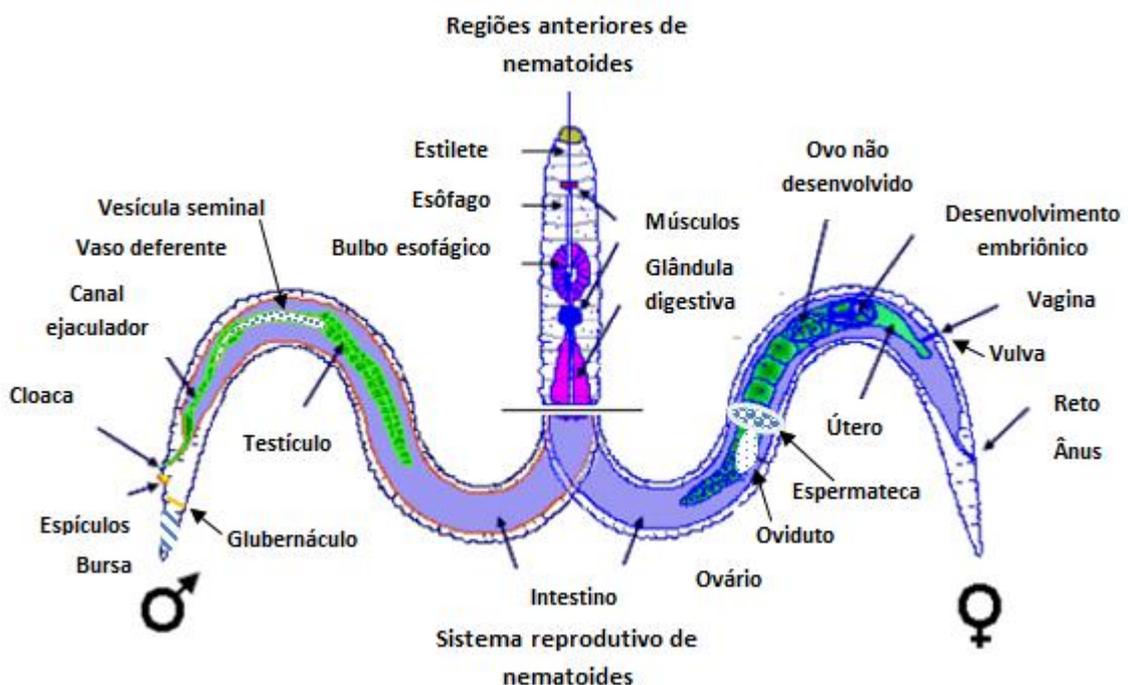


Figura 1. Regiões anteriores de nematoides parasita de plantas e sistema reprodutivo de fitonematoides (*Meloidogyne* spp). Adaptação do trabalho de Santos (2012).

A seguir selecionam a célula da planta hospedeira, perfurando cautelosamente a parede celular através da ação mecânica do estilete e injeções secretórias compondo enzimas hidrolíticas desenvolvidas pelas glândulas esofagianas, estimulando uma série de respostas celulares e moleculares no receptor como hipertrofia celular, devido reações das toxinas inseridas pelo nematoide. Estas mudanças estruturais nos sítios de alimentação são resultados da reprogramação da transcrição de genes da célula hospedeira (FERRAZ; MONTEIRO, 2011).

Aproximadamente cada fêmea adulta ovoposita em média 250 a 500 ovos em uma substância gelatinosa (glicoproteínas) rente as raízes, sendo que 30 a 40 ovos são depositados diariamente em seu ciclo de vida, sendo influenciado pela temperatura ótima entre 15 °C e 30 °C (AGRIOS, 2005), completando seu ciclo em torno de 22 a 30 dias (FERRAZ, 2001).

Algumas fases desse ciclo de vida (*Meloidogyne* spp.)

a) Eclosão:

A embriogênese ocorre dentro do ovo horas depois de depositados os ovos, formando-se o juvenil de primeiro estágio (J1) sofrendo ecdise dentro do ovo, tornando-se em seguida juvenil de segundo estágio (J2) (migrante, infectante, ou pré-parasita) (LORDELLO, 1984).

O acréscimo no processo de eclosão de algumas espécies de *Meloidogyne* spp são incitados pelos exsudatos radiculares (BRZESKI; HENDRICKS, 1971).

Em questão, Perry; Knox; Beane (1992) confrontaram de maneira positiva a atuação de lipase, proteinase, colagenase e ação de quitinase nos fluidos da eclosão de *M. incognita*, de maneira que, estas enzimas resultem em desgastes nas camadas dos ovos, obtendo maior flexibilidade previamente a eclosão.

Esta interação planta-nematoide na comunidade microbiana na rizosfera pode influir a sobrevivência no rizoplano (CURTIS et al., 2009), devido à matéria prima, compostos fornecidos pelos exsudatos radiculares (ZHAO; SCHMITT; HAWES, 2000). Tais compostos podem promover a eclosão dos ovos, exercer função repelente ou inibitória de efeito direto sobre a sobrevivência dos nematoides e intervir a mobilidade de (J2) de *M. incognita* (ZHAO; SCHMITT; HAWES, 2000; MAHAJAN; KAUR; BAJAJ, 1992).

Efeitos tóxicos de alguns compostos podem causar implicações aos nematoides (ZHAO; SCHMITT; HAWES, 2000), visto que, compostos de baixa massa molecular como fenóis, ácidos orgânicos, carboidratos, flavonoides, enzimas, nucleotídeos, chalconas, ácidos

graxos e esteróis dentre outros, bem como de alta massa molecular como mucilagens (polissacarídeos) e proteínas (ZHAO; SCHMITT; HAWES, 2000; CURTIS; et al., 2009) dispõem potencialidade alelopática, desempenhando fundamental papel de defesa e resistência contra patógenos (NICHOLSON; HAMMERSCHIMIDT, 1992).

b) Pós - eclosão:

Após a eclosão do J2, pelo rompimento da camada lipídica dos ovos, seu parasitismo ocorre após algumas etapas necessárias, iniciando pela atração dos juvenis ao hospedeiro, o qual se move no solo até encontrar as raízes (HUNT; HANDOO, 2009).

Uma característica fundamental do nematoide de galhas é sua habilidade de sobreviver na inexistência da planta hospedeira em potencial (GALBIERI; ASMUS, 2016). Na ausência destas plantas podem sobreviver de seis a doze meses no solo (ASMUS et al., 2015) devido à estratégias de sobrevivência, conhecida como diapausa, com redução de seu metabolismo, sendo dependentes de suas reservas armazenadas no intestino. Um dos processos de diapausa é a quiescência (redução parcial nas atividades metabólicas, em curto prazo - dias) e a criptobiose (quando há persistência de condições desfavoráveis ao ciclo de vida do patógeno, em longo prazo - meses e/ou anos) (FERRAZ; BROW, 2016).

Conquanto sua aptidão para infectar será retardada posterior ao período de permanência exteriormente das raízes utilizando suas próprias reservas de alimento (KARSSSEN; MOENS, 2006).

Espécies de *Meloidogyne* divergem quanto à habilidade dos juvenis em detectar e penetrar as raízes (ARENS; RICH; DICKSON, 1981).

Concentram-se na região de alongamento radicular, próximo da coifa. Esta zona apresenta alto metabolismo, por estar em diferenciação celular e, portanto, produz bastantes substâncias solúveis, como os exsudatos radiculares (KARSSSEN; MOENS, 2006). As células nesta zona de alongamento possuem pouca quitina, suberina e celulose depositadas em suas paredes e, por isso, favorecem a invasão do sistema radicular pelos J2 (CURTIS et al., 2009; FERRAZ; BROW, 2016; FREITAS; OLIVEIRA; FERRAZ, 2014).

c) Início do Parasitismo

No momento em que, os J2 encontram as raízes acabam penetrando suas paredes firmes por uma agregação de danos físicos, devido ações mecânicas do estilete, e química enzimática, por injeção de enzimas celulíticas e pecnolíticas (KARSSSEN; MOENS, 2006).

Logo após penetrá-las, migram inter e intracelularmente pelo córtex radicular, região de diferenciação celular, até o tecido pró-cambial (cilindro vascular), zona de diferenciação radicular, regiões denominadas meristemáticas (HUNT; HANDOO, 2009; KARSSSEN; MOENS, 2006), induzindo a formação de sítios de alimentação do xilema e células parenquimáticas (HUNT; HANDOO, 2009) conforme mostra a (Figura 2) no ciclo de infecção causado por nematoide do gênero *Meloidogyne* spp.

Teores de umidade estes considerados ideais ao parasitismo, é quando se apresenta próximo à capacidade de campo, aliado a uma textura do solo mais arenosa, favorecendo maior mobilidade para deslocação vertical no solo (FERRAZ; BROW, 2016).

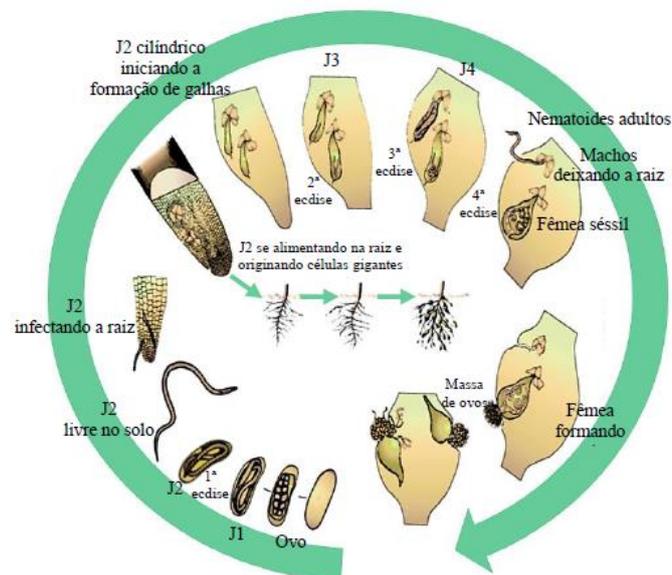


Figura 2. Ciclo de infecção causado por nematoide do gênero *Meloidogyne*.
Fonte: Agrios, 2005 (adaptado).

Por consequência, os juvenis (J2) ficam mais robustos, com formato do corpo salsichóide, perdendo a mobilidade gradativamente, ficando sedentário, passando alimentar-se das células ao redor de sua cabeça mediante inserção de seu estilete, provocando alterações morfológicas, devido à secreção salivar nas células, acarretando em seu alargamento, implicando parte do conteúdo celular, que é ingerido pelo nematoide através do estilete (AGRIOS, 2005).

Seguidamente, os juvenis (J2) sofrem mais três ecdises (J2-J3, J3-J4, e J4 - adulto) o qual pode ser diferenciado em macho, que emergem da raiz, tornando-se de vida livre, e as fêmeas que permanecem crescendo em espessura, bem como em comprimento, transformando-se em formato periforme, e por partenogênese mitótica, ou seja, com ou sem fertilização por um macho se reproduz (FERRAZ, 2001; AGRIOS, 2005).

A diferenciação sexual dos nematoides pode ser motivada por algumas razões, e explicações, que têm sido argumentadas por alguns autores. Nomeadamente, Snyder, Opperman e Bird (2006) relatam a nutrição da planta hospedeira, em que condições normais desenvolvem fêmeas, e eventos de estresse, formam-se machos.

Condições de excessiva densidade de infecção, conforme Triantaphyllou (1973) disponibilizam eventos adversos de resíduos e subprodutos metabólicos obtendo expressivo desenvolvimento de juvenis machos.

2.2.2.2 Alterações vegetais durante a infecção: Sintomatologia

Em resposta ao parasitismo, logo após o juvenil estabelecer-se na raiz, em um intervalo de dois a três dias, células vegetais adjacentes, do lado anterior de seu corpo principiam os sintomas diretos, ocorrendo à divisão de seus núcleos, havendo o desaparecimento de algumas células, devido à hipertrofia celular no cilindro central, e mudanças anatômicas e bioquímicas da planta hospedeira (hiperplasia no periciclo), originando sincícios, células gigantes multinucleadas (LORDELLO, 1984; AGRIOS, 2005), pela injeção de substâncias esofagianas no citoplasma através do estilete durante sua alimentação (AGRIOS, 2005; SIDDIQUI; ALI; NAIDU, 2014).

Em consequência, originam-se galhas que integra de três a seis células gigantes, induzindo a divisão nuclear sem citocinese (divisão no citoplasma) das células da planta hospedeira (WILLIAMSON; GLEASON, 2003), sendo os tecidos condutores impedidos em manter o fluxo normal dos fotoassimilados (SIDDIQUI; ALI; NAIDU, 2014), passando o nematoide a ingerir o conteúdo citoplasmático como uma fonte de dreno nutritivo para seu desenvolvimento (FERRAZ, 2001).

Assim sendo, os sincícios, célula multinucleada, sobremodo especializada, dependente do estímulo contínuo do nematoide (BIRD, 1974), tal qual causada diante de repetidas mitoses de um único núcleo no interior da mesma célula no sistema vascular dá origem às células gigantes, capaz de alcançarem 600 μm de comprimento e 200 μm de diâmetro (WILLIAMSON; HUSSEY, 1996).

No decorrer do alargamento das células mantêm-se metabolicamente ativas, porém com citoplasma rígido, entretanto alterações na estrutura celular, organelas ocorrem, o vacúolo central desaparece, originando vacúolos menores, essas mudanças modificam a

síntese de fotoassimilados, que se retorna para o metabolismo ao invés de exportar da célula internamente (JONES, 1981).

Ademais, sintomas reflexos são vistos como redução da área foliar, deficiências minerais, murchamento, clorose internerval caracterizando folha “carijó”, plantas raquíticas e amareladas, abortamento de vagens, amadurecimento prematuro das plantas, além de serem observadas manchas em reboleiras (DIAS et al., 2010).

2.2.2.3 Composição da Secreção Salivar

A liberação de secreções salivares produzidas pelos nematoides e inserção do estilete nas células do hospedeiro em ciclos repetidos faz parte de sua rotina de alimentação (WYSS; ZUNKE, 1986). Múltiplas enzimas que danificam a parede celular da planta são produzidas por nematoides de galhas durante o parasitismo (Figura 3) (ABAD et al., 2009).

As proteínas produzidas nas glândulas do esôfago e das secreções anfídiais do nematoide (seta tracejada), interagem com as moléculas do hospedeiro e estabelecem a relação parasitária, modificando a célula hospedeira. Tais proteínas também atuam na formação do tubo de alimentação do nematoide (BAUM et al., 2007).

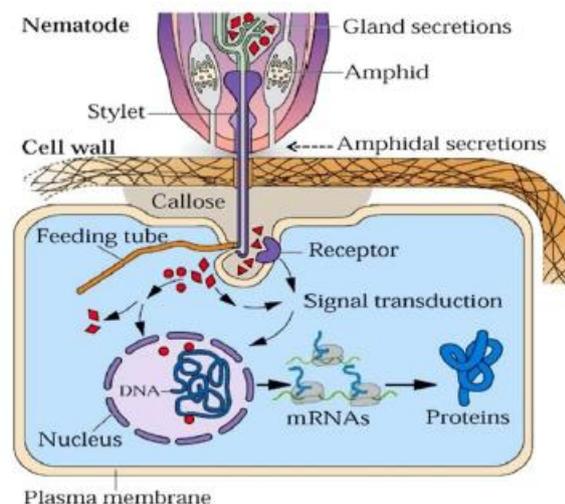


Figura 3. Modelo esquemático das interações de um fitonematoide endoparasita sedentário com sua célula de alimentação (BAUM et al., 2007).

Por meio de análises de proteoma (conjunto de proteínas expressas em uma célula ou tecido, a partir do genoma), e transcriptoma (conjunto completo de transcritos, reflexo direto da expressão dos genes) das secreções esofagianas ao menos 60 proteínas discrepantes possivelmente são secretadas por espécies de *Meloidogyne* spp. (ABAD et al., 2009).

A interface do nematoide com as células hospedeiras, o estabelecimento e a manutenção do parasitismo têm sido fortemente correlacionados com essas proteínas dos nematoides (VANHOLME et al., 2004), nomeadas de proteínas de parasitismo, secretoma ou ainda parasitoma (BAUM et al., 2007). Na cinética da interação planta-nematoide, essas proteínas de secreção estão relacionadas com os processos de migração e formação do sítio de alimentação, promovendo uma mudança radical na expressão de genes e no metabolismo das células vegetais envolvidas (DAVIS et al., 2000).

Distintas secreções foram apontadas de encontro a espécie *M. incognita*, especificamente a β -1,4 endoglucanase (celulase), poligalacturonase (PGase - enzimas que decompõem a pectina), calreticulina, circundada de modo sinalizatório de cálcio e na sistemática do ciclo celular no decorrer do desenvolvimento das células gigantes (WILLIAMSON; GLEASON, 2003; JAUBERT et al., 2005), como também caracterizada mecanismo modulador de defesa imunológica do hospedeiro (JAUBERT et al., 2005).

Todavia, superóxido dismutase, diversas proteases (WILLIAMSON; GLEASON, 2003) e complexos multienzimáticos (URWIN; LILLEY; ATKINSON, 2002) encontram-se envolventes nas expressões que debilitam o desenvolvimento radicular e limitam as defesas da planta, aflingindo a síntese dos compostos de defesa (DOYLE; LAMBERT, 2003), e conforme Caillaud et al. (2008), uma enzima chave nesta ação é a corismato mutase, pertencente a rota do ácido chiquímico que sintetiza aminoácidos aromáticos, metabolitos secundários, entre eles fitohormônios, compostos de defesa (flavonoides, ácido salicílico, fitoalexinas) contemplando de tal maneira, quão importante, faz-se o entender dos mecanismos abrangidos na virulência de *Meloidogyne* para o manejo deste agente patogênico (ABAD; FAVERY; CASTAGNONE-SERENO, 2003).

2.3 CONTROLE DE FITONEMATOIDES

Em virtude da cultura da soja representar um dos elementos mais fortes na economia brasileira, é importante analisar os fatores que limitam o potencial produtivo e empregar práticas relacionadas ao manejo correto dessa cultura (CORREIA, 2013).

O termo controle consiste em medidas protetivas, objetivando reduzir a intensidade da doença (STANGARLIN et al., 2011) através de mecanismos de defesa capaz de inibir e/ou evitar a entrada do patógeno nos vegetais.

Ferramentas diversificadas estão acessíveis para o controle de nematoides. O uso de resistência genética estrutural (FERRAZ et al., 2011), utilizando variedades resistentes,

prática economicamente viável e ambientalmente correta (HUSSAIN; MUKHTAR; KAYANI, 2016), afora fácil adoção, favorece o aceitamento do método pelo agricultor, todavia podem efetivar pressão para seleção de biótipos resistentes (MOLINARI, 2016).

Grupos alternativos de defesa, dentre os destacados por Ferraz et al. (2011) são as plantas antagonistas produtoras de compostos nematicidas e/ou nematostáticos, rotação de culturas através de espécies de plantas resistentes, tratamento de sementes (RIBEIRO et al., 2012).

O controle químico também é empregado, porém, em função do uso contínuo, podem, desencadear problemas de contaminação ambiental (GAO et al., 2016), porquanto muitos dos produtos químicos tiveram seus registros anulados dentre eles os pertencentes ao grupo químico dos metilcarbamatos (aldicarbe, carbofurano e carbosulfano), grupo químico organofosforados (fenamifós).

No meio de tantas opções disponíveis no mercado brasileiro estão a abamectina (avermectina), terbufós e cadusafós (organofosforados), fluensulfona (fluoroalquenil sulfor heterocíclica), benfuracarbe (metilcarbamato), dazomete e metam sódicos (precursores de isoticianato de metila) (ADAPAR, 2018).

Prontamente, objetivando conter a seleção de nematoides resistentes, procede com que se pesquisem métodos de manejo como os agentes de controle biológico, por meio de bionematicidas (MASCARIN; BONFIM JUNIOR; ARAUJO FILHO, 2012) com princípios ativos como fungos, bactérias biocontroladores, ou outro agente biológico (SILVA et al., 2014), tendo algumas espécies já com registros no Brasil (ADAPAR, 2018).

No entanto, mais recentemente, muito se debate em referência a indução de resistência visando controle de fitonematoides (DIAS-ARIEIRA et al., 2013), tendo em vista estar tornando-se um método de grande potencial.

2.3.1 Controle biológico de fitonematoides

O controle biológico de patógenos faz parte do manejo integrado para redução de um organismo “patógeno” alvo através de outros organismos vivos presentes rotineiramente na natureza, que não plantas resistentes (AGRIOS, 2005) com foco no retardo da densidade do inóculo ou das atividades determinantes da doença (SCHIMITT; BELLÉ, 2016), estabelecendo equilíbrio por meio de ações que busquem melhoras na biodiversidade do solo.

Desse modo, os fungos antagonistas, fazem parte do nicho ecológico de biocontrole, entre eles os chamados fungos nematófagos, divididos em três grupos distintos (predadores,

endoparasitas, oportunistas parasitas de ovos e juvenis), produzindo metabólitos tóxicos aos nematoides (MANZANILLA-LÓPEZ et al., 2013), além de poderem competir por nutrientes e espaço com os patógenos, ou ainda induzir a planta a desenvolver resistência as doenças.

São classificados de acordo com os mecanismos de ataque a seus hospedeiros, entre eles estão os fungos predadores com a produção de hifas modificadas em armadilhas para captura; fungos endoparasitas com produção de esporos que servem de alimento para nematoides; fungos oportunistas ou predadores de ovos, que colonizam e perfuram cascas de ovos de nematoides; e os fungos tóxicos, com produção de toxinas que imobilizam o nematoide antes da penetração das hifas (JIANG; XIANG; LIU, 2017).

2.4 FUNGO NEMATÓFAGO: *Purpureocillium lilacinum*

A princípio foi isolado de *Meloidogyne incognita* no Peru (JATALA; KALTENBACK; BOCANGEL, 1979), e subsequentemente foi listado colonizando e parasitando ovos e fêmeas jovens de nematoides de galhas *Meloidogyne* spp. e dos cistos *Heterodera* spp. em demais partes do mundo (DACKMAN; NORDBRING-HERTZ, 1985; STIRLING, 1991), por dispor de grandes características de biocontrole perante a nematoides (ADIKO, 1984; JATALA, 1986) e exercer forte pressão na sua capacidade reprodutiva devido a infecção e, posteriormente, morte dos embriões (DUNN et al., 1982).

Purpureocillium antes pertencente ao gênero *Paecilomyces* classe *Eurotiomycetes*, foi submetido a uma nova revisão taxonômica (LUANGSA-ARD et al., 2011) assim passou a pertencer à classe *Hyphomycetes*, deixando-se de ser *Paecilomyces lilacinus* e ser conhecido como *Purpureocillium lilacinum*.

O fungo oportunista *P.lilacinum* tem se destacado no controle de nematoses *in vitro* (MANZANILLA-LÓPEZ et al., 2013), e em especial aos nematoides de galhas *Meloidogyne* spp. em casa de vegetação, e a nível de campo (BONTEMPO et al., 2017).

Estes fungos são encontrados em solos ricos em matéria orgânica em todas as regiões do mundo, desde os trópicos até a Antártida (NORDBRING-HERTZ et al., 2006).

Existem mais de 700 espécies de fungos nematófagos relatadas com atividade nematicida e efeito nematostático (VAN OOIJ, 2011), sendo a maior parte saprófitas ou predadores facultativos de nematoides (SWE et al., 2009; ZHANG et al., 2016).

Os gêneros nematófagos mais importantes para o controle biológico são: *Arthrobotrys*, *Dactylellina*, *Drechmeria*, *Duddingtona*, *Hirsutella*, *Fusarium*, *Nematophthora*, *Pochonia* e *Purpureocillium* (= *Paecilomyces*) (SIDDIQUI; MAHMOOD, 1996).

Dos estudos revisados, nos últimos anos, o controle biológico tem se embasado mais fortemente em oito espécies de fungos nematófagos importantes devido aos altos níveis de eficácia na redução das populações de solo e raízes: *Pochonia chlamydosporia*, *Purpureocillium lilacinum*, *Trichoderma harzianum*, *T. viride*, *T. atroviride*, *T. asperellum*, *T. longibrachiatum* e *T. koningii* (FREITAS et al., 2012; JAMSHIDNEJAD et al., 2013; SOLANO et al., 2014).

2.4.1 Ocorrência e desenvolvimento

Dentre os vários fungos nematófagos, os ovicidas ou oportunistas estão entre os mais promissores, apesar da pouca especificidade a hospedeiros, possuem grande habilidade parasita, pela sua capacidade saprofítica e o fácil crescimento *in vitro* (STIRLING, 1991).

Conforme Acosta (2006) suas colônias desenvolvem de 5 a 7 cm em 14 dias a 25 °C. Entre estes está *Purpureocillium lilacinum*, desenvolvem-se em temperaturas na faixa de 15 e 30 °C, sendo ótimo entre 25 e 30 °C, temperaturas estas semelhantes ao ótimo desenvolvimento dos fitoparasitas (GOETTEL et al., 2001).

É um fungo presente na maioria dos solos, ocorrendo em maior concentração em solos subtropicais e tropicais. O interesse científico neste organismo é devido a sua atividade antagonica e ao parasitismo em ovos e fêmeas de nematoides fitoparasitas (LAMOVSSEK; UREK; TRDAM, 2013).

Atuam na redução da eclosão e mobilidade de juvenis, em função da produção de toxinas, alterando os exsudatos radiculares, além da capacidade de induzirem resistência às plantas, pela produção de antibióticos, toxinas e enzimas (STIRLING, 1991), tendo como estruturas de resistência os clamidósporos, para que o mesmo permaneça no solo sem a presença dos nematoides (CIANCIO et al., 2016).

2.4.2 Modo de infecção: *Purpureocillium lilacinum*

Os fungos nematófagos fazem uso de suas estruturas emitidas pelos conídios móveis ou imóveis, ou seja, esporos assexuais dos fungos, conhecido também por mitosporos, designação dada na micologia aos esporos formados por mitose e responsáveis pela reprodução assexuada. As células que dão origem aos conídios são denominadas conidiogênicas, os quais normalmente localizam-se na extremidade das hifas especializadas de textura suave e espessura entre 3 e 5 µm (INGLIS et al., 2000). Destas estruturas elevam-se

os chamados conidióforos (Figura 4) que podem ter até 650 μm , os quais produzem conídios com caráter fusiforme (INGLIS et al., 2000), responsáveis por infectar ovos e fêmeas de nematoides em seus estágios de vida (STIRLING, 1991) liberando exoenzimas (MANZANILLA-LÓPEZ et al., 2013).

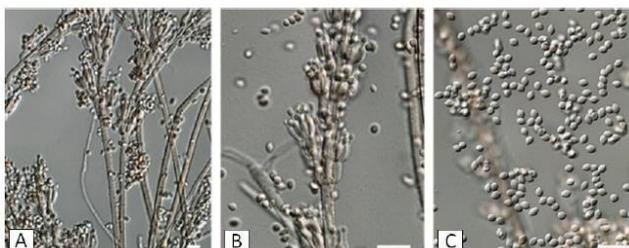


Figura 4. *Purpureocillium lilacinum*: A e B) conidióforos característicos; C) conídios fusiformes típicos. Escala = 10 μm . (Fonte: Luangsa-ard et al., 2011).

A concentração final de conídios pode ser afetada ou estimulada dependendo da umidade, disponibilidade de nutrientes, fontes de nitrogênio e carbono, salinidade do substrato utilizado e/ou solo e aeração, os quais podem comprometer sua atividade metabólica e condições favoráveis base para o futuro micélio (INGLIS et al., 2000; MUKHTAR; HUSSAIN; KAYANI, 2013; BRAND et al., 2010).

Conquanto, no processo infeccioso e de colonização deste fungo, hifas individuais auxiliadas por meios mecânicos ou enzimáticos, entre eles a protease serina, atuam nas três camadas constituintes dos ovos (vitelínica proteica, intermediária lipídica e de quitina), ocorrendo intumescimento dos mesmos devido aos vacúolos formados entre a camada quitinosa e lipídica (DIAS et al., 2010).

Adiante na colonização ocorre esporulação no interior dos ovos, formando-se micélio fúngico, inibindo diretamente através do parasitismo o desenvolvimento embrionário do nematoide, aumentando a permeabilidade da casca do ovo e facilitando a passagem de micotoxinas, inviabilizando o embrião ou juvenil nos ovos, afetando deletariamente a fase reprodutiva (MANZANILLA-LÓPEZ et al., 2013), como visto por Hahn et al. (2015), impedindo a eclosão de juvenis de segundo estágio (J2).

Dessa forma, o fungo utiliza-se do material nutritivo de um possível juvenil que esteja embrionado, dando continuidade ao seu desenvolvimento vegetativo (STIRLING, 1991).

Krzyzanowski (2006) avaliou a eficácia da mistura de fungos nematófagos no manejo de *Meloidogyne exigua* e *M. paranaensis* em cafeeiro no campo, bem como, a avaliação da eficácia da mistura de fungos nematófagos na redução da população das espécies de nematoides em cafeeiro cultivados em vasos em casa de vegetação (Figura 5).

Todavia, o fungo seja considerado um parasito de ovos, observou-se que o juvenil, ainda dentro do ovo, provavelmente o de primeiro estágio (J1), também pode ser parasitado pelo fungo.

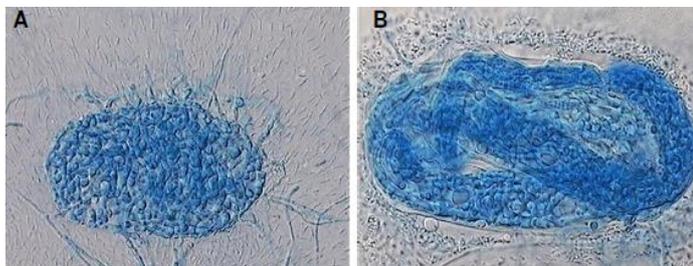


Figura 5. Fotomicrografia de ovos de *Meloidogyne paranaensis* colonizados por *Purpureocillium lilacinum* (= *Paecilomyces lilacinus*). A) Ovo colonizado em estágio inicial da embriogênese. B) Juvenil em estágio inicial de desenvolvimento parasitado pelo fungo dentro do ovo (barras de escalas = 10 μ m).

Ortis, Gusmán e Leguizamón (2015) realizaram testes *in vitro* com estirpes de *P. lilacinum* e *P. chlamydosporia* para gestão de *Meloidogyne incognita* e *M. mayaguensis*. Às 24 horas, tanto a camada vitelina de ovos como a cutícula de juvenis (J2) de *M. incognita* e *M. mayaguensis*, foram cercados por conídios de fungos. Posteriormente, após 72 horas de exposição, as mesmas camadas expressaram hifas fúngicas. Após 120 horas, as camadas foram parcialmente cobertas por massas de hifas, e às 168 horas essas hifas cobriram os ovos em seu interior e juvenis (J2) das espécies listadas.

Além disso, em 168 horas, houve a ruptura da cobertura do ovo formada pelas três camadas constituintes (vitelínica proteica, intermediária lipídica, e de quitina) essenciais para o desenvolvimento do embrião (PERRY; MOENS; STARR, 2009).

Núñez-Camargo et al. (2012) investigaram 16 cepas de fungos, isolados de J2 dentre os selecionados estava o *P. lilacinum*. Este foi separado para estudar o processo de infecção e avaliar sua patogenicidade sobre ovos e juvenis J1 e J2 do nematoide dourado *Globodera* spp. A germinação dos esporos de *P. lilacinum* foi observada em 12 horas após a inoculação, o desenvolvimento do micélio no interior e exterior dos J2 às 72 horas e a formação de conidióforos às 96 horas. Os ovos examinados ao microscópio apresentaram desenvolvimento micelial após cinco dias de exposição aos esporos de *P. lilacinum*. A mortalidade dos ovos e juvenis J1 infectados foi de 100% em cinco dias.

Além dos fungos nematófagos para o controle biológico como antagonistas aos nematoides, outros microrganismos de proteção biológica que dificultam a penetração,

desenvolvimento e reprodução de nematoides radiculares, são os fungos micorrízicos arbusculares (FMAs) (TALAVERA; VERDEJO, 2015).

2.5 FUNGOS ENDOMICORRÍZICOS

Os fungos que colonizam internamente os tecidos das plantas, como folhas, caules, além da rizosfera são denominados endofíticos (JABER; ENKERLI, 2016). Esta colonização pode ser temporária ou permanente, podendo ocorrer de maneira localizada ou sistêmica, sendo que seus sinais de infecção não são aparentemente evidenciados, devido esta relação planta/fungo ser complexa (JABER; ENKERLI, 2016; BARELLI et al., 2016), podendo promover inúmeros benefícios no biocontrole de pragas e doenças e na ascensão do crescimento da planta (BARELLI et al., 2016).

A micorrização é considerada como sendo simbiote mutualista nutricional quando o fotobionte supre o fungo com fotoassimilados para crescimento e reprodução, enquanto que o micobionte provê às plantas nutrientes e água (BERBARA et al., 2006).

Perante proposta do fisiologista de plantas, botânico Albert Bernard Frank, a partir do final do século XIX, em 1885, distinguiu entre micorrizas ectotróficas e endotróficas, através de estudos científicos sobre anatomia e ocorrência, discutindo sobre as bases funcionais dessa simbiose. Frank empregou pela primeira vez o termo “micorriza”, (mico: fungo; riza: raiz) e provou experimentalmente sua natureza mutualista, sendo assim considerado o pai da micorrizologia, e descreveu a seguinte frase: “um órgão morfológicamente característico e com dependência fisiológica íntima e recíproca”, Bernard Frank.

Todavia, logo depois em 1950 as estruturas reprodutivas dos FMA começaram a ser conhecidas e estudadas (MOHAN et al., 2014).

A maioria destes fungos desempenha papel importante no sistema solo-planta, devido à comunidade microbiana do solo existente (REDECKER et al., 2013). Os FMAs encontram-se inseridos no filo *Glomeromycota* (TEDERSOO et al., 2018).

A árvore filogenética mais recente englobando a maior parte da classificação, foi esquematizada por Oehl et al. (2011) (Figura 6). Logo após dessa revisão Marinho et al. (2014) descreveram o gênero *Bulbospora* em *Scutellosporaceae*, bem como Oehl et al. (2014) descreveram *Palaeospora* em *Archaeosporaceae*. Recentemente Blaszkowski et al. (2018) e Symanczik et al. (2018) propõem uma nova família *Pervetustaceae* e quatro novos gêneros *Desertispora*, *Pervetustus*, *Innospora* e *Oehlia*.

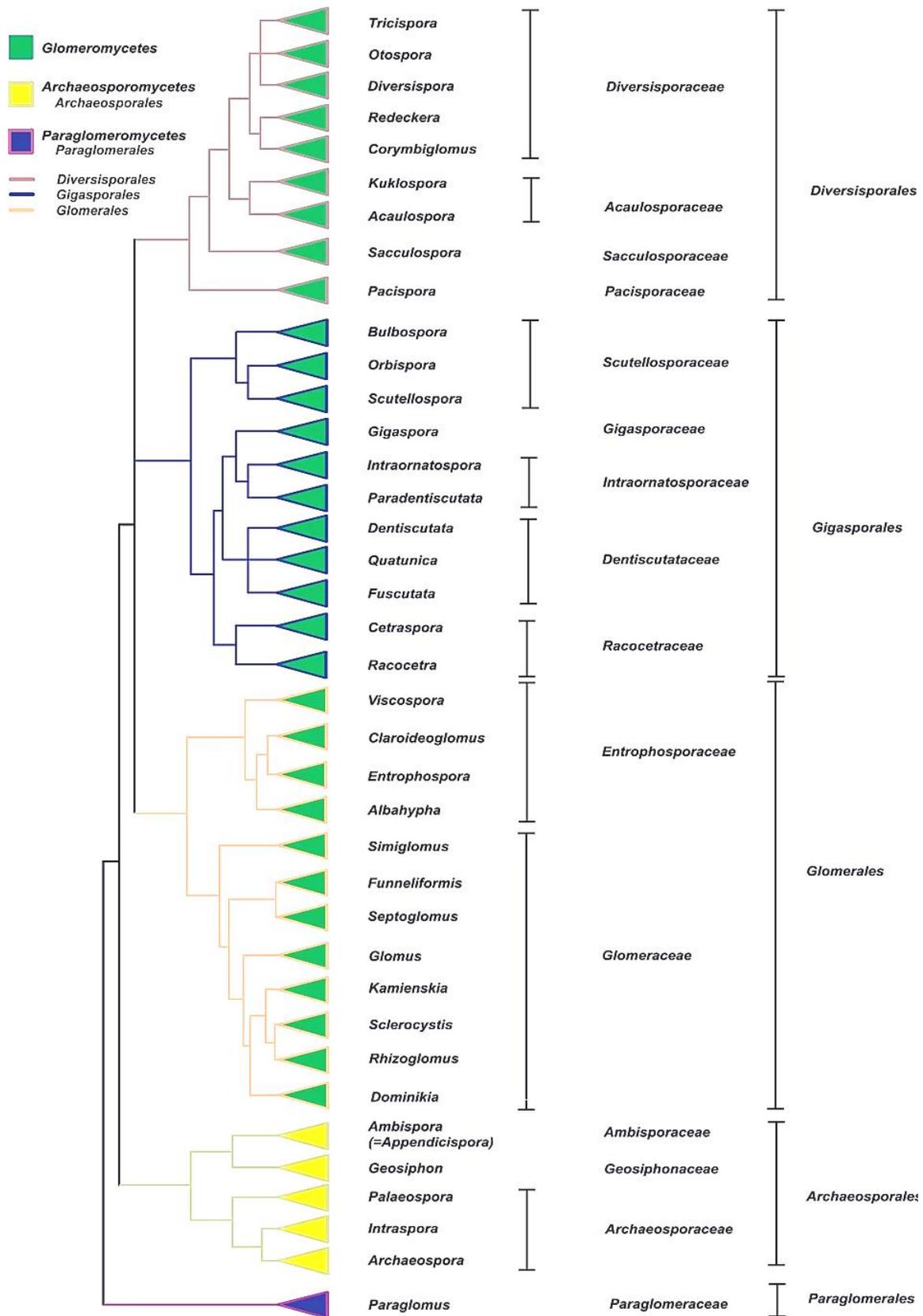


Figura 6. Árvore filogenética esquematizada por Oehl et al. (2011), incluindo taxais adicionais propostas por Blaszkowski (2012), Goto et al. (2012), Blaszkowski et al. (2014), Oehl et al. (2014).

Com esse avanço no sistema de classificação, atualmente esse filo é dividido em três classes, cinco ordens, 16 famílias, 44 gêneros e 317 espécies oficialmente descritas (BLASZKOWSKI et al., 2018; SYMANCZIK et al., 2018; JOBIM et al., 2019; CORAZON-GUIVIN et al., 2019). *Glomus* e *Acaulospora* são os gêneros de maior riqueza de espécies a nível mundial descritas no clado *Glomeromycota*, com 54 e 52 espécies respectivamente. Os gêneros que podem ser utilizados na agricultura por serem considerados os principais associados às culturas agrícolas são: *Glomus*, *Scutellospora*, *Dentiscutata*, *Acaulospora* e *Funneliformis* (GOTO; JOBIM, 2019).

Esses fungos são biotróficos e dependem de raízes metabolicamente ativas para completarem seu ciclo de vida (MARRO et al., 2014), colonizando cerca de 90% das plantas vasculares terrestres (BRUNDRETT, 2009; REDECKER et al., 2013).

Conforme Smith e Read (2008), o ciclo de vida dos fungos micorrízicos é principiado através do crescimento de hifas baseado em uma das três formas de propágulos (segmento de raiz infectado, hifas ou micélio e em particular esporos) e finalizado com a formação de novos esporos (glomerosporos) que asseguram a continuidade do fungo (Figura 7) por consistirem em principais estruturas de sobrevivência dos fungos MA_s (MAIA et al., 2010).

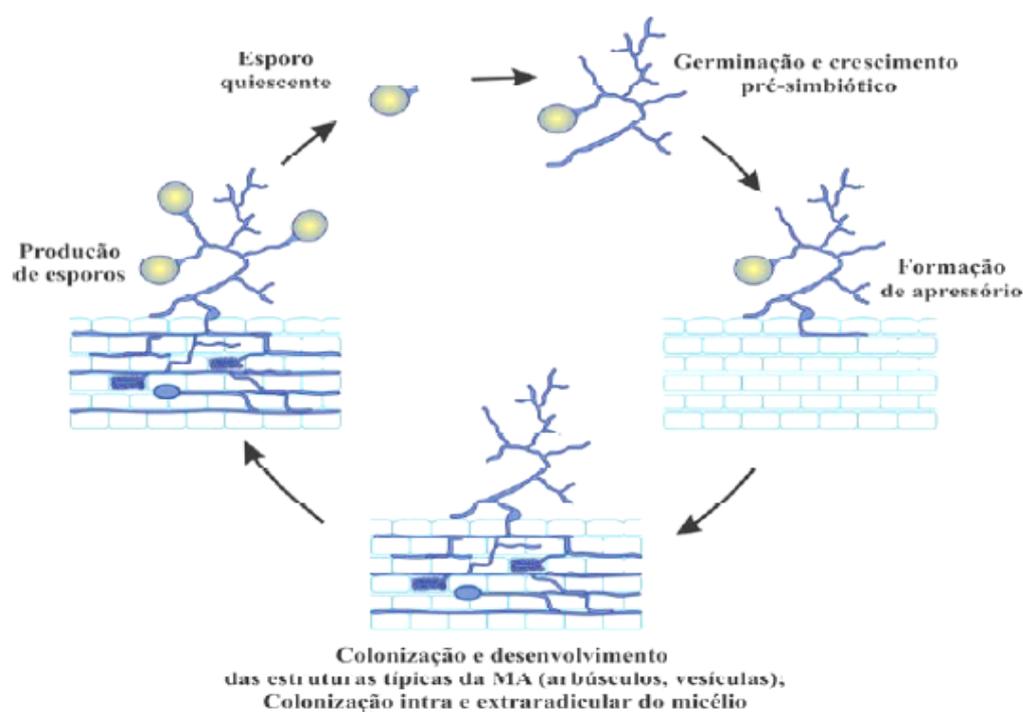


Figura 7. Ciclo de vida de Fungos MA_s. Fonte: Modificado de Giovannetti (2000).

Embora sejam biotróficos, a germinação é capaz de ocorrer na inexistência do hospedeiro, pertinente às reservas nutricionais do glomerosporos, visto que algumas espécies

podem manifestar vários tubos germinativos até o encontro com o hospedeiro. Acaso o fungo não infecte a raiz, a hifa entra em senescência (MAIA et al., 2010).

2.5.1 Estrutura e germinação de glomerosporos

Os glomerosporos formados pelos FMA são globosos, subglobosos e até irregulares, hialinos, amarelos, marrons a negros, e variam de 22 a 1050 μm , apresentando parede espessa que pode ser lisa ou ornamentada (GOTO; MAIA, 2006).

Até o momento foram descritos cinco tipos (glomoide, radial-glomoide, gigasporoide, acaulosporoide e entrofosporoide), de formação de glomerosporos. O tipo glomoide, peculiar do gênero *Glomus* spp., caracterizado pela formação do glomerosporos na porção terminal ou intercalar de uma hifa, bem como, o radial-glomoide, também típico de certas espécies deste gênero, com formação de glomerosporos terminalmente na hifa, mas de modo radial (Figura 8) a partir de um complexo de hifa (GOTO; MAIA, 2006).

Considerando que os glomerosporos constituem uma estrutura de resistência no ciclo de vida dos FMA, a germinação é, por excelência, etapa crucial para garantir a sobrevivência e a propagação da espécie. Os glomerosporos encontram-se em estado de quiescência, desencadeando o processo germinativo quando condições propícias específicas estão disponíveis (SIQUEIRA et al., 1985).

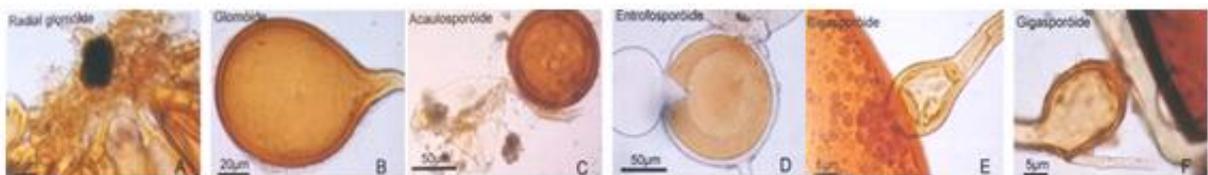


Figura 8. Modos de desenvolvimento de glomerosporos. A - radial-glomoide (*Glomus claviforme*); B - glomoide (*Glomus rubiforme*); C - acaulosporoide (*Acaulospora* sp.); D - entrofosporoide (*Entrophospora infrequens*); E e F - gigasporoide (*Gigaspora* sp. e *Racocetra* sp.). Fonte: Siqueira et al. (1985).

Dentre estas condições estão diversos fatores físicos, químicos e biológicos, incluindo temperatura ideal entre 18 °C e 25 °C, umidade próxima a capacidade de campo, pH 6,0 e 7,0. Em contrapartida a concentração de oxigênio e gás carbônico, sais minerais, presença de substâncias voláteis, antibióticos, substâncias inibidoras, microrganismos podem afetar o crescimento micelial assimbiótico e o desenvolvimento das etapas do ciclo de vida dos FMA, (SIQUEIRA et al., 1985; MOREIRA; SIQUEIRA, 2002).

2.5.2 Sinalização e transdução de sinais em MA: Desenvolvimento da simbiose

O desenvolvimento das micorrizas arbusculares (MAs) é um processo complexo e assíncrono (RAMOS et al., 2011), (Figura 9), e seu estabelecimento e desenvolvimento é caracterizado com as seguintes fases: (a) assimbiótica pela germinação de esporos e crescimento do tubo germinativo; (b) pré-simbiótica provenientes da ramificação das hifas esporofíticas dos fungos MA, chamadas fatores de micorrização (FR) produzidos pelas plantas, provenientes da troca de sinais entre os simbiossiontes, antes mesmo do contato físico com as raízes do hospedeiro, por exsudações das raízes de certos compostos (ISSAC, 1992; BUÉE, et al., 2000; SIQUEIRA et al., 2007).

Adiante estabelecem reconhecimento e aderência à raiz, gerando uma estrutura característica de penetração designada como apressório. Trata-se de uma transfiguração na parte apical da hifa que se dilata tornando-se uma aparência de inchada, consequência do reconhecimento pré-simbiótico (ISSAC, 1992); (c) simbiótico através da diferenciação das hifas do apressório que penetram as células epidérmicas, sem invadir a região meristemática.

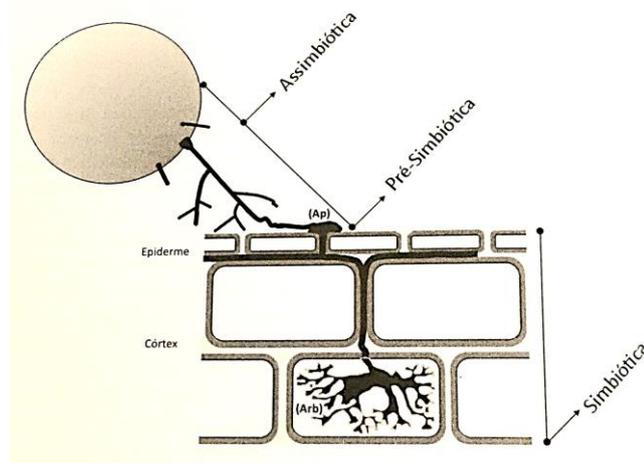


Figura 9. Etapas de desenvolvimento dos FMA_s (RAMOS et al., 2005).

Uma vez no interior das raízes, o fungo pode crescer tanto inter quanto intracelularmente. Seguidamente formam enovelamento simples de hifas intercelulares e intracelulares e em ato contínuo, estabelecem a colonização intrarradicular do apoplasto e das células do córtex. Em certas células do córtex, hifas intracelulares se diferenciam em arbuscúlos, os quais são circundados por uma membrana plasmática diferenciada de origem vegetal chamada periarbuscular (Figura 10) (CRUZ et al., 2008; FOLLI-PEREIRA et al., 2012). O espaço entre a membrana periarbuscular e a parede do arbuscúlo é denominado de interface arbuscular de troca nutricional (RAMOS et al., 2005).

Os arbúsculos são estruturas momentâneas, de ciclo curto, extinguem-se em poucos dias deixando as células do córtex íntegras e voluntárias para serem hospedeiras de demais arbúsculos (PETERSON; MASSICOTTE; MELVILLE, 2004). São espécies de haustórios principiadas por ramificações dicotômicas consecutivas das hifas, num grau de subdivisão que a hifa fica com aspecto de uma pequena árvore, formadas unicamente anexas as células do córtex. São considerados sítios-chaves na formação da interface simbiótica e/ou arbuscular, no movimento bidirecional de carbono e nutrientes orgânicos e inorgânicos, embora as outras interfaces também possam contribuir ativamente na troca de nutrientes (RAMOS et al., 2005).

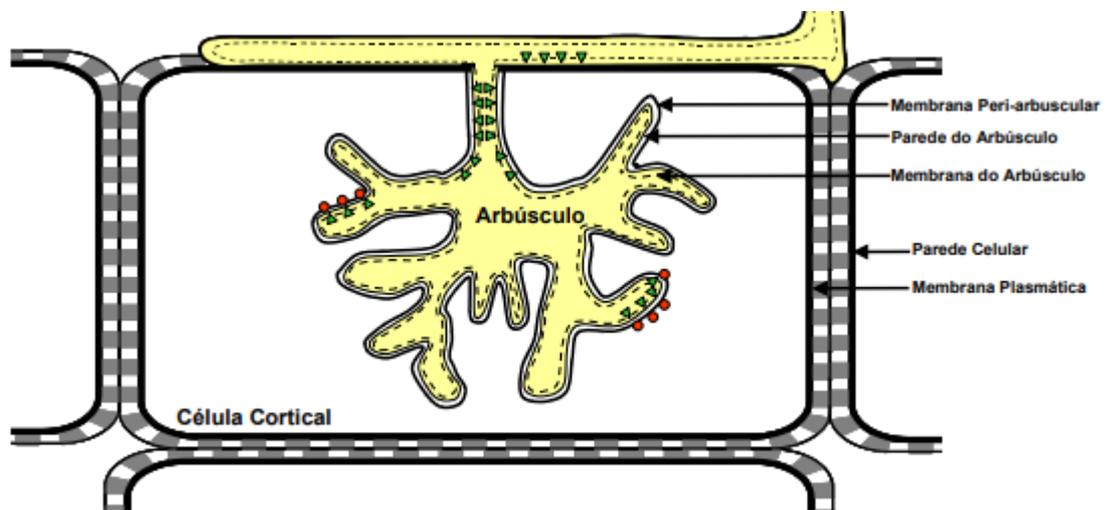


Figura 10. Arbúsculo e membrana periarbuscular e a parede do arbúsculo: interface arbuscular de troca nutricional (RAMOS et al., 2005).

Mediante essa estrutura, os fungos gozam do acesso suprido de carbono da planta, assim como ocorre às trocas de carboidratos e nutrientes entre o fungo e a planta (ISSAC, 1992), devido à formação das interfaces de troca nutricional (RAMOS et al., 2005).

Em prol disso, o fungo é suprido com 20% a 30% dos fotoassimilados vegetais essenciais na forma de carboidratos (DRIGO et al., 2010) fundamentais para completarem seu ciclo de vida (SMITH; READ, 2008), aumentando a produção de seus propágulos, em contrapartida gerando resposta em crescimento para as plantas.

Os carboidratos conforme hipótese levantada por Gianinazzi-Pearson et al. (1991), podem ser transportados da planta para o fungo na interface intercelular e o fosfato do fungo para a planta na interface arbuscular.

No entanto, em associações com espécies dos gêneros *Glomus*, *Acaulospora* e *Entrophospora*, as hifas intrarradiculares distinguem-se em estruturas globosas, ricas em lipídios, concebidas através de dilatações terminais nas hifas, chamadas vesículas, que tudo

indica detêm função de reserva, tanto quanto importantes propágulos (ISAAC, 1992; SMITH; READ, 2008), conforme mostra a (Figura 11).

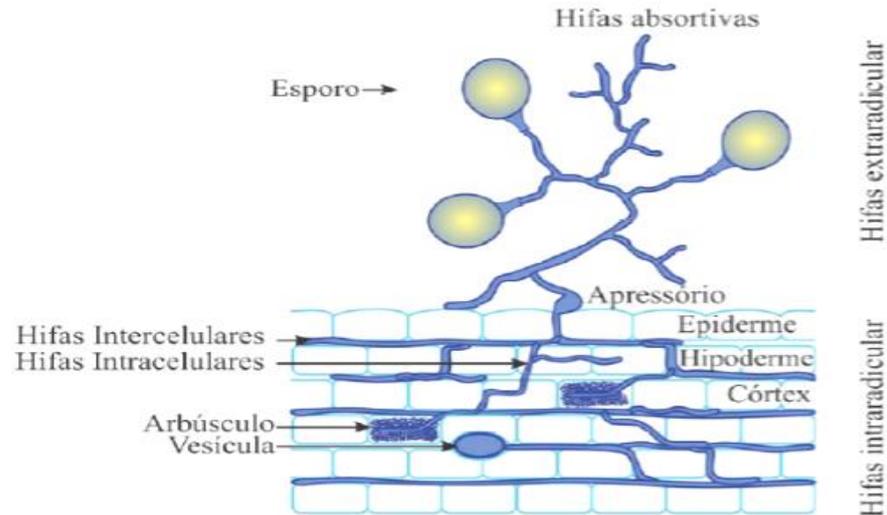


Figura 11. Estruturas características da simbiose micorrizica arbuscular. Fonte: Modificado de Isaac (1992)

Ademais, além do crescimento intrarradicular, os FMA formam um micélio externo que cresce no solo formando uma extensa rede micelial que explora microambientes não alcançados pelas raízes não colonizadas por FMA (CRUZ et al., 2008). As hifas extrarradiculares absorvem nutrientes da solução do solo, os quais são transportados para o micélio intrarradicular e transferidos para a planta hospedeira (CRUZ et al., 2008; RAMOS et al., 2008).

As hifas extrarradiculares, sob outra perspectiva, colonizam a rizosfera na demanda de nutrientes por intervenção do micélio externo aumentando a capacidade de exploração da planta no solo, tanto em área de superfície de contato quanto em volume (SMITH; READ, 2008).

De acordo com Cardoso Filho et al. (2008) e Melloni; Cardoso (1999) a quantidade de hifa e micélio extrarradicular, pode alcançar até 32 cm de hifa cm^{-1} de raiz colonizada ou 26 m de hifa g^{-1} de solo, até porque o comprimento das hifas podem ser superiores a (500 m) por cada (cm) de raiz mediante Sylvia (1992), tal qual Moreira e Siqueira (2006) relatam que a taxa de extensão é 823 vezes maior que a da raiz, tendo acesso a poros do solo que são inacessíveis as raízes devido às hifas possuírem pequeno diâmetro (2-10 μm), enquanto que os pelos radiculares geralmente possuem diâmetro superiores a (10 μm) e as raízes superior a (100 μm) (BAYLIS, 1975).

A associação é beneficiada devido à sequencialidade de eventos coordenados pelo fungo e pela planta e por suas interações, conforme mostra a (Figura 12).

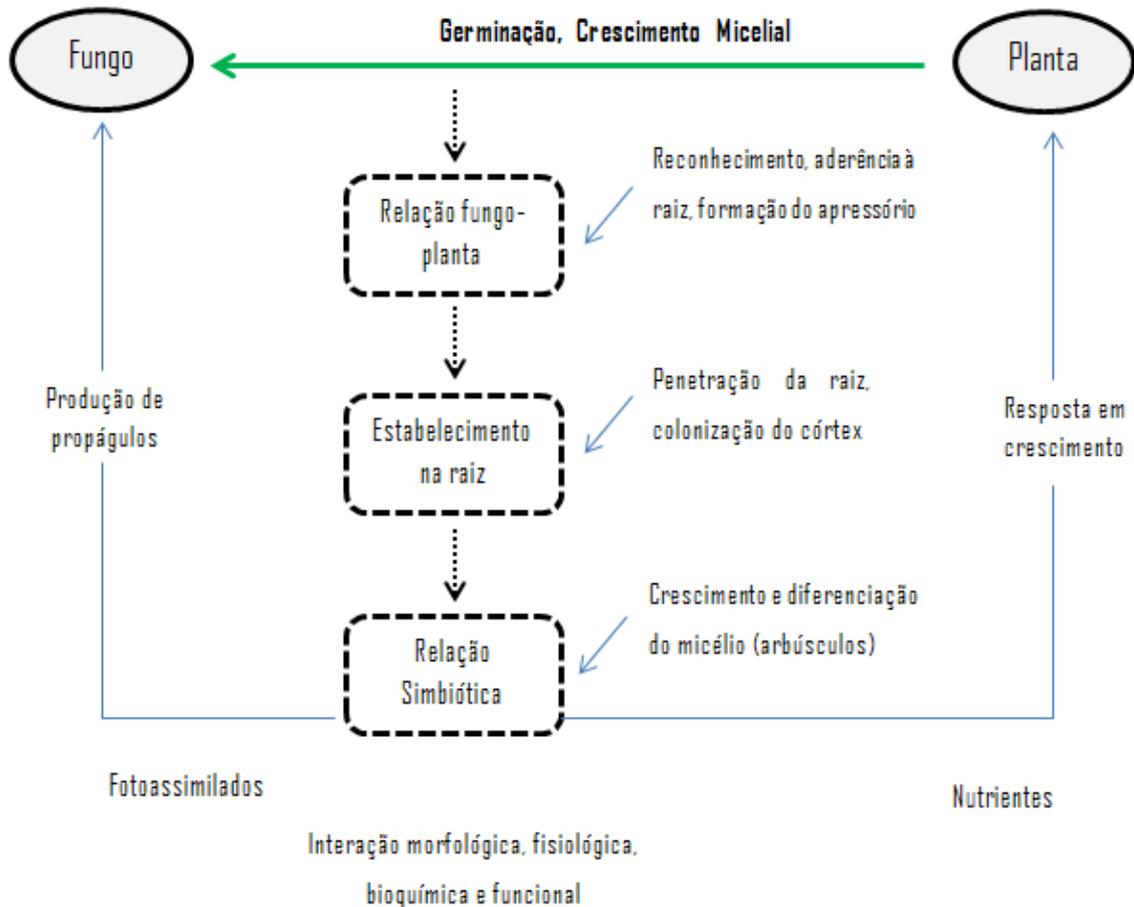


Figura 12. Desenvolvimento sequencial do estabelecimento da associação com FMA. Adaptação do trabalho de Moreira e Siqueira (2002).

2.5.3 Interfaces simbióticas: Troca bidirecional de nutrientes

O gradiente de H^+ gerado pelas H^+ -ATPases de membrana plasmática impulsionam a absorção de nutrientes a favor de um gradiente de H^+ . Em se tratando da simbiose micorrizica arbuscular, as interfases de troca ganham destaque na transferência bidirecional de nutrientes em nível radicular (SENA; LABATE; CARDOSO, 2004).

Na troca de nutrientes, as H^+ -ATPase de membrana plasmática do fungo e da planta são responsáveis pela extrusão unidirecional de íons H^+ a expensas da quebra da molécula de ATP (transporte primário de H^+). Assim, o gradiente eletroquímico gerado pelas ATPases impulsionam o transporte de P_i , sacarose (Sac), glicose (Gli), frutose (Fru) e outros nutrientes

(por exemplo, nitrato e aminoácidos) via transportadores de membrana (transporte secundário) (RAMOS et al., 2005) conforme mostra a figura 13.

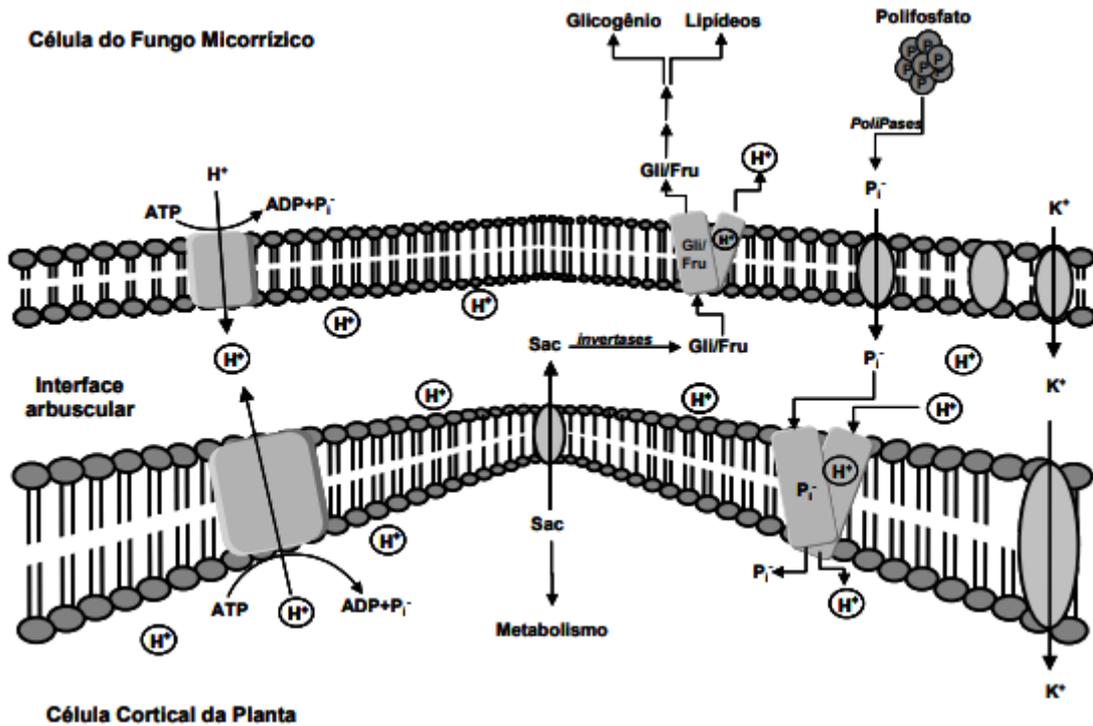


Figura 13. Esquema do transporte bidirecional de nutrientes na interface arbuscular. Adaptado de Ramos (2005).

Fosfatos inorgânicos (P_i) absorvidos do solo pelas hifas extrarradiculares são convertidos em grânulos de polifosfato para serem transportados e próximo a membrana do arbúsculo são convertidos em P_i novamente e transportados para a interface arbuscular, onde se ligam aos H^+ para serem transportados para as células corticais da planta hospedeira. O gradiente de H^+ criado ativa a abertura de canais de K^+ em ambas as membranas e impulsionam a atividades dos transportadores de (P_i). Em troca, a planta repassa sacarose fotossintetizada à interface arbuscular que através da atividade de invertases e convertida em glicose (Gli) e frutose (Fru) que são transportadas para as células do FMA.

Em plantas, os transportadores de (P_i) pertencem a quatro famílias: PHT1, PHT2, PHT3, PHT4. As proteínas PHT1 de alta afinidade, são predominantemente expressos nas células epidérmicas e na região externa do córtex dos pelos radiculares (LOPEZ-ARREDONDO et al., 2014), em raízes quando em simbiose MA_s (KARANDASHOV; BUCHER, 2005). Essa proteína transporta o (P_i) através do mecanismo de co-transporte, tipo (simporte), simultaneamente com íons de hidrogênio (ULLRICH-EBERIUS et al., 1981),

No genoma da soja foram identificados 14 genes da família de transportadores PHT1 (FAN et al., 2013). Deste total, três GmPT7, GmPT10 e GmPT11 foram descritos como induzidos especificamente pela presença de (MA_s) (TAMURA et al., 2012; NUSSAUME et al., 2011).

Para demonstrar a expressão do transportador PHT1 na aquisição de (Pi) via simbiose micorrizica arbuscular, os pesquisadores Javot, Pumplin e Harrison (2007) utilizando *Medicago truncatula* demonstraram que a funcionalidade desse transportador é crítica para manutenção desta simbiose, e também que a perda de função desse transportador leva a morte prematura de arbúsculos e com isso o fungo não é capaz de se proliferar dentro da raiz, causando “desligamento” da simbiose.

Os pesquisadores concluíram que o transportador de (Pi) do fungo para a planta não é somente um benefício mas é também um requerimento para a manutenção da simbiose micorrizica arbuscular.

2.5.4 Benefícios nutricionais

O benefício principal para a planta hospedeira nesta simbiose está nos ciclos biogeoquímicos de nutrientes (ANDREOTE; GUMIERE; DURRER, 2014), aumentando a absorção de nutrientes como N, P, K, Ca, S, Fe, Cu e Zn, sendo o efeito mais consistente na absorção de nutrientes imóveis e/ou de baixa mobilidade no solo como o fósforo, cobre e zinco, isto graças ao desenvolvimento intra e extrarradicular do fungo (SMITH; READ, 2008) contribuindo para a fertilidade dos solos (MIRANDA, 2008).

Apesar da nutrição fosfatada em micorrizas ser mais impactante e superior em plantas hospedeiras (80% de P), acréscimos nos teores de Cu, Zn, N e K (60, 25, 25 e 10%) respectivamente também são observados com inoculação com FMA (MIRANDA, 2008; MOREIRA et al., 2010), porém nesta simbiose a absorção de Mg, Ca, S, Fe, Mn também acontece, mais de fato com menor consistência (SMITH; READ, 2008).

As hifas podem se estender além da zona de depleção de nutrientes que se forma em torno das raízes absorventes. Nesta região ocorre redução de concentração de nutrientes, particularmente o fósforo que apresenta baixa velocidade de transporte na solução do solo, conseqüente a sua lenta difusão no solo (10^{-12} a 10^{-15} m² s⁻¹) assim como sua alta adsorção as partículas do solo (óxidos e hidróxidos de Fe e Al, cátions e matéria orgânica) (ZHANG; LIAO; LUCAS, 2014), obtendo pouca disponibilidade em comparação com a demanda da planta (SMITH; READ, 2008).

Em razão da fixação do fósforo junto aos colóides do solo, até 90% do adubo fosfatado solúvel é capaz de ser adsorvido (MALAVOLTA, 2006). Logo, é de supremo merecimento integrar-se a respeito do retorno das plantas a escassez de P com intenção de avançar em estratégias que sejam capazes de limitar a submissão de adição de fertilizantes a produção agrícola (JEZ; LEE; SHERP, 2016), inclusive porque, do proporcional aplicado de fertilizantes fosfatados, tão logo 10% a 45% do P é absorvido pelas culturas (ADESEMOYE; KLOEPPER, 2009).

Como a taxa de absorção e transporte de P inorgânico (P_i) por raízes é maior que sua taxa de difusão no solo, uma zona de depleção é formada ao redor da superfície da raiz, resultando em zona de esgotamento para este elemento ainda no ambiente rizosférico (BERBARA et al., 2006), motivo pelo qual o P é considerado um dos macronutrientes menos disponíveis para a planta na solução do solo, em concentrações entre 0,5 e 10 μM (ZHANG; LIAO; LUCAS, 2014). Dessa forma, a planta em sua evolução, desenvolveu mecanismos de captura desse elemento para além dessa zona, por meio das MA's (Figura 14) (BERBARA et al., 2006).

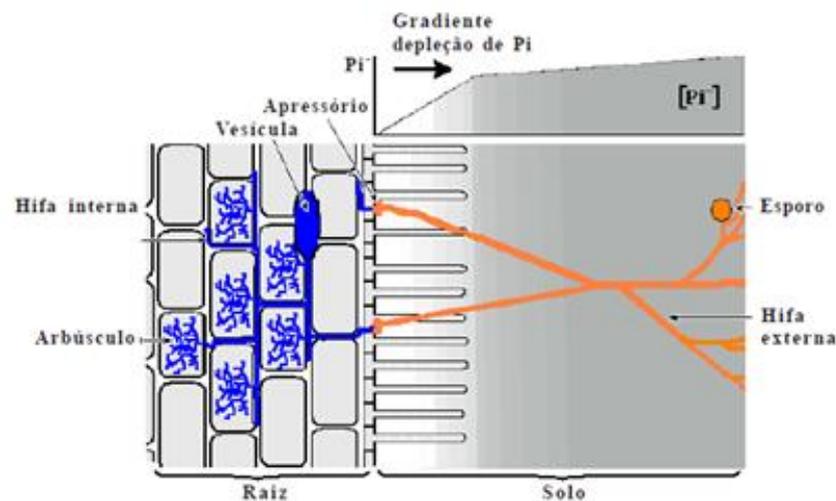


Figura 14. Estruturas dos fungos MA, e hifas ultrapassando a zona de depleção de P inorgânico (BERBARA et al., 2006).

O (P_i) é absorvido do solo na interface solo-planta, e transportado através das células do córtex e da endoderme da raiz, até chegar ao xilema e redirecionado para as células e tecidos dos muitos órgãos da planta através de múltiplas classes de proteínas transportadoras de fosfato (NASSAUME et al., 2011).

2.5.5 Benefícios não nutricionais

Dentre os benefícios não nutricionais está a tolerância a estresse hídrico, salinidade e metais pesados (MOREIRA; SIQUEIRA, 2006), diminuindo o efeito negativo dos mesmos, assim como diminuir a toxidez de Al (SIQUEIRA et al., 1985). Podem ainda, estimular a produção de fitohormônios (FRANKENBERGER; ARSHAD, 1995) e aumentar os níveis de clorofila (TSANG; MAUN, 1999).

Esses fungos também interagem com outros microrganismos do solo envolvidos em importantes ciclos de nutrientes. Dessa forma a fixação biológica de nitrogênio por rizóbios em leguminosas pode ser aumentada ou até mesmo dependente da coinfeção com FMA (FOUGNIES et al., 2006), proporcionando maior produção líquida primária, denominada também de assimilação líquida, favorecendo superior produção vegetal, e aumento da assimilação de carbono, através do gás carbônico do ar por meio da fotossíntese, (ZHU; MILLER, 2003).

Os FMA perfazem de 5% a 50% da biomassa dos microrganismos do solo (OLSSON et al., 1999) e são considerados os fungos mais abundantes em solos agrícolas. A biomassa das hifas de FMA pode chegar a valores que vão de 54 a 900 kg ha⁻¹ (ZHU; MILLER, 2003).

Existem relatos que os FMA estão envolvidos no aumento do dreno de carbono da atmosfera para o solo, sendo estimado que cerca de 5 bilhões de toneladas de carbono por ano são consumidos pelos FMA (BAGO; PFEFFER; SHACHAR-HILL, 2000).

Como decorrência da imensa quantidade de hifas extrarradiculares produzidas pelos FMA, existe uma significativa contribuição sobre a estruturação e estabilidade de agregados nos solos. Esta função é significativa, mediante suas respectivas estruturas, modificando a capacidade de mobilização de nutrientes, a viabilização do conteúdo de água, através da facilidade de penetração das hifas no solo, salvo o potencial reduzido de erosão dos solos (SMITH; READ, 2008; ZHU; MILLER, 2003), além de propensão de interconectar-se o sistema radicular de plantas vizinhas da mesma espécie ou de espécies distintas (GIOVANNETTI et al., 2004).

Além da ação física do micélio externo na agregação do solo, mantendo as partículas do solo juntas através do emaranhado de hifas, também possui ação química, uma vez que as paredes das hifas e esporos dos FMA são compostas de glicoproteínas hidrofóbicas, chamadas glomalinas, que são deixadas no solo após sua morte e decomposição (TRESSEDER; ALLEN, 2000).

A mesma contém em torno de 60% de carboidratos, nitrogênio ligado a oligossacarídeo e ferro insolúvel em água (PURIN; KLAUBERG FILHO, 2010). Normalmente estes fungos produzem entre 2 e 15 mg g⁻¹ podendo chegar até 60 mg g⁻¹ de glomalina (NICHOLS et al., 2004; RILLIG et al., 2001). Esta glicoproteína melhora a fertilidade do solo diminuindo a perda de nutriente associada à degradação da matéria orgânica. Isto é possível graças à capacidade das glomalinas em promover a formação de agregados do solo, que podem proteger a matéria orgânica da atividade enzimática (RILLIG, 2004).

Oportuniza resistência a infecção de doenças (HOOKER et al., 1994), através de modos de ação e estratégias envolvidas na supressão de patógenos, podendo ser envolvidos nos efeitos diretos e indiretos. Dentre os mecanismos diretos estão: (1) proteção física que representa a competição física por espaço na raiz; (2) interações químicas e bioquímicas, que incluem a produção de aminoácidos e açúcares redutores, a alteração na fisiologia radicular, o aumento da espessura da parede das células corticais, a maior lignificação das raízes. Os efeitos indiretos podem ser: (1) alteração na qualidade e quantidade de nutrientes na rizosfera; (2) estímulo à comunidade rizosférica antagônica; (3) maior absorção de nutrientes pela micorriza, principalmente de fósforo, conferindo maior vigor e crescimento (SILVEIRA, 1992).

Portanto, as micorrizas são multifuncionais nos agroecossistemas (NEWSHAM; FITTER; WATKINSON, 1995), melhorando potencialmente a qualidade física, química e biológica do solo (BERBARA et al., 2006), componentes estes da chamada fertilidade ampla do solo, fazendo dessa questão, ênfase para elaboração de pesquisas em prol da produção de inoculantes microbiológicos (KERRY; HIRSCH, 2011).

2.6 MECANISMOS DE DEFESA DAS PLANTAS

As plantas aparentemente se mostram indefesas ao ataque de agentes fitopatogênicos, porém, elas respondem contra invasores por estratégias de defesa (sistema imune adaptativo), ou seja, pelos mecanismos relacionados com a ativação de genes que são capazes de reconhecer um patógeno invasor (WU; SHAN; HE, 2014). Possuem a capacidade de percepção de eliciadores e/ou moléculas associadas ao reconhecimento do ataque de um fitopatógeno nos tecidos do vegetal (PASCHOLATI, 2011).

A resistência natural de plantas a microrganismos patogênicos fundamenta-se em todo caso regra e a suscetibilidade como a exceção, caracterizando como resistência de não

hospedeiro (RNH). Este fenômeno envolve barreiras e mecanismos de defesa que podem ser constituintes morfofisiológicos da planta ou serem produzidos em função da detecção do microrganismo. Em geral, a defesa das plantas contra os agentes patogênicos, dá-se através de combinações de mecanismos de resistência (AGRIOS, 2005), sendo divididos em duas categorias: pré-formados e pós-formados, e dois mecanismos: estruturais e bioquímicos (AGRIOS, 2005; PASCHOLATI, 2011).

Desta forma os mecanismos de defesa das plantas podem ser pré-formados, que incluem aqueles já presentes nas plantas anteriormente do contato do patógeno e o hospedeiro (AGRIOS, 2005; PASCHOLATI, 2011), e os pós-formados, que se mostram ausentes ou presentes em menores níveis antes do processo infeccioso, produzidos ou ativados mediante resposta a presença de patógenos (PASCHOLATI, 2011).

Os mecanismos estruturais constituem barreiras físicas a penetração e/ou colonização do patógeno promovendo defesas celulares contra pré-invasão. Enquanto que reações bioquímicas, através de substâncias antimicrobianas inibitórias ao desenvolvimento do patógeno no hospedeiro, estimulam condições adversas de sobrevivência do patógeno no interior dos tecidos do hospedeiro (SCHWAN-ESTRADA; STANGARLIN; PASCHOLATI, 2008; STANGARLIN et al., 2011).

Conforme Pascholati; Dalio (2018) esses mecanismos compreendem, por exemplo:

- Pré-formados
 - Estruturais: cutícula, tricômas, estômatos e fibra/vasos condutores.
 - Bioquímicos: fenóis, alcaloides, lactonas insaturadas, glicosídeos sulfurados, glicosídeos cianogênicos, fototoxinas e inibidores protéicos/peptídeos.
- Pós-formados
 - Estruturais: papilas, halos, lignificação, camadas de cortiça, tiloses e glicoproteínas ricas em hidroxiprolina.
 - Bioquímicos: fitoalexinas, proteínas relacionadas à patogênese e espécies reativas de oxigênio.

Substâncias antimicrobianas estas estão presentes nos tecidos vegetais capazes de promover a inibição de crescimento e subsequente atividade de um patógeno (STANGARLIN et al., 2011). De tal forma, outros mecanismos defensórios das plantas com maior eficácia, permanecem inativos ou latentes, sendo ativados e expressando sua potencialidade após entrarem em contato com agentes eliciadores/indutores, ativando genes de defesa, tendo como destaque os produtos oriundos de defesa a produção de compostos fenólicos, espécies reativas de oxigênio, fitoalexinas, proteínas relacionadas à patogênese especificamente, quitinases, β -1,3

glucanases, fenilalanina amônia liase, peroxidase, resultando em uma reprogramação no metabolismo celular vegetal, implicando em alterações na expressão da doença, de acordo com cada patossistema (STANGARLIN et al., 2011).

Porém, destaca-se que, a combinação destas reações nos mecanismos estruturais e/ou bioquímicos empregados na defesa da planta são distintas em diferentes relações patógeno-hospedeiro, além disso, estas combinações dependem da idade da planta, do tipo de órgão e tecido atacado, condição nutricional da planta e condições climáticas (AGRIOS, 2005). Assim a resposta da planta a infecção varia de acordo com o modo de colonização do patógeno (SCHWAN-ESTRADA; STANGARLIN; PASCHOLATI, 2008), fazendo-se necessários estudos no âmbito da indução de resistência.

2.6.1 Proteínas relacionadas à patogênese

As proteínas-RP são um grupo de proteínas presentes em pequenas quantidades nas plantas, mas na invasão de patógenos são tóxicas, e apresentam-se em maiores quantidades quando induzidas no hospedeiro, através de estímulos bióticos, logo após o ataque de um agente patogênico (AGRIOS, 2005), ou por estímulos abióticos tais como, estresse hídrico, salinidade, injúria, metal pesado, tratamento com eliciadores endógeno e exógeno, e reguladores de desenvolvimento vegetal (AGRIOS, 2005; STANGARLIN et al., 2011).

Como estratégia de defesa da planta, as proteínas-RP são consideradas as principais, por possuírem propriedades bioquímicas específicas, podendo ser encontradas no vacúolo e apoplasto (espaço intercelular) e/ou parede celular (VAN LOON; VAN STRIEN, 1999), podendo atuar localmente ou sistemicamente (HEIL; BOSTOCK, 2002).

Ao serem transportadas para as partes das plantas, pode causar decréscimo no início e na intensidade da doença por dias ou até mesmo semanas (AGRIOS, 2005), devido seu papel contra os microrganismos serem diretos, inibindo o crescimento e desenvolvimento do agente causal da doença, e indiretos na ação preventiva contra penetração dos patógenos e no processo de indução de resistência mediante interação patógeno-hospedeiro (STANGARLIN et al., 2011).

Enzimas antioxidantes e outras enzimas como peroxidases (POX_s), catalase, fenilalanina amônia-liase (FAL) atuam nos processos fisiológicos e dos mecanismos de defesa das plantas (CAVALCANTI et al., 2005), mediante síntese de lignina (suporte mecânico) (TAIZ; ZEIGER, 2004). Além da lignificação as POX_s e a FAL estão incluídas nos processos de suberização (HIRAGA et al., 2001), resposta de hipersensibilidade, produção de algumas

fitoalexinas e antioxidantes (NICHOLSON; HAMMERSCHMIDT, 1992; DIXON; PAIVA, 1995) atuando na defesa da infecção por patógenos. Conforme Sankar et al. (2017) a infecção de plantas por nematoides ativa genes específicos e síntese destas enzimas, que podem ser prejudiciais aos nematoides fitoparasitas.

Outro grupo de proteínas-RP é as quitinases e β -1,3-glucanases que atuam diretamente na degradação das paredes celulares dos agentes patogênicos, e indiretamente agindo tanto na parede celular do patógeno, quanto da própria planta, atuando como eliciadores de reações de defesa (LEUBNER-METZGER; MEINS, 1999), tendo sido cada vez mais relatado o seu papel como componente de defesa da planta (VAN LOON; VAN STREIN, 1999).

2.7 ASPECTOS GERAIS DA INDUÇÃO DE RESISTÊNCIA

A indução de resistência contra patógenos tem como definição e perspectivas de uso, alcançar objetivo de ativar local e sistemicamente os mecanismos latentes de resistência de um hospedeiro vegetal suscetível, ou moderadamente resistente, por via do emprego de agentes abióticos (metais pesados ou produtos químicos sintéticos, como acibenzolar-S-metil) ou bióticos (microrganismos ativados) (eliciadores/indutores), de forma que o hospedeiro obtenha êxito na defesa contra o ataque de patógenos como fungos, bactérias, vírus, nematoides (PASCHOLATI; CIA, 2009).

Há dois métodos de explicar o fenômeno da resistência sistêmica, em que a planta expressa um aumento da sua capacidade de salvaguarda-se por estímulos ambientais específicos: resistência sistêmica adquirida (SAR) e resistência sistêmica induzida (ISR), diferenciando-se de acordo com a base na natureza do eliciador e as vias reguladoras envolvidas (CHOUDHARY; PRAKASH; JOHRI, 2007), tais como as rotas bioquímicas, ou seja, fenômenos distintos, porém, fenotipicamente semelhantes (PASCHOLATI, 2011).

Na ISR, embora ser fenotipicamente idêntico a SAR, o agente ativador dos mecanismos de resistência são organismos que se correlacionam em benefício ao sistema radicular (VAN LOON; BAKKER; PIETERSE, 1998) e tem como sinalizador o ácido jasmônico.

O funcionamento dos indutores de resistência defronte aos nematoides é a decorrência da interrupção do avanço das células nutridoras, ou inclusive reação de hipersensibilidade, testemunhando necrose no sítio de alimentação, poucos dias após a infecção do patógeno (BAKKER et al., 2006).

Em contrapostos, aos nematocidas comuns, os indutores, em conformidade com Barbosa et al. (2010), denotam um conjunto de vantagens, por exemplo: baixos níveis de toxicidade, superior biodegradação, praticabilidade frente a vários patógenos, afora diversificados modos de ação que reprimem a expectativa do parasita desenvolver resistência aos mecanismos predispostos.

2.7.1 Elicidores abióticos

A indução de SAR é auxiliada por acúmulo localizado e sistêmico de níveis endógenos do hormônio vegetal ácido salicílico (AS), e seus análogos, subsequente expressão de genes-RP (VERHAGEN; VAN LOON; PIETERSE, 2006). Dentre os ativadores químicos mais significativos, encontra-se o ASM (acibenzolar-S-metil), primeiro ativador desenvolvido para indução de resistência (WALTERS et al., 2005; CHOUDHARY; PRAKASH; JOHRI, 2007), expressando baixa fitotoxidez (KUNZ; SCHURTER; MAETZKE, 1997).

A resistência sistêmica adquirida é estabelecida após o intervalo de tempo necessário para acumular e associar-se a respostas de defesa celular (PASCHOLATI et al., 2010) como: proteínas-RP, fitoalexinas, acúmulo de espécies ativas de oxigênio, alteração na parede celular, aumento na atividade de várias enzimas relacionadas a defesa (THAKUR; SOHAL, 2013), com a produção de lignina (RESENDE et al., 2000).

2.7.2 Elicidores bióticos

Diferentemente da SAR, a ISR é dependente do fitohormônio etileno e jasmonato (CHOUDHARY; PRAKASH; JOHRI, 2007). Os agentes bióticos capazes de ativar os mecanismos de defesa da planta localmente ou sistemicamente são os microrganismos viáveis ou inativados (STANGARLIN; PASCHOLATI, 1994), atuando no controle de patógenos fitopatogênicos tais como: bactérias, vírus, fungos, nematoides e insetos (DOKE; RAMIREZ; TOMIYAMA, 1987).

Neste caso, a resistência do hospedeiro está ligada através do intervalo de tempo entre o tratamento com o eliciador e a inoculação do patógeno, envolvendo a síntese e/ou acúmulo de substâncias específicas e metabólicas da planta (PASCHOLATI, 2003).

Os microrganismos que podem ser utilizados como eliciadores bióticos são: fungos, oomicetos, leveduras (*Saccharomyces cerevisiae*) (DI PIERO et al., 2005), estirpes

específicas de rizobactérias (PGPR) entre elas *Pseudomonas* spp., espécies de *Bacillus* spp., e vírus (ROMEIRO, 2002; DI PIERO et al., 2005).

Quando a planta tem seus mecanismos de defesa induzidos, vários são os eventos ativados, e a planta que sofreu indução não exhibe alterações visuais na planta, pois o agente indutor é usualmente um microrganismo não patogênico (ROMEIRO, 2002), sendo uma alternativa para controle de doenças, em nível de casa de vegetação e no campo, e através deste fenômeno, reduzindo a utilização de produtos químicos (DI PIERO et al., 2005).

2.7.3 Indução de resistência em plantas e efeitos sobre interações simbióticas com microrganismos

A resistência induzida é uma forma não específica de resistência em plantas que é capaz de ser ativada por indutores (eliciadores) contra certas espécies de patógenos. Em seguida ao reconhecimento das moléculas eliciadoras, a planta empreende rotas de sinalização que direcionarão a expressão de diversos mecanismos de defesa. A expressão de respostas de defesas podem gerar custos ao envolver-se nas interações mutualísticas entre plantas e simbioses (WALTERS; HEIL, 2007; KUHN et al., 2006), que de acordo com Heil; Baldwin (2002), é todo resultado negativo mediante adaptabilidade da planta que resulta da expressão de características de defesa.

Os tipos de custos mais comumente vistos e referenciados são os custos de alocação ou adaptativos (KUHN; PASCHOLATI, 2010), os quais não poderão ser usados para o crescimento ou outros processos de desenvolvimento relevantes (HEIL, 2001), custos ecológicos, quando a expressão da defesa afeta negativamente as interações da planta com seu ambiente, podendo prejudicar as interações da planta com fungos micorrízicos, rizóbios, fungos endofíticos, polinizadores, dispersores de sementes, predadores e parasitoides de insetos herbívoros entre outros (KUHN et al., 2006), e os custos genéticos, quando os genes de resistência, apesar de promoverem defesa da planta, afetam negativamente processos relevantes do metabolismo (WALTERS; HEIL, 2007).

A interação da planta com fungos micorrízicos apresenta-se eficiência no aproveitamento de nutrientes, e ao examinar sua resposta à inoculação com diferentes fungos promotores de crescimento, os aspectos bioquímicos, fisiológicos e moleculares da interação simbiótica com esses microrganismos, é possível mencionar que a agricultura de baixo uso de insumos poderia ser alcançada com o emprego desses fungos nos agroecossistemas (VERGARA et al., 2019), assim como revela-se que são importantes constituintes da

microflora, seja pela capacidade de síntese de antibióticos, permitindo o uso de sua capacidade antagonista no biocontrole de fitopatógenos (DANTAS et al., 2009).

2.8 FATORES ELICIADORES

A definição de elicitores/eliciadores se tornou mais ampla, como compostos ou moléculas aptas em ativar mecanismos e estimular respostas de defesa da planta (THAKUR; SOHAL, 2013), desde mudanças celulares, como reação de hipersensibilidade até mudanças moleculares, como a ativação de genes de defesa (HAHN, 1996), entre eles a produção de fitoalexinas, substâncias antimicrobianas de baixa massa molecular, que conferem resistência contra microrganismos invasores em tecidos vegetais (BONALDO; PASCHOLATI; ROMEIRO, 2005; THAKUR; SOHAL, 2013).

Os eliciadores podem ser agrupados em duas categorias: gerais inespecíficos que ativam respostas de defesa em diversas espécies de plantas e específicos, codificados por genes de avirulência do patógeno (*Avr*) raça específica, induzindo resposta de defesa em cultivares específico (MONTESANO; BRADER; PALVA, 2003).

Diversos estudos tem demonstrado que o reconhecimento de eliciadores pelas plantas está relacionado à presença de proteínas na membrana plasmática das células vegetais, que agem como receptores (HAHN, 1996).

2.9 PROCESSO DE SINALIZAÇÃO DESENVOLVIDO PELA CÉLULA VEGETAL

O processo de captar e reagir aos estímulos intrínsecos e/ou extrínsecos pode ser dividido substancialmente em três etapas de sinalização desenvolvido pela célula vegetal: percepção do sinal, transdução do sinal e a tradução do sinal. A percepção do sinal, ou reconhecimento, dá-se pelo contato dos eliciadores aos receptores celulares específicos ou inespecíficos que identificam um determinado sinal. A transdução do sinal constitui na transmissão do sinal para seu sítio de ação interiormente na célula, de modo direto ou indireto via mensageiros secundários (ácido salicílico, ácido jasmônico e etileno) e a tradução do sinal, compreende na conversão do sinal em respostas celulares específicas, como, a ativação de genes que induzem a síntese de (proteínas-RP), enzimas integrantes de rotas metabólicas de fitoalexinas (BARI; JONES, 2009) conforme esquema de Thakur; Sohal (2013) na figura 15.

A percepção das plantas por proteínas receptoras específicas presentes no apoplasto e citoplasma, no decorrer do processo de invasão das raízes, estes podem resultar ao

reconhecimento de padrões moleculares associados a patógenos (Pathogen Associated Molecular Patterns - PAMP's), padrões moleculares associados ao nematoide (Nematode Associated Molecular Patterns - NAMP_s), padrões moleculares associados a danos (Damage Associated Molecular Patterns - DAMP_s), ou padrões moleculares associados aos microrganismos (Microbe Associated Molecular Patterns - MAMP_s), através da colonização por um microrganismo não patogênico (HOLBEIN; GRUNDLER; SIDDIQUE, 2016).

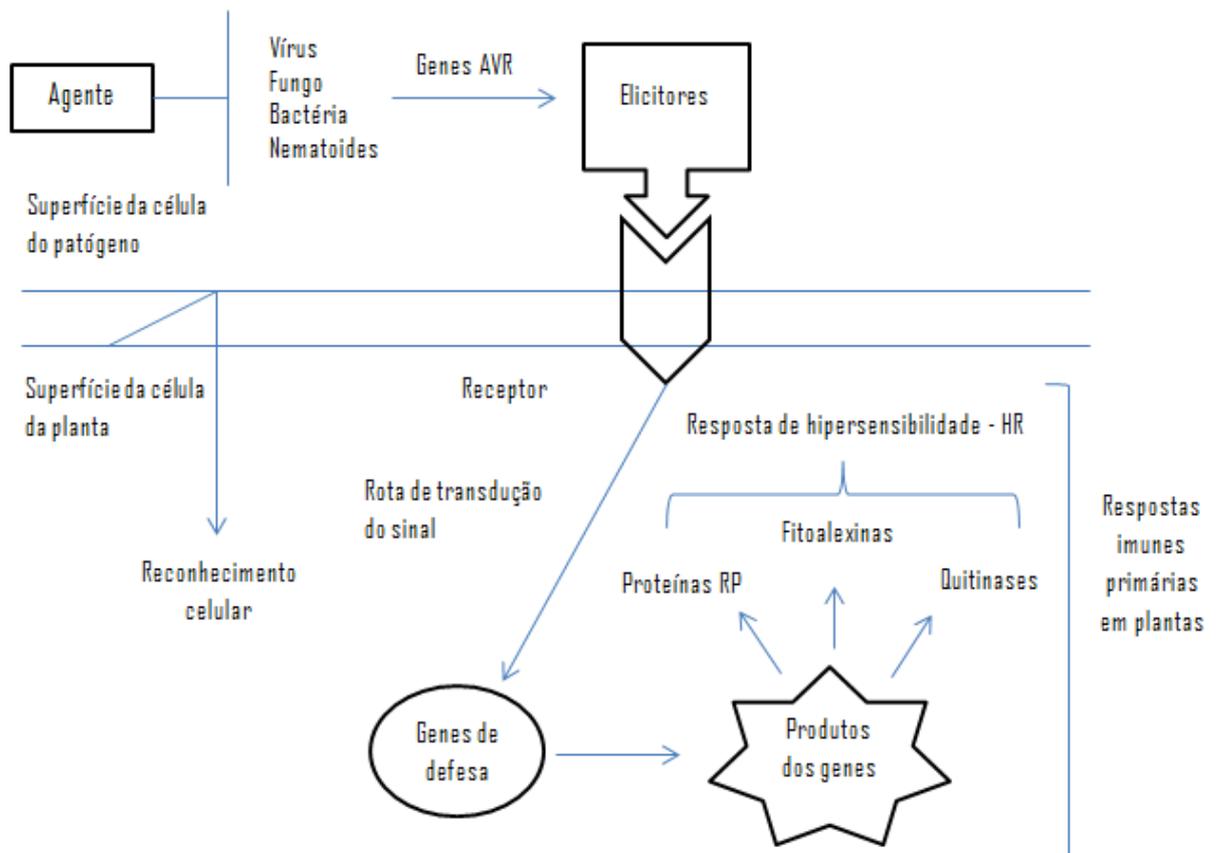


Figura 15. Respostas imunes primárias da planta na interação planta-patógeno. Adaptação do trabalho de Thakur; Sohal (2013).

Em conformidade com Stangarlin et al. (1999) observa-se que, a característica estrutural das respostas imunes primárias na interação planta-patógeno, indica a inexistência de uma única determinação da atividade elicitora.

Uma vez superadas as barreiras típicas de defesa da planta, este reconhece o patógeno e inicia uma série de mecanismos de resistência na tentativa de conter este agente agressor (PASCHOLATI; LEITE, 1995), estes podendo ser desencadeados através de Padrões Moleculares Associados aos Microrganismos - MAMPs.

2.9.1 Padrões moleculares associados aos microrganismos - MAMPs

Os receptores ancorados na membrana plasmática é o local em que os microrganismos ou os Padrões Moleculares Associados aos Microrganismos (MAMPs) entram em contato com o hospedeiro, logo adiante principia um salto de sinalização, provocando uma ampla sucessão de mecanismos de defesa, em prol de proteger as plantas frente a uma possível invasão do agente patogênico (RESENDE et al., 2010).

Os (MAMPs) pode-se tratar de bactérias, fungos, oomicetos e dos oligogalacturonídeos (OAGs). Os OAGs são os únicos MAMPs derivados da própria planta e podem ser empreendidos no decurso da infecção por patógenos (RESENDE et al., 2010).

A primeira resposta defensiva, logo após o reconhecimento do MAMP ou eliciador é uma explosão oxidativa ou formação de espécies reativas de oxigênio (EAO), tais como: peróxido de hidrogênio (H_2O_2) pronunciando-se efeito direto sobre o patógeno ou procedendo a reforço da parede celular, concebendo uma barreira mecânica determinante contra a penetração dos patógenos (RESENDE; SALGADO; CHAVES, 2003). Outrora a síntese de metabólitos secundários tóxicos a fitopatógenos, é ativada mediante genes que codificam proteínas-RP (β -1,3-glucanases - GASE), quitinases, peroxidases (POX), resposta de hipersensibilidade (RH), fitoalexinas, compostos fenólicos, fenilalanina amônia-liase (FAL), alterações estruturais como lignificação (CAVALCANTI et al., 2005).

2.9.1.1 Mecanismos de defesa após o reconhecimento entre simbioses durante a interação micorrizica arbuscular

A cutícula e a parede celular integram as preliminares barreiras descobertas por microrganismos, no decorrer do estabelecimento da infecção. No sentido de facilitar a penetração, têm necessidade de secretarem substâncias degradadoras, haja vista, compostos membranares, especificamente pectinase e celulase (MUSSURY et al., 2012).

Diversas funções para o estabelecimento da simbiose micorrizica, esses compostos membranares, podem exercer, tais como a penetrabilidade das hifas fúngicas no sistema radicular que advém de uma conjunção de pressão mecânica e degradação enzimática da parede celular vegetal (HALLMANN et al., 1997; MOREIRA; SIQUEIRA, 2006).

A produção local e reduzido nível de atuação dessas enzimas condiciona a inteireza do tecido vegetal, proporcionando a colonização do FMA (MOREIRA; SIQUEIRA, 2006).

A reconhecimento mútua entre a planta hospedeira e o FMA decorre na maior parte por meio de moléculas eliciadoras, as quais podem ser endógenas (secretada por microrganismos), ou exógenas, seguidas por modificações na permeabilidade membranar, estimulação enzimática e liberação de sinais moleculares, sucedendo no estímulo ou cessação de vários genes do sistema de defesa/proteção vegetal (BARI; JONES, 2009).

Reações idênticas de infecção oriundas de ataques de agentes patogênicos na planta são vistos, ao longo da associação micorrizica, devido algumas moléculas presentes na membrana celular dos FMA serem semelhantes às encontradas em fungos patogênicos, do mesmo modo que diferenças estruturais amenos entre elas pode haver (HARRIS, 2005), contudo, comportamentos resistentes, são mais explícitos, quando não há compatibilidade molecular entre FMA e plantas não hospedeiras.

Sob outra perspectiva, interações evidentemente compatíveis são vistas respostas defensórias rápidas e transitórias, as quais podem ser argumentadas e obter justificção da supressão dos mecanismos de defesa, consentindo a penetração do fungo (AGRIOS, 2005), logo ausência de respostas de hipersensibilidade, concomitante com mudanças no nível de expressividade de proteínas (SOUZA, 2006).

Quando confrontado a reação da planta, frente à ação de um microrganismo patogênico, análises bioquímicas e moleculares têm apontado moléculas referentes à defesa, em pequenos níveis e transitoriamente são liberadas no decorrer do estabelecimento da simbiose (SALZER et al., 2000; KIRIACHEK et al., 2009).

Ademais, pesquisas indicam possibilidade dos FMA provocarem modificações no hospedeiro vegetal, fragmentando (clivando) essas moléculas e tornando-as inativas e incapazes de induzirem reações defensivas, o que prova a primordialidade eminente combinatória de sinalização celular, e mudança desses sinais em respostas fisiológicas apropriada para defesa induzível, despertada por agressores pontuais, bem como, para permanente (SALZER et al., 2000; KIRIACHEK et al., 2009).

Os genes do sistema de defesa vegetal, prevalecentes de antemão estudados em micorrizas arbusculares, encontram-se correlacionados a via Biosintética de fitoalexinas isoflavonóides, chalcone-sintetase/isomerase, a codificação de hidrolases, quitinas, β -1,3-glucanases, que degradam a parede celular fúngica, e a codificação de proteínas em processos de oxi-redução, enzimas antioxidantes, como peroxidases, catalases, incluídas no acrescento da rigidez da parede celular vegetal (KIRIACHEK et al., 2009).

2.10 EFEITOS DA INTERAÇÃO PLANTA-NEMATOIDE-MICORRIZA

A resposta do hospedeiro ao patógeno pode ser classificada como neutra quando não há mudanças evidentes na densidade de esporos micorrízicos, colonização micorrízica, e no desenvolvimento das plantas, bem como ausência de alteração na atração, penetração e reprodução por parte dos nematoides (HUSSEY; RONCADORI, 1982).

Esta interação torna-se positiva quando observa-se acréscimo da colonização radicular e formação de esporos e melhora no desenvolvimento vegetal por meio dos FMAs e os nematoides são suprimidos, logo negativos quando os FMAs, e as plantas forem afetadas pelo nematoide, e acréscimo na reprodução dos nematoides (HUSSEY; RONCADORI, 1982).

2.11 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os nematoides das galhas apresentam especialização ao parasitismo, decorrente da indução do sítio de alimentação.

Os fungos nematófagos atuam como estratégia complementar de controle deste fitoparasita, bem como de promover o crescimento vegetal.

Os fungos endomicorrízicos estimulam os mecanismos latentes de resistência das plantas contra o patógeno, além do benefício ao estado nutricional das plantas.

A necessidade de continuidade destas pesquisas que se concentram nos múltiplos fatores que interferem nas respostas das plantas a este patógeno são fundamentais.

2.12 REFERÊNCIAS

ABAD, P.; CASTAGNONE-SERENO, P.; ROSSO, M. N.; ENGLER, J. A.; FAVERY, B. Invasion, feeding and development. In: PERRY, R.; MOENS, M.; STARR, J. L. Root-Knot Nematodes. Cambridge, MA, USA, **CABI International**, 2009, p.163-181.

ABAD, P.; FAVERY, B.; ROSSO, M. N.; CASTAGNONE-SERENO, P. Root-Knot nematode parasitismo and host response: molecular basis of a sophisticated interaction. **Molecular Plant Pathology**, Antibes, França, v. 4, n. 4, p. 217-224, jul. 2003.

ADAPAR. **Agrotóxicos no Paraná: faça sua pesquisa**. 2018. Disponível em: Acesso em: 11 out. 2018.

ADESEMOYE, A. O.; KLOPPER, J. W. Plant-microbes interactions in enhanced fertilizer-use efficiency. **Applied Microbiology and Biotechnology**, v. 85, n. 1, p. 1-12, nov. 2009.

- ADIKO, A. Biological control of *Meloidogyne incognita* with *Paecilomyces lilacinus*. M.S. thesis. North Carolina State University, **Raleigh**, 1984.
- AGRIOS, G. N. **Plant Pathology**. 5. ed. Elsevier Academic Press. 2005, 903p.
- ANDREOTE, F. D.; GUMIERE, T.; DURRER, A. Exploring interactions of plant microbiomes. **Scientia Agricola**, Piracicaba, SP, v. 71, n. 6, p. 528-539, nov./dec. 2014.
- ARENS, M. L.; RICH, J. R.; DICKSON, D. W. Comparative studies on root invasion, root galling, and fecundity of three *Meloidogyne* spp. on a susceptible tobacco cultivar. **Journal of Nematology**, Hanover, Pensilvânia, v. 13, n. 2, p. 201-205, apr. 1981.
- ARIEIRA, J.; PENHA, J.; CUNHA, C. N.; COUTO, E. G. Ontogenetic shifts in habitat-association of tree species in a neotropical wetland. **Plant and Soil**, Crawley, Australia, v. 404, n. 1-2, p. 219-236, jul. 2016.
- ASMUS, G. L.; INOMOTO, M. M.; SILVA, R. A.; GALBIERI, R. Manejo de nematoides. In: FREIRE, E. C. **Algodão no cerrado do Brasil**. Abrapa, Brasília, Brasil: Gráfica e Editora Positiva, 2015. p. 445-483.
- BAGO, B.; PFEFFER, P. E.; SHACHAR, H. Y. Carbon metabolism and transport in arbuscular mycorrhizas. **Plant Physiology**, Wyndmoor, Pennsylvania, USA, v. 124, n. 3, p. 949-958, dec. 2000.
- BAKKER, E.; DEES, R.; BAKKER, J.; GOVERSE, A. Mechanisms involved in plant resistance to nematodes. In: TUZUN, S.; BENT, E. **Multigenic and induced systemic resistance in plants**. New York: Springer Science, 2006. v. 20. p. 314-334.
- BARELLI, L.; MOONJELY, S.; BEHIE, S. W.; BIDOCHKA, M. J. Fungi with multifunctional lifestyles: endophytic insect pathogenic fungi. **Plant molecular biology**, Dordrecht, Holanda, v. 90, n. 6, p. 657-664, apr. 2016.
- BARI, R.; JONES, J. D. Role of plants hormones in plant defense responses. **Plant Molecular Biology**, Dordrecht, Holanda, v. 69, n. 4, p. 473-478, mar. 2009.
- BAUM, T. J.; HUSSEY, R. S.; DAVIS, E. L. Root-knot and cyst nematode parasitismo genes: the molecular basis of plant parasitism. In: SETLOW, J. K. (Ed). **Genetic engineering**. Boston: Springer US, 2007. cap. 28, p. 17-43.
- BAYLIS, G. T. S. The magnolioid mycorrhiza and mycotrophy In root systems derived from lt. In: SANDERS, F.E.; MOSSE, B.; TINKER, P. B. **Endomycorrhizas**. London; **Academic Press**, 1975, p. 373-389.
- BEGON, M., TOWNSEND, C. R., HARPER, J. L. **Ecology: from individuals to ecosystems**. 4. ed. Oxford: Wiley-Blackwell Publishing, 2006. 750 p. ISBN: 978-1-405-11117-1.
- BERBARA, R. L. L.; SOUZA, F. A.; FONSECA, H. M. A. C. Fungos micorrízicos arbusculares: Muito além da nutrição. In: FERNANDES, M. S. (Ed.). **Nutrição mineral de plantas**. Viçosa, MG: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo, 2006. p. 53-88.

- BIRD, A. F.; MCCLURE, M. A. The tylenchid (Nematoda) egg shell: structure, composition and permeability. **Parasitology**, Cambridge, Inglaterra, v. 72, n. 1, p. 19-28, feb. 1976.
- BIRD, A. F. Plant response to root-knot nematode. **Annual Review of Phytopathology**, Adelaide, Austrália, v. 12, p. 69-85, sep. 1974.
- BLACK, R. J. Complexo soja: fundamentos, situação atual e perspectiva. In: CÂMARA, G. M. S. (Ed.). **Soja: tecnologia de produção II**. Piracicaba: ESALQ, LPV, 2000. p. 1-18.
- BLUM, L. E. B.; REIS, E. F.; AMARANTE, C. V. T. Carbendazim, prochloraz, propiconazole and tebuconazole to control soybean powdery mildew. **Revista de Ciências Agroveterinárias**, Lages, SC, v. 1, n. 1, p. 10-14, 2016.
- BLASZKOWSKI, J. Glomeromycota. Polish Academy of Sciences. **Acta Mycologia**, Krakow, Polônia, v. 48, n. 1, p. 133-134, jun. 2012.
- BLASZKOWSKI, J.; CHWAT, G.; GÓRALSKA, A.; RYSKA, P.; KOVÁCS, G.M. Two new genera, *Dominikia* and *Kamienskia*, and *D. disticha* sp. nov. in Glomeromycota. **Nova Hedwigia**, v. 100, n. 1, p. 1-15, feb. 2014.
- BLASZKOWSKI, J.; KOZLOWSKA, A.; NIEZGODA, P.; GOTO, B.T.; DALPÉ, Y. A new genus, *Oehlia* with *Oehlia diaphana* comb. nov. and an emended description of *Rhizoglomerus vesiculiferum* comb. nov. in the *Glomeromycotina*. **Nova Hedwigia**, v. 107, n. 3-4, p. 501-518, nov. 2018.
- BOEING G. **Fatores que afetam a qualidade da cebola na agricultura familiar catarinense**. 1. ed. Florianópolis, SC: Instituto Cepa/SC. 88 p. 2002. ISBN 85-88974-03-7.
- BONALDO, S. M.; PASCHOLATI, S. F.; ROMEIRO, R. S. Indução de resistência: noções básicas e perspectivas. In: CAVALCANTI, L. S.; DI PIERO, R. M.; CIA, P.; PASCHOLATI, S. F.; RESENDE, M. L. V.; ROMEIRO, R. S. (Ed.). **Indução de resistência em plantas a patógenos e insetos**. Piracicaba, FEALQ, p. 11-28. 2005. ISBN: 8571330352.
- BONETTI, J. I. S.; FERRAZ, S. Modificações do método de Hussey & Barker para extração de ovos de *Meloidogyne exigua* em raízes de cafeeiro. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v. 6, n. 3, p. 553, 1981.
- BONTEMPO, A. F.; LOPES, E. A.; FERNANDES, R. H.; FREITAS, L. G.; DALLEMOLE-GIARETTA, R. Dose-response effect of *Pochonia chlamydosporia* against *Meloidogyne incognita* on carrot under field conditions. **Revista Caatinga**, Mossoró, RN, v. 30, n. 1, p. 258-262, jan-mar. 2017.
- BRAND, D.; SOCCOL, C. R.; SABU, A.; ROUSSOS, S. Production of fungal biological control agents through solid state fermentation: a case study on *Paecilomyces lilacinus* against root-knot nematodes. **Micology Applied International**, Puebla, México, v. 22, n. 1, p. 31-48, jan. 2010.
- BRUNDRETT, M. C. et al. Mycorrhizas in Natural Ecosystems. *Advances in ecological Research*, v. 21, p. 171-313; 2009.

BRZESKI, M. W.; HENDRICKS, E. K. The over-wintering and hatchling of *Meloidogyne hapla* Chitw. **Zeszyty Problemowe Postepow Nauk Rolniczych**, v. 121, p. 235-243, 1971.

BUÉE, M.; ROSSIGNAL, M.; JAUNEAU, A.; RANJEVA, R.; BÉCARD, G. The pre-symbiotic growth of arbuscular mycorrhizal fungi is induced by a branching factor partially purified from plant root exudates. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, Castanet-Tolosan, France, v. 13, n. 6, p. 693-698, jun. 2000.

CAILLAUD, M. C.; DUBREUIL, G.; QUENTIN, M.; PERFUS-BARBEOCH, L.; LECOMTE, P.; DE ALMEIDA ENGLER, J.; ABAD, P.; ROSSO, M. N.; FAVERY, B. Root-Knot nematodes manipulate plant cell functions during a compatible interaction. **Journal of Plant Physiology**, Sophia Antipolis, France, v. 165, n. 1, p. 104-113, may. 2008.

CÂMARA, G. S.; HEIFFIG, L. S. **Agronegócio de plantas oleaginosas: matérias-primas para biodiesel**. Piracicaba: ESALQ/USP/LPV, 2006. v. 1. 256 p.

CARDOSO, E. J. B. N.; ANDREOTE, F. D. **Microbiologia do solo**. 2. ed. Piracicaba: ESALQ, 2016. 221 p. ISBN: 9788586481567. DOI: 10.11606/9788586481567.

CARDOSO FILHO, J. A.; LEMOS, E. E. P.; SANTOS, T. M. C.; CAETANO, L. C.; NOGUEIRA, M. A. Mycorrhizal dependency of mangaba tree under increasing phosphorus levels. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 43, n. 7, p. 887-892, jul. 2008.

CARES, J. E.; BLUM, E. B.; EDNALVA, P. A. Nematologia vegetal: uma introdução. In: BLUM, L. E.; CARES, J. E.; UESUGI, C. H. **Fitopatologia: o estudo das doenças de plantas**. Cap. 11, 1. ed. Brasília: Otimismo, 2006.

CASTRO, C. E.; BELSER, N. O.; MCKINNEY, H. E.; THOMASON, I. J. Strong repellency of the root knot nematode, *Meloidogyne incognita* by specific inorganic ions. **Journal of Chemical Ecology**, v. 16, n. 4, p. 1199-1205, 1990.

CAVALCANTI, L. S.; PIERO, R. M.; CIA, P.; PASCHOALATI, S. F.; RESENDE, M. L. V.; ROMEIRO, R. S. **Indução de resistência a patógenos e insetos**. 1. ed. Piracicaba: FEALQ. 263 p. 2005.

CHOUDHARY, D. K.; PRAKASH, A.; JOHRI, B. N. Induced systemic resistance (ISR) in plants: mechanism of action. **Indian Journal of Microbiology**, Bhopal, Índia, v. 47, n. 4, p. 289-297, dec. 2007.

CIANCIO, A.; COLAGIERO, M.; PENTIMONE, I.; ROSSO, L. C. Formulation of *Pochonia chlamydosporia* for plant and nematode management. In: ARORA, N. K.; MEHNAZ, S.; BALESTRINI, R. (eds.). **Bioformulations: for Sustainable Agriculture**. New Delhi: Springer, jun. 2016.

CONAB - COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. Acompanhamento da safra brasileira de grãos - 8º levantamento. Monitoramento Agrícola, v. 6, n. 8, p. 1-69, mai. 2019.

CONAB - COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. Acompanhamento da safra brasileira de grãos - 4º levantamento. Monitoramento Agrícola, v. 7, n. 4, p. 1-104, jan. 2020.

CORAZON-GUIVIN, M. A.; MENDOZA, A. C.; GUERRERO-ABAD, J. C.; VALLEJOS-TAPULLIMA, A.; CARBALLAR-HERNÁNDEZ, S.; SILVA, G. A.; OEHL, F. *Funneliglomus*, gen. nov., and *Funneliglomus sanmartinensis*, a new arbuscular mycorrhizal fungus from the Amazonia region in Peru. **Sydowia- Horn**, v. 71, p. 17-24, mar. 2019.

CORREIA, E. C. S. S. **Reação de cultivares de alface do grupo americano a *Meloidogyne incognita*, *M. javanica* e *M. enterolobii***. 2013. 63 p. Dissertação (Mestrado em Proteção de Plantas) - Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Botucatu, SP, 2013.

CRUZ, C.; CORREIA, P.; RAMOS, A. C.; CARVALHO, L.; BAGO, A.; KLIRONOMOS, J.; MARTINS-LOUÇÃO, M. A. Arbuscular mycorrhiza in plant physiological morphological adaptations. In: AJIT, V. **Mycorrhiza: State of the Art, Genetics and Molecular Biology, Eco-Fuction, Biotechnology, Eco-physiology, Struncture and Systematics**. Heidelberg, Alemanha: Springer-Verlag, 3. ed. oct, 2008. p. 733-754. **ISBN: 978-3540788249**.

CURTIS, R. H. C.; ROBINSON, A. F.; PERRY, R. N. Hatch and host location. In: PERRY, R. N.; MOENS, M.; STARR, J. (Eds). **Root-knot nematodes**. Wallingford, UK, CABI Publishing, 2009. p. 139-162.

DACKMAN, C.; NORDBRING-HERTZ, B. Fungal parasites of the cereal cyst nematode *Heterodera avenae* in southern Sweden. **Journal of Nematology**, Florida, EUA, v. 17, n. 1, p. 50-55, apr. 1985.

DALCI, S; DILSIZ, A. Corn plant and soil response to mycoapply® superconcentrate mycorrhizal inoculation. Ankara University and Araştırma Agricultural Institute, Turkey, p. 1-9, 2011. Disponível em: <<http://www.mycorrhizae.com/wpcontent/uploads/2011/09/MycoApplyCornTurkeyUnivStudy.pdf>>

DANTAS, S. J.; SOUZA, P. A.; FARIAS, F. M.; FÁTIMA, V.; NOGUEIRA, B. Interações entre grupos de microorganismos com a rizosfera. **Pesquisa Aplicada & Agrotecnologia**, Maranhão, v. 2, n. 2, p. 213-218, mai./ago. 2009.

DAVIS, E. L.; HUSSEY, R. S.; BAUM, T. J.; BAKKER, J.; SCHOTS, A.; ROSSO, M. N.; ABAD, P. Nematode parasitism genes. **Annual Review of Phytopathology**, North Carolina, v. 38, p. 365-396, feb. 2000.

DECRAEMER, W.; HUNT, D. J. Structure and Classification. In PERRY, R. N.; MOENS, M. (Eds). **Plant Nematology**. Wallingford, UK ; Cambridge, MA, USA: CAB International, 2006. p. 3-32.

DI PIERO, R. M.; GARCIA JUNIOR, D.; TONUCCI, N. M. Indutores bióticos. In: CAVALCANTI, L. S.; DI PIERO, R. M.; CIA, P.; PASCHOLATI, S. F.; RESENDE, M. L. V.; ROMEIRO, R. S. (Ed.). **Indução de resistência em plantas a patógenos e insetos**. Piracicaba: FEALQ, 2005. p. 29-50.

DIAS, W. P.; GARCIA, A.; SILVA, J. F. V.; CARNEIRO, G. E. S. **Nematoides em Soja: Identificação e Controle**. Circular Técnica, Londrina, PR: Embrapa soja, p. 1-8, abr. 2010. ISSN 2176 - 2864.

DIAS-ARIEIRA, C. R.; SANTANA-GOMES, S. M.; PUERARI, H. H.; FONTANA, L. F.; RIBEIRO, L. M.; MATTEI, D. Induced resistance in the nematodes control. **African Journal of Agricultural Research**, África, v. 8, n. 20, p. 2312-2318, may. 2013.

DIAS-ARIEIRA, C. R.; MARINI, P. M.; FONTANA, L. F.; ROLDI, M.; SILVA, T. R. B. Effect of *Azospirillum brasiliense*, Stimulate® and potassium phosphite to control *Pratylenchus brachyurus* in soybean and maize. **Nematropica**, Flórida, USA, v. 42, n. 1, p. 170-175, jun. 2012.

DIXON, R. A.; PAIVA, N. L. Stress-induced phenylpropanoid metabolism. **Plant Cell**, Ardmore, Oklahoma, v. 7, n. 7, p. 1085-1097, jul. 1995.

DOYLE, E. A.; LAMBERT, K. N. *Meloigyne javanica* chorismate mutase alters plant cell development. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, Urbana, EUA, v. 16, n. 2, p. 123-131, feb. 2003.

DRIGO, B.; PIJL, A. S.; DUYTS, H.; KIELAK, A. M.; GAMPER, H. A.; HOUTEKAMER, M. J.; BOSCHKER, H. T. S.; BODELIER, P. L. E.; WHITELEY, A. S.; VAN VEEN, J. A.. KOWALCHUK, G. A. Shifting carbon flow from roots into associated microbial communities in response to elevated atmospheric CO₂. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Stanford, CA, v. 107, n. 24, p. 10938-10942, jun. 2010.

DRIVER, J. D.; HOLBEN, W. E.; RILLIG, M. C. Characterization of glomalin as a hyphal wall component of arbuscular mycorrhizal fungi. **Soil Biology and Biochemistry**, Amsterdã, v. 37, n. 1, p. 101-106, jan. 2005.

DOKE, N.; RAMIREZ, A. V.; TOMIYAMA, K. Systemic induction of resistance in potato plants against *Phytophthora infestans* by local treatment with hyphal wall components of the fungus. **Journal of Phytopathology**, Berlin, v. 119, n. 3, p. 232-239, jul. 1987.

DUNN, M. T.; SAYRE, R. M.; CARREL, A.; WERGIN, W. P. Colonization of nematode eggs by *Paecilomyces lilacinus* (Thom) Samson as observed with scanning electron microscope. **Scanning Electron Microscopy**, Chicago, EUA, p. 1351-1357, 1982.

EISENBACK, J. D. Diagnostic Character Useful in the Identification of the Most Common Species of Root-Knot Nematodes (*Meloidogyne* spp.). In: SASSER, J. N.; CARTER, C. C. (Eds.). **An Advanced Treatise on Meloidogyne spp.** Raleigh, NC USA, North Carolina State University, 1985. p. 95-112.

EMBRAPA - EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. Tecnologias de Produção de Soja - Região Central do Brasil 2014. In: *Sistemas de Produção*, v. 16; p. 265, 2013.

FAN, C.; WANG, X.; HU, R.; WANG, Y.; XIAO, C.; JIANG, Y.; ZHANG, X.; ZHENG, C.; FU, Y. The pattern of Phosphate transporter 1 genes evolutionary divergence in *Glycine max* L. **BMC Plant Biology**, Pequim, China, v. 13, n. 48, p. 1-16, mar. 2013.

FAULKNER, C.; ROBATZEK, S. Plants and Pathogens: putting infection strategies and defence mechanisms on the map. **Current Opinion in Plant Biology**, Norwich Research Park, Inglaterra, v. 15, n. 6, p. 699-707, dec. 2012.

FERRAZ, L. C. C. B. **Relações parasito-hospedeiro nas meloidoginoses da soja**: Sociedade de Nematologia. 1. ed. Londrina: Embrapa Soja, p. 127. 2001. ISBN: 8570330022.

FERRAZ, L. C. C. B.; MONTEIRO, A. R. Nematoides. In: KIMATI, H.; AMORIM, L.; REZENDE, J. A. M.; BERGAMIM FILHO, A.; CAMARGO, L. E. A. **Manual de Fitopatologia: Princípios e conceitos**. Piracicaba, SP: Agronômica Ceres, 2011. v. 1, 4. ed, p. 277-305. ISBN: 978-85-318-0052-8.

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, p. 251. ISBN: 978-85-99031-26-1.

FERRAZ, S.; MENDES, M. L. **Proteção integrada**. Cultivar Grandes Culturas. v. 172, 1992, p. 37- 42.

FLEMING, T. R.; MCGOWAN, N. E.; MAULE, A. G.; FLEMING, C. C. Prevalence and diversity of plant parasitic nematodes in Northern Ireland grassland and cereals, and the influence of soils and rainfall. **Plant Pathology**, Belfast, v. 65, n. 9, p. 1539–1550, dec. 2016.

FOKOM, R.; ADAMOU, S.; TEUGWA M. C.; BEGOUDE BOYOGUENO, A. D.; NANA, W. L.; NGONKEU, M. E. L.; TCHAMENI, N. S.; NWAGA D.; TSALA NDZOMO, G. & AMVAM ZOLLO, P. H. Glomalin related soil protein, carbon, nitrogen and soil aggregate stability as affected by land use variation in the humid Forest zone of south Cameroon. **Soil & Tillage Research**, Yaoundé, Cameroon, v. 120, p. 69-75, feb. 2012.

FOLLI-PEREIRA, M. S.; MEIRA-HADDAD, L. S.; BAZZOLLI, D. M. S.; KASUYA, M. C. M. Micorriza arbuscular e a tolerância das plantas ao estresse. **Revista Brasileira de Ciências do Solo**, Viçosa, MG, v. 36, n. 6, p. 1663-1679, ago. 2012.

FOUGNIES, L.; RENCLOT, S.; MULLER, F.; PLENCHETTE, C.; PRIN, Y.; FARIA, S. M.; BOUVET, J. M.; SYLLA, S. N.; DREYFUS, B.; BÂ, A.M. Arbuscular Mycorrhizal Colonization and nodulation improve flooding tolerance in *Pterocarpus officinalis* Jacq. seedings. **Mycorrhiza**, Berlin, v. 17, n. 3, p. 159-166, jun. 2006.

FRANKENBERGER, W. T.; ARSHAD, M. **Phytohormones in soil: Microbial production and function**. New York, USA: Marcel Dekker, 1995. 503 p. v. 3. ISBN: 0824794427.

FREITAS, M. A.; PEDROSA, E. M. R.; MARIANO, R. L. R.; MARANHÃO, S. R. V. L. Seleção de *Trichoderma* spp. como potenciais agentes para controle biológico de *Meloidogyne incognita* em cana de açúcar. **Neotropica**, Flórida, v. 42, n. 1, p. 115-122, jun. 2012.

GALBIERI R.; ASMUS L. G. Principais espécies de nematoides do algodoeiro no Brasil. In: GALBIERI R.; BELOT L. J. **Nematoides fitoparasitas do algodoeiro nos cerrados brasileiros: biologia e medidas de controle**. Cuiabá, MT: Instituto Mato-grossense do Algodão, IMAmt, 2016. Boletim de P&D, n. 3, p. 11-36.

GAO, H.; QI, G.; YIN, R.; ZHANG, H.; LI, C.; ZHAO, X. *Bacillus cereus* strain S2 shows high nematocidal activity against *Meloidogyne incognita* by producing sphingosine. **Scientific Reports**, China, v. 6: 28756, p. 1-11, jun. 2016.

GERDEMANN, J. W.; NICOLSON, T. H. Spores of mycorrhizal Endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. **Transactions of British Mycological Society**, Cambridge, v. 46, n. 2, p. 235-244, jun. 1963.

GIOVANNETTI M.; SBRANA C.; AVIO L.; STRANI P. Patterns of belowground plant interconnections established by means of arbuscular mycorrhizal networks. **New Phytologist**, Lancaster, Pensilvânia, v. 164, n. 1, p. 175-181, oct. 2004.

GIOVANNETTI, M. Spore germination and pre-symbiotic mycelia growth. In: KAPULNIK, Y.; KOLTAL, H. (Ed). **Arbuscular Mycorrhizas: physiology and function**. 1. ed. Wageningen: **Kluwer Academic**, 2000. p. 47-68. ISBN: 978-90-481-9489-6.

GIOVANNETTI, M.; MOSSE, B. An evaluation of techniques to measure vesicular-arbuscular mycorrhizal infection on roots. **New Phytologist**, Lancaster, Pensilvânia, v. 84, n. 3, p. 489-500, mar. 1980.

GODOY, C. V.; ALMEIDA, A. M. R.; COSTAMILAN, L. M.; MEYER, M.; DIAS, W. P.; SEIXAS, C. D. S.; SOARES, R. M.; HENNING, A. A.; YORINORI, J. T.; FERREIRA, L. P.; SILVA, J. F. V.; Doenças da soja. In: AMORIM, L.; REZENDE, J. A. M.; BERGAMIN FILHO, A.; CAMARGO, L. E. A. (Ed.). **Manual de fitopatologia: doenças das plantas cultivadas**. 5. ed. Ouro Fino, MG: Agronômica Ceres, 2016. v. 2. p. 657-675.

GODOY, C. V.; BUENO, A. F.; GAZZIERO, D. L. P. Gestão de pragas da soja brasileira e ameaças à sua sustentabilidade. *Outlooks on Pest Management*, **Saffron Walden**, Inglaterra, v. 26, n. 10, p. 113-117, 2015.

GOETTEL, M. S.; HAJEK, A. E.; SIEGEL, J. P.; EVANS, H. C. Safety of fungal biocontrol agents. In: BUTT, T. M.; JACKSON, C.; MAGAN, N. **Fungi as biocontrol agents: problems, progress and potential**. United Kingdom: CABI Publishing, 2001. v. 51, n. 4, cap. 13, p. 347-376.

GOTO, B. T.; JOBIM, K. Glomeromycota: Laboratório de Biologia de Micorrizas Universidade Federal do Rio Grande do Norte. Natal, RN: Departamento de Botânica e Zoologia, 2019. Disponível em: Acesso em: 21 dez. 2019.

GOTO, B. T.; SILVA, G. A.; ASSIS, D. M. A.; SILVA, D. K. A.; SOUZA, R. G.; FERREIRA, A. C. A.; JOBIM, K.; MELLO, C. M. A.; VIEIRA, H. E. E. ; MAIA, L. C.; OEHL, F. *Intraornatosporaceae*: (Gigasporales), a new family with two new genera and two new species. **Mycotaxon**, v. 119, p. 117-132, jan./mar. 2012.

GOTO, B. T.; MAIA, L. C. Glomerospores: a new denomination for the spores of Glomeromycota, a group molecularly distinct from the Zygomycota. **Mycotaxon**, Recife, PB, v. 96, n. 4, p. 129-132, apr./jun. 2006.

- GRACE, C.; STRIBLEY, D. P. A. A safer procedure for routine staining of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. **Mycological Research**, v. 95, n. 10, p. 1160-1162, oct. 1991.
- HAHN, M. G. Microbial elicitors and their receptors in plants. **Annual review of Phytopathology**, Georgia, EUA, v. 34, n. 1, p. 387-412, sep. 1996.
- HAHN, M. H.; KUHN, O. J.; STANGARLIN, J. R.; GONÇALVES, E. D. V.; CRUZ, M. I. F.; HENKEMEIER, N. P.; DILDEY, O. D. F. Controle alternativo sobre *Meloidogyne incognita* em soja. **Scientia Agraria Paranaensis**, Marechal C. Rondon, PR, v. 14, ISSN: 1983-1471, p. 281-285, dez. 2015.
- HALLMANN, J.; QUADT-HALLMANN, A.; MAHAFFEE, W. F.; KLOEPPER, J. W. Bacterial endophytes in agricultural crops. **Canadian Journal of Microbiology**, Ottawa, Canadá, v. 43, n. 10, p. 895-914, oct. 1997.
- HEIL, M. The ecological concept of costs of induced systemic resistance (ISR). **Journal of Plant Pathology**, Netherlands, v. 107, n. 1, p. 137-146, jan. 2001.
- HEIL, M.; BOSTOCK, R. M. Induced systemic (ISR) in the context of induced plant defences. **Annals of Botany**, Oxford, v. 89, n. 5, p. 503-512, may. 2002.
- HIRAGA, S.; SASAKI, K.; ITO, H.; OHASHI, Y.; MATSUI, H. A Large family of class III plant peroxidases. **Plant Cell Physiology**, Japan, v. 42, n. 5, p. 462-468, jun. 2001.
- HIRAKURI, M. H.; LAZZOROTTO, J. L. Evolução e perspectivas de desempenho econômico associadas com a produção de soja nos contextos mundial e brasileiro. 3. ed. Londrina, PR, dec. 2011. 319 p. (Documentos/Embrapa Soja). ISSN: 2176-2937.
- HOLBEIN, J.; GRUNDLER, F. M. W.; SIDDIQUE, S. Plant basal resistance to nematodes: an update. **Journal of Experimental Botany**, Bonn, Germany, v. 67, n. 7, p. 2049-2061, feb. 2016.
- HOOKER, J. E.; GIANINAZZI, S.; VESTBERG, M.; BAREA, J. M.; ATKINSON, D. The application of arbuscular mycorrhizal fungi to micropropagation systems - an opportunity to reduce chemical inputs. **Agricultural Science in Finland**, Helsinki, Finland, v. 11, n. 3, p. 227-232, jun. 1994.
- HUNT, D. J.; HANDOO, Z. A. Taxonomy, identification and principal species. In: PERRY, R. N.; MOENS, M.; STARR, J. L. (Eds.) **Root-knot Nematodes**. Cambridge, MA, USA: CABI North America Office, oct, 2009, cap. 3, p. 55-97. ISBN: 9781845934927.
- HUSSAIN, M. A.; MUKHTAR, T.; KAYANI, M. Z. Reproduction of *Meloidogyne incognita* on resistant and susceptible okra cultivars. **Pakistan Journal of Agricultural Sciences**, Pakistan, v. 53, n. 2, p. 371-375, jun. 2016.
- HUSSEY, R. S.; DAVIS, E. L.; RAY, C. *Meloidogyne* stylet secretions. In: LAMBERTI, F.; DE GEORGI, C.; BIRD, D. M. C. K. (Eds.). Advances in molecular plant nematology. New York: **Plenum Press**, 1994. v. 268, cap. 20, p. 233-249. ISBN: 978-1-4757-9080-1.

HUSSEY, R. S.; RONCADORI, R.W. Vesicular-arbuscular mycorrhizae mai limit nematode activity and improve plant growth. **Plant Disease**, Athens, v. 66, n. 1, p. 9-14, 1982.

IJDO, M.; CRANENBROUCK, S.; DECLERCK, S. Methods for large scale production of AM fungi: past, present, and future. **Mycorrhiza**, Louvain-la-Neuve, Belgium, v. 21, n. 1, p. 1-16, jan. 2011.

INAGAKI, A. M. **Trocas gasosas e morfometria de plantas de milho inoculadas com *Azospirillum brasilense* e fungos micorrizicos arbusculares sob adubação fosfatada**. 2017. 83 f. Tese (Doutorado em Produção Vegetal) - Universidade Estadual do Oeste do Paraná, Marechal Cândido Rondon, 2017.

ISAAC, S. **Fungal-plant interactions**. 8. ed. London: Chapman and Hall, 1992. 418 p.

JABER, L. R.; ENKERLI, J. Effect of seed treatment duration on growth and colonization of *Vicia faba* by endophytic *Beauveria bassiana* and *Metarhizium brunneum*. **Biological Control**, New York, v. 103, p. 187-195, dec. 2016.

JAMSHIDNEJAD, V.; SAHEBANI, N.; ETEBARIAN, H. Potential biocontrol activity of *Arthrobotrys oligospora* and *Trichoderma harzianum* BI against *Meloidogyne javanica* on tomato in the greenhouse and laboratory studies. **Arch Phytopathology Plant Protection**, Berlin, v. 46, n. 13, p. 1632-1640, feb./apr. 2013.

JATALA, P. Biological control of plant-parasitic nematodes. **Annual Review Phytopathology**, Lima, Peru, v. 24, n. 1, p. 453-489, sep. 1986.

JATALA, P.; KALTENBACH, R. F.; BOCANGEL, M. Biological control of *Meloidogyne incognita* acrita and *Globodera pallida* on potatoes. **Journal of Nematology**, Flórida, v. 11, p. 303-303, 1979.

JAUBERT, S.; MILAC, A. L.; PETRESCU, A. J.; ALMEIDA-ENGLER, J.; ABAD, P.; ROSSO, M. N. In planta secretion of a calreticulin by migratory and sedentary stages of root-knot nematode. **Molecular Plant-Microbe Interaction**, Bucharest, Romania, v. 18, n. 12, p. 1277-1284, aug. 2005.

JAUBERT, S.; LAFFAIRE, J. B.; ABAD, P.; ROSSO, M. N. A polygalacturonase of animal origin isolated from the root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. **FEBS Letters**, Antibes, France, v. 522, n. 1-3, p. 109-112, aug. 2002.

JAVOT, H.; PUMPLIN, N.; HARRISON, M. J. Phosphate in the arbuscular mycorrhizal symbiosis: transport properties and regulatory roles. **Plant Cell and Environment**, Ithaca, NY, USA, v. 30, n. 3, p. 310-322, apr. 2007.

JENKINS, W. R. A rapid centrifugal flotation technique for separating nematodes from soil. **Plant Disease Reporter**, v. 48, n. 9, p. 692, 1964.

JEZ, J. M.; LEE, S. G.; SHERP, A. M. The next green movement: Plant biology for the environment and sustainability. **Science**, New York, v. 353, n. 6305, p. 1241-1244, sep. 2016.

JIANG, X.; XIANG, M.; LIU, X. Nematode-Trapping Fungi. **Microbiology Spectrum**, Beijing, China, v. 5, n. 1, p. 963-974, jan. 2017.

JOBIM, K.; BLASZKOWSKI, J.; NIEZGODA, P.; KOZLOWSKA, A.; ZUBEK, S.; MLECZKO, P.; CHACHULA, P.; ISHIKAWA, N. K.; GOTO, B. T. New sporocarpic taxa in the phylum Glomeromycota: *Sclerocarpum amazonicum* gen. et sp. nov. in the family Glomeraceae (Glomerales) and *Diversispora sporocarpia* sp. nov. in the Diversisporaceae (Diversisporales). **Mycological Progress**, v. 18, p. 369-384, nov. 2019.

JONES, M. G. K. Host cell responses to endoparasitic nematode attack: structure and function of giant cells and synechia. **Annals of Applied Biology**, v. 97, p. 353-372, 1981.

KARANDASHOV, V.; BUCHER, M. Symbiotic phosphate transport in arbuscular mycorrhizas. **Trends in Plant Science**, Lindau, Switzerland, v. 10, n. 1, p. 22-29, jan. 2005.

KARSEN, G.; MOENS, M. Root-knot nematodes. In: PERRY, R. N.; MOENS, M. (Eds.). **Plant nematology**. Wallingford, UK: CAB International, 2006. p. 59-90.

KAYANI, M. Z.; MUKHTAR, T.; HUSSAIN, M. A. Effects of southern root knot nematode population densities and plant age on growth and yield parameters of cucumber **Crop Protection**, v. 92, p. 207-212. 2017.

KERRY, B. R.; HIRSCH, P. R. Ecology of *Pochonia chlamydosporia* in the rhizosphere at the population, whole organism and molecular scales. In: DAVIES, K.; SPIEGEL, Y. **Biological Control of Plant- Parasitic Nematodes: Building Coherence between Microbial Ecology and Molecular Mechanisms**. Dordrecht: Springer, 2011. v. 11, p. 171-182.

KIRIACHEK, S. G.; AZEVEDO, L. C. B.; PERES, L. E. P.; LAMBAIS, M. R. Regulação do desenvolvimento de micorrizas arbusculares. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, MG, v. 33, n. 1, p. 1-16, jan. 2009.

KOSKE, R. E.; GEMMA, J. N. A modified procedure for staining roots to detect VA mycorrhizas. **Mycological Research**, New York, v. 92, n. 4, p. 486-488, jun. 1989.

KRZYŻANOWSKI, A. A. **Controle biológico de nematóides de galha do cafeeiro com fungos nematófagos**. 2006. 60 f. Tese (Doutorado em Agronomia) - Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, 2006.

KUHN, O. J.; PASCHOLATI, S. F. Custo adaptativo da resistência induzida no controle de fitopatógenos. In: RODRIGUES, F. A.; ROMEIRO, R. S. **Indução de resistência em plantas a patógenos**. Visconde do Rio Branco: Suprema Gráfica, 2007. v. 1, cap. 4, p. 67-91.

KUHN, O. J.; PORTZ, R. L.; STANGARLIN, J. R.; MONTALVÁN, R.; SCHWAN-ESTRADA, K. R. F.; FRANZENER, G. Efeito do extrato aquoso de cúrcuma (*Curcuma longa*) em *Xanthomonas axonopodis* pv. *manihotis*. **Semina Ciências Agrárias**, Londrina, PR, v. 27, n. 1, p. 13-20, jan./mar. 2006.

KUHN, O. J. **Indução de resistência em feijoeiro (*Phaseolus vulgaris*) por acibenzolar-S-metil e *Bacillus cereus*: aspectos fisiológicos, bioquímicos e parâmetros de crescimento e**

produção. 2007. 138 f. Tese (Doutorado em Agronomia) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2007.

KUHN, O. J.; PASCHOLATI, S. F. Fitness cost of induced resistance in bean plants by the rhizobacteria *Bacillus cereus* or acibenzolar-S-methyl: enzymes activities, phenol and lignin synthesis, and biomass. **Summa Phytopathologica**, Botucatu, SP, v. 36, n. 2, p. 107-114, jun. 2010.

KUNZ, W.; SCHURTER, R.; MAETZKE, T. The Chemistry of Benzothiadiazole Plant Activators. **Pesticide Science**, Cambridge, v. 50, n. 4, p. 275-282, mar. 1997.

LAMBAIS, M. R.; RAMOS, A. C. Sinalização e transdução de sinais em micorrizas arbusculares. In: SIQUEIRA, J. O.; SOUZA, F. A.; CARDOSO, E. J. B. N.; TSAI, S. M. **Micorrizas: 30 anos de pesquisa no Brasil**. Lavras, MG: Editora UFLA, 2010. cap. 4, p. 119-132.

LAMBAIS, M. R.; RÍOS-RUIZ, W. F.; ANDRADE, R. M. Antioxidant responses in bean (*Phaseolus vulgaris*) roots colonized by arbuscular mycorrhizal fungi. **New Phytologist**, Piracicaba, SP, v. 160, n. 2, p. 421-428, nov. 2003.

LAMOVSEK, J.; UREK, G.; TRDAM, S. Biological control of root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.): Microbes against the pests. **Acta Agriculturae Slovenica**, Ljubljana, Slovenia, v. 101, n. 2, p. 263-275, jan. 2013.

LANGENBACH, C.; CAMPE, R.; BEYER, S. F.; MULLER, A. N.; CONRATH, U. Fighting Asian soybean rust. **Frontiers in Plant Science**, Germany, v. 7, n. 797, jun. 2016.

LEUBNER-METZGER G.; MEINS F. Functions and regulation of plant 1,3-glucanases (PR-2). In: DATTA, S.K.; MUTHUKRISHNAN, S. **Pathogenesis-Related Proteins in Plants**. Boca Raton, Flórida: CRC Press, 1999. p. 49-76.

LIMA, F. S. O.; CORREA, V. R.; NOGUEIRA, S. R.; SANTOS, P. R. R. Nematodes affecting soybean and sustainable practices for affecting their management nematodes soybean and sustainable practices for their management. In: KASAI, M. (Ed.). **Soybean: The Basis of Yield, Biomass and Productivity**. 1. ed. Rijeka, Croatia: InTech Open, 2016. cap. 6, p. 95-110.

LOBO J. M. Controle biológico de patógenos de solo. In: VIEIRA, B. A. H. **Defensivos Agrícolas Naturais Uso e Perspectivas**. Brasília, DF: Embrapa, 2016, p. 81-100.

LÓPEZ-ARREDONDO, D. L.; LEYVA-GONZALEZ, M. A.; GONZALEZ-MORALES, S. I.; LOPEZ-BUCIO, J.; HERRERA-ESTRELLA, L. Phosphate nutrition: improving low-phosphate tolerance in crops. **Annual Review of Plant Biology**, Toronto, Canadá, v. 65, n. 1, p. 95-123, feb. 2014.

LORDELLO, L. G. Nematoides das plantas cultivadas. 8. ed. São Paulo: **Nobel**, 1984.

LUANGSA-ARD, J. J.; HOUBRAKEN, J.; VAN DOORN, T.; HONG, S. B.; BORMAN, A. M.; HYMEL-JONES, N. L.; SAMSON, R. A. *Purpureocillium*, a new genus for the

medically important *Paecilomyces lilacinum*. **FEMS Microbiology Letters**, Amsterdam, v. 321, n. 2, p. 141-149, jun. 2011.

MAHAJAN, R.; KAUR, D. J.; BAJAJ, K. L. Nematicidal activity of phenolic compounds against *Meloidogyne incognita*. **Nematologia Mediterranea**, Ludhiana, Índia, v. 20, n. 2, p. 217-219, dec. 1992.

MAIA, L. C., SILVA, F. S. B.; GOTO, B. T. Estrutura, ultraestrutura e germinação de glomerosporos. In: SIQUEIRA, J. O.; SOUZA, F. A.; CARDOSO, E. J. B. N.; TSAI, S. M. **Micorrizas: 30 anos de pesquisas no Brasil**. Lavras: Editora UFLA, 2010. cap. 3, p 75-118.

MALAVOLTA, E. Manual de nutrição mineral de plantas. São Paulo, SP: **Agronômica Ceres**. 2006. 638 p. ISBN: 85-318-0047-1.

MANZANILLA-LÓPEZ R. H.; ESTEVES, I.; FINETTI-SIALER, M. M.; HIRSCH, P. R.; WARD, E.; DEVONSHIRE, J.; HIDALGO-DÍAZ, L. *Pochonia chlamydosporia*: advances and challenges to improve its performance as a biological control agent of sedentary endoparasitic nematodes. **Journal of Nematology**, Flórida, USA, v. 45, n. 1, p. 1-7, mar. 2013.

MARINHO, F.; SILVA, G. A.; FERREIRA, A. C. A.; VERAS, J. S. N.; GOTO, B. T.; MAIA, L. C. *Bulbospora minima*, a new species in the Gigasporales from semi-arid Northeast Brazil. **Sydowia- Horn**, v. 66, n. 2, p. 313-323, dec. 2014.

MARRO, N.; LAX, P.; CABELLO, M.; DOUCET, M. E.; BECERRA, A. G. Use of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* as biological control agent of the nematode *Nacobbus aberrans* parasitizing tomato. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, Curitiba, v. 57, n. 5, p. 668-674, set. /out, 2014.

MARSCHNER, H.; DELL, B. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 159, n. 1, p. 89-102, feb. 1994.

MARSCHNER, P.; CROWLEY, D.; RENGEL, Z. Rhizosphere interactions between microorganisms and plants govern iron and phosphorus acquisition along the root axis - model and research methods. **Soil Biology and Biochemistry**, Austrália, v. 43, n. 5, p. 883-894, may. 2011.

MASCARIN, G. M.; BONFIM JUNIOR, M. F.; ARAUJO FILHO, J. V. *Trichoderma harzianum* reduces population of *Meloidogyne incognita*, in cucumber plants under greenhouse conditions. **Journal Entomology and Nematology**, Lakeland, v. 4, n. 6, p. 54-57, dec. 2012.

MATTEI, D.; DIAS-ARIEIRA, C. R. Diferentes fontes de silício no desenvolvimento embrionário e na eclosão de *Meloidogyne javanica*. **African Journal of Agricultural Research**, African, v. 10, n. 52, p. 4814-4819, dez. 2015.

MELLONI, R.; CARDOSO, E. J. B. N. Quantificação de micélio extrarradicular de fungos micorrizicos arbusculares em plantas cítricas e endófitos. I: Método empregado. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, MG, v. 23, n. 1, p. 53-58, jan./mar. 1999.

MEYER, M. C.; CAMPOS, H. D.; GODOY, C. V.; UTIAMADA, C. M. (Ed.). Ensaios cooperativos de controle biológico de mofo branco na cultura da soja - safras 2012 a 2015. 21. ed. Londrina, PR: **Embrapa Soja**, 2016. (Embrapa Soja, Documentos, n. 368), 46 p. ISSN 2176-2937.

MIRANDA, J. C. C. Cerrado: Micorriza Arbuscular, ocorrência e manejo. 2. ed. Planaltina, DF: **Embrapa Cerrados**, 2008. 169 p. ISBN: 978-85-7075-049-5.

MOHAN, J. E.; COWDEN, C. C.; BAAS, P.; DAWADI, A.; FRANKSON, P. T.; HELMICK, K.; HUGHES, E.; KHAN, S.; LANG, A.; MACHMULLER, M.; TAYLOR, M.; WITT, C. A. Mycorrhizal fungi mediation of terrestrial ecosystem responses to global change: mini-review. **Fungal Ecology**, Georgia, v. 10, n. 1, p. 3-19, aug. 2014.

MOLINARI, S. Systemic acquired resistance activation in solanaceous crops as a management strategy against root-knot nematodes. **Pest Management Science**, Italian, v. 72, n. 5, p. 888-896, jun. 2016.

MONTANARINI, M. Soja: nutrição e gastronomia. 1. ed. São Paulo, SP: **Editora Senac**, 2009. 245 p.

MONTESANO, M.; BRADER, G.; PALVA, E. T. Pathogen derived elicitors: searching for receptors in plants. **Molecular Plant Pathology**, London, v. 4, n. 1, p. 73-79, jan. 2003.

MOREIRA, F. M. S.; SIQUEIRA, J. O. Microbiologia e bioquímica do solo. 2. ed. Lavras: **Editora UFLA**, 2006. 729 p.

MOREIRA, F. M. S., SIQUEIRA, J. O. Microbiologia e bioquímica do solo. 2. ed. Lavras: **Editora UFLA**, 2002. 626 p. ISBN: 85-87692-12-7.

MORTON, J. B.; BENNY, G. L. Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (*Zygomycetes*): a new order, Glomales, two new suborders, *Aculosporaceae* and *Gigasporaceae* and *Gigasporaceae*, with an emendation of *Glomaceae*. **Mycotaxon**, Ithaca, v. 37, p. 471-491, 1990.

MUKHTAR, T.; HUSSAIN, M. A.; KAYANI, M. Z. Biocontrol potential of *Pasteuria penetrans*, *Pochonia chlamydosporia*, *Paecilomyces lilacinus* and *Trichoderma harzianum* against *Meloidogyne incognita* in okra. **Phytopathologia Mediterranea**, Pakistan, v. 52, n. 1, p. 66-76, may. 2013.

MUSSURY, R. M.; BETONI, R.; SILVA, M. A.; SCALON, S. P. Q. Anatomia foliar de soja infectada por *Phakopsora pachyrhizi* H. Sydow & Sydow e tratadas com extratos vegetais. **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais**, Botucatu, SP, v. 14, n. 1, p. 18-25, abr. 2012.

NEWSHAM, K. K.; FITTER, A. H.; WATKINSON, A. R. Arbuscular micorrhiza protect an annual grass from pathogenic fungi in the field. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 83, n. 6, p. 991-1000, dec. 1995.

NICHOLSON, R. L.; HAMMERSCHMIDT, R. Phenolic compounds and their role in disease resistance. **Annual Review of Plant Pathology**, EUA, v. 30, n. 1, p. 369-389, nov. 1992.

NICOLSON, T. H. Spores of mycorrhizal endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. **Transaction of the British Mycological Society**, London, v. 46, n. 2, p. 235-44, jun. 1963.

NORDBRING-HERTZ, B.; JANSSON, H. B.; TUNLID, A. **Nematophagous Fungi**. In: John Wiley & Sons, Encyclopedia of Life Sciences Ltd: Chichester, p. 1-12, apr. 2006.

NÚÑEZ-CAMARGO.; M. C.; CARRIÓN, G.; NÚÑEZ-SÁNCHEZ, A. E.; LÓPEZ-LIMA, J. D. Evaluación de la patogenicidad in vitro de *Purpureocillium lilacinum* sobre *Globodera rostochiensis*. **Trop Subtrop Agroecosys**, Yucatán, México, v. 15, n. 2, p. 126-134, 2012.

NUSSAUME, L.; KANNO, S.; JAVOT, H.; MARIN, E.; POCHON, N.; AYADI, A.; NAKANISHI, T. M.; THIBAUD, M. C. Phosphate import in plants: Focus on the PHT1 transporters. **Frontiers in Plant Science**, West Lafayette, EUA, v. 2, n. 83, p. 83, nov. 2011.

OEHL, F.; SIEVERDING, E.; PALENZUELA, J.; SILVA, G. A. Advances in Glomeromycota taxonomy and classification. **IMA Fungus**, Berlim, v. 2, n. 2, p. 191-199, nov. 2011.

OEHL, F.; SANCHES-CASTRO, I.; PALENZUELA, J.; SILVA, G. A. *Palaeospora spainii*, a new arbuscular mycorrhizal fungus from Swiss agricultural soils. **Nova Hedwigia**, Stuttgart, Germany, v. 101, n. 1, p. 89-102, aug. 2014.

OLIVEIRA, C. M. G.; TOMAZINI, M. D. O.; BESSI, R.; INOMOTO, M. M. Nematoides. **Técnicas de diagnóstico de fitonematóides**. São Paulo: Millennium, 2012, cap. 4, p.1-17.

OLSSON, P. A.; THINGSTRUP, I.; JAKOBSEN, I. & BAATH, F. Estimation of the biomass of arbuscular mycorrhizal fungi in a linseed field. **Soil Biology Biochemistry**, Nottingham, Inglaterra, v. 31, n. 13, p. 1879-1887, nov. 1999.

OOSTENDORP, M.; KUNZ, W.; DIETRICH, B.; STAUB, T. Induced disease resistance in plants by chemicals. **European Journal of Plant Pathology**, Netherlands, v. 107, n. 1, p. 19-28, jan. 2001.

ORTIZ, R. A., GUZMÁN, Ó. A.; JAIRO LEGUIZAMÓN, J. In vitro effect of *Purpureocillium lilacinum* (Thom) Luangsa-Ard et al. and *Pochonia chlamydosporia* var. *catenulata* (Kamyschko ex Barron & Onions) Zare & Gams on the root-knot nematodes [*Meloidogyne incognita* (Kofoid & White) Chitwood and *Meloidogyne nemayaguensis* Rammh & Hirschmann]. **Boletín Científico Museo Historia Natatural**, Manizales, Colombia, v. 19, n. 2, p. 154-172, jul./dec. 2015.

PASCHOLATI, S. F. Fisiologia do parasitismo: como as plantas se defendem dos patógenos. In: AMORIM, L.; REZENDE, J. A. M.; BERGAMIN FILHO, A. (Ed). **Manual de Fitopatologia: princípios e conceitos**. 4. ed. São Paulo: Agronômica Ceres, 2011. v. 1, p. 593-636.

PASCHOLATI, S. F.; CIA, P. Uso de indutores de resistência: conceito, realidade e perspectiva. In: FANCELLI, A. L.; DOURADO NETO, D. **Milho: manejo e produtividade**, Piracicaba, SP, Brasil, Ed. USP/ESALQ/LPV, 2009, p. 177-181.

PASCHOLATI, S. F.; DALIO, R. J. D. **Fisiologia do parasitismo: como os patógenos atacam as plantas**. 5. ed. Ouro Fino: Agronômica Ceres, 2018.

PERRY, R. N.; MOENS, M.; STARR, J. L. **Root-knot Nematodes**. Texas, EUA: CAB International, 2009. 520 p.

PERRY, R. N.; KNOX, D.; BEANE, J. Enzymes released during hatching of *Globodera rostochiensis* and *Meloidogyne incognita*. **Fundamental and Applied Nematology**, Scotland, v. 15, n. 3, p. 283-288, aug. 1992.

PERRY, R. N.; MOENS, M. **Plant Nematology**. Edition: illustrated. Publicado por CAB International, 2006. 73 p.

PETERSON, R. L.; MASSICOTTE, H. B.; MELVILLE, L. H. **Mycorrhizas: Anatomy and cell biology**. 1. ed. Ottawa, Canadá: NRC Research Press, 2004.

PHILIPS, J. M.; HAYMAN, D. S. Improved procedure for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. **Transaction of the British Mycological Society**. v. 55, n. 1, p. 158-161, 1970.

PIETERSE, C. M. J.; ZAMIOUDIS, C.; BERENDSEN, R. L.; WELLER, D. M.; VAN WEES, S. C. M.; BAKKER, P. A. H. M. Induced systemic resistance by beneficial microbes. **Annual Review of Phytopathology**, Canadá, v. 1, n. 52, p. 347-375. jan. 2014.

PINAZZA, L. A. **Cadeia produtiva da soja**. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento, Secretaria de Política Agrícola, Instituto Interamericano de Cooperação para a Agricultura. Brasília: IICA: MAPA/SPA. v. 2, 2007. 116 p. ISBN 978-85-99851-10-4.

PURIN, S.; KLAUBERG FILHO, O. Glomalina: nova abordagem para entendermos a biologia dos fungos micorrízicos arbusculares. In: SIQUEIRA, J. O.; SOUZA, F. A. de; CARDOSO, E. J. B. N.; TSAI, S. M. (Org.). **Micorrizas: 30 anos de pesquisas no Brasil**. Lavras, MG: Editora UFLA, 2010. cap. 17, p. 503-524.

RAMOS, A. C.; FAÇANHA, A. R.; FEIJÓ, J. A. Proton (H⁺) flux signature of the presymbiotic development of the arbuscular mycorrhizal fungi. **New Phytologist**, Lancaster, Pensilvânia, v. 178, n. 1, p. 177-188, feb. 2008.

RAMOS, A. C.; FAÇANHA, A. R.; PALMA, L. M.; OKOROKOV, L. A.; CRUZ, Z. M. A.; SILVA, A. G.; SIQUEIRA, A. F.; BERTOLAZI, A. A.; CANTON, G. C.; MELO, J.; SANTOS, W. O.; SCHIMITBERGER, V. M. B.; OKOROKOVA-FAÇANHA, A. L. An outlook on ion signaling and ionome of mycorrhizal symbiosis. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, Brasília, DF, v. 23, n. 1, p. 79-89, jan. 2011.

RAMOS, A. C.; MARTINS, M. A.; OKOROKOVA-FAÇANHA, A. L.; OLIVARES, F. L.; OKOROKOV, L. A.; RAMOS, A. C. **Papel da dinâmica do fluxo de prótons na sinalização das diferentes fases da interação micorrízica arbuscular**. 2005. 133 f. Tese (Doutorado em Agronomia) - Universidade Estadual Norte Fluminense (UENF), Campos dos Goytacazes, RJ, 2005.

REDECKER, D.; SCHÜßLER, A.; STOCKINGER, H.; STÜRMER, S. L.; MORTON, J. B.; WALKER, C. An evidencebased consensus for the classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Glomeromycota). **Mycorrhiza**, Dijon, France, v. 23, n. 7, p. 515-531, apr. 2013.

RESENDE, M. L. V.; SALGADO, S. M. L.; CHAVES, Z. M. Espécies ativas de oxigênio na resposta de defesa de plantas a patógenos. **Fitopatologia Brasileira**, Lavras, MG, v. 28, n. 2, p. 123-130, apr. 2003.

RESENDE, M. L., NOJOSA, J. B. A., AGUILAR, M. A. G., SILVA, L. H. C. P., NIELLA, G. R., CARVALHO, G. A., GIOVANNI, G.; CASTRO, M. C. Perspectivas da indução de resistência em cacauzeiro contra *Crinipellis perniciosus* através do benzotiadiazole (BTH). **Fitopatologia Brasileira**, Lavras, MG, v. 25, n. 2, p. 149-156. 2000.

RESENDE, M. L. V.; PEREIRA, R. B.; FERRO, H. M.; PEREIRA, V. F.; LORENZETTI, E. R.; LELIS, F. M. V.; ALMEIDA, J. E. M.; SIQUEIRA, C. S.; FERNANDES, L. H. M. O papel dos MAMP_s na imunidade inata em plantas. **Revisão Anual de Patologia de Plantas**, Passo Fundo, RS, v. 18, p. 1-50, 2010.

RIBEIRO, M. L.; CAMPOS, H. D.; RIBEIRO, G. C.; NEVES, D. L.; DIAS ARIEIRA, C. R. Efeito do tratamento de sementes de algodão na dinâmica populacional de *Pratylenchus brachyurus* em condições de estresse hídrico. **Nematropica**, Flórida, v. 42, n. 1, jun. 2012.

RICHARDSON, A. E.; SIMPSON, R. J. Soil microorganisms mediating phosphorus availability. **Plant Physiology**, Canberra, Australia, v. 156, n. 3, p. 989-996, may. 2011.

RILLIG, M. C. Arbuscular mycorrhizae, glomalin, and soil aggregation, **Canadian Journal of Soil Science**, Canada, v. 84, n. 4, p. 355-363, nov. 2004.

ROMEIRO, R. S. ISR - SAR: Pesquisa com procariontes para indução de resistência em plantas a patógenos na Universidade Federal de Viçosa. In: SIMPÓSIO DE BIOLOGIA MOLECULAR DA RESISTÊNCIA DE PLANTAS PATÓGENOS: APLICAÇÕES NO MANEJO INTEGRADO DE FITODOENÇAS 1., 2002, Lavras. Resumos. Lavras: UFLA, 2002. p. 86-119.

SALZER, P.; BONANOMI, A.; BEYER, K.; VÖGELI-LANGE, R.; AESCHBACHER, R. A.; LANGE, J.; WIEMKEN, A.; KIM, D.; COOK, D. R.; BOLLER, T. Differential expression of eight chitinase genes in *Medicago truncatula* roots during mycorrhiza formation, nodulation, and pathogen infection. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, Switzerland, v. 13, n. 7, p.763-777, aug. 2000.

SANKAR, C.; SOORIANATHASUNDARAM, K.; KUMAR, N.; KARUNAKARAN, G.; SIVAKUMAR, M. Induction of resistant to *Radopholus similis* and defence related mechanism in susceptible and resistance banana hybrids infected with *Radopholus similis*. **International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences**, Índia, v. 6, n. 4, p. 1668-1684, apr. 2017.

SBN- Sociedade Brasileira de Nematologia (2017). Disponível em: <http://nematologia.com.br>.
SCHACHTMAN, D. P.; REID, R. J.; AYLING, S. M. Phosphorus uptake by plants: from soil to cell. **Plant Physiology**, Austrália, v. 116, n. 2, p. 447-453, feb. 1998.

SCHMITT, J.; BELLÉ, C. Reaction of soybean cultivars to *Meloidogyne javanica* and *M. incognita*. **Nematropica**, Flórida, v. 46, n. 1, p. 76-80, may. 2016.

SEDIYAMA, T.; TEIXEIRA, R. C.; REIS, M. S. Melhoramento da soja. In: BORÉM, A. **Melhoramento de espécies cultivadas**. 2. ed. Viçosa, MG: Editora UFV, 2005, p. 553-603.

SENA, J. O. A.; LABATE, C. A.; CARDOSO, E. J. B. N. Caracterização fisiológica da redução de crescimento de mudas de citros micorrizadas em altas doses de fósforo. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, MG, v. 28, n. 5, p. 827-832, oct. 2004.

SIDDIQUI, Y.; ALI, A.; NAIDU, Y. Histopathological changes induced by *Meloidogyne incognita* in some ornamental plants. **Crop Protection**, Malaysia, v. 65, p. 216-220, nov. 2014.

SIDDIQUI, Z. A.; MAHMOOD, I. Biological control of plant parasitic nematodes by fungi: a review. **Bioresource Technology**, Amsterdã, v. 58, n. 3, p. 229-239, dec. 1996.

SILVA, J. F. V. REUNIÃO DE PESQUISA DE SOJA DA REGIÃO CENTRAL DO BRASIL. In: **Avaliação da resistência de genótipos de soja a *Meloidogyne incognita***. Jaboticabal, SP: Anais. EMBRAPA, 1997, v. 19, p. 2001.

SILVA, J. G. P.; FURLANETTO, C.; ALMEIDA, M. R. A.; ROCHA, D. B.; MATTOS, V. S.; CORREA, V. R.; CARNEIRO, R. M. D. G. Occurrence of *Meloidogyne* spp. in Cerrado Vegetations and Reaction of Native Plants to *Meloidogyne javanica*. **Journal of Phytopathology**, Brasília, DF, v. 162, n. 7-8, p. 449-455. jan. 2014.

SILVEIRA, A. P. D. Micorrizas. In: CARDOSO, E. J. P. N.; NEVES, M. C. P. **Microbiologia de solo**. Campinas, SP: Sociedade Brasileira de ciência do solo, 1992, cap. 19, p. 257-282.

SINGH, P. K.; SINGH, M.; TRIPATHI, B. N. Glomalin: an arbuscular mycorrhizal fungal soil protein. **Protoplasma**, Índia, v. 250, n. 3, p. 663-669, sep. 2013.

SIQUEIRA, J. O.; SOARES, C. R. F. S.; SANTOS, J. G. D.; CARNEIRO, M. A. C. Micorrizas e degradação do solo: caracterização, efeitos e ação recuperadora. In: CERETTA, C. A.; SILVA, L. S.; REICHERT, J. M. **Tópicos em ciência do solo**. Viçosa, MG: SBCS, 2007. p. 219-306.

SIQUEIRA, J. O.; SYLVIA, D. M.; GIBSON, J.; HUBBELL, D. H. Spores germination and germ tube growth of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. **Canadian Journal of Botany**, v. 31, p. 965-972, 1985.

SIQUEIRA, J. O.; SOUZA, F. A.; CARDOSO, E. J. B. N.; TSAI, S. M. Micorrizas: 30 anos de pesquisas no Brasil. Lavras, MG: Editora UFLA, 2010. 716 p.

SMITH, S. E.; READ, D. J. **Mycorrhizal symbiosis**. 3. ed. London: Academic, 2008. 800 p.

SNYDER, D. W.; OPPERMAN, C. H.; BIRD, D. McK. A method for generating *Meloidogyne incognita* males. **Journal of Nematology**, Flórida, v. 38, n. 2, p. 192-194, jul. 2006.

SOARES, R. M. Manejo de doenças radiculares da soja causada por *Pythium*, *Phytophthora* e *Rhizoctonia*. In: CONGRESSO DE LA SOJA DEL MERCOSUR, 5., 2011, Rosário, Argentina. **Mercosoja**. Congresso. Rosário, Argentina: Embrapa Soja, 2011. p. 1-2.

SOLANO, T. F.; CASTILLO, M.; MEDINA, J.; DEL POZO, E. Efectividad de hongos nematofagos sobre *Meloidogyne incognita* (Konfoid y White) Chitwood en tomate en condiciones de campo. **Revista Protección Vegetal**, Loja, Ecuador, v. 29, n. 3, p. 1-5, sep./dic. 2014.

SOUTHEY, J. F. **Laboratory methods for work with plant and soil nematodes**. 5. ed. London, UK: Ministry of Agriculture Fisheries and Food, 1970.

SOUZA, S. L. **Análises do proteoma de raízes de cana-de-açúcar e da expressão de uma peroxidase apoplástica responsiva à micorriza arbuscular**. 2006. 102 f. Tese (Doutorado em Agronomia) - Universidade de São Paulo, Piracicaba, SP, 2006.

SPATAFORA, J. W.; CHANG, Y.; BENNY, G. L.; LAZARUS, K.; SMITH, M. E.; BERBEE, M. L.; BONITO, G.; CORRADI, N.; GRIGORIEV, I.; GRYGANSKYI, A.; JAMES, T. Y.; O'DONNELL, K.; ROBERSON, R. W.; TAYLOR, T. N.; UEHLING, J.; VILGALYS, R.; WHITE, M. M.; STAJICH, J. E. A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. **Mycologia**, Oregon, EUA, v. 108, n. 5, p. 1028-1046, sep. 2016.

STANGARLIN, J. R.; PASCHOLATI, S. F. Proteção de plântulas de milho pipoca contra *Exserohilum turcicum* pelo uso de *Saccharomyces cerevisiae*. **Summa Phytopathologica**, Botucatu, SP, v. 20, n. 1, p. 16-21, 1994.

STANGARLIN, J. R.; KUHN, O. J.; TOLEDO, M. V.; PORTZ, R. L.; SCHWAN-ESTRADA, K. R. F.; PASCHOLATI, S. F. A defesa vegetal contra fitopatógenos. **Scientia Agraria Paranaensis**, Marechal Cândido Rondon, PR, v. 10, n. 1, p. 18-46, 2011.

STIRLING, G. R. **Biological control of plant parasitic nematodes**. 1. ed. Wallingford, UK, CABI Publishing, p. 282, 1991.

SWE, A.; JEEWON, R.; POINTING, S. B.; HYDE, K. D. Diversity and abundance of nematode-trapping fungi from decaying litter in terrestrial, freshwater and mangrove habitats. **Biodiversity and Conservation**, v. 18, n. 6, p. 1695-1714, jun. 2009.

SYLVIA, D. M. Quantification of external hyphae of vesicular arbuscular mycorrhizal fungi. **Methods in Microbiology**, Flórida, v. 24, n. 13, p. 54-65, jan. 1992.

SYMANCZIK, S.; AL-YAHYA'EI, M. N.; KOZLOWSKA, A.; RYSZKA, P.; BLASZKOWSKI, J. A new genus, *Desertispora*, and a new species, *Diversispora sabulosa*, in the family *Diversisporaceae* (order *Diversisporales*, subphylum *Glomeromycotina*). **Mycological Progress**, v. 17, p. 437-449, jan. 2018.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. Fisiologia do estresse. In: **Fisiologia vegetal**. 3. ed. Porto Alegre: Artmed, 2004. p. 738-772.

TAMURA, Y.; KOBAYASHI, Y.; MIZUNO, T.; HATA, S. Identification and expression analysis of arbuscular mycorrhiza-inducible phosphate transporter genes of soybean. **Bioscience Biotechnology and Biochemistry**, Nagoya, Japan, v. 76, n. 2, p. 309-313, feb. 2012.

TARIQ-KHAN, M.; MUNIR, A.; MUKHTAR, T.; HALLMANN, J.; HEUER, H. Distribution of root-knot nematode species and their virulence on vegetables in northern temperate agro-ecosystems of the Pakistani-administered territories of Azad Jammu and Kashmir. **Journal of Plant Diseases and Protection**, v. 124, n. 3, p. 201-212, jan. 2017.

TAYLOR, A. L.; SASSER, J. N. **Biología, identificación y control de los nematodos de nódulo de la raíz - Espécies de *Meloidogyne***. Artes gráficas de la Universidad del Estado de Carolina del Norte, Raleigh, 1983.

TEDERSOO, L.; SÁNCHEZ-RAMIREZ, S.; KÖLJALG, U.; BAHRAM, M.; DÖRING, M.; SCHIGEL, D.; MAY, T.; RYBERG, M.; ABARENKOV, K. Highlevel classification of the *Fungi* and a tool for evolutionary ecological analyses. **Fungal Diversity**, Tartu, Estônia, v. 90, n. 1, p. 135-159, may. 2018.

THAKUR, M.; SOHAL, B. S. Role of elicitors in inducing resistance in plants against pathogen infection: **ISRN Biochemistry**, Índia, v. 2013, p. 1-10, jan. 2013.

TRESEDER, K. K.; ALLEN, M. F. Mycorrhizal fungi have a potential role in soil carbon storage under elevated CO₂ and nitrogen deposition. **New Phytologist**, Lancaster, Pensilvânia, v. 147, n. 1, p. 189-200, jul. 2000.

TRIANANTAPHYLLOU, A. C. Environmental sex differentiation of nematodes in relation to pest management. **Annual Review of Phytopathology**, Raleigh, Carolina do Norte, v. 11, n. 1, p. 441-462, sep. 1973.

TSANG, A.; MAUN, M. A. Mycorrhizal fungi increase salt tolerance of *Strophostyles helvola* in coastal foredunes. **Plant Ecology**, Canadá, v. 144, n. 2, p. 159-166, jan. 1999.

ULLRICH-EBERIUS, C. I.; NOVACKY, A.; FISCHER, E.; LÜTTGE, U. Relationship between energy-dependent phosphate uptake and the electrical membrane potential in *Lemna gibba* G1. **Plant Physiology**, Canberra, Australia, v. 67, n. 4, p. 797-801, apr. 1981.

URWIN, P. E.; LILLEY C. J.; ATKINSON H. J. Ingestion of double-stranded RNA by pre-parasitic juvenile cyst nematodes leads to RNA interference. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, Leeds, Inglaterra, v. 15, n. 8, p. 747-752, sep. 2002.

VAN DER ENT, S.; VAN WEES, S. C. M.; PIETERSE, C. M. J. Jasmonate signaling in plant interactions with resistance-inducing beneficial microbes. **Phytochemistry**, Netherlands, v. 70, n. 13-14, p. 1581-1588, sep. 2009.

VAN LOON, L. C.; VAN STRIEN, E. A. The families of pathogenesis-related proteins, their activities, and comparative analysis of PR-1 type proteins. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, London, v. 55, n. 2, p. 85-97, aug. 1999.

VAN LOON, L. C.; BAKKER, P. A. H. M.; PIETERSE, C. M. J. Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria. **Annual Review of Phytopathology**, Raleigh, Carolina do Norte, v. 36, n. 1, p. 453-483, feb. 1998.

VAN OOIJ, C. Fungal pathogenesis: Hungry fungus eats nematode. **Nature Reviews Microbiology**, Martinsried, Germany, v. 9, n. 11, p. 766-767, oct. 2011.

VANHOLME, B.; DE MEUTTER, J.; TYTGAT, T.; VAN MONTAGU, M.; COOMANS, A.; GHEYSEN, G. Secretions of plant-parasitic nematodes: a molecular update. **Gene**, Ghent, Belgium, v. 12, n. 332, p. 13-27, may. 2004.

VERGARA, C.; ARAUJO, K. E. C.; SOUZA, S. R. de; SCHULTZ, N.; SAGGIN JÚNIOR, O. J.; SPERANDIO, M. V. L.; ZILLI, J. É. Plant-mycorrhizal fungi interaction and response to inoculation with different growth-promoting fungi. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 54, e25140, p. 1-25, fev. 2019. DOI: <https://doi.org/10.1590/S16783921>.

VERHAGEN, B. W. M.; VAN LOON, L. C.; PIETERSE, C. M. J. Induced disease resistance signaling in plants. **Floriculture, Ornamental and Plant Biotechnology**, Netherlands, v. 35, n. 3, p. 334-343, jan. 2006.

WALLACE, H. R. Factors influencing the infectivity of plant parasitic nematodes. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological**, London, v. 164, n. 997, p. 592-614, jun. 1966.

WALTERS, D.; HEIL, M. Costs and trade-offs associated with induced resistance. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, London, v. 71, n. 1-3, p. 3-17, jul. 2007.

WALTERS, D.; WALSH, D.; NEWTON, A.; LYON, G. Induced resistance for plant disease control: maximizing the efficacy of resistance elicitors. **Phytopathology**, Raleigh, Carolina do Norte, v. 95, n. 12, p. 1368-1373, dec. 2005.

WANG, X.; PAN, Q.; CHEN, F.; YAN, X.; LIAO, H. Effects of co-inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi and rhizobia on soybean growth as related to root architecture and availability of N and P. **Mycorrhiza**, Germany, Springer-Verlag, v. 21, n. 3, p.173-181, apr. 2011.

WHETTEN, R.; SEDEROFF, R. Lignin biosynthesis. **Plant Cell**, Raleigh, Carolina do Norte, v. 7, n. 7, p. 1001-1013, jul. 1995.

WILLIAMSON, V. M.; GLEASON, C. A. Plant-nematode interactions. **Current Opinion in Plant Biology**, California, EUA, v. 6, n. 4, p. 327-333, sep. 2003.

WYSS, U.; ZUNKE, U. Observations on the behavior of second stage juveniles of *Heterodera schachtii* inside host roots. **Revue de Nématologie**, Deutschland, Germany, v. 9, n. 2, p. 153-165, jan. 1986.

ZHANG, L.; ZHOU, Z.; GUO, Q.; FOKKENS, L.; MISKEI, M.; PÓCSI, I.; ZHANG, W.; CHEN, M.; WANG, L.; SUN, Y.; DONZELLI, B. G.; GIBSON, D. M.; NELSON, D. R.; LUO, J. G.; REP. M.; LIU, H.; YANG, S.; WANG, J.; KRASNOFF, S. B.; XU, Y.; MOLNÁR, I.; LIN, M. Insights into adaptations to a near-obligate nematode endoparasitic

lifestyle from the finished genome of *Drechmeria coniospora*. **Scientific Reports**, Beijing, China, v. 6, n. 23122, p. 1-15, mar. 2016.

ZHANG, Z.; LIAO, H.; LUCAS, W. J. Molecular mechanisms underlying phosphate sensing, signaling, and adaptation in plants. **Journal of Integrative Plant Biology**, California, v. 56, n. 3, p. 192-220, jan. 2014.

ZHAO, X.; SCHMITT, M.; HAWES, C. M. Species-dependent effects of border cell and root tip exudates on nematodes behavior. **Phytopathology**, Saint Paul, Minnesota, v. 90, n. 11, p. 1239-1245, nov. 2000.

ZHU, Y. G.; MILLER, R. M. Carbon cycling by arbuscular mycorrhizal fungi in soil-plant systems. **Trends in Plant Science**, Beijing, China, v. 8, n. 9, p. 407-409, oct. 2003.

3 CAPÍTULO 2: FUNGO NEMATÓFAGO E ENDOMICORRÍZICOS NO CONTROLE DE *Meloidogyne incognita* NA SOJA

Resumo: O objetivo do presente trabalho foi de avaliar o efeito do isolado de *Purpureocillium lilacinum*, *Claroideoglossum etunicatum* e *Rhizophagus clarus* como agente biocontrolador de *Meloidogyne incognita*. Os tratamentos em casa de vegetação foram constituídos de seis formulações distintas de isolados fúngicos sendo: T1 - Testemunha; T2 - *P. lilacinum* ($100 \mu\text{l}^{-1}$); T3 - *C. etunicatum* ($23,5 \text{ mL}^{-1}$); T4 - *R. clarus* ($23,5 \text{ mL}^{-1}$); T5 - *P. lilacinum* ($100 \mu\text{l}^{-1}$) + *C. etunicatum* ($23,5 \text{ mL}^{-1}$); T6 - *P. lilacinum* ($100 \mu\text{l}^{-1}$) + *R. clarus* ($23,5 \text{ mL}^{-1}$) com cinco repetições cada. O fungo nematófago foi aplicado em suspensão líquida e os FMAs em solo inóculo no sulco de semeadura. A semeadura de duas sementes de soja Monsoy 6410 IPRO suscetível ao *Meloidogyne incognita* foi realizada em vasos plásticos de 2 L com mistura de areia e terra (3:1). A inoculação de 2000 ovos e eventuais (J2) por planta foi procedida na sequência. Aos 65 dias após a inoculação, foram retiradas as plantas para avaliação das variáveis nematológicas, micorrízicas e vegetativas. Os dados foram submetidos a teste de comparação de médias a 5% de probabilidade de erro. O fungo *P. lilacinum* exerceu forte pressão na reprodução do nematoide. *R. clarus* aumentou a massa fresca parte aérea (MFPA) e reduziu a infectividade do nematoide. Os fungos endomicorrízicos diferem quanto à eficiência de controle. A interação *P. lilacinum* + *R. clarus* reduziu a população de *M. incognita*. O potencial biocontrole destes fungos torna-se uma alternativa agrícola para o controle de *M. incognita* em soja, bem como para a sustentabilidade da agricultura.

Palavras-chave: Fitonematoide. Interação de microrganismos. Promotores de crescimento.

3.1 INTRODUÇÃO

A soja (*Glycine max* L.) de acordo com a Conab (2020) é uma das principais commodities mundiais. O mercado da soja brasileira atende duas situações, a exportação e o esmagamento, de onde obtém-se dois subprodutos, o óleo e o farelo de soja. No Brasil é a principal cultura em extensão de área e volume de produção. Esse comportamento é respaldado pela forte liquidez apresentada do produto.

O Brasil expõe vasto avanço nas tecnologias de produção da soja, oportunizando em ato contínuo o aumento da produtividade. Na safra 2019/2020, mediante levantamentos de dados da Conab (2020) estima-se crescimento na área cultivada de 2,6% chegando a 36,80 milhões de hectares, assim como uma variação de 6,3%, na produção em relação ao ciclo passado, com produção de 122,22 milhões de toneladas.

Porém, com a expansão da cultura, surgem algumas limitações, dentre elas o aparecimento de diversas doenças. Aproximadamente 40 doenças causadas por fungos, bactérias, nematoides e vírus já foram identificados no Brasil (SOARES, 2011). As doenças que ocorrem na raiz e que limitam o desenvolvimento do sistema radicular são de difícil controle, visto que parasitam círculos extensos de plantas hospedeiras (DIAS et al., 2010).

A presença relevante de mais de 100 espécies e em torno de 50 gêneros de nematoides, predispõem desorganização no crescimento da parte aérea e raiz, alterando a fisiologia da planta (FERRAZ; BROWN, 2016). Dentre os nematoides mais danosos na cultura da soja no Brasil estão: *Meloidogyne incognita*, *Meloidogyne javanica*, *Heterodera glycines*, *Pratylenchus brachyurus*, *Rotylenchus reniformis* (LIMA et al., 2016).

No entanto, nematoides de galhas (*Meloidogyne* spp.) vem sendo relatados com frequência no Brasil, com perdas economicamente expressivas no âmbito produtivo, em torno de US\$ 141 bilhões anual em torno do mundo (HUSSAIN; MUKHTAR; KAYANI, 2016; KAYANI; MUKHTAR; HUSSAIN, 2017; TARIQ-KHAN et al., 2017; FLEMING et al., 2016).

O agronegócio brasileiro contabiliza prejuízos de R\$ 35 bilhões, provocados pelo fitoparasita anualmente. Apenas na produção de soja, as perdas são estimadas em R\$ 16,2 bilhões de acordo com os dados da Sociedade Brasileira de Nematologia (SBN, 2017).

O biocontrole conta com mais de 200 organismos relatados inimigos naturais dos fitonematoides com crescimento de 10-15% anualmente, sendo aproximadamente 75% dos antagonistas microbianos identificados fungos, com crescente emprego em todas as culturas agrícolas, porém representam apenas 2% do mercado (AHMAD et al., 2018; LOBO, 2016).

De acordo com dados do Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (MAPA, 2019) nos últimos cinco anos, a quantidade de indústrias de bio defensivos como o número de registros praticamente duplicaram. Os bio defensivos microbiológicos possui participação de 89% em área e valor, com destaque aos ativos microbiológicos mais utilizados e disponíveis no mercado tais como, *Bacillus*, *Purpureocillium*, *Pochonia*, *Trichoderma* (ABC BIO, 2019; ADAPAR, 2018). O *Purpureocillium lilacinum* é um fungo ovicida e oportunista com capacidade de capturar e/ou parasitar nematoides, exercendo forte pressão em sua capacidade reprodutiva, especialmente contra espécies do gênero *Meloidogyne* spp. (AHMAD et al., 2018; BARON; RIGOBELLO; ZIED, 2019; DE ULZURRUN; HSUEH, 2018; SIKORA et al., 2018).

O setor de bio defensivos brasileiro obteve-se destaque com aumento de 77% no valor de mercado no ano passado, movimentando quase R\$ 528 milhões, colocando o país entre os quatro países com melhor desempenho na produção de produtos biológicos, respondendo por 7% da comercialização mundial, isto devido ao mercado estar em ascensão e a América Latina ter apontado um crescimento acelerado, podendo alcançar uma crescente de 40% até 2021 no setor, que é liderado por Estados Unidos (37%), Espanha (14%) e Itália (10%) (ABC BIO, 2019; ABIM, 2019).

Em saldo mundial o controle biológico em 2018 foi 17% superior ao período anterior, alcançando a marca de US\$ 3,8 bilhões. Para 2020, a expectativa é que o setor de biológicos fature no mundo US\$ 5 bilhões e que em 2025 chegue a US\$ 11 bilhões (ABIM, 2019).

Entretanto, os fungos endomicorrizicos, biotróficos obrigatórios, mostram-se ser um campo multidisciplinar, contribuindo no incremento do vigor e produtividade pela absorção de macro e micronutrientes mediante estruturas fúngicas intrarradiculares (hifas, vesículas, arbúsculos), e extrarradiculares como extensão do sistema radicular (MARRO et al., 2014).

Além disso, a tolerância a fatores abióticos e bióticos, atenuando os efeitos deletérios dos nematoides, devido ativação de mecanismo de defesa das plantas, torna-se as raízes sem condições adequadas para o desenvolvimento e reprodução do patógeno, devido alterações que dizem respeito com a pré-infecção atribuída à mudança fisiológica no vegetal, tais como atração pela raiz, redução de exsudatos radiculares, modificações na composição da parede celular mediante atividade de enzimas relacionadas à resistência vegetal proporcionando aumento na lignificação das raízes, ou seja, uma interação morfológica, fisiológica, bioquímica e funcional (MARRO et al., 2014).

Nesse contexto, um número cada vez maior de estudos em prol de pesquisas para difundir-se seu papel e de outros bio defensivos perante a ciência e tecnologia, contribui para o

conhecimento e o desenvolvimento de estratégias biológicas e biotecnológicas, e revela-se que o biocontrole pode ser aliado fundamental na busca da redução do uso de defensivos e fertilizantes químicos, visando à obtenção da sustentabilidade do processo agrícola (AHMAD et al., 2018).

Logo, o objetivo do estudo foi avaliar a aplicação de isolados fúngicos *Purpureocillium lilacinum*, *Claroideoglossum etunicatum*, *Rhizophagus clarus* e determinar o potencial biocontrole destes agentes de controle biológico contra *Meloidogyne incognita* na soja em casa de vegetação.

3.2 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi realizado na estação de cultivo protegido da NemaBrasil - Laboratório, Consultoria e Pesquisa Agrícola, no município de Cambé, Paraná, com as seguintes coordenadas geográficas: Latitude 23° 18' 18,2'' S e longitude 51° 15' 03,6'' W.

O delineamento experimental utilizado foi inteiramente casualizados (DIC), constituído de seis tratamentos e cinco repetições cada. Os tratamentos foram: 1 - sem inoculação de fungo nematófago e sem fungo micorrízico arbuscular (FMA), 2 - *P. lilacinum* (100 µl⁻¹), 3 - *C. etunicatum* (23,5 mL⁻¹), 4 - *R. clarus* (23,5 mL⁻¹), 5 - *P. lilacinum* + *C. etunicatum* (100 µl⁻¹ + 23,5 mL⁻¹), 6 - *P. lilacinum* + *R. clarus* (100 µl⁻¹ + 23,5 mL⁻¹).

Ocorreu em 25 de outubro de 2018 a semeadura de duas sementes de soja, Monsoy 6410 IPRO, suscetíveis a *Meloidogyne incognita*.

Foram utilizados vasos plásticos de 2 L, contendo terra proveniente de profundidade, submetida a uma mistura na proporção de 3:1 (areia: terra).

A análise química apresentou as seguintes características: CTC (pH 7,0) = 9,66 cmol_c dm⁻³; CTC (efetiva) = 6,86 cmol_c dm⁻³. Macronutrientes catiônicas: Ca²⁺ = 4,58 cmol_c dm⁻³; Mg²⁺ = 1,53 cmol_c dm⁻³; K⁺ = 0,34 cmol_c dm⁻³; Na²⁺ = 0,41 cmol_c dm⁻³. Macronutrientes aniônicos: P_{Mehlich 1} = 53,93 mg dm⁻³; SO₄²⁻ = 117,63 mg dm⁻³. Micronutrientes: B = 0,96 mg dm⁻³; Cu³⁺ = 5,37 mg dm⁻³; Fe³⁺ = 138,67 mg dm⁻³; Mn²⁺ = 70,60 mg dm⁻³; Zn²⁺ = 5,84 mg dm⁻³; pH (CaCl₂) = 5,23; H+Al = 2,80 cmol_c dm⁻³; Al³⁺ = 0,00. Para tanto, foi utilizada como base para a correção.

A inoculação dos isolados fúngicos foi realizada no momento da semeadura, com intuito de simular a aplicação em sulco, colocando os isolados embaixo da semente. Os isolados micorrízicos são provenientes da Coleção Internacional Cultura Glomeromycota - CICG, e o *P. lilacinum* oriundo de um produto comercial (Simbiose[®]).

O fungo nematófago *P. lilacinum* utilizado possui suspensão fúngica concentrada ($1,0 \times 10^{10}$ esporos mL), cuja recomendação indicada é de 300 mL ha⁻¹ (sulco). Realizou-se conversão dos valores para que fosse possível sua aplicação em vasos.

O isolado dos FMA_s foi aplicado em forma de solo-inóculo, do qual se aplicou em cada cova de semeadura 23,5 mL do solo-inóculo contendo aproximadamente 100 esporos por planta, acompanhados de hifas e fragmentos de raízes colonizadas.

No dia 01 de novembro de 2018, logo após a emergência das plântulas de soja foi realizado o arranque manual de uma plântula de soja. Em seguida procedeu a inoculação de 2000 ovos e eventuais juvenis (J2) de *Meloidogyne incognita*, obtidos de raízes de tomateiro provenientes da estação de cultivo protegido da NemaBrasil, e extraídos através do método proposto por Hussey e Barker, adaptado por Boneti e Ferraz (1981). Foi efetuada periodicamente irrigação manual.

Sessenta e cinco dias após a inoculação foi realizado a retirada das plantas para avaliações das variáveis nematológicas, micorrízicas e vegetativas.

As variáveis nematológicas avaliadas foram: total de nematoides por planta; número de nematoides por grama de raiz (NGR = número de nematoides por planta e massa fresca de raiz); A extração dos nematoides na raiz foi realizada pelo método proposto por Hussey e Barker, adaptado por Boneti e Ferraz (1981) e no solo através do método de Jenkins (1964).

As variáveis micorrízicas avaliadas foram: percentagem de colonização micorrízica, mediante metodologia proposta por Giovannetti e Mosse (1980) através do método de intersecção em grade de linhas (*grid line method*), realizada logo após a clarificação e coloração das raízes conforme metodologia desenvolvida por Philips e Hayman (1970) e adaptada por Koske e Gemma (1989) e Grace e Stribley (1991) e a densidade de esporos descrita por Gerdemann e Nicolson (1963), complementada pela metodologia de centrifugação em gradiente de densidade, também descrita para extração de nematoides do solo por Jenkins (1964).

As variáveis vegetativas avaliadas foram: a altura da planta (cm), fitomassa fresca de parte aérea (g), número de botões florais e análise do tecido vegetal de macro e micronutrientes a partir da coleta de todos os trifólios sadios desenvolvidos de cada planta.

Os dados obtidos no experimento foram submetidos ao teste de comparação de médias (teste de Tukey) a 5% de probabilidade de erro ($P < 0,05$), utilizando-se sistema de análises estatísticas Sisvar versão 5.6.

3.3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.3.1 Fungo nematófago e endomicorrízicos como potencial biocontrole de *Meloidogyne incognita* no solo e ao parasitismo do nematoide no sistema radicular da soja.

O número de ovos e J2 de *M. incognita* no sistema radicular e no solo apresentaram redução significativa (tabela 1).

Tabela 1. Número de ovos + J2 e porcentagem (%) de redução do n° de ovos + J2 de *M. incognita* na raiz e no solo.

Tratamento	Média Número de ovos + J2				% Redução	
	Raiz		Solo		Raiz	Solo
Testemunha	200,80	b	1327,20	a	—	
<i>P. lilacinum</i>	22,40	c	344,40	c	89	74
<i>C. etunicatum</i>	255,80	a	214,20	cd	—	84
<i>R. clarus</i>	24,20	c	138,60	d	88	90
<i>P. lilacinum</i> + <i>C. etunicatum</i>	170,60	b	785,40	b	15	41
<i>P. lilacinum</i> + <i>R. Clarus</i>	25,40	c	142,80	d	87	89

*Médias seguidas pela mesma letra nas colunas não diferem entre si pelo teste Tukey ($p < 0,05$).

O fungo nematófago *P. lilacinum* apresentou 89% de redução no número de ovos + J2 nas raízes da soja, enquanto que o tratamento com o fungo micorrízico *C. etunicatum* em forma isolada, apresentou maiores valores de ovos e formas infectantes do patógeno, superando até mesmo o tratamento testemunha. De outro lado, o fungo micorrízico arbuscular (FMA) *R. clarus* de maneira isolada, obteve 88% de redução do número de ovos + J2 de *M. incognita* no sistema radicular.

A interação do fungo *P. lilacinum* + *C. etunicatum* obteve-se apenas 15% de redução na raiz, havendo dessa forma eficiência inferior em relação aos demais tratamentos. Em contrapartida, a interação *P. lilacinum* + *R. clarus* apresentou 87% de controle em relação a testemunha, sendo efetivo contra a infecção de nematoides, demonstrando que certas espécies de fungos oportunistas de ovos e FMAs, podem reduzir a infecção do patógeno nas raízes das plantas.

No solo o fungo nematófago *P. lilacinum* reduziu 74% de ovos + J2. Ao contrário do resultado do fungo *C. etunicatum* na raiz, este isolado micorrízico no solo mostrou-se ser

eficiente, com 84% de redução de ovos + J2, assim como o fungo *R. clarus* alcançou 90% de redução em relação à testemunha.

Nota-se que o tratamento em interação *P. lilacinum* + *C. etunicatum*, houve redução de ovos + J2 inferior em relação aos demais tratamentos, de 41% no controle dos fitonematoides. Por conseguinte, a interação do *P. lilacinum* + *R. clarus* atingiu 89% de controle, tanto quanto Rahman (2015) com inoculação de *R. intraradices* e *P. lilacinum* no controle de *M. incognita* no tomateiro.

Posto isso, confirma-se que as aplicações dos isolados fúngicos suprimiram a multiplicação dos nematoides, bem como, comprova a viabilidade dos inóculos utilizado no trabalho, porém, destaca-se em estudo que houve variabilidade do efeito de controle, e Whipps (2004), relata que pode ser dependente do isolado de FMA, bem como de outras variáveis, tais como, a espécie vegetal hospedeira, a espécie dos agentes patogênicos e variáveis ambientais.

Um dos principais mecanismos associados à ação dos fungos nematófagos, na redução do número de ovos + J2 de *M. incognita* no solo, é em razão da produção de exoenzimas, reduzindo a eclosão de juvenis, tal como, mudanças fisiológicas no hospedeiro como a atratividade das raízes, ocorre ao trabalhar com fungos endomicorrízicos, reduzindo os exsudatos radiculares, as emissões de sinais moleculares liberados pelas raízes, que atesta a existência de um hospedeiro potencial, além da indução de resistência sistêmica na planta hospedeira, promovendo aumento da rigidez da parede celular vegetal (THAKUR; SOHAL, 2013; MARRO et al., 2014).

Resultados similares foram observados por Vidal (2019), com *P. lilacinum*, tal qual se obteve redução das populações de *M. incognita* em tomateiro no nível de raiz de 71%, enquanto no solo, alcançou redução significativa de 87,5% em relação à testemunha. Vivanco (2017) solidou efetividade de 76,6% no controle de ovos e formas móveis, utilizando-se isolados de *P. lilacinum* na mesma cultura. Viggiano; De Freitas; Lopes (2014) condicionam esta capacidade de controle mediante mecanismos químicos de penetração, reduzindo a multiplicação das sucessivas gerações do parasita, cabido ao contato rápido no estágio inicial do desenvolvimento embrionário (GORTARI; ROQUE, 2016) podendo o juvenil, ainda dentro do ovo, ser parasitado pelo fungo (SALAZAR; BETANCOURTH; CASTILLO, 2012), sendo desta forma uma estratégia biológica para o controle de *Meloidogyne* spp. (DAHLIN et al., 2019), assim como uma ferramenta de gestão integrada e potencial opção nematicida microbiológico (OLIVEIRA et al., 2019).

Em relação à contribuição dos FMAs, Ogou et al. (2018) em soja, mediante uso da inoculação micorrízica, testificaram crescimento melhorado nas plantas, todavia, redução da densidade populacional de ovos e J2 no solo e nas raízes, assim como Freitas (2013) ao trabalhar com plantas emissoras (EM) e receptoras (RM) com e sem micorrizas, verificou que as plantas receptoras sem micorriza (RM-) em contato com as plantas emissoras com micorriza (EM+) foram estimuladas a acionar seus mecanismos fisiológicos e bioquímicos de defesa e apresentaram melhor crescimento e menor susceptibilidade contra o patógeno.

Hussey e Roncadori (1982) relatam que os efeitos da interação entre o nematoide e o FMA, que é expresso pela resposta do hospedeiro, podem ser neutra quando não há alterações evidentes nos FMAs, hospedeiros ou no nematóide, estes são positivos quando danos à planta mediante parasitismo dos nematoides são compensados por FMAs, e o número de nematóides são suprimidos, e negativos se a esporulação dos FMAs e / ou o desenvolvimento da planta forem suprimidos e os nematoides aumentarem sua reprodução.

3.3.2 Colonização micorrízica, densidade de esporos micorrízicos em plantas de soja, com *Meloidogyne incognita*.

O benefício da micorrização e da simbiose são modulados sobretudo do binômio cultivar da planta, espécie de nematoide, bem como do nível de colonização, estado nutricional da planta e do balanço existente de nutrientes no solo, ou seja, por meio de mecanismos de auto regulação a colonização micorrízica é inibida ou estimulada (ELSEN et al., 2008).

A colonização micorrizica arbuscular, não apresentou diferença significativa para ambos os tratamentos (tabela 2).

Tabela 2. Média da porcentagem de colonização micorrízica e número de esporos em 10 g⁻¹ de solo em tratamentos utilizando fungo nematófago e micorrizicos.

Tratamento	Colonização Micorrizica (%)	Nº esporos 10 g ⁻¹ solo
Testemunha	0,00 b	0,00 c
<i>P. lilacinum</i>	0,00 b	0,00 c
<i>C. etunicatum</i>	20,60 a	20,80 b
<i>R. clarus</i>	26,20 a	30,20 a
<i>P. lilacinum</i> + <i>C. etunicatum</i>	23,80 a	26,40 ab
<i>P. lilacinum</i> + <i>R. clarus</i>	25,00 a	31,40 a

*Médias seguidas pela mesma letra nas colunas não diferem entre si pelo teste Tukey (p < 0,05).

O número de esporos micorrízicos no solo (N° esporos 10^{-1} g de solo) revelou significância entre as médias, sendo o isolado de *R. clarus* e *P. lilacinum* + *R. clarus* com maior número de esporos (30,20 e 31,40) respectivamente, e subsequente aos tratamentos (T5 e T3) (26,40 e 20,80 esporos 10^{-1} g de solo).

Não foram encontrados colonização radicular e esporos por FMA_s nas plantas cultivadas na ausência dos FMA_s (dados não apresentados) (testemunha e *P. lilacinum*).

As estruturas micorrízicas vistas em maior frequência em estudo foram à presença de hifas intrarradiculares, esporos e eventuais presenças de formação de arbúsculos. A presença de vesículas, estruturas globosas, ricas em lipídios, dilatações terminais nas hifas, com função de reserva, assim como importantes propágulos, foram vistas nas células das raízes em menores proporções, provavelmente devido ao tempo de micorrização.

Trentin (2016) em primeiro experimento avaliou o estímulo ao crescimento da soja na presença e na ausência do FMA *Rhizophagus clarus*, quantificando-se 60% de colonização pela presença de vesículas e hifas fúngicas intrarradiculares. A presença de esporos foi quantificada apresentando 66 esporos por 50 mL de solo.

Em um segundo experimento os danos causados pelo nematoide *Pratylenchus brachyurus* foi avaliado na presença e na ausência do *Rhizophagus clarus*. Observou-se observou 35% de colonização micorrizica nas raízes, e 63 esporos em 50 mL de solo.

Estímulo de ordem não nutricional estes relacionados a alterações bioquímicas no aumento da indução de resistência foram constatados, havendo redução de 64% no número de *P. brachyurus* penetrados no sistema radicular das plantas cultivadas na presença do FMA em relação ao tratamento sem fungo micorrizico.

Brito et al. (2018) ao pesquisarem associações entre FMA_s e *P. brachyurus* na cultura do milho, observaram que os mecanismos envolvidos nas interações entre micorrizas e plantas é de alta complexidade. No entanto, permitiu concluir que embora não houve supressão dos nematoides, os FMA_s testados, apresentaram diferentes índices de colonização em milho, com destaque ao fungo *R. clarus* com 95,2%, e algumas espécies foram eficientes na promoção do desenvolvimento da cultura.

A variabilidade de resultados normalmente encontrados na literatura pode ser atribuída à interação planta-fungo. Hernández-Sebastia, Piché e Desjardins (1999) obtiveram 22% de colonização micorrízica, considerada baixa, semelhante aos dados encontrados em estudo, mas o efeito benéfico do fungo sobre a planta foi evidenciado pelo maior desenvolvimento das plantas inoculadas, mostrando que a porcentagem de colonização pode não refletir em maiores efeitos benéficos para as plantas.

3.3.3 Avaliação tecido vegetal: macronutrientes e micronutrientes

Os teores de N, P, K, Ca, Mg, S, B, Cu, Fe, Mn, Zn, e Mo, foram determinados conforme padrão de referência de teores foliares. Valores de macronutrientes foram expressos em g kg^{-1} matéria seca e os de micronutrientes em mg kg^{-1} matéria seca (EMBRAPA, 2009).

Foram encontrados valores considerados equilibrados, sendo estes suficientes ou normais, tendendo a deficiência ou excesso, e deficiente ou excessivo, conforme dados do sistema integrado de diagnose e recomendação mediante ao estado nutricional das plantas.

Quanto ao benefício principal da simbiose entre planta hospedeira e microrganismos benéficos, dentre eles as endomicorrizas é o acréscimo na absorção de macronutrientes e micronutrientes. Sabe-se que a maior consistência é na absorção de nutrientes imóveis ou de baixa mobilidade no solo, como P, Cu, Zn, isto graças ao desenvolvimento intrarradicular e extrarradicular do fungo (SMITH; READ, 2008) assim como Siqueira (1992) cita que os FMA possibilitam maior absorção de nutrientes que se movimentam por difusão, como por exemplo, P, K, Zn, Cu, S, Mn.

Os fitonematoides causadores de galhas radiculares que dispõem alta capacidade de reprodução e parasitismo obrigatório, estes desviam uma proporção significativa dos fotossintatos do hospedeiro, devido à complexidade de eventos morfológicos provocados nas raízes, causando efeitos diretos, como interrupção do sistema vascular, alterando a translocação de água e solutos para a parte aérea da planta, tal qual influencia indiretamente os mecanismos ligados ao aparato fotossintético e outros processos fisiológicos, como transpiração e condutância estomática, que, por sua vez, afetam o total de energia disponível para a planta e a partição de assimilados em folhas, caules e raízes, prejudicando o estado vegetal das plantas (AUGÉ, 2001; MONTEIRO, 2013).

Esta manifestação foi possível constatar no tratamento testemunha, analisando-se as (Tabelas 3 e 4) de macro e micronutrientes devido aos menores valores dos elementos nutricionais no tecido vegetal em relação aos demais tratamentos.

Entretanto, por não haver repetições das amostras, não procedeu a análise estatística.

Tabela 3. Valores de macronutrientes nas plantas de soja nos diferentes tratamentos.

Tratamentos	N	P	K	Ca	Mg	S
	g kg ⁻¹ Matéria Seca (M.S.)					
Testemunha	20,21	0,81	7,59	15,02	3,52	1,56
<i>Purpureocillium lilacinum</i>	39,35	1,01	7,29	15,68	3,42	1,87
<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	38,17	1,81	9,57	14,09	3,19	2,45
<i>Rhizophagus clarus</i>	35,53	1,14	8,61	13,46	2,79	1,94
<i>P. lilacinum</i> + <i>C. etunicatum</i>	25,82	1,45	7,01	15,17	3,04	2,09
<i>P. lilacinum</i> + <i>R. clarus</i>	36,35	1,15	8,84	13,34	3,03	2,20
macronutrientes (g kg ⁻¹ M.S.)	40-54	2,5-5,0	17-25	4,0-20	3,0-10	2,1-4,0

Fonte: Embrapa (2009).

Tabela 4. Valores de micronutrientes nas plantas de soja nos diferentes tratamentos.

Tratamentos	B	Cu	Fe	Mn	Zn	Mo
	mg kg ⁻¹ Matéria Seca (M.S.)					
Testemunha	12,50	16,20	89,45	183,49	29,19	1,02
<i>Purpureocillium lilacinum</i>	11,43	16,79	93,91	275,16	27,11	0,87
<i>Claroideoglossum etunicatum</i>	9,41	17,61	95,22	185,37	35,93	0,87
<i>Rhizophagus clarus</i>	10,25	19,09	82,02	208,34	33,66	0,93
<i>P. lilacinum</i> + <i>C. etunicatum</i>	11,20	16,66	82,23	177,47	31,84	0,67
<i>P. lilacinum</i> + <i>R. clarus</i>	11,54	17,14	84,60	196,03	32,17	0,57
micronutrientes (mg kg ⁻¹ M.S.)	21-55	10-30	50-350	20-100	20-50	1,0-5,0

Fonte: Embrapa (2009).

Diante dos resultados de N, P e K, embora não tenham atingido o nível adequado, decorrências da condução do experimento ser em vaso, predispondo limitação da exploração do elemento pela cultura, as plantas estavam sob o efeito da inoculação de nematoides que interferem na absorção, nota-se superioridade em relação à testemunha destes macronutrientes, principalmente aos tratamentos (T2 - *P. lilacinum*; T3 - *C. etunicatum*; T4 - *R. clarus* e T6 - *P. lilacinum* + *R. clarus*).

Os maiores valores deste elemento no tecido vegetal contribuíram em superior resposta em termos de crescimento, área foliar e biomassa fresca as plantas, por ser vital para o crescimento vegetativo, bem como constitui vários compostos essenciais às plantas, com destaque para os aminoácidos e a clorofila (TEDESCO et al., 1995).

Perante isso, Souza (2000) relata que os FMAs podem estar envolvidos nos processos hormonais das plantas, na síntese de fitohormônios, como as auxinas. Ho (1977) observou concentrações superiores de fitoesterol livre nas raízes com FMAs, o que explica, em partes, aumentos no teor de clorofila, lipídeos, na taxa de respiração e de fotossíntese, e Allen; Moore; Christensen (1980) observaram maior atividade de citocinina, giberelina e ácido abscísico nas folhas e raízes de plantas colonizadas.

Os teores de P e K nas plantas foram superiores à testemunha, em especial aos FMA_s, apesar de que, o tratamento com *P. lilacinum* apresentou valor superior de P em relação à testemunha, como também visto por Monteiro (2013). Contudo, no (T3 - *C. etunicatum*) observou-se valor superior do elemento fósforo no tecido vegetal em comparação aos demais tratamentos, em especial relação à testemunha. Logo, o elemento P é essencial no crescimento de plantas, constituinte de importantes processos metabólicos, como os açúcares fosfato, fosfolipídeos que compõe as membranas vegetais, divisão celular, intermediários da respiração e fotossíntese, refletindo em maiores taxas fotossintéticas (TAIZ et al., 2017).

Faquin, Malavolta e Muraoka (1990) observaram em plantas de soja micorrizadas parâmetros cinéticos (Km) de absorção de P mais elevados, assim como, Silveira e Cardoso (2004) observaram diminuição do parâmetro (Km), indicando afinidade entre o íon fosfato e a raiz principalmente na fase de enchimento das vagens, e maior velocidade de absorção e influxo de P na fase de florescimento. Esses dados permitem a afirmação de que os FMA_s são eficientes quando aumenta a velocidade de absorção do P ($> V_{máx}$) e incrementa a afinidade entre os reagentes, permitindo ainda, a aquisição do P pela planta mesmo em concentrações extremamente baixas ($< C_{mín}$).

Em relação ao cálcio (Ca) todos os tratamentos estão dentro do padrão de referência para o elemento, assim como o magnésio (Mg) apresentou valores mínimos adequados em ambos tratamentos, com excessão do (T4). O elemento enxofre (S) apontou valores apropriados nos tratamentos (T3; T5; T6), sendo que a testemunha e o (T2) mostraram-se inferiores ao considerado adequado. O elemento Zn, Cu e Fe apresentaram valores dentro do padrão em todos os tratamentos, com destaque para as plantas micorrizadas em estudo, o que condiz com a literatura (MARSCHNER; DELL, 1994).

Acréscimo alto de manganês (Mn), desencadeando concentrações baixas de boro (B) ao nível de suficiência do elemento foi observado nos tratamentos de maneira geral, provocando sua deficiência no tecido vegetal. O molibdênio (Mo) esteve presente em valores adequados apenas no tratamento testemunha, embora com valor mínimo estabelecido.

3.3.4 Altura de plantas, massa fresca parte aérea (MFPA), número de botões florais.

Os tratamentos estatisticamente se comportaram de forma semelhante quanto à altura de plantas (tabela 5). A testemunha apresentou problemas de desfolhamento prematuro, clorose, folhas menores e reduzida massa fresca da parte aérea, aparente deficiência nutricional, devido terem sido alvo maior de infecção dos nematoides. Ausência de proteção e

o parasitismo pelo patógeno ocasionam distúrbios nos mecanismos de absorção e transporte de água e nutrientes, devido a processos tais como a obstrução física dos vasos condutores, seguidos de alterações fisiológicas, além do subdesenvolvimento da planta (BARKER, 1998), dada a capacidade dos nematoides de induzir sítios específicos de alimentação (células gigantes), com a complexidade de eventos morfológicos refletidos nas raízes.

De acordo com Abrão e Massafra (2001), a infecção causada por *Meloidogyne incognita* pode levar ao fechamento incompleto dos estômatos das folhas de maneira a desorganizar a taxa fotossintética das plantas, além do mais os nematoides podem atingir a síntese e translocação de hormônios de crescimento produzido na raiz, impedindo que estes hormônios desempenhem suas funções na parte aérea.

Tais consequências do parasitismo ocorrem devido às galhas radiculares ser um crescimento atípico de células e/ou tecidos vegetais, resultado da hiperplasia e hipertrofia de células, que funcionam como um grande dreno biológico, para a alimentação do nematoide (NOE, 2010). Às várias células multinucleadas, podem ser 100 vezes maiores que as células do parênquima vascular da raiz normal (ABAD; FAVERY; CASTAGNONE-SERENO, 2003).

Conforme visto na literatura os mecanismos que explicam este parasitismo, representa uma das respostas de natureza múltipla e mais complexa atingidas em tecidos vegetais por qualquer patógeno ou parasita, tanto que afetam as células diretamente expostas ao parasitismo como toda a planta, comprometendo a estrutura das células enquanto consomem seus conteúdos, interferindo nos processos normais, modificando a expressão gênica no hospedeiro (HUANG et al., 2005).

Tabela 5. Altura de plantas, massa fresca parte aérea (MFPA), número de botões florais.

Tratamento	Altura (cm)	MFPA (g)	Nº Botões florais
Testemunha	38,20 a	10,08 b	31,40 a
<i>P. lilacinum</i>	36,80 a	13,82 ab	26,80 a
<i>C. etunicatum</i>	38,60 a	12,20 ab	41,00 a
<i>R. clarus</i>	38,40 a	15,66 a	46,20 a
<i>P. lilacinum</i> + <i>C. etunicatum</i>	37,80 a	11,55 ab	35,40 a
<i>P. lilacinum</i> + <i>R. clarus</i>	37,80 a	12,53 ab	43,60 a

*Médias seguidas pela mesma letra nas colunas não diferem entre si pelo teste Tukey ($p < 0,05$).

O decréscimo na massa fresca parte aérea (MFPA) verificada no tratamento testemunha pode ser decorrente do ataque mais severo dos fitonematóides, supostamente associada à baixa absorção de nutrientes, entre eles o nitrogênio (tabela 3), proporcionando

menor síntese de clorofila, inibindo o aproveitamento de luz solar como fonte de energia no processo fotossintético, bem como de fósforo (tabela 3), comprometendo a condutância estomática, assimilação de CO₂ e a expansão dos tecidos vegetais (TAIZ et al., 2017).

Isto devido a alterações fisiológicas que afetaram o metabolismo da planta resultando em uma interrupção e desorganização do sistema radicular, conseqüentemente influenciando diretamente a produção de MFPA, observando-se diferenças significativas de acordo com o teste Tukey ($p < 0,05$).

Silva (2015) ao estudar o manejo de *M. incognita* com produtos biológicos na cultura do tomate, e ao avaliar os resultados, aos 65 dias após a inoculação, o tratamento com *P. lilacinum* e *P. chlamydosporia*, apresentaram maiores alturas de plantas quando comparadas com a testemunha. Esse resultado pode ser devido a algumas características desses fungos, como o rápido estabelecimento, crescimento, disseminação e uma colonização mais rápida das raízes e uma maior atuação desses agentes de biocontrole nas plantas.

Resultados contrários a esses foram obtidos por Fernandes et al. (2014) e Dallemole-Giaretta et al. (2014), bem como em estudo não observaram diferença significativa na altura de plantas, porém o fungo nematófago promoveu aumento significativo na MFPA, indicando uma maior interação do fungo com a planta, estimulando assim seu desenvolvimento.

É desejável para um agente de biocontrole que, além de reduzir a população do patógeno, pode atuar na promoção do crescimento das plantas, de forma a melhorar seu desenvolvimento e conseqüente produtividade da cultura de interesse (MONTEIRO, 2013).

A micorrização deve ter compensado o efeito do nematoide sobre o crescimento das plantas de soja, e o número de nematoides suprimidos. Uma vez que, um dos benefícios mais bem documentados dos FMA_s sobre as plantas é o aumento no crescimento vegetativo, da área foliar, proporcionando maior taxa fotossintética devido à simbiose micorrízica proporcionar alterações nas taxas de absorção nutricional e água em plantas hospedeiras, com conseqüentes efeitos na hidratação dos tecidos, na biomassa fresca e na fisiologia das folhas (LORDELLO, 1992; SALIENDRA; SPERRY; COMSTOCK, 1995; AUGÉ, 2001).

Por conseguinte, plantas com raízes danificadas por nematoides ficam mais sensíveis, sentindo de forma mais acentuada estresses de ordem abiótica. A menor disponibilidade de translocação hídrica e nutricional em virtude das anomalias morfológicas e fisiológicas, porém, nem sempre é visível redução no tamanho das plantas, mas, por ocasião do florescimento, nota-se intenso abortamento de botões florais, de vagens e amadurecimento prematuro das plantas, comprometendo o enchimento de grãos (DIAS et al., 2010).

Quanto ao número de botões florais, os dados não apresentaram significância para esta variável.

3.4 CONCLUSÕES

1. O fungo endomicorrízico *R. clarus* possui eficiência em atenuar a presença do nematoide no solo e raiz.
2. O fungo *P. lilacinum* confirmou seu alto potencial no controle de *M. incognita*.
3. Existe o potencial biocontrole dos fungos *P. lilacinum* e *R. clarus* como alternativa agrícola para o manejo biológico do nematoide das galhas.

3.5 REFERÊNCIAS

ABAD, P.; FAVERY, B. M. N.; CASTAGNONE-SERENO, P. Root- Knot nematode parasitism and host response: molecular basis a sophisticated interaction. **Molecular plant pathology**, France, v. 4, n. 4, p. 217-224, jul. 2003.

ABC BIO - Associação Brasileira das Empresas de Controle Biológico: Conteúdo especial. BORSARI, A. P.; CLAUDINO, M. Biodefensivos: Mercado e percepção do produtor brasileiro. Green Rio de Janeiro: Agroanalysis, 2019.

ABIM - Annual Biocontrol Industry Meeting. Biodefensivos: Mercado e percepção do produtor brasileiro. Dunham Trimmer. ABC BIO Conteúdo especial. Green Rio de Janeiro: Agroanalysis, 2019.

ABRÃO, M. M.; MAZZAFERA, P. Efeitos do nível de inóculo de *Meloidogyne incognita* em algodoeiro. **Bragantia**, Campinas, SP, v.60, n. 1, p. 19-26, jan. 2001.

ADAPAR. Agrotóxicos no Paraná: faça sua pesquisa. 2018. Disponível em: Acesso em: 11 out. 2018.

AHMAD, M.; PATAKZEK, L.; HILGER, T. H.; ZAHIR, Z. A.; HUSSAIN, A.; RASCHE, F.; SCHAFLEITNER, R.; SOLBERG, S. Perspectives of Microbial Inoculation for Sustainable Development and Environmental Management. **Frontiers in Microbiology**, Poland, v. 9, p. 2992, dec. 2018.

ALLEN, M. F.; MOORE, T. S. & CHRISTENSEN, M. Phytohormone changes in *Bouteloua gracilis* infected by vesicular-arbuscular mycorrhizae. I. Cytokinin increases in the host plant. **Canadian Journal of Botany**, Canadá, v. 58, n. 3, p. 371-374, feb. 1980.

AUGÉ, R. M. Water relations, drought and vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. **Mycorrhiza**, Knoxville, USA, v. 11, p. 3-42, dec. 2001.

BARKER, K. R. Introduction and synopsis of advancements in nematology. In: BARKER, K.R.; PEDERSON, G. A.; WINDHAM, G. L. Plant and nematode interactions. Madison: American Society of Agronomy, USA, n. 36, p. 1-20, 1998.

BARON, N. C.; RIGOBELLO, E. C.; ZIED, D. C. Filamentous fungi in biological control: current status and future perspectives. **Chilean Journal of Agricultural Research**, Jaboticabal, SP, v. 79, n. 2, p. 307-315, jan. 2019.

BONETTI, J. I. S.; FERRAZ, S. Modificações do método de Hussey & Barker para extração de ovos de *Meloidogyne exigua* em raízes de cafeeiro. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v.6, n. 3, p. 553, out. 1981.

BRITO, O. D. C.; HERNANDES, I.; FERREIRA, J. C. A.; CARDOSO, M. R.; ALBERTON, O.; DIAS-ARIEIRA, C. R. Association between arbuscular mycorrhizal fungi and *Pratylenchus brachyurus* in maize crop. **Chile Journal of Agricultural Research**, Chile, v. 78, n. 4, p. 1-7, oct-dec. 2018.

CONAB - COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO. Acompanhamento da safra brasileira de grãos - 4º levantamento. Monitoramento Agrícola, v. 7, n. 4, p. 1-104, jan. 2020.

DAHLIN, P.; EDER, R.; CONSOLI, E.; KRAUSS, J.; KIEWNICK, S. Integrated control of *Meloidogyne incognita* in tomates using fluopyram and *Purpureocillium lilacinum* strain 251. **Crop Protection**, Germany, v. 124, jul. 2019.

DALLEMOLE-GIARETTA, R.; FREITAS, L. G.; XAVIER, D. M.; ZOOCA, R. J. F.; FERRAZ, S.; LOPES, E. A. Incorporação ao solo de substrato contendo micélio e conídios de *Pochonia chlamydosporia* para o manejo de *Meloidogyne javanica*. **Ciência Rural**, Santa Maria, RS, v. 44, n. 4, p. 629-633, abr. 2014.

DE ULZURRUN, G. V. D.; HSUEH, Y. P. Predator-prey interactions of nematode-trapping fungi and nematodes: both sides of the coin. **Applied Microbiology and Biotechnology**, v. 102, n. 9, p. 3939-3949, mar. 2018.

DIAS, W. P.; GARCIA, A.; SILVA, J. F. V.; CARNEIRO, G. E. S. **Nematoides em Soja: Identificação e Controle**. Embrapa soja, Circular Técnica 76, Londrina, PR, abr. 2010.

ELSEN, A.; GERVACIO, D.; SWENNEN, R.; DE WAELE, D. AMF-induced biocontrol against plant parasitic nematodes in *Musa* sp.: a systemic effect. **Mycorrhiza**, Leuven, Belgium, v. 18, n. 5, p. 251-256, apr. 2008.

EMBRAPA. Manual de análises químicas de solos, plantas e fertilizantes. 2ª ed. Brasília, DF: Embrapa Informações Tecnológicas, 2009.

FAQUIN, V.; MALAVOLTA, E.; MURAOKA. Cinética de absorção de fosfato em soja sob influência de micorríza vesículo-arbuscular. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, MG, v. 14, p. 41-48, 1990.

FERNANDES, R. H.; VIEIRA, B. S.; FUGA, C. A. G.; LOPES, E. A. *Pochonia chlamydosporia* and *Bacillus subtilis* on the control of *Meloidogyne incognita* and *M.*

javanica in tomato seedlings. **Bioscience Journal**, Uberlândia, MG, v. 30, n. 1, p. 194-200, jan./fev. 2014.

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, p. 251.

FLEMING, T. R.; MCGOWAN, N. E.; MAULE, A. G.; FLEMING, C. C. Prevalence and diversity of plant parasitic nematodes in Northern Ireland grassland and cereals, and the influence of soils and rainfall. **Plant Pathology**, v. 65, n. 9, p. 1539–1550, 2016.

FREITAS, D. E. **Contribuição dos fungos micorrízicos arbusculares na indução à resistência do tomateiro a *Meloidogyne incognita* raça 2**. 2013. 73 p. Dissertação (Mestrado em Solos e Nutrição de Plantas) – Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2013.

GERDEMANN, J. W.; NICOLSON, T. H. Spores of mycorrhizal Endogone species extracted from soil by wet sieving and decanting. **Transactions of British Mycological Society**, v. 46, n. 2, p. 235-244, jun. 1963.

GIOVANNETTI, M.; MOSSE, B. An evaluation of techniques to measure vesicular-arbuscular mycorrhizal infection on roots, **New Phytologist**, Harpenden, Inglaterra, v. 84, n. 3, p. 489-500, jul. 1980.

GORTARI, M. C.; ROQUE A. H. *Purpureocillium lilacinum* LPSC # 876: Producción de conidias en cultivos sobre sustratos sólidos y evaluación de su actividad sobre *Nacobbus aberrans* en plantas de tomate. **Revista de la Facultad de Agronomía**, La Plata, Argentina, v. 115, n. 2, p. 239-249, set. 2016.

GRACE, C.; STRIBLEY, D. P. A. A safer procedure for routine staining of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. **Mycological Research**, v. 95, n. 10, p. 1160-1162, oct. 1991.

HERNANDÉZ-SEBASTIA, C.; PICHÉ, Y.; DESJARDINS, Y. Water relations of whole strawberry plantlets in vitro inoculated with *Glomus intraradices* in a tripartite culture system. **Plant Science**, Québec, Canadá, v. 143, p. 81-91, jan. 1999.

HO, I. Phytosteroids in root systems of mycorrhizal and non-mycorrhizal *Zea mays* L. **Nature**, London, v. 40, p. 476-478, 1977.

HUANG, G.; DONG, R.; ALLEN, R.; DAVIS, E. L.; BAUM, T. J.; HUSSEY, R. S. Two chorismate mutase genes from the root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. **Molecular Plant Pathology**, Georgia, USA, v. 6, n. 1, p. 23-30, jan. 2005.

HUSSAIN, M. A.; MUKHTAR, T.; KAYANI, M. Z. Reproduction of *Meloidogyne incognita* on resistant and susceptible okra cultivars. **Pakistan Journal of Agricultural Sciences**, Rawalpindi, Pakistan, v. 53, n. 2, p. 371-375, jun. 2016.

HUSSEY, R. S., RONCADORI, R. W. Vesicular-arbuscular mycorrhizae may limit nematode activity and improve plant growth. **Plant Disease**, Georgia, Athens, v. 66, n. 1, p. 9-14, jan. 1982.

JENKINS, W. R. A rapid centrifugal-flotation technique for separating nematodes from soil. **Plant Disease Reporter**, Beltsville, v. 48, n. 9, p. 692, 1964.

KAYANI, M. Z.; MUKHTAR, T.; HUSSAIN, M. A. Effects of southern root knot nematode population densities and plant age on growth and yield parameters of cucumber. **Crop Protection**, Rawalpindi, Pakistan, v. 92, p. 207-212, sep/oct. 2016.

KOSKE, R. E.; GEMMA, J. N. A modified procedure for staining roots to detect VA mycorrhizas. **Mycological Research**, v. 92, n. 4, p. 486-488, jun. 1989.

LIMA, F. S. O.; CORREA, V. R.; NOGUEIRA, S. R.; SANTOS, P. R. R. Nematodes affecting soybean and sustainable practices for affecting their management nematodes soybean and sustainable practices for their management. Soybean: The Basis of Yield, Biomass and Productivity. **Croatia: InTech Open**, Croatia, cap. 6, p. 95–110, nov. 2016.

LOBO, J. M. Controle biológico de patógenos de solo. In: Bernardo de Almeida Halfeld Vieira et al. Defensivos Agrícolas Naturais Uso e Perspectivas. Brasília, DF: **Embrapa**, 2016, p. 81-100.

LORDELLO, L. G. E. Nematoides das plantas cultivadas. 9ª ed. São Paulo. **Nobel**. 356p. 1992.

MAPA - Ministério da Agricultura Pecuária e Abastecimento. Registro de produtos biológicos e o crescimento da indústria brasileira de biodefensivos, 2019.

MARRO, N.; LAX, P.; CABELLO, M.; DOUCET, M. E.; BECERRA, A. G. Use of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* as biological control agent of the nematode *Nacobbus aberrans* parasitizing tomato. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, Curitiba, PR, v. 57, n. 5, p. 668-674, set./out. 2014.

MARSCHNER, H.; DELL, B. Nutrient uptake in mycorrhizal symbiosis. In: ROBSON, A. D.; ABBOT, L. K.; MALAJCZUK, N. **Management of mycorrhizas in agriculture: horticulture and forestry**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1994. p. 89-102.

MONTEIRO, T. S. A. **Controle biológico do nematoide das galhas, *Meloidogyne javanica*, e promoção de crescimento vegetal com os fungos *Pochonia chlamydosporia* e *Duddingtonia flagrans***. 2013. 66 p. Dissertação (Mestrado em Fitopatologia) - Universidade Federal de Viçosa, Minas Gerais, 2013.

NOE, J. P. Nematoides parasitas de plantas. In: TRIGIANO, R. N.; WINDHAM, M. T.; WINDHAM, A. S. Fitopatologia: conceitos e exercícios de laboratório. **Brasil: Artmed**, Porto Alegre, RS, p. 83-96. 2010.

OGO, A.; TCHABI, A.; TOUNOU, A. K.; AGBOKA, K.; SOKAME, B. M. Effect de quatre souches de champignons mycorrhiziens arbusculaires sur *Meloidogyne* spp., principal nématode parasitaire du soja (*Glycine max*, L.) au Togo. **Journal of Applied Bioscience**, Togo, África, v. 127, p. 12758-12769, abr./jul. 2018.

OLIVEIRA, K. C. L.; ARAÚJO, D. V.; MENESES, A. C.; SILVA, J. M.; TAVARES, R. L. C. Biological management of *Pratylenchus brachyurus* in soybean crops. **Revista Caatinga**, Mossoró, RN, v. 32, n. 1, p. 41-51, jan./mar. 2019.

PHILIPS, J. M.; HAYMAN, D. S. Improved procedure for clearing roots and staining parasitic and vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi for rapid assessment of infection. **Transaction of the British Mycological Society**, London, v. 55, n. 1, p. 158-161, 1970.

RAHMAN, M. D. M. **Root colonization and persistence of *Purpureocillium lilacinum* in rhizosphere as influenced by some crop species and *Meloidogyne incognita***. 2015. 86 f. Thesis (Master of Science in Plant Pathology) – Faculty of Agriculture, Sher-e-Bangla Agricultural University, Dhaka, 2015.

SALAZAR, C.; BETANCOURTH, C.; CASTILLO, A. Effect of biological control in nematode *Meloidogyne* spp. in lulo (*Solanum quitoense* Lam). **Revista de Ciências Agrícolas**, Nariño, Colômbia, v. 29, n. 2, p. 83-94, julho./diciembre. 2012.

SALIENDRA N. Z.; SPERRY J. S.; COMSTOCK J. P. Influence of leaf water status on stomatal response to humidity, hydraulic conductance, and soil drought in *Betula occidentalis*. **Planta**, Salt Lake City, USA, v.196, p. 357-366, sep. 1995.

SBN - Sociedade Brasileira de Nematologia. 2017. Disponível em: <http://nematologia.com.br/>.

SIKORA, R. A.; COYNE, D.; HALLMANN, J.; TIMPER, P. **Plant Parasitic Nematodes in Subtropical and Tropical Agriculture**, 3ª. ed. Oxfordshire: CABI, p. 795-839, 2018.

SILVA, J. O. ***Meloidogyne incognita* na cultura do tomate: Levantamento e Manejo com produtos biológicos**. 2015. 77p. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Universidade Federal de Goiás, Goiânia, 2015.

SILVEIRA, A. P. D. Técnicas moleculares aplicadas ao estudo de micorrizas. In: CARDOSO, E. J. P. N.; NEVES. M. C. P. **Micorrizas: 30 anos de pesquisa no Brasil**. Campinas, SP, Universidade Federal de Lavras, UFLA, 2010. cap. 19, p. 257-282.

SILVEIRA, A. P. D.; CARDOSO, E. J. B. N. Arbuscular mycorrhiza and kinetic parameters of phosphorus absorption by bean plants. **Scientia Agricola**, Piracicaba, SP, v. 61, n. 2, p. 203-209, mar./apr. 2004.

SMITH, S. E.; READ, D. J. **Mycorrhizal Symbiosis**. 3. ed.. Cambridge, EUA, Academic Press, 2008.

SOARES, R. M. Manejo de doenças radiculares da soja causada por *Pythium*, *Phytophthora* e *Rhizoctonia*. In: CONGRESSO DE LA SOJA DEL MERCOSUR, 5., 2011, Rosário, Argentina. **Mercosoja**. Congresso. Rosário, Argentina: Embrapa Soja, 2011. p. 1-2.

SOUZA, P. V. D. Interação entre micorrizas arbusculares e ácido giberélico no desenvolvimento vegetativo de plantas de Citrange Carrizo. **Ciência Rural**, Santa Maria, RS, v. 30, n. 5, p. 783-787, mar. 2000.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I.; MURPHY, A. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. 6. ed. Porto Alegre, RS: Artmed, 2017.

TARIQ-KHAN, M.; MUNIR, A.; MUKHTAR, T.; HALLMANN, J.; HEUER, H. Distribution of root-knot nematode species and their virulence on vegetables in northern temperate agro-ecosystems of the Pakistani-administered territories of Azad Jammu and Kashmir. **Journal of Plant Diseases and Protection**, Pakistan, v. 124, n. 3, p. 201- 212, sep. 2017.

TEDESCO, M. J.; GIANELLO, C.; BISSANI, C. A.; BOHNEN, H.; VOLKWEISS, S. J. **Análise de solo, plantas e outros materiais**. 2.ed. Porto Alegre, RS: Departamento de Solos da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, (Boletim Técnico de Solos, 5), p. 174, 1995.

TRENTIN, E. **Supressão do nematoide *Pratylenchus brachyurus* e estímulo ao crescimento da soja por fungo micorrízico arbuscular**. 2016. 65 p. Dissertação (Mestrado em Ciência do Solo) - Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, 2016.

VIDAL, V. L. E. **Selección de aislados nativos de *Purpureocillium* spp y materiales orgánicos en el control del nematodo *Meloidogyne incognita* (Kofoid & White) Chitwood en tomate**, 2019, 90 p. Tesis (Grado del título de Ingeniera Agrónomo) - Universidad Nacional de Loja - Facultad Agropecuaria y de Recursos Naturales Renovables, Loja, Ecuador, 2019.

VIGGIANO, J. R.; DE FREITAS, L. G.; LOPES, E. A. Use of *Pochonia chlamydosporia* to control *Meloidogyne javanica* in cucumber. **Biological Control**, Viçosa, MG, v. 69, p. 72-77, nov. 2014.

VIVANCO, R. A. L. **Control biológico del nematodo agallador del tomate (*Solanum lycopersicum* L.) utilizando hongos nematófagos en condiciones de campo**. 2017. 89 p. Tesis (Grado del título de Ingeniera Agrónomo - Universidad Nacional de Loja - Facultad Agropecuaria y de Recursos Naturales Renovables, Loja, Ecuador, 2017.

WHIPPS, J. M. Prospects and limitations for mycorrhizals in biocontrol of root pathogens. **Canadian Journal of Botany**, Canadá, v. 82, n. 8, p. 1198-1227, feb. 2004.

4 CONCLUSÕES GERAIS

Os estudos de planta-nematoide-fungo na rizosfera é determinante para o biocontrole, e devem ser incentivados, por serem essenciais para a sustentabilidade da produção agrícola.

Em um programa de controle biológico, deve-se levar em consideração, a eficiência no controle de nematoides, como também a promoção de crescimento vegetal.

Os fungos nematófagos, apresentam potencial para limitar a atividade do patógeno e interferir nos seus processos vitais.

A simbiose através da associação micorrízica vem ganhando extensão nos processos de produção, permitindo maior exploração das reservas do solo, além de desempenhar importantes processos fisiológicos.

5 REFERÊNCIAS

- ADAPAR. Agrotóxicos no Paraná: faça sua pesquisa. 2018. Disponível em: Acesso em: 11 out. 2018.
- BROTMAN, Y.; GUPTA, K. J.; VITERBO, A. *Trichoderma*. **Current Biology**, Massachusetts v. 20, n. 9, p. 390-391, mar./abr. 2010.
- DIAS, W. P.; GARCIA, A.; SILVA, J. F. V.; CARNEIRO, G. E. S. **Nematoides em Soja: Identificação e Controle**. Embrapa soja, Circular Técnica 76, Londrina, PR, abr. 2010.
- 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, p. 251.
- FLEMING, T. R.; MCGOWAN, N. E.; MAULE, A. G.; FLEMING, C. C. Prevalence and diversity of plant parasitic nematodes in Northern Ireland grassland and cereals, and the influence of soils and rainfall. **Plant Pathology**, v. 65, n. 9, p. 1539–1550, 2016.
- GARCIA, K. G. V.; GOMES, V. F. F.; ALMEIDA, A. M. M.; MENDES, P. F. Micorrizas arbusculares no crescimento de mudas de sabiá em um substrato proveniente da mineração de manganês. **Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável**, Pombal, PB, v. 11, n. 2, p. 15-20, abr./jun. 2016.
- GOMES, C. B.; CAMPOS, A. D. Nematóides. In: RASEIRA, M. C. B., QUEZADA, A. C. (Ed.). **Pêssego: produção**. Brasília: Serviço de Produção de Informações, 2003. v. 49, p. 115-122.
- GONZAGA, V.; SANTOS, J. M. Detecção de *Pasteuria thornei* em *Pratylenchus brachyurus* e *P. zae*. **Nematologia Brasileira**, Brasília, v. 33, n. 1, p. 103-105, jan. 2009. ISSN: 0102-2997.
- HUSSAIN, M. A.; MUKHTAR, T.; KAYANI, M. Z. Reproduction of *Meloidogyne incognita* on resistant and susceptible okra cultivars. **Pakistan Journal of Agricultural Sciences**, Pakistan, v. 53, n. 2, p. 371-375, jun. 2016.
- INOMOTO, A. Manejo Cultural de Fitonematoides. In: GALBIERI R.; BELOT L. J. **Nematoides fitoparasitas do algodoeiro nos cerrados brasileiros: biologia e medidas de controle**. Cuiabá, MT, Instituto Mato-grossense do Algodão, mai. 2016. cap. 7. p. 257-287.
- KAYANI, M. Z.; MUKHTAR, T.; HUSSAIN, M. A. Effects of southern root knot nematode population densities and plant age on growth and yield parameters of cucumber. **Crop Protection**, Rawalpindi, Pakistan, v. 92, p. 207-212, sep/oct. 2016.

LIMA, F. S. O.; CORREA, V. R.; NOGUEIRA, S. R.; SANTOS, P. R. R. Nematodes affecting soybean and sustainable practices for affecting their management nematodes soybean and sustainable practices for their management. Soybean: The Basis of Yield, Biomass and Productivity. **Croatia: InTech Open**, Croatia, cap. 6, p. 95–110, nov. 2016.

LOBO, J. M. Controle biológico de patógenos de solo. In: Bernardo de Almeida Halfeld Vieira et al. Defensivos Agrícolas Naturais Uso e Perspectivas. Brasília, DF: **Embrapa**, 2016, p. 81-100.

MACHADO A. C.; KANEKO L.; PINTO Z. V. Controle Biológico. In: GALBIERI R.; BELOT L. J. ed. **Nematoides fitoparasitas do algodoeiro nos cerrados brasileiros: biologia e medidas de controle**. Cuiabá, MT: Instituto Mato-grossense do Algodão, Boletim de P&D, n. 3, 2016. p. 287-312.

MARRO, N.; LAX, P.; CABELLO, M.; DOUCET, M. E.; BECERRA, A. G. Use of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices* as biological control agent of the nematode *Nacobbus aberrans* parasitizing tomato. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, Curitiba, PR, v. 57, n. 5, p. 668-674, set./out. 2014.

MOLINARI, S. Systemic acquired resistance activation in solanaceous crops as a management strategy against root-knot nematodes. **Pest Management Science**, Italian, v. 72, n. 5, p. 888-896, jun. 2016.

MOREIRA, F. M. S.; CARVALHO, T. S.; SIQUEIRA, J. O. Effect of fertilizers, lime, and inoculation with rhizobia and mycorrhizal fungi on the growth of four leguminous tree species in a low-fertility soil. **Biology and Fertility of Soils**, Lavras, MG, v. 46, n. 8, p. 771-779, jul. 2010.

MUKHTAR, T.; HUSSAIN, M. A.; KAYANI, M. Z. Management of Root-Knot Nematode, *Meloidogyne incognita*, in Tomato with Two *Trichoderma* Species. **Pakistan Journal of Zoology**, Pakistan, v. 50, n. 4, jul. 2017.

PASCHOLATI, S. F. Fisiologia do parasitismo: como as plantas se defendem dos patógenos. In: AMORIM, L.; REZENDE, J. A. M.; BERGAMIN FILHO, A. (Ed). **Manual de Fitopatologia: princípios e conceitos**. 4. ed. São Paulo: Agronômica Ceres, 2011. v. 1, p. 593-636.

PIMENTEL, M. S.; PEIXOTO, A. R.; PAZ, C. D. Potencial de controle biológico de *Meloidogyne* spp. utilizando fungos nematófagos e bactérias em cafeeiros. **Coffee Science**, Lavras, MG, v. 4, n. 1, p. 84-92, jan./jun. 2009.

RAHOO, A. M.; MUKHTAR, T.; GOWEN, S. R., RAHOO, R. K.; ABRO, S. I. Reproductive potential and host searching ability of entomopathogenic nematode, *Steinernema feltiae*. **Pakistan Journal Zoology**, Pakistan, v. 49, n. 1, p. 229-234. 2017.

SBN - Sociedade Brasileira de Nematologia. 2017. Disponível em: <http://nematologia.com.br/>.

SOARES, R. M. Manejo de doenças radiculares da soja causada por *Pythium*, *Phytophthora* e *Rhizoctonia*. In: CONGRESSO DE LA SOJA DEL MERCOSUR, 5., 2011, Rosário, Argentina. **Mercosoja**. Congresso. Rosário, Argentina: Embrapa Soja, 2011. p. 1-2.

SOUZA, R. Soluções de Controle para Nematoides. 2016. Acesso em: 22 jun. 2018.

STIRLING, G. R. **Biological control of plant parasitic nematodes**. 1. ed. Wallingford, UK, CABI Publishing, p. 282, 1991.

TARIQ-KHAN, M.; MUNIR, A.; MUKHTAR, T.; HALLMANN, J.; HEUER, H. Distribution of root-knot nematode species and their virulence on vegetables in northern temperate agro-ecosystems of the Pakistani-administered territories of Azad Jammu and Kashmir. **Journal of Plant Diseases and Protection**, Pakistan, v. 124, n. 3, p. 201- 212, sep. 2017.

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

VAZ, M. V.; CANEDO, E. J.; MACHADO, J. C.; VIEIRA, B. S.; LOPES, E. A. Controle biológico de *Meloidogyne javanica* e *Meloidogyne incognita* com *Bacillus subtilis*. **Perquirere**, Patos de Minas, v. 1, n. 8, p. 203-212, jul. 2011.

VERESOGLOU, S. D.; RILLING, M. C. Suppression of fungal and nematode plant pathogens through arbuscular mycorrhizal fungi. **Biology Letters**, Germany, v. 8, n. 2, p. 214-217, apr. 2012.