

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RECÔNCAVO DA BAHIA
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS, AMBIENTAIS E BIOLÓGICAS
EMBRAPA MANDIOCA E FRUTICULTURA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM MICROBIOLOGIA
AGRÍCOLA**

**MODELAGEM DA MICRODISSEMINAÇÃO DE *Fusarium oxysporum*
f. sp. *passiflorae* EM AMBIENTES HETEROGÊNEOS SIMULADOS**

GRAZIELE SANTOS LIMA

**CRUZ DAS ALMAS – BAHIA
MAIO – 2016**

**MODELAGEM DA MICRODISSEMINAÇÃO DE *Fusarium oxysporum*
f. sp. *passiflorae* EM AMBIENTES HETEROGÊNEOS SIMULADOS**

GRAZIELE SANTOS LIMA

Engenheira Agrônoma, Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, 2014

Dissertação submetida ao Colegiado do Programa de Pós-Graduação em Microbiologia Agrícola da Universidade Federal do Recôncavo da Bahia e Embrapa Mandioca e Fruticultura, como requisito parcial para obtenção do Grau de Mestre em Microbiologia Agrícola.

Orientador: Francisco Ferraz Laranjeira

Co-Orientador: Sami Jorge Michereff

CRUZ DAS ALMAS – BAHIA

MAIO – 2016

FICHA CATALOGRÁFICA

L732m

Lima, Graziele Santos.

Modelagem da microdisseminação de *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae* em ambientes heterogêneos simulados / Graziele Santos Lima. – Cruz das Almas, BA, 2016.

71f.; il.

Orientador: Francisco Ferraz Laranjeira.

Coorientador: Sami Jorge Michereff.

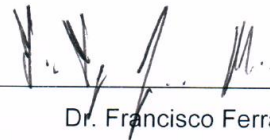
Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Recôncavo da Bahia, Centro de Ciências Agrárias, Ambientais e Biológicas.

1.Maracujá – Fitopatologia. 2.Maracujá – Doenças e pragas. 3.Murcha-de-fusário – Análise.
I.Universidade Federal do Recôncavo da Bahia, Centro de Ciências Agrárias, Ambientais e Biológicas.
II.Título.

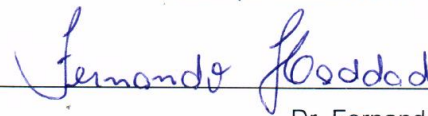
CDD: 632.8

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RECÔNCAVO DA BAHIA
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS, AMBIENTAIS E BIOLÓGICAS
EMBRAPA MANDIOCA E FRUTICULTURA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM MICROBIOLOGIA
AGRÍCOLA**

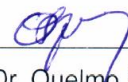
**COMISSÃO EXAMINADORA DA DEFESA DE DISSERTAÇÃO DE GRAZIELE
SANTOS LIMA**



Dr. Francisco Ferraz Laranjeira
Embrapa Mandioca e Fruticultura



Dr. Fernando Haddad
Embrapa Mandioca e Fruticultura



Dr. Quelmo Silva de Novaes
Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia – UESB

“Dissertação homologada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em
Microbiologia Agrícola em _____ conferindo o grau de
Mestre em Microbiologia Agrícola em
_____.”

*À minha mãe, **Marlene**, por sempre acreditar em meu potencial...*

Dedico.

AGRADECIMENTOS

A Deus, pelo dom da vida e por ter me dado força e tranquilidade para desenvolver as minhas atividades durante o período do mestrado.

Aos meus pais, Marlene e Paulo, pelo amor, apoio, confiança e ensinamentos de vida.

Ao meu irmão, Bruno, por sempre me apoiar.

Ao meu orientador, Dr. Francisco Laranjeira, pela disponibilidade, paciência e ensinamentos transmitidos.

Ao Dr. Sami Michereff, pela co-orientação.

Ao Dr. Fernando Haddad e ao Prof. Dr. Quelmo Novaes por terem aceitado o convite para participar da banca.

À Anne Bates e Franco Maria Neri (Universidade de Cambridge) pelas suas dicas valiosas sobre as gotas de ágar.

À Danielle, minha prima e amiga, por sempre me apoiar nas conquistas dos meus sonhos.

Aos meus amigos Tiago, Aline, Adielle, Dorisane, Valdenia e Joseani por todo cuidado e carinho.

A todos do laboratório de Fitopatologia da Embrapa Mandioca e Fruticultura, em especial a Francisco Paulo e Leandro Rocha, pela ajuda na execução dos experimentos e ao Dr. Hermes Peixoto, por ter me acolhido tão bem e por ser sempre tão gentil e prestativo.

Aos colegas do Programa de Pós-graduação em Microbiologia Agrícola e Ciências Agrárias da Universidade Federal do Recôncavo da Bahia, em especial a Lucas Kennedy, Leandro Lopes, Lucila, Indiara, Joyse, Camila, Josélia e Lindineia.

À Universidade Federal do Recôncavo da Bahia, pela oportunidade de cursar o mestrado e aos professores do Programa de Pós-Graduação em Microbiologia Agrícola pelos conhecimentos transmitidos.

À Embrapa Mandioca e Fruticultura, pela estrutura na qual pude realizar os experimentos.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa.

O meu muito obrigada!

“Foi o tempo que dedicastes à tua rosa que a fez tão importante.”

Antoine de Saint-Exupéry

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Representação esquemática das gotas de ágar em um arranjo triangular (A) e visualização da microdisseminação de *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae* em microscópio estereoscópico (B). 40
- Figura 2.** Gotas de ágar com materiais vegetais posicionadas nas distâncias de 2, 4, 6, 8, 10 e 12 mm, respectivamente. 42
- Figura 3.** Esquema de gotas de ágar distribuídas em uma estrutura triangular na proporção de 75%, 50% e 25% das gotas com BDA (coloração amarela) nas distâncias de 2 mm e 8 mm..... 43
- Figura 4.** Perfis de probabilidade de colonização com as distâncias entre sítios colonizados e não colonizados de AA e BDA para o isolado 005 de *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae* e estimativa de distâncias críticas (D_c) para uma probabilidade crítica de percolação ($P_c = 0,35$). Os dados foram ajustados ao modelo Logístico de Respostas à Doses (LDR), cujas equações obtidas foram $Y = 1/(1 + ((x/3,32))^{2,36})$ e $Y = 1/(1 + ((x/5,42))^{3,78})$, para os tratamentos com AA e BDA, respectivamente. 45
- Figura 5.** Relação da probabilidade de colonização de sítios de BDA e AA com o tempo (dias) para as diferentes distâncias (mm). As linhas sólidas representam a disseminação invasiva e as linhas pontilhadas representam a disseminação não invasiva de *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae*. Os resultados para a distância de 10 mm no tratamento com AA coincidiram com os resultados para a distância de 12 mm, ocorrendo, dessa forma, sobreposição da curva. 46
- Figura 6.** Perfis de probabilidade de colonização com as distâncias entre sítios colonizados e não colonizados de AA e BDA para o isolado 002 de *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae* e estimativa de distâncias críticas (D_c) para uma probabilidade crítica de percolação ($P_c = 0,35$). Os dados foram ajustados ao modelo Logístico de Respostas à Doses (LDR), cujas equações obtidas foram $Y = 1/(1 + ((x/1,93))^{1,65})$ e $Y = 1/(1 + ((x/5,84))^{3,16})$, para os tratamentos com AA e BDA, respectivamente. 47

Figura 7. Relação entre o parâmetro b (centro da transição) e os controles positivo e negativo (BDA e AA) para os isolados 005 e 002 de *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae*, com indicação do erro padrão ao se considerar o limite de confiança de 95%..... 48

Figura 8. Perfis de colonização de *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae* 005 para sítios de ágar em diferentes níveis de pH, com estimativa de distâncias críticas (Dc) associadas à probabilidade crítica de percolação (Pc = 0,35). Os dados foram ajustados ao modelo Logístico de Respostas à Doses (LDR), cujas equações obtidas foram $Y = 1/(1 + ((x/4,14))^{4,41})$, $Y = 1/(1 + ((x/4,91))^{6,72})$, $Y = 1/(1 + ((x/5,63))^{4,10})$, $Y = 1/(1 + ((x/6,17))^{7,10})$ e $Y = 1/(1 + ((x/6,92))^{3,79})$ para os níveis de pH 4,5, 5,5, 6,5, 7,5 e 8,5, respectivamente. 49

Figura 9. Relação entre as distâncias críticas e as diferentes faixas de pH. 50

Figura 10. Relação entre o parâmetro b (centro da transição) e os diferentes níveis de pH, com indicação do erro padrão ao se considerar o limite de confiança de 95%..... 50

Figura 11. Perfis de colonização de *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae* 005 para sítios de ágar modificados com nitrato de cálcio (NC), sulfato de amônio (SA) e ureia (U) em três concentrações diferentes e estimativas de distâncias críticas (Dc) associadas à probabilidade crítica de percolação (Pc = 0.35). Os dados foram ajustados ao modelo Logístico de Respostas à Doses (LDR), cujas equações obtidas foram $Y = 1/(1 + ((x/5,91))^{2,55})$, $Y = 1/(1 + ((x/7,02))^{5,10})$, $Y = 1/(1 + ((x/5,79))^{4,37})$, $Y = 1/(1 + ((x/5,36))^{2,71})$ e $Y = 1/(1 + ((x/5,93))^{3,54})$, $Y = 1/(1 + ((x/6,10))^{4,36})$, $Y = 1/(1 + ((x/6,63))^{4,69})$, $Y = 1/(1 + ((x/6,40))^{4,82})$, $Y = 1/(1 + ((x/7,84))^{4,44})$, para os tratamentos com NC 50, NC 150, NC 250, U 50, U 150, U 250, SA 50, SA 150 e SA 250 mg/L, respectivamente. 52

Figura 12. Relação entre o parâmetro b (centro da transição) e as fontes de nitrogênio inorgânico, com indicação do erro padrão ao se considerar o limite de confiança de 95%..... 53

Figura 13. Perfis de colonização de *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae* 005 para sítios de ágar em diferentes potenciais osmóticos, com estimativa de distâncias críticas (Dc) associadas à probabilidade crítica de percolação (Pc = 0,35). Os dados foram ajustados ao modelo Logístico de Respostas à Doses (LDR), cujas equações obtidas foram $Y = 1/(1+ ((x/6,06))^3,56$, $Y = 1/(1+ ((x/4,13))^2,75$, $Y = 1/(1+ ((x/1,36))^2,32$, $Y = 1/(1+ ((x/0,78))^1,65$ e $Y = 1/(1+ ((x/0,78))^1,70$, para os potenciais osmóticos de -0,8, -1,8, -2,8, -3,8 e -4,8 Mpa, respectivamente. 54

Figura 14. Relação entre as distâncias críticas e os diferentes potenciais osmóticos. 55

Figura 15. Relação entre o parâmetro b (centro da transição) e os potenciais osmóticos, com indicação do erro padrão ao se considerar o limite de confiança de 95%. 55

Figura 16. Perfis de colonização de *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae* 005 para sítios de ágar modificados com diferentes materiais vegetais e estimativas de distâncias críticas (Dc) associadas à probabilidade crítica de percolação (Pc = 0,35). Os dados foram ajustados ao modelo Logístico de Respostas à Doses (LDR), cujas equações obtidas foram $Y = 1/(1+ ((x/4,33))^2,36$, $Y = 1/(1+ ((x/5,10))^1,78$, $Y = 1/(1+ ((x/5,00))^1,43$, $Y = 1/(1+ ((x/5,17))^2,65$, $Y = 1/(1+ ((x/5,60))^1,80$ e $Y = 1/(1+ ((x/4,54))^1,38$ para os materiais vegetais maracujá amarelo, mandioca brava, mandioca mansa, couve, brócolis e repolho, respectivamente. 56

Figura 17. Relação entre o parâmetro b (centro da transição) e os materiais vegetais maracujá amarelo, mandioca brava, mandioca mansa, couve, brócolis e repolho, com indicação do erro padrão ao se considerar o limite de confiança de 95%. 57

Figura 18. Perfis de colonização de *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae* 005 em lattice triangular com 75%, 50% e 25% dos sítios compostos por BDA e estimativas de distâncias críticas (Dc) associadas à probabilidade crítica de percolação (Pc = 0,35). Os dados foram ajustados ao modelo Logístico de

Respostas à Doses (LDR), cujas equações obtidas foram $Y = 1/(1 + ((x/5,97))^{3,09}$, $Y = 1/(1 + ((x/4,96))^{2,44}$, $Y = 1/(1 + ((x/2,98))^{1,77}$, para os tratamentos com 75%, 50% e 25% de sítios de BDA, respectivamente. 58

Figura 19. Dinâmica temporal da disseminação de *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae* em populações com percentuais de 100 % (círculo preenchido), 75% (círculo em branco), 50% (triângulo preenchido) e 25% (triângulo em branco) de sítios constituídos por BDA a 10% de ágar distribuídos aleatoriamente em lattice triangular. 59

Figura 20. Relação entre o parâmetro b (centro da transição) e a porcentagem de sítios de BDA disponíveis nas placas de Petri, com indicação do erro padrão ao se considerar o limite de confiança de 95%. 59

SUMÁRIO

RESUMO	13
ABSTRACT	14
INTRODUÇÃO GERAL	15
CAPÍTULO I	
Revisão de literatura	17
A cultura do maracujá.....	18
<i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>passiflorae</i>	19
Influência de fatores ambientais no desenvolvimento de <i>Fusarium oxysporum</i>	21
pH.....	21
Nitrogênio.....	22
Materiais vegetais.....	23
Potencial osmótico	24
Invasão e microdisseminação de fungos de solo.....	25
REFERÊNCIAS	28
CAPÍTULO II	
Modelagem da microdisseminação de <i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>passiflorae</i> em ambientes heterogêneos simulados.....	34
Artigo a ser submetido à Revista Tropical Plant Pathology.....	34
RESUMO	35
MATERIAL E MÉTODOS.....	38
<i>Baseline</i> de microdisseminação de FOP e determinação de distância crítica	39
Influência de diferentes fatores ambientais na microdisseminação de <i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>passiflorae</i>	40
pH.....	40
Fontes de nitrogênio	41
Potencial osmótico	41
Materiais vegetais.....	41
Análise estatística.....	43
RESULTADOS.....	44
<i>Baseline</i> de microdisseminação de FOP e determinação de distância crítica	44
pH.....	48
Fontes de Nitrogênio.....	50
Potencial osmótico	53

<i>Materiais vegetais</i>	55
Influência da heterogeneidade na microdisseminação de <i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>passiflorae</i>	57
DISCUSSÃO	59
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	71

RESUMO

LIMA, G. S. **Modelagem da microdisseminação de *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae* em ambientes heterogêneos simulados**. Cruz das Almas, 2016. Dissertação (Mestrado em Microbiologia Agrícola). Universidade Federal do Recôncavo da Bahia.

Fusarium oxysporum f. sp. *passiflorae* (FOP) é um fungo que causa sérios prejuízos à passicultura brasileira. Por ser um habitante de solo, esse patógeno pode se microdisseminar por crescimento micelial e expansão de colônias. Essa disseminação depende da distribuição espacial de sítios colonizados e não colonizados, bem como da influência de fatores ambientais. O objetivo deste trabalho foi modelar a dinâmica *in vitro* envolvida no processo de microdisseminação de FOP em ambientes heterogêneos simulados. A microdisseminação de FOP foi avaliada a partir de um sistema formado por sítios de ágar espacialmente separados em uma estrutura triangular. Inicialmente foram realizados testes em branco. Posteriormente, foi avaliada a influência de diferentes fatores ambientais na microdisseminação de FOP, sendo eles: pH, fontes de nitrogênio inorgânico, potencial osmótico e materiais vegetais. Por fim, foi realizado um ensaio simulando a heterogeneidade entre sítios de colonização. Para se determinar limites de disseminação invasiva e não invasiva foi aplicada a teoria da percolação, em que distâncias críticas foram associadas a uma probabilidade crítica de colonização entre sítios. O Modelo Logístico de Resposta a Doses (LDR) foi ajustado às curvas obtidas por regressão não linear, com auxílio do programa TableCurve 2D v.5.01. Os resultados obtidos indicaram que o estado nutricional de sítios influencia na microdisseminação de FOP. Distâncias críticas maiores foram obtidas com pH alcalino, utilização de sulfato de amônio como fonte de nitrogênio inorgânico, baixos potenciais osmóticos e utilização de materiais vegetais como fonte de matéria orgânica. Com relação à heterogeneidade, os resultados demonstraram que ambientes heterogêneos podem prevenir a invasão de FOP, uma vez que reduzem a distância crítica alcançada pelo patógeno.

Palavras-chave: invasão, pH, sulfato de amônio, potencial osmótico, materiais vegetais, heterogeneidade.

ABSTRACT

LIMA, G. S. **Modeling of *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae* microspread in simulated heterogeneous environments**. Cruz das Almas, 2016. Dissertation (Master of Agricultural Microbiology). Federal University of Bahia Reconcavo.

Fusarium oxysporum f. sp. *passiflorae* (FOP) is a fungus that causes serious damage to the Brazilian passiculture. Being soilborne, this pathogen can microspread by mycelial growth and colonies expansion. The spread depends on the spatial distribution of colonized and non-colonized sites, as well as the influence of environmental factors. The objective of this study was to model an *in vitro* dynamics involved in the process of microspread of FOP in simulated heterogeneous environments. Pathogen spread was evaluated in a system formed by agar sites spatially distributed in a triangular lattice. Initially blank tests were conducted. Later analysis of different environmental factors in microdissemination of FOP were carried out: pH, sources of inorganic nitrogen, osmotic potential and plant materials. Finally, has conducted a test simulating the heterogeneity between colonization sites. To determine the limit of pathogen spread, the percolation theory was applied, in which critical distances were associated to a critical probability of colonization among sites. Logistic Dose Response model (LDR) was fitted by nonlinear regression with the aid of TableCurve 2D5.01 program to the obtained curves. Results indicated that the nutritional state of sites had an influence on the microspread of FOP. Critical greater distances were obtained with alkaline pH, use of ammonium sulfate as inorganic nitrogen source, low osmotic potential and the use of plant materials as source of nutrients. With respect to heterogeneity, the results demonstrate that heterogeneous environments can prevent invasion of FOP, since they reduce the critical distance reached by the pathogen.

Keywords: invasion, pH, ammonium sulfate, osmotic potential, plant materials, heterogeneity.

INTRODUÇÃO GERAL

O maracujá amarelo (*Passiflora edulis* Sims f. *flavicarpa* Deneger) é uma frutífera de grande importância agrícola, por apresentar frutos de qualidade e ser bem aceito no mercado mundial. O Brasil se destaca como o maior produtor mundial de maracujá amarelo, com uma produção no ano de 2014 de 823.284 toneladas de frutos em uma área de 56.825 ha. Essa produção se concentra na região Nordeste do país, sendo o Estado da Bahia o principal produtor com 381.192 toneladas em uma área colhida de 30.657 ha (IBGE, 2014). Apesar dessa posição de destaque, a produtividade média da cultura é muito inferior ao seu potencial de produção, devido, principalmente, a problemas fitossanitários.

Dentre os problemas fitossanitários destaca-se a fusariose, causada pelo fungo *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae* (FOP), patógeno habitante do solo que vive saprofiticamente sobre a matéria orgânica e restos de cultura. Dentro da área de cultivo o fungo se dissemina através do solo e restos culturais contaminados, passando rapidamente de uma planta para outra de forma radial (LIMA et al., 2006).

Fungos habitantes do solo têm a capacidade de se microdisseminar por crescimento micelial e expansão de colônias por meio de pequenos espaços e manchas de nutrientes disponíveis. Essa disseminação depende do fornecimento de nutrientes, translocação de nutrientes dentro da colônia, hábitos de crescimento da colônia e da distância dos sítios de colonização disponíveis. Esses sítios correspondem a fontes de nutrientes como raízes suscetíveis ou fragmentos de matéria orgânica (BAILEY et al., 2000).

A distribuição espacial e disponibilidade de sítios suscetíveis determinam de forma crítica a capacidade de invasão de patógenos em uma população. Se os sítios disponíveis para a colonização se encontram muito distantes, a energia disponível para o patógeno se deslocar de um sítio a outro se esgota e o mesmo não consegue causar novas infecções (BAILEY et al., 2000).

A maioria dos estudos sobre o desenvolvimento de fungos baseia-se em meios uniformes. No entanto, novos estudos estão revelando que uma rica variedade de comportamentos existe quando fungos são cultivados em circunstâncias em que os recursos disponíveis são distribuídos de forma heterogênea (RITZ, 2007).

Além da distribuição de sítios em uma população, fatores ambientais como temperatura, umidade, pH, nutrientes e teores de matéria orgânica influenciam o comportamento de patógenos habitantes de solo. Para FOP, entretanto, pouco se sabe como esses fatores influenciam em seu comportamento e em qual fase de seu ciclo de vida ocorre maior interferência, se na sobrevivência, microdisseminação, infecção, colonização ou reprodução, sendo necessário que haja estudos específicos para cada fase do ciclo do patógeno. O presente trabalho se concentrou na fase de microdisseminação, tendo como objetivos: (i) determinar limites de disseminação invasiva e não invasiva de FOP; (ii) determinar a eficácia da microdisseminação de FOP; (iii) quantificar a influência de materiais vegetais, potencial osmótico, pH e fontes de nitrogênio na microdisseminação de FOP; (iv) caracterizar as estratégias de forrageamento de FOP diante da heterogeneidade dos sítios.

CAPÍTULO I

Revisão de literatura

A cultura do maracujá

O termo maracujá é uma denominação geral dada ao fruto e à planta de várias espécies do gênero *Passiflora* (MEDINA, 1980). É derivado da palavra indígena “Mara-cuiá”, que significa alimento preparado em cuia (RUGGIERO, 1996). O maracujá também é conhecido como “flor da paixão”, devido à semelhança da sua flor com os aspectos da paixão de Jesus Cristo (VANDERPLANK, 1996).

Dentre as principais espécies do gênero *Passiflora*, 150 a 200 são originárias do Brasil, podendo ser utilizadas como alimentícias, medicinais e ornamentais, muitas até com finalidade múltipla, porém, apenas 70 espécies possuem frutos comestíveis (CUNHA et al., 2004). No Brasil, o cultivo do maracujá em escala comercial iniciou no começo da década de 70, com a espécie *Passiflora edulis* Sims f. *flavicarpa* Deneger (maracujá amarelo) (CUNHA et al., 2004). O maracujá amarelo é a espécie mais cultivada no país, pois suporta bem altas temperaturas e apresenta frutos grandes, com peso entre 43 g e 250 g (LIMA et al., 2006).

O maracujazeiro amarelo é uma dicotiledônea. Apresenta sistema radicular do tipo pivotante, pouco profundo, com maior volume de suas raízes entre 30 e 45 cm de profundidade do solo (SOUSA, 2000; DANTAS et al., 2006). O caule na base é lenhoso, bastante lignificado, apresentando diminuição no teor de lignina à medida que se aproxima o ápice da planta, que se caracteriza por ser herbáceo (SILVA; SÃO JOSÉ, 1994). Do caule surgem as gemas vegetativas, que dão origem as folhas e gavinhas. As folhas são alternadas e na fase adulta geralmente são trilobadas, apresentando tamanho e forma bem variada.

As flores são hermafroditas, com estigmas localizados acima das anteras e, para florescer, exigem mais que 11 horas de luz (MARTINS, 1998). Geralmente as flores são auto incompatíveis. Sendo assim, o maracujazeiro amarelo torna-se dependente da polinização cruzada realizada por agentes polinizadores como as abelhas mamangavas (*Xylocopa* spp.) ou de polinização artificial, na ausência de insetos polinizadores (SOUZA; MELETTI, 1997; MELETTI, 2003).

O fruto é do tipo baga, podendo ser variado-globoso, ovoide oblongo e piriforme (MARTINS, 1998; DANTAS et al., 2006). Apresenta casca dura, com 3 a 10 mm de espessura, de textura coriácea e coloração amarelo-canário, brilhante,

quando maduro (MARTIN; NAKAZONE, 1970; SILVA; SÃO JOSÉ, 1994; DURIGAN, 2002).

O Brasil tem se destacado como o maior produtor mundial de maracujá amarelo. Essa espécie ocupa aproximadamente 95% dos plantios de maracujá no país (MELETTI et al., 2011), totalizando uma produção de 823.284 toneladas, produzidas em 56.825 ha no ano de 2014. O Nordeste brasileiro se destaca com uma participação na produção de cerca de 70%. A Bahia é o principal estado produtor, com uma produção de 381.192 toneladas (IBGE, 2014).

Embora o Brasil apresente essa posição de destaque no cultivo do maracujazeiro amarelo, a sua produtividade média é baixa (12 a 15 t ha⁻¹); comparada ao potencial de produção da cultura, que se encontra entre 30 a 35 t ha⁻¹ (NOGUEIRA FILHO et al., 2010). A baixa produtividade do maracujazeiro amarelo é devida, muitas vezes, a problemas fitossanitários, destacando-se a fusariose, causada pelo fungo *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae* (MCKNIGHT, 1951).

Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae

O gênero *Fusarium* é constituído por espécies de fungos, muitos deles habitantes de solo, que causam graves doenças de plantas em todo o mundo (AGRIOS, 2005). *Fusarium oxysporum* é a espécie mais amplamente dispersa do gênero e pode ser encontrada na maioria dos solos, sendo, por isso, e também devido aos seus numerosos hospedeiros e ao nível de perdas resultantes quando infecta uma planta, a espécie mais importante do gênero *Fusarium* (LESLIE; SUMMERELL, 2006).

F. oxysporum pertence ao filo Ascomycota, classe Pezizomycotina, ordem Hypocreales, família Nectriaceae e gênero *Fusarium* (SCHLECHTENDAL, 1824). Mais de 100 *formae speciales* e raças de *F. oxysporum* foram reconhecidas e relatadas (GEISER et al., 2013). Dentre essas, está o fungo *Fusarium oxysporum* Schlecht. f. sp. *passiflorae* Purss (FOP), agente causal da murcha ou fusariose do maracujazeiro.

Morfologicamente, FOP apresenta inicialmente, em meio de cultura BDA, coloração branca, com variações para as cores vinho e violeta, após 14 dias de cultivo. Os microconídios são produzidos abundantemente em fiálides apresentando formato oval a elipsoide, ligeiramente curvados e sem septos,

medindo 5-12 μm X 2-3,5 μm . Os macroconídios são esparsos a abundantes, produzidos em conidióforos ou na superfície de esporodóquios, medindo 27-69 μm X 3-5 μm , com três a cinco septos. Os clamidósporos constituem a estrutura de resistência do patógeno e caracterizam-se por apresentarem paredes espessas, duplas, lisas ou rugosas e serem abundantes e formados terminal ou intercaladamente no micélio (NELSON et al., 1983; SANTOS FILHO et al., 2004).

F. oxysporum tem seu ciclo de vida dividido em duas fases distintas: saprogênese e patogênese. A saprogênese corresponde ao período em que o patógeno não está causando doença, mas está se desenvolvendo em tecidos mortos ou substratos. A sobrevivência do patógeno no solo se dá através da formação de clamidósporos, excelente fonte de inóculo para novos plantios (BASTOS, 1976; AGRIOS, 2005). A patogênese corresponde ao período de desenvolvimento da doença, desde o contato inicial do patógeno e seu hospedeiro, até a expressão completa dos sintomas ou sinais, sendo então, a fase em que o organismo está causando doença no hospedeiro suscetível vivo.

Quando as plantas saudáveis crescem em solo infestado, o tubo germinativo dos esporos de resistência ou o micélio penetram diretamente as raízes ou entram através de ferimentos presentes nas mesmas ou ainda pelo ponto de formação de raízes laterais, ocorrendo, dessa forma, a infecção. A colonização do hospedeiro infectado desenvolve-se a partir do crescimento intercelular das hifas do patógeno em direção aos vasos do xilema, de onde o patógeno se distribui por toda a planta, por meio do crescimento de hifas ou produção de conídios. Com a evolução da doença ocorre a obstrução e o escurecimento dos vasos condutores (AGRIOS, 2005; BEDENDO; AMORIM, 2011).

Os primeiros sintomas visíveis da fusariose do maracujazeiro são caracterizados pelo murchamento dos ramos ponteiros, que podem ocorrer em qualquer época do ano, sendo mais comum a partir do primeiro ano. Posteriormente, há uma evolução para uma murcha generalizada. Internamente é possível observar os sintomas através de cortes longitudinais nos tecidos do lenho que permitem verificar a presença de estrias de coloração ferruginosa, correspondente à presença de células cromáticas responsáveis pela obstrução e impermeabilização dos vasos lenhosos. Os sintomas também podem ser

observados nos ramos mais novos, no entanto, não é possível visualizar a presença do patógeno (SANTOS FILHO et al., 2004).

A disseminação dentro da área de cultivo pode ocorrer através da água de chuva ou irrigação, que transporta os propágulos juntamente com as partículas de solo (AGRIOS, 2005; BEDENDO; AMORIM, 2011). Por se tratar de um fungo habitante de solo, a sua disseminação também pode ocorrer por crescimento micelial e expansão de colônias através de pequenos espaços e manchas de nutrientes disponíveis no solo, termo aqui definido como microdisseminação.

A fusariose ocorre em diversas regiões produtoras de maracujá, podendo ocasionar grandes danos à cultura, afetando a produtividade e reduzido a vida útil dos pomares (LIBERATO; COSTA, 2001). Estudos de prevalência e incidência da doença em 49 propriedades localizadas no estado da Bahia revelaram alta incidência da doença, presente em 90 % das propriedades avaliadas (GUIMARÃES, 2015). Esta é considerada uma das principais doenças da cultura, ocasionando grandes danos, devido à morte das plantas e redução da vida útil dos pomares (SILVA et al., 2011). Normalmente, uma vez infestadas com *Fusarium*, as áreas de cultivo permanecem nessa condição por um longo período, não existindo ainda uma forma de erradicação do patógeno.

Influência de fatores ambientais no desenvolvimento de *Fusarium oxysporum*

Nas doenças do sistema radicular a interação patógeno-hospedeiro ocorre no solo, ambiente altamente complexo e dinâmico, influenciado por vários fatores direta e indiretamente (MAFFIA; MIZUBUTI, 2005). Tais fatores incluem o pH do solo, nutrição, teor de matéria orgânica e potencial osmótico.

pH

O pH, em muitos casos, pode afetar diretamente o patógeno. Este fator do ambiente pode alterar a sobrevivência, germinação, penetração e reprodução de patógenos veiculados pelo solo, determinando a ocorrência e severidade das doenças (MAFFIA; MIZUBUTI, 2005; BEDENDO; AMORIM, 2011).

Por ter mecanismos de ação que podem ser distintos para diferentes microrganismos, o pH não é um fator que atua de forma isolada. Esse fator do ambiente pode atuar direta ou indiretamente sobre o fitopatógeno. Seus efeitos

diretos podem se dá sobre o metabolismo, permeabilidade das membranas e absorção e seus efeitos indiretos atuam sobre a fisiologia, interação com outros microrganismos, solubilização de elementos tóxicos e adsorção de substratos (STAMFORD et al, 2005).

O pH pode ser usado como um indicador de supressividade do solo a determinadas doenças. Solos com pH extremos geralmente são supressivos a certas doenças. De acordo com Hoper e Alabouvette (1996), com valores de pH abaixo de 4,5, doenças causadas por *Streptomyces scabies*, *Phytophthora* spp., *Gaeumannomyces graminis* var. *tritici*, *Rhizoctonia solani*, *Thielaviopsis basicola*, *Verticillium* spp. e *Fusarium solani* são suprimidas. *S. scabies* também pode ser suprimida em solo com pH acima de 7,8, assim como *Plasmodiophora brassicae*, *Sclerotium* spp. e *F. oxysporum*. Já em níveis de pH entre 5,0 e 7,0, segundo o autor, a microbiota do solo é pouco afetada.

O efeito do pH sobre a murcha de *Fusarium* foi relatado inicialmente por Jones e Woltz (1969) pela observação da redução da doença na cultura do tomateiro com o aumento do pH pela calagem. A elevação no nível do pH não favoreceu um aumento nos teores de cálcio no solo ou nos tecidos da planta, no entanto teve um efeito indireto ao limitar a disponibilidade de micronutrientes como Fe, Mn e Zn, considerados essenciais para o crescimento, esporulação e virulência do patógeno. Diferentemente, em estudos de fatores de risco à incidência da fusariose do maracujazeiro e crescimento micelial do patógeno sob diferentes faixas de pH, realizados por Pinheiro (2015), os resultados mostraram-se contrários ao relatado na literatura para outras fusarioses. Segundo a autora, altos valores de pH estavam relacionados com a elevada incidência da doença no campo, existindo uma tendência no aumento da taxa de crescimento micelial do patógeno com o aumento do pH, sendo essa taxa reduzida em níveis de pH mais ácidos (PINHEIRO, 2015).

Nitrogênio

O nitrogênio (N) é um importante nutriente para as plantas, essencial para a produção de aminoácidos, proteínas, enzimas, hormônios, fitoalexinas e compostos fenólicos, entre outros componentes celulares. Promove o crescimento vigoroso, retarda a maturação e afeta o tamanho das células e a espessura da

parede. É também o nutriente aplicado em maior quantidade no solo e o mais frequentemente deficiente em solos cultivados (HUBER; THOMPSON, 2007).

A forma de nitrogênio absorvido pela planta (amônio ou nitrato) tem efeito sobre os fitopatógenos. Segundo Kommedahl (1984), a forma aplicada de nitrogênio tem maior efeito sobre a resistência do hospedeiro ou severidade da doença, do que a quantidade aplicada. De acordo com Yamada (2002), as formas de nitrogênio no solo podem afetar a germinação, desenvolvimento micelial e penetração dos patógenos.

Em geral, sintomas da murcha de *Fusarium* são reduzidos pela adubação com nitrato e aumentados com a utilização de amônio (ZAMBOLIM; VENTURA, 2012), sendo este efeito atribuído à elevação do pH pelo uso do nitrato. De acordo com Huber (1994), a absorção de nitrogênio nítrico pelas plantas eleva o pH da rizosfera enquanto que a absorção do nitrogênio amoniacal reduz o pH. Em estudos de crescimento micelial de FOP, no entanto, foi relatado um efeito diferente de fontes de nitrogênio inorgânico, em que o sulfato de amônio teve um efeito supressivo ao crescimento do patógeno e o nitrato de cálcio, por sua vez, teve efeito condutivo (PINHEIRO, 2015).

Materiais vegetais

A incorporação de materiais vegetais ao solo como fonte de matéria orgânica pode levar ao controle de doenças de plantas (CRUZ et al., 2013), como também pode fornecer abrigo e nutrição para os fitopatógenos que sobrevivem saprofiticamente sobre a matéria orgânica (REIS et al., 2004).

Por apresentar características específicas, cada fonte de matéria orgânica pode ser capaz ou não de suprimir determinado patógeno (TERMORSHUIZEN et al., 2007). Segundo Hoitink e Fahy (1986), o comportamento tanto saprofítico ou patogênico de microrganismos habitantes de solo pode variar de acordo com o tipo de material orgânico incorporado ao solo, o nível de decomposição do mesmo, assim como da relação C:N.

Diferentes materiais vegetais têm sido utilizados para controle de doenças causadas por *F. oxysporum*. Resíduos frescos das leguminosas leucena, feijão guandu, amendoim forrageiro e feijão de porco, ao serem incorporados ao solo em diferentes concentrações, proporcionaram o controle da fusariose do maracujazeiro (CRUZ et al., 2013). Utilizando resíduos orgânicos de nim e

citronela, Ferreira et al. (2009) observaram que o resíduo do nim também possui elevado potencial para controle da fusariose do maracujazeiro.

Resíduos de mandioca, citronela, cana-de-açúcar, nim e babaçu foram incorporados ao solo para controle da fusariose do quiabeiro (VERAS, 2006). A incorporação da parte aérea do nim promoveu alta eficiência no controle da doença, que também foi possível com a casca de mandioca a 100 g Kg^{-1} , bagaço de cana a 20 e 40 g Kg^{-1} e capim citronela a 20; 40 e 60 g Kg^{-1} .

Espécies de brássicas também estão sendo testadas como uma alternativa para controle da fusariose. Fan et al. (2008) observaram que couve-rábano e folhas de mostarda são supressoras ao crescimento de *F. oxysporum*, isolado de plantas de algodão, pepino, cravo, pimenta e soja. Experimentos realizados por Araújo (2015) demonstraram que folhas frescas de couve-flor, repolho e brócolis reduzem a produção de clamidósporos de FOP, quando incorporados ao solo, indicando que esses materiais vegetais apresentam grande potencial para controle do patógeno.

Potencial osmótico

O potencial osmótico, termo que representa o efeito que a existência de solutos tem no potencial hídrico, tem sido visto como um importante parâmetro na ecologia e crescimento de fungos fitopatogênicos. O desenvolvimento normal de patógenos em seus hospedeiros pode ser modificado por restrição osmótica (COOK; PAPENDICK, 1978).

Fungos habitantes do solo mostram respostas metabólicas, padrões de crescimento e estratégias reprodutivas variáveis em resposta a diferentes condições de potenciais hídricos do solo (SUBBARAO, 1993). Segundo Cook e Papendick (1972), os fungos que infectam raízes são inibidos por baixos potenciais hídricos. As taxas de crescimento da maior parte deles são reduzidas em 50% quando o potencial hídrico alcança o valor de $-3,0 \text{ Mpa}$ e a inibição completa de muitos patógenos ocorre entre $-5,0$ e -10 Mpa .

A utilização de solutos afeta o potencial hídrico, uma vez que ocorre redução no potencial osmótico e, conseqüentemente, inibição no desenvolvimento de muitos fungos (ELMER, 2007). O baixo potencial osmótico reduz o crescimento dos fungos por aumentar suas taxas de respiração e desviar a energia para longe do crescimento dos mesmos (SUBBARAO et al., 1993).

A severidade da murcha de *Fusarium* do tomateiro foi reduzida com o aumento de concentrações salinas em soluções nutritivas (WALKER; FOSTER, 1946; STODDARD; DIAMOND, 1948; MACKAY, 1952; STANDAERT, 1978 citados por ENGELHARD, 1989). Plantas de aipo tratadas com KCl e inoculadas com *Fusarium oxysporum* f. sp. *apii* apresentaram menos infecção nas raízes do que plantas não tratadas com cloro (SCHNEIDER; PLOETZ, 1990). Lesões em raízes e número de colônias de *F. oxysporum* e *F. proliferatum* foram reduzidas em plantas de aspargo à medida que se aumentou a concentração de NaCl em solução nutritiva aplicada no solo (ELMER, 2003).

Invasão e microdisseminação de fungos de solo

Muitos fungos habitantes de solo podem se disseminar por crescimento micelial e expansão de colônias. Essa disseminação depende do fornecimento de nutrientes, translocação de nutrientes dentro da colônia fúngica, hábitos de crescimento da colônia e da distância das raízes dos hospedeiros suscetíveis ou outros órgãos (BAILEY et al., 2000).

O ambiente externo tem influência significativa sobre o desenvolvimento e forma das colônias. A organização dos micélios muitas vezes reflete a estrutura espacial do ambiente em que o fungo se encontra. Dessa forma, a distribuição de recursos tem um forte efeito sobre a organização espacial de micélios fúngicos, uma vez que em circunstâncias naturais a maioria das fontes de nutrientes é distribuída de forma heterogênea (RITZ, 2007).

Diferentes espécies de fungos possuem estratégias de forrageamento para a exploração de recursos nutricionais (RAYNER, 1994). De acordo com Ritz (2007), o forrageamento pode envolver o crescimento de um denso micélio, que se reduz quando entra em contato com novos recursos. Esta é considerada uma estratégia eficaz quando os recursos são relativamente pequenos e frequentes, mas espacialmente separados.

As epidemias causadas por patógenos habitantes de solo ocorrem quando os mesmos se espalham de forma invasiva através de uma população de hospedeiros suscetíveis. Se hospedeiros suscetíveis estão muito distantes, a invasão local cessa quando o fungo esgota seu fornecimento de nutrientes antes de infectar um novo hospedeiro (BAILEY et al., 2000). Sendo assim, a distribuição

especial e disponibilidade de hospedeiros suscetíveis determinam de forma crítica a capacidade de invasão de patógenos em uma população (OTTEN; GILLIGAN, 2006; POGGI et al., 2013).

A maioria dos estudos sobre o desenvolvimento de fungos baseia-se em meios uniformes. No entanto, novos estudos estão revelando que uma rica variedade de comportamentos existe quando fungos são cultivados em circunstâncias em que os recursos nutricionais são distribuídos de forma heterogênea (RITZ, 2007).

Ritz (1995) estudou a resposta de crescimento de alguns fungos, como *R. solani* e *Trichoderma viride*, em diferentes estados nutricionais, através de um sistema composto por ladrilhos de ágar separados por espaços de ar. Posteriormente, Bailey et al. (2000) avaliaram o crescimento saprofítico do fungo *R. solani*, através de uma estrutura composta por sítios de ágar em diferentes composições, espacialmente separados entre si. Os sítios de ágar representam fontes discretas de nutrientes, podendo ser compreendidas como raízes de hospedeiros suscetíveis ou pequenos fragmentos de matéria orgânica, e toda a estrutura representa a matriz na qual o fungo se dissemina.

O risco de invasão de um patógeno a partir de um único hospedeiro para hospedeiros vizinhos, segundo Poggi et al. (2013), é tido como um problema de percolação. Estudos sobre a invasão espacial para epidemias, em lattice, mostraram que há um limite de disseminação de um patógeno entre sítios individuais (GRASSBERGER, 1983; BUNDE; HAVLIN, 1991; STAUFFER; AHORNEY, 1994). Esse limite pode ser descrito pela teoria da percolação (BUNDE; HAVLIN, 1991).

De acordo com a teoria da percolação é possível se prever a existência de um limite crítico de probabilidade de colonização entre sítios localizados em um sistema finito onde há o crescimento saprofítico de fungos habitantes do solo. Tal limite é definido como limite de percolação. Se a probabilidade de colonização for acima desse limite, o fungo irá se espalhar criando grandes manchas invasivas (disseminação invasiva), mas abaixo desse limite o crescimento do fungo será finito, restrito a pequenas manchas (disseminação não invasiva) (BAILEY et al., 2000).

O valor do limite de percolação depende da estrutura do sistema (NERI et al., 2011). Para sítios distribuídos em uma estrutura triangular, o limite para a

transição de uma pequena mancha e o crescimento de uma grande mancha ocorre quando a probabilidade de colonização entre sítios excede $P_c = 2 \sin(\pi/18) = 0,35$ (onde P_c é a probabilidade de colonização) (STAUFFER; AHORNEY, 1994).

Bailey et al (2000) estimaram distâncias críticas correspondentes ao limite crítico de percolação e demonstraram que acima desse limite o fungo *R. solani* se dissemina de forma invasiva e que o estado nutricional de sítios afeta a dinâmica de invasão do patógeno.

O método de avaliação do crescimento de fungos utilizado por Bailey et al. (2000), com sítios de ágar separados entre si, mostra-se bastante interessante e útil quando se quer fazer um estudo de microdisseminação de patógenos saprófitas habitantes de solo. Esse método permite que se façam simulações sobre certas situações em que os patógenos se encontram e ainda que se façam inferências sobre estratégias de forrageamento usada por fungos para a exploração de recursos existentes no local.

REFERÊNCIAS

AGRIOS, G. N. Plant diseases caused by fungi. In: AGRIOS, G. N. **Plant Pathology**. 5.ed. San Diego: Academic Press, p. 386-614, 2005.

ARAÚJO, L. F. C. **Fatores Bióticos de Risco à Incidência da Fusariose do Maracujá e à Sobrevivência do Agente Causal**. Dissertação (Mestrado em Microbiologia Agrícola). 91f. Universidade Federal do Recôncavo da Bahia – UFRB, Cruz das Almas, 2015.

BAILEY, D. J.; OTTEN, W.; GILLIGAN, C. A. Saprotrophic invasion by the soil-borne fungal plant pathogen *Rhizoctonia solani* and percolation thresholds. **New Phytologist**, v. 146, n. 3, p. 535-544, 2000.

BASTOS, C. N. Produção de metabólitos tóxicos por *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae* causando murcha de plântulas de maracujá (*Passiflora edulis* Sims). **Turrialba**, v.26, n.4, p.371-373, 1976.

BEDENDO, I; AMORIM, L. Ambiente e Doença. In: AMORIM, L.; REZENDE, J. A. M.; BERGAMIN FILHO, A. (Ed.). **Manual de Fitopatologia: Princípios e conceitos**. Piracicaba: Agronômica Ceres, p. 133-148, 2011.

BUNDE, A.; HAVLIN, S. Percolation. In: BUNDE, A.; HAVLIN, S. eds. **Fractals and disordered systems**. New York, USA: Springer Verlag, p. 51-146, 1991.

COOK, J. R.; PAPENDICH, R. I. Role of water potential in microbial growth and development of plant disease, with special reference to postharvest pathology. **Hort Science**, v.13, n. 5, p. 559-564, 1978.

COOK, R. J.; PAPENDICK, R. I. Influence of water potential of soils and plants on root disease. **Annual Review of Phytopathology**, v.10, n. 1, p. 349-374, 1972.

CRUZ, S. M. C.; RODRIGUES, A. A. C.; CANDIDO E SILVA, E. K.; OLIVEIRA, L. J. M. G. Supressividade por incorporação de resíduo de leguminosas no controle da fusariose do tomateiro. **Summa Phytopathologica**, v.39, n.3, p.180-185, 2013.

CUNHA, M. A. P. da; BARBOSA, L. V.; JUNQUEIRA, N. T. V. Espécies de maracujazeiro. In: LIMA, A. de A. **Maracujá produção: aspectos técnicos**. (Ed). Embrapa Mandioca e Fruticultura (Cruz das Almas, BA). – Brasília: Embrapa informação tecnológica, p. 104, 2004.

DANTAS, A. C. V. L.; LIMA, A. A.; GAÍVA, H. N. **Cultivo do Maracujazeiro**. Brasília: editora L K, p. 10, 2006.

DURIGAN, J. F.; DURIGAN, M. F. B. Características dos Frutos. In: MATSUURA, F.C. A. U., FOLEGATTI, M. I. S. **Frutas do Brasil** 23, 1 ed., Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 2002.

ELMER, W. H. Chlorine and plant disease. In: DATNOFF, L. E.; ELMER, W. H.; HUBER, D. M. **Mineral nutrition and plant disease**. American Phytopathological Society (APS Press), 2007. Mineral nutrition and plant disease. The American Phytopathological Society, St. Paul, p. 189-202, 2007.

ELMER, W. H. Local and systemic effects of NaCl on root composition, rhizobacteria, and *Fusarium* crown and root rot of asparagus. **Phytopathology**, v. 93, n. 2, p. 186-192, 2003.

FAN, C.M.; XIONG, P. Q; JI, G.H.; HE, Y. Potential Biofumigation Effects of *Brassica oleracea* var. *caulorapa* on Growth of Fungi. **Journal of Phytopathology**, v. 156, p. 321-325, 2008.

FERREIRA, R; RODRIGUES, A.; CATARINO, A; MORAES, F. Utilização dos resíduos orgânicos de nim e citronela no controle de *Fusarium oxysporum* f.sp. *passiflorae* em maracujazeiro amarelo. **Revista Brasileira de Agroecologia**, v. 4, n. 2, p. 893-896, 2009.

GEISER, D. M.; AOKI, T.; BACON, C. W.; BAKER, S.E.; BHATTACHARYYA, M. K., et al. One fungus, one name: defining the genus *Fusarium* in a scientifically robust way that preserves longstanding use. **Phytopathology**, v. 103, n. 5, p.400-408, 2013.

GRASSBERGER, P. On the critical behavior of the general epidemic process and dynamical percolation. **Mathematical Biosciences**, v. 63, n. 2, p. 157-172, 1983.

GUIMARÃES, A. L. S de. **Prevalência, incidência e padrão espacial da fusariose do maracujazeiro no estado da Bahia**. Dissertação (Mestrado em Microbiologia Agrícola). 115f. Universidade Federal do Recôncavo da Bahia – UFRB, Cruz das Almas, 2015.

HOITINK, H .A. J.; FAHY, P. C. Basis for the control of soilborne plant pathogens with composts **Annual Review of Phytopathology**, v. 24, p. 93-114, 1986.

HÖPER, H.; ALABOUVETTE, C. Importance of physical and chemical soil properties in the suppressiveness of soils to plant diseases. **European Journal of Soil Biology**, v. 32, n. 1, p. 41-58, 1996.

HUBER, D. M. The influence of mineral nutrition on vegetable diseases. **Horticultura Brasileira**, v. 12, n. 12, p. 206-214, 1994.

HUBER, D. M.; THOMPSON, I. A. Nitrogen and Plant Disease. In: DATNOFF, L. E.; ELMER, W. H.; HUBER, D. M. **Mineral nutrition and plant disease**. The American Phytopathological Society, St. Paul, p. 31-44, 2007.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA – IBGE. **Culturas temporárias e permanentes**. Produção Agrícola Municipal, 2014. Disponível em:< <http://www.sidra.ibge.gov.br>>. Acesso em: 30 jan. 2016.

JONES, J. P.; WOLTZ, S. S. *Fusarium* wilt (race 2) of Tomato: calcium, pH, and micronutrient effects on disease development. **Plant Disease Reporter**, v. 53, n. 4, p. 276-279, 1969.

KOMMEDAHL, T. Interaction of nitrogen use and plant disease control. In: HAUCK, R. D. (Ed.). **Nitrogen in crop production**. Madison: American Society of Agronomy/ Crop Science Society of America/Soil Science Society of America, p. 461-472, 1984.

LESLIE, J. F.; SUMMERELL, B. A. **The *Fusarium* laboratory manual**. 1st ed. Blackwell Publishing, Ames, IA, USA, p. 387, 2006.

LIBERATO, J. R.; COSTA, H. Doenças fúngicas, bacterianas e fitonematóides. In: BRUCKNER, C. H.; PICANÇO, M. C. (Eds.). **Maracujá: tecnologia de produção, pós-colheita, agroindústria, mercado**. Porto Alegre: Cinco continentes, p. 243-245, 2001.

LIMA, A. A.; NORONHA, A. C. S.; BORGES, A. L.; CARDOSO, C. E. L.; RITZINGER, C. H. S. P.; BARBOSA, C. de J.; COSTA, D. da C. SANTOS FILHO, H. P.; FANCELLI, M.; da CUNHA, M. A. P.; SANCHES, N. F. **A cultura do maracujá**. Embrapa Mandioca e Fruticultura Tropical, 3ed. Ver. Amp. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica, p. 124, 2006.

MACKAY, J. H. E. *Fusarium* wilt of tomato – the effects of level of nutrition on disease development. *J. Aust. Inst. Agric. Sci.*, Sydney, v. 17, p. 207-211, 1952 *apud* ENGELHARD, A. W.(ed). **Soilborne plant pathogens: Management of diseases with macro- and microelements**. APS Press, St. Paul, Minnesota. 1989.

MAFFIA, L. A.; MIZUBUTI, E. S. G. Epidemiologia de doenças radiculares. In: MICHEREFF, S. J.; ANDRADE, D. E. G. T.; MENEZES, M. **Ecologia e Manejo de Patógenos Radiculares em Solos Tropicais**. Recife: UFRPE, Imprensa Univertária, p.125-148, 2005.

MARTIN, F. W.; NAKASONE, H. Y. The edible species of passiflora. **Economic Botany**, v. 24, n. 33, p. 333-343, 1970.

MARTINS, D. P. **Resposta do maracujazeiro amarelo (*Passiflora edulis* Sims var. *flavicarpa* Deg) a lâminas de irrigação e doses de nitrogênio e potássio**. Tese (Doutorado). 84f. Centro de Ciências e tecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense, Campos dos Goytacases, 1998.

MCKNIGHT, T. A wilt disease of the passion vine (*Passiflora edulis*) caused by a species of *Fusarium*. **Queensland Journal of Agricultural Science**, v. 8, p. 1-4, 1951.

MEDINA, J. C.; GARCIA, J. L. M.; LARA, J. C. C.; TOCCHINI, R. P.; HASHIZUMI, T.; MORETTI, V. A.; CANTO, W. L. Maracujá, da cultura ao processamento e comercialização [*Passiflora edulis*; Prática cultural; Mercado; Indústria alimentícia;

Brasil]. **Serie Frutas Tropicais-Instituto de Tecnologia de Alimentos (Brazil)**. no. 9., 1980.

MELETTI, L. M. M. Comportamento de híbridos e seleção de maracujazeiro (Passifloraceae). In: **Simpósio brasileiro sobre a cultura do maracujazeiro**, Campos dos Goyatazes. Palestras. 2003.

MELETTI, L. M. M. Avanços na cultura do maracujá no Brasil. **Revista Brasileira de Fruticultura**, volume especial, p. 83–91, 2011.

NELSON, P. E.; TOUSSOUN, T. A.; MARASAS, W. F. O. **Fusarium species: An illustrated manual for identification**. New York: The Pennsylvania State University Press, p. 193, 1983.

NERI, F. M.; BATES, A.; FÜCHTBAUER, W. S.; PÉREZ-RECHE, F. J.; TARASKIN, S. N.; OTTEN, W.; GILLIGAN, C. A. The effect of heterogeneity on invasion in spatial epidemics: from theory to experimental evidence in a model system. **PLOS Computational Biology**, v. 7, n. 9, p. e1002174, 2011.

NOGUEIRA FILHO, G. C.; RONCATTO, G.; RUGGIERO, C.; OLIVEIRA, J. C.; MALHEIROS, E. B.; DAMIÃO FILHO, C. F. Aspectos histológicos da união da enxertia hipocotiledonar do maracujazeiro-amarelo. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 32, n. 2, p. 515-521, 2010.

OTTEN, W.; GILLIGAN, C. A. Soil structure and soil-borne diseases: using epidemiological concepts to scale from fungal spread to plant epidemics. **European Journal of Soil Science**, v. 57, n. 1, p. 26-37, 2006.

PINHEIRO, G. S. **Modelagem do risco de fatores abióticos à fusariose do maracujá e à sobrevivência do agente causal**. Dissertação (Mestrado em Microbiologia Agrícola). 75f. Universidade Federal do Recôncavo da Bahia – UFRB, Cruz das Almas, 2015.

POGGI, S., NERI, F. M., DEYTIEUX, V., BATES, A., OTTEN, W., GILLIGAN, C. A., BAILEY, D. J. Percolation-based risk index for pathogen invasion: application to soilborne disease in propagation systems. **Phytopathology**, v. 103, n. 10, p. 1012-1019, 2013.

RAYNER, A. D. M. Pattern-generating processes in fungal communities, in: RITZ, K.; DIGHTON, J.; GILLER, K. E. (eds.) **Beyond the biomass: Compositional and functional analysis of soil microbial communities**, Wiley, New York, p. 247-258, 1994.

REIS, E. M.; CASA, R.T. Sobrevivência de fitopatógenos. In: Vale, F. X. R.; Cintra de Jesus, V.; Zambolim, L. (Org.). **Epidemiologia aplicada ao manejo de doenças de plantas**. Belo Horizonte: Perfil, v. 1, p. 335-364, 2004.

RITZ, K. Growth responses of some soil fungi to spatially heterogeneous nutrients. **FEMS Microbiology Ecology**, v. 16, n. 4, p. 269-279, 1995.

RITZ, K. Spatial organisation of soil fungi. In: **The spatial distribution of microbes in the environment**. Springer Netherlands, p. 179-202, 2007.

RUGGIERO, C.; SÃO JOSÉ, A. R.; VOLPE, C. A.; OLIVEIRA, J. C.; DURINGAN, J.F.; BAUMGARTNER, J. G.; SILVA, J. R. DA; NAKAMURA, K.; FERREIRA, M.E.; KAVATI, R.; PEREIRA, V. DE P. **Maracujá para exportação: aspectos técnicos da produção**. Brasília, DF: EMBRAPA. SPI, p. 64, 1996.

SANTOS FILHO, H. P.; LARANJEIRA, F. F.; SANTOS, C. C. F. dos.; BARBOSA, C, J. Doenças do maracujazeiro. In: LIMA, A.A.; CUNHA, M.A.P.da. **Maracujá: produção e qualidade na passicultura**. Cruz das Almas-BA: Embrapa Mandioca e Fruticultura, p. 239-280, 2004.

SCHLECHTENDAL, D. F. L de. **Flora Berolinensis**. Pars secunda. Cryptogamia. Berolini, p. 284, 1824. In: MYCOBANK, 2015. Disponível em:< <http://www.mycobank.org/BioloMICS.aspx?Table=Mycobank&Rec=10756&Fields=All>>. Acesso em 15 nov. 2015.

SCHNEIDER, R. W.; PLOETZ, R. C. Influence of mineral nutrition on Fusarium wilt: a proposed mechanism involving cell water relations. In: **Fusarium wilt of banana**. APS Press, p. 83-91, 1990.

SILVA, A. C.; SÃO JOSÉ, A.R. Classificação botânica do maracujazeiro. In: SÃO JOSÉ, A.C. (Ed). **Maracujá, produção e mercado**. Vitória da Conquista, Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia, p. 255, 1994.

SILVA, A. dos S.; OLIVEIRA, E. J. de; BARBOSA, F. F. L.; JESUS, O. N. de. **Seleção de metodologias para inoculação da fusariose do maracujazeiro causada por *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae***. Cruz das Almas: Embrapa Mandioca e Fruticultura, p. 20, 2011. (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento, 51).

SOUSA, V. S. **Níveis de irrigação e doses de potássio aplicadas via fertirrigação por gotejamento no maracujazeiro amarelo (*Passiflora edulis* Sims var. *flavicarpa* Deg.)** Tese (Doutorado). 145f. Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"- Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2000.

SOUZA, J. S. I., MELETTI, L. M. M. **Maracujá: espécies, variedades, cultivo**. Piracicaba: FEALQ, p. 179, 1997.

STAMFORD, N. P.; STAMFORD, T. L. M.; ANDRADE, D. E. G. T.; MICHEREFF, S. J. Microbiota dos solos tropicais. In: MICHEREFF, S. J.; ANDRADE, D. E. G. T.; MENEZES, M. **Ecologia e Manejo de Patógenos Radiculares em Solos Tropicais**. Recife: UFRPE, Imprensa Univertária, p. 61-91, 2005.

STANDAERT, J.; MARAITE, H.; MYTTENAERE, C.; MYER, J. A. A study of the effect of salt concentration and sodium/calcium ratio in the nutrient medium on the susceptibility of tomatoes to fusarium wilt. *Plat Soil*, v. 50, p. 269-286, 1978 *apud* ENGELHARD, A. W.(ed). **Soilborne plant pathogens: Management of**

diseases with macro- and microelements. APS Press, St. Paul, Minnesota. 1989.

STAUFFER, D.; AHORNEY, A. **Introduction to percolation theory.** London, UK: Taylor & Francis Ltd. 1994.

STODDARD, E. M.; DIAMOND, A.E. Influence of nutritional level on the susceptibility of tomatoes to *Fusarium* wilt. *Phytopathology*, v. 38, p. 670-671, 1948 *apud* ENGELHARD, A. W.(ed). **Soilborne plant pathogens: Management of diseases with macro- and microelements.** APS Press, St. Paul, Minnesota. 1989.

SUBBARAO, K. V.; MICHAILIDES, T. J.; MORGAN, D. P. Effects of osmotic potential and temperature on growth of pathogens of figs and a control a biocontrol agent. **Phytopatology**, v. 83, n. 12, p. 1454-1459, 1993.

TERMORSHUIZEN, A. J.; VAN RIJN, E.; VAN DER GAAG, D.J.; ALABOUVETTE, C.; CHEN, Y.; LAGERLOF, J.; MALANDRAKIS, A. A.; PAPLOMATAS, E. J.; RAMERT, B.; RYCKEBOER, J.; STEINBERG, C.; ZMORA-NAHUM, S. Suppressiveness of 18 composts against 7 pathosystems: variability in pathogen response. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 38, n. 8, p. 2461-2477, 2007.

VANDERPLANK, J. **Passion flowers**, 2 ed. Cambridge: The MIT Press, p. 224, 1996.

VERAS, M.S. **Resíduos orgânicos: uma alternativa sustentável na supressividade de *Fusarium* em quiabeiro para a agricultura familiar maranhense.** 67f. Dissertação (Mestrado em Agroecologia) - Universidade Estadual do Maranhão - UEMA, São Luis, 2006.

WALKER, J. C.; FOSTER, R. E. Plant nutrition in relation to disease development. III *Fusarium* wilt of tomato. *Am. J. Bot.* v. 33, p. 259-264, 1946 *apud* ENGELHARD, A. W.(ed). **Soilborne plant pathogens: Management of diseases with macro- and microelements.** APS Press, St. Paul, Minnesota. 1989.

YAMADA, T. Melhoria na eficiência da adubação aproveitando as interações entre os nutrientes. **Informações Agronômicas**, Piracicaba, n. 100, p. 1-5, 2002.

ZAMBOLIM, L.; VENTURA, J. A. Efeito no nitrogênio na interação com doenças de plantas. In: ZAMBOLIM, L.; VENTURA, J. A.; ZANÃO JÚNIOR, L.A. **Efeito da nutrição mineral no controle de doenças de plantas.** Viçosa, MG: UFV, p. 49-80, 2012.

CAPÍTULO II

Modelagem da microdisseminação de *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae* em ambientes heterogêneos simulados

Artigo a ser submetido à Revista Tropical Plant Pathology

Modelagem da microdisseminação de *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae* em ambientes heterogêneos simulados

Graziele Santos Lima¹, Leandro de Souza Rocha², Hermes Peixoto Santos Filho³, Sami Jorge Michereff⁴, Francisco Ferraz Laranjeira⁵

¹Universidade Federal do Recôncavo da Bahia, 44380-000, Cruz das Almas, BA, Brasil; ^{2,3,5}Embrapa Mandioca e Fruticultura, Laboratório de Fitopatologia, 44380-000, Cruz das Almas, BA, Brasil; ⁴Universidade Federal Rural de Pernambuco, Departamento de Agronomia, 52171-900, Recife, PE, Brasil.

Autor para correspondência: Francisco Ferraz Laranjeira

E-mail:

francisco.laranjeira@embrapa.br

RESUMO

Fusarium oxysporum f. sp. *passiflorae* (FOP) é um fungo que causa sérios prejuízos à passicultura brasileira. Habitante de solo, esse patógeno pode se microdisseminar por crescimento micelial e expansão de colônias. Essa disseminação depende da distribuição espacial de sítios colonizados e não colonizados, bem como da influência de fatores ambientais. O objetivo deste trabalho foi modelar a dinâmica *in vitro* envolvida no processo de microdisseminação de FOP em ambientes heterogêneos simulados. A microdisseminação do patógeno foi avaliada a partir de um sistema formado por sítios de ágar espacialmente separados em uma estrutura triangular. Os fatores ambientais avaliados foram pH, fontes de nitrogênio, potencial osmótico e materiais vegetais. Foi realizado ainda um ensaio simulando a heterogeneidade entre sítios de colonização. Para se determinar limites de disseminação do patógeno foi aplicada a teoria da percolação, em que distâncias críticas foram associadas a uma probabilidade crítica de colonização entre sítios. O Modelo Logístico de Resposta à Doses foi ajustado às curvas obtidas por regressão não linear. Os resultados obtidos indicaram que o estado nutricional de sítios influencia na microdisseminação de FOP e que ambientes heterogêneos podem prevenir a sua invasão.

Palavras-chave: pH, nitrogênio, potencial osmótico, materiais vegetais, heterogeneidade.

INTRODUÇÃO

O maracujá amarelo (*Passiflora edulis* Sims f. *flavicarpa* Deneger) é uma frutífera de grande importância agrícola, por apresentar frutos de qualidade e ser bem aceito no mercado mundial. O Brasil se destaca como o maior produtor mundial de maracujá amarelo, com uma produção no ano de 2014 de 823.284 toneladas de frutos em uma área de 56.825 ha. Essa produção se concentra na região Nordeste do país, sendo o Estado da Bahia o principal produtor com 381.192 toneladas em uma área colhida de 30.657 ha (IBGE, 2014).

A expansão das áreas de cultivo em algumas regiões tem favorecido o surgimento e o agravamento de um grande número de doenças, as quais tem reduzido o tempo de exploração econômica da cultura e, até mesmo, inviabilizando o seu cultivo em determinadas regiões (FISCHER et al., 2005). Dentre as doenças, a fusariose, causada pelo fungo habitante de solo *Fusarium oxysporum* Schlecht. f. sp. *passiflorae* Purss (FOP), é uma das mais limitantes ao cultivo.

Nas doenças do sistema radicular a interação patógeno-hospedeiro ocorre no solo, ambiente altamente complexo e dinâmico, onde vários fatores influenciam direta e indiretamente (MAFFIA; MIZUBUTI, 2005). Dentre esses fatores encontram-se o pH, nutrientes, potencial osmótico e matéria orgânica.

O pH é um fator ambiental que pode afetar diretamente os patógenos habitantes do solo, podendo alterar sua sobrevivência, germinação, penetração e reprodução, determinando a ocorrência e severidade das doenças (MAFFIA; MIZUBUTI, 2005; BEDENDO; AMORIM, 2011).

Os nutrientes minerais podem aumentar ou diminuir a resistência de plantas a patógenos ou agir diretamente sobre os microrganismos. O nitrogênio é um importante nutriente mineral que, a depender da forma aplicada, tem efeito sobre os patógenos habitantes de solo, podendo afetar a germinação, desenvolvimento micelial e penetração dos mesmos (YAMADA, 2002).

O potencial osmótico também é um fator ambiental que tem sido visto como um importante parâmetro na ecologia de fitopatógenos. A restrição osmótica pode afetar o desenvolvimento normal dos patógenos, influenciando seus padrões de crescimento e estratégias reprodutivas (COOK; PAPENDICK, 1978; SUBBARAO, 1993).

A matéria orgânica é outro importante fator ambiental que influencia no desenvolvimento de doenças de plantas. A incorporação de materiais vegetais ao solo como fonte de matéria orgânica pode levar ao controle de doenças (CRUZ et al., 2013), como também pode fornecer abrigo e nutrição para os fitopatógenos que sobrevivem saprofiticamente sobre a matéria orgânica (REIS et al., 2004).

Muitos fungos habitantes do solo podem se microdisseminar por crescimento micelial e expansão de colônias. Essa disseminação lateral depende do fornecimento de energia, translocação de nutrientes dentro da colônia, hábitos de crescimento da colônia e distância de raízes dos hospedeiros suscetíveis ou outros órgãos disponíveis para a colonização (BAILEY et al., 2000), bem como dos exsudatos radiculares produzidos pelas plantas hospedeiras e liberados na rizosfera.

FOP é um fungo que produz estruturas de resistência, os clamidósporos, esporos assexuais que permitem sua sobrevivência no solo. Os clamidósporos surgem a partir de modificações de hifas ou células conidiais e a sua formação está relacionada a condições de estresse, como esgotamento de nutrientes e ambientes desfavoráveis (SMITH, 2007). Os clamidósporos são de extrema importância na microdisseminação de FOP, pois podem ser vistos como centros de microdisseminação do patógeno, uma vez que cada clamidósporo que germina se constitui como um novo sítio inicial de infecção quando as condições são favoráveis ao desenvolvimento do patógeno.

A microdisseminação de FOP por crescimento micelial também exerce um papel importante na fase de infecção do patógeno, mais especificamente na pré-penetração. O movimento direcionado do patógeno em relação ao hospedeiro e o seu crescimento na superfície do mesmo proporciona o aumento do inóculo inicial disponível para infecção.

Por meio de estratégias de forrageamento, diferentes espécies de fungo conseguem explorar os recursos nutricionais existentes quando estes se encontram distantes do patógeno (RAYNER, 1994). Tais estratégias podem muitas vezes envolver o crescimento de um denso micélio que se reduz quando o fungo alcança novos recursos (RITZ, 2007).

A distribuição dos recursos nutricionais em uma população influencia o comportamento de patógenos habitantes do solo, determinando de forma crítica sua capacidade de invasão. Quando os sítios disponíveis se encontram muito

distantes, a invasão cessa na ocasião em que o fornecimento de nutrientes para o patógeno se esgota, antes da infecção de um novo sítio de colonização (BAILEY et al., 2000).

Limites de disseminação de patógenos a partir de um sítio primário de infecção podem ser obtidos por meio da aplicação da teoria da percolação (BUNDE; HAVLIN, 1991), em que distâncias críticas de disseminação são associadas a um limite crítico de probabilidade de colonização de sítios distribuídos em um sistema finito. Se a probabilidade de colonização for acima desse limite, a disseminação dos fungos é considerada como invasiva e abaixo desse limite, considera-se como não invasiva (BAILEY et al., 2000).

Os valores dos limites de probabilidades críticas de colonização de sítios dependem da estrutura do sistema (NERI et al., 2011). Para sítios distribuídos em uma estrutura quadrada, por exemplo, a transição de disseminação não invasiva e invasiva ocorre quando a probabilidade de colonização dos sítios presentes excede a 0,407 (BUNDE; HAVLIN, 1991). Já para sítios distribuídos em uma estrutura triangular, o limite de transição de invasão de patógenos ocorre quando a probabilidade de colonização dos sítios supera a 0,35 (STAUFFER; AHORNEY, 1994).

Distâncias entre sítios e diferentes fatores ambientais influenciam o comportamento de patógenos habitantes do solo. Entretanto, pouco se sabe sobre a influência desses fatores no comportamento de forrageamento e microdisseminação de FOP. Dessa forma, o presente trabalho teve como objetivo quantificar a influência de ambientes heterogêneos na microdisseminação de FOP e modelar a dinâmica *in vitro* envolvida neste processo.

MATERIAL E MÉTODOS

Obtenção dos isolados

Para a realização dos ensaios, utilizou-se o isolado 005 de FOP, obtido de plantas de maracujazeiro amarelo com sintomas típicos da fusariose. O isolado pertence à micoteca do Laboratório de Fitopatologia da Embrapa Mandioca e Fruticultura, onde todos os experimentos foram conduzidos. Em teste de patogenicidade foi possível comprovar a capacidade do isolado em causar a doença em mudas de maracujazeiro. Para o *baseline*, experimento utilizado como base para os demais, os ensaios foram realizados também com o isolado 002,

pertencente à mesma micoteca. A partir de testes moleculares foi possível realizar a identificação dos isolados.

Baseline de microdisseminação de FOP e determinação de distância crítica

A microdisseminação de FOP foi determinada por meio de testes *in vitro* com gotas de ágar levemente espaçadas, seguindo a metodologia utilizada por Bailey et al. (2000). Inicialmente foram realizados os testes em branco, que tiveram como controle positivo o meio de cultura batata-dextrose-ágar (BDA) e como controle negativo o meio de cultura ágar-água (AA).

Gotas de BDA a 10 % e AA a 9%, com 3 mm de diâmetro, representando sítios de colonização, foram posicionadas nas distâncias de 2, 4, 6, 8, 10 e 12 mm, de centro a centro, em um arranjo triangular (Figura 1), em placas de Petri de 90 mm de diâmetro, com o uso de uma pipeta de repetição. As distâncias entre os sítios foram individuais nas placas de Petri, correspondendo a diferentes tratamentos. Para se obter o arranjo triangular, foi utilizada uma grade hexagonal como molde para cada distância. Na gota central de cada placa foi depositado um fragmento de hifas retirado da extremidade de uma colônia de FOP 005 cultivada por sete dias em meio de cultura BDA. Para evitar o ressecamento do meio, papel filtro umedecido com água destilada estéril foi colocado nas tampas de cada placa de Petri. As placas foram seladas e incubadas em estufa (BOD) a $23 \pm 2^\circ \text{C}$, no escuro, e foram avaliadas com o auxílio de um microscópio estereoscópico (ampliação $\times 40$). A colonização das gotas pelo fungo foi observada diariamente registrando-se a quantidade e a posição das gotas colonizadas, até que um dos tratamentos alcançasse as bordas das placas de Petri. O mesmo procedimento foi realizado com o isolado 002.

O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado, com 10 repetições para cada distância. Para se determinar limites de disseminação invasiva e não invasiva de FOP foi aplicada a teoria da percolação. Para estimar a distância crítica para a probabilidade crítica de percolação ($P_c=0,35$) foram construídos perfis de probabilidade de colonização com as distâncias entre os sítios colonizados e não colonizados. A probabilidade de colonização foi definida como a razão entre o número de sítios colonizados e o número de sítios disponíveis em cada placa de Petri.

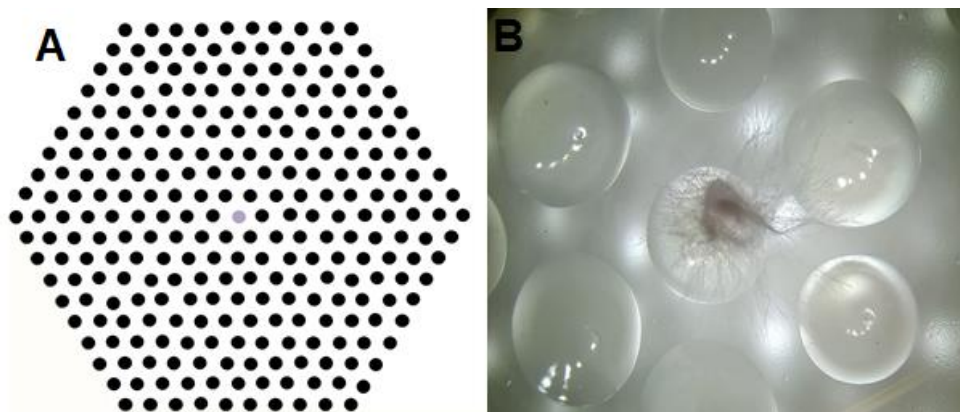


Figura 1. Representação esquemática das gotas de ágar em um arranjo triangular (A) e visualização da microdisseminação de *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae* em microscópio estereoscópico (B).

Influência de diferentes fatores ambientais na microdisseminação de *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae*

Meios de cultura BDA e AA foram modificados para avaliação da influência de fatores ambientais na microdisseminação de FOP. Cada experimento foi analisado conforme a metodologia de gotas de ágar usada no *baseline* de microdisseminação, com 10 repetições para cada distância.

pH

Meio de cultura BDA a 10% de ágar foi preparado em volumes de 100 mL, com pH ajustado para os níveis de 4,5, 5,5, 6,5, 7,5 e 8,5 através do uso de soluções de 1 M de hidróxido de sódio (NaOH) e ácido clorídrico (HCl). O meio de cultura foi preparado em duplicata para cada tratamento e após autoclavagem foi realizado um novo ajuste, pois houve alteração nos níveis de pH após o procedimento de esterilização do meio.

Para o novo ajuste do pH, um frasco de cada tratamento permaneceu em câmara de fluxo laminar e o outro seguiu para o pHmetro. Após o ajuste do pH, os mesmos volumes de NaOH e HCl foram adicionados aos meios de cultura que permaneceram na câmara de fluxo laminar. Esse procedimento teve como objetivo evitar a contaminação do meio de cultura.

Fontes de nitrogênio

Meio de cultura BDA a 10 % de ágar foi modificado com três fontes de nitrogênio inorgânico: sulfato de amônio, nitrato de cálcio e ureia, nos níveis de 50, 150 e 250 mg.L⁻¹ de nitrogênio em cada composto. As fontes de nitrogênio foram adicionadas ao meio de cultura BDA após a sua autoclavagem a partir de uma solução estoque de 200 mg.mL⁻¹, previamente filtrada em membrana Millipore.

Potencial osmótico

Meio de cultura BDA a 10% de ágar foi alterado com cloreto de potássio (KCl) em concentrações adequadas antes de sua esterilização para produzir potenciais osmóticos de -0,8, -1,8, -2,8, -3,8, -4,8 e -8,8 Mpa (Tabela 1). Para o cálculo das concentrações do soluto foi usado o *software* SPMM - *Solute potential and molar-molal - g solute / g water interconversion* (MICHEL; RADCLIFFE, 1995). O potencial osmótico foi calculado com a adição do potencial osmótico do meio de cultura BDA não alterado, igual a -0,3 MPa (SOMMERS et al.,1970).

Tabela 1. Doses em gramas de KCl utilizado em 100 mL de meio de cultura BDA.

Potencial osmótico (Mpa)	KCl (g)
-0,8	0,82
-1,8	2,49
-2,8	4,15
-3,8	5,78
-4,8	7,38
-8,8	13,41

Materiais vegetais

Para a realização desse experimento foram utilizadas folhas de maracujá amarelo (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa*), mandioca brava (*Manihot utilisima*), mandioca mansa (*Manihot dulcis*), brócolis (*Brassica oleracea* var. *italica*), repolho (*Brassica oleracea* var. *capitata*) e couve (*Brassica oleracea*).

As folhas dos materiais vegetais foram fragmentadas com auxílio de uma tesoura, e, em seguida, desinfestadas em câmara de fluxo laminar, com álcool

70% e hipoclorito de sódio a 0,5%, por 1 minuto cada, seguindo-se por três lavagens consecutivas em água destilada estéril, para retirada dos resíduos.

Posteriormente, as folhas fragmentadas e desinfestadas foram trituradas com nitrogênio líquido, obtendo-se 5 g de cada material vegetal que foram adicionados em 100 mL do meio de cultura AA a 9% após autoclavagem (Figura 2).

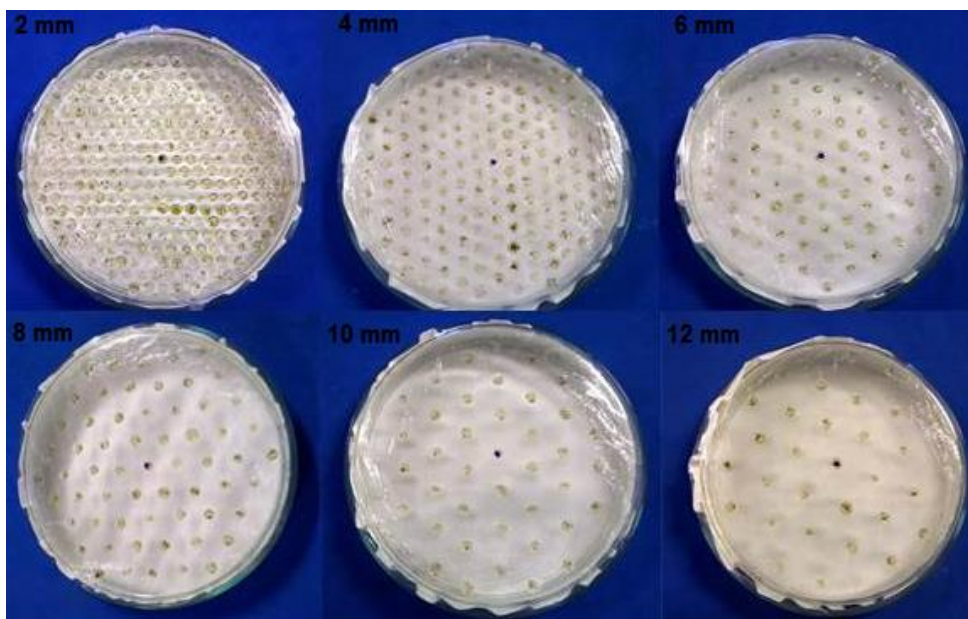


Figura 2. Gotas de ágar com materiais vegetais posicionadas nas distâncias de 2, 4, 6, 8, 10 e 12 mm, respectivamente.

Influência da heterogeneidade na microdisseminação de FOP

O ensaio de heterogeneidade se deu a partir de sítios de BDA a 10% de ágar e AA a 9% em proporções diferentes na mesma placa de Petri. O experimento foi realizado com 75, 50 e 25 % de gotas de BDA (Figura 3), completando-se o restante com gotas de AA. As gotas foram dispostas aleatoriamente nas placas de Petri. Para isso foram identificadas através de coordenadas geográficas e posteriormente, submetidas a um sorteio.

As gotas de ágar com 3 mm de diâmetro foram dispostas em placas de Petri de 90 mm de diâmetro, nas distâncias de 2, 4, 6, 8, 10 e 12 mm, seguindo-se a metodologia utilizada para os experimentos anteriores, com 10 repetições para cada distância.

A análise do experimento também seguiu o *baseline* de microdisseminação, com determinação de distâncias críticas a partir da construção de perfis de probabilidade de colonização.

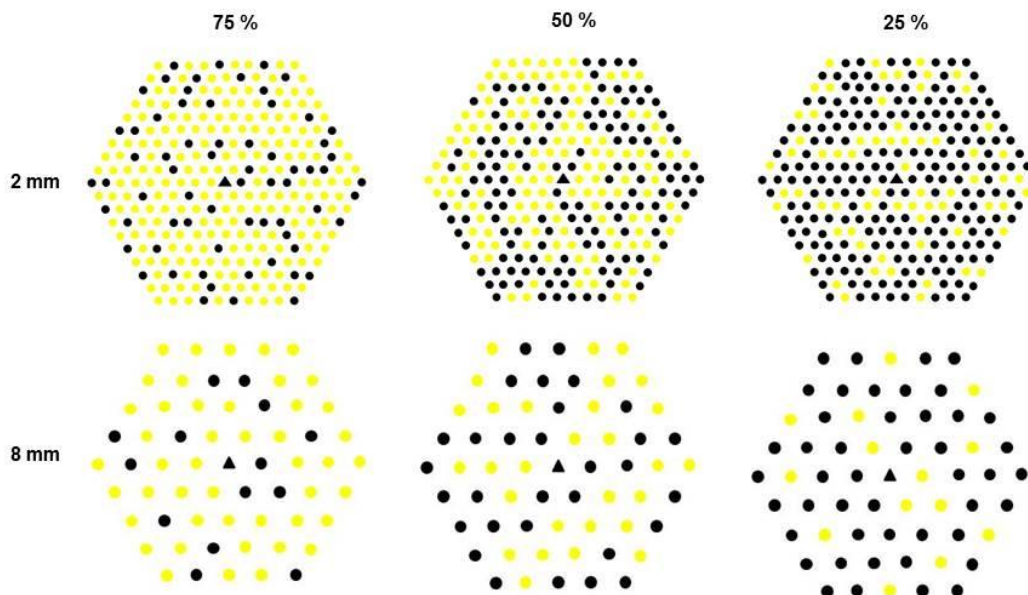


Figura 3. Esquema de gotas de ágar distribuídas em uma estrutura triangular na proporção de 75%, 50% e 25% das gotas com BDA (coloração amarela) nas distâncias de 2 mm e 8 mm.

Análise estatística

Modelos matemáticos foram ajustados às equações de regressão não linear, com auxílio do software Table-Curve 2D v. 5.01 (JANDEL, 1991). A seleção do modelo matemático foi realizada dentro da família dos modelos sigmóides e os critérios para a sua aceitação ou rejeição foram (i) alto coeficiente de determinação, (ii) simplicidade matemática e (iii) ausência de padrões nos gráficos de resíduos.

Os modelos matemáticos selecionados foram comparados com o modelo logístico utilizado por Bailey et. al (2000), usado como base para a elaboração deste trabalho, cuja equação é $P = a/(1 + \exp(b(r-c)))$, onde P equivale a probabilidade de colonização dos sítios, r corresponde a distância entre os mesmos e a , b , c correspondem a diferentes parâmetros.

RESULTADOS

Baseline de microdisseminação de FOP e determinação de distância crítica

O modelo matemático escolhido foi o LDR (Modelo Logístico de Resposta à Doses) com o limite 1 no parâmetro altura de transição. A equação equivalente a esse modelo é $y = a/(1 + ((x/b))^c)$, onde y corresponde a probabilidade de colonização, x corresponde a distância entre os sítios e a , b , c correspondem aos parâmetros altura de transição, centro da transição e largura da transição. A seleção desse modelo se deu dentro da família dos modelos sigmóides, tomando como critérios para a sua aceitação ou rejeição o valor de R^2 e a ausência de padrões nos gráficos de resíduos.

Os experimentos foram avaliados até o 8º dia, quando o fungo alcançou as bordas das placas de Petri no tratamento com meio de cultura BDA. Os perfis de colonização demonstraram que houve um decaimento da probabilidade de colonização com o aumento das distâncias entre os sítios de colonização (Figura 4).

As distâncias críticas encontradas, associadas ao limite crítico de percolação ($P_c = 0,35$), foram de 4,31 e 6,39 mm, para sítios de AA e BDA, respectivamente (Figura 4). Em distâncias inferiores aos limites obtidos, a disseminação do fungo é considerada como invasiva e em distâncias superiores, sua disseminação é não invasiva. Nas distâncias em que a disseminação do fungo foi invasiva, observou-se a grande formação de manchas, que se estenderam até a borda do sistema no tratamento com BDA, existindo um acentuado crescimento de probabilidade de colonização com o aumento do tempo (Figura 5). Já para as distâncias superiores às distâncias críticas, as manchas formadas se restringiram a um pequeno espaço, não se espalhando até a borda do sistema, observando-se uma estabilização da probabilidade de colonização dos sítios antes do 8º dia de avaliação (Figura 5).

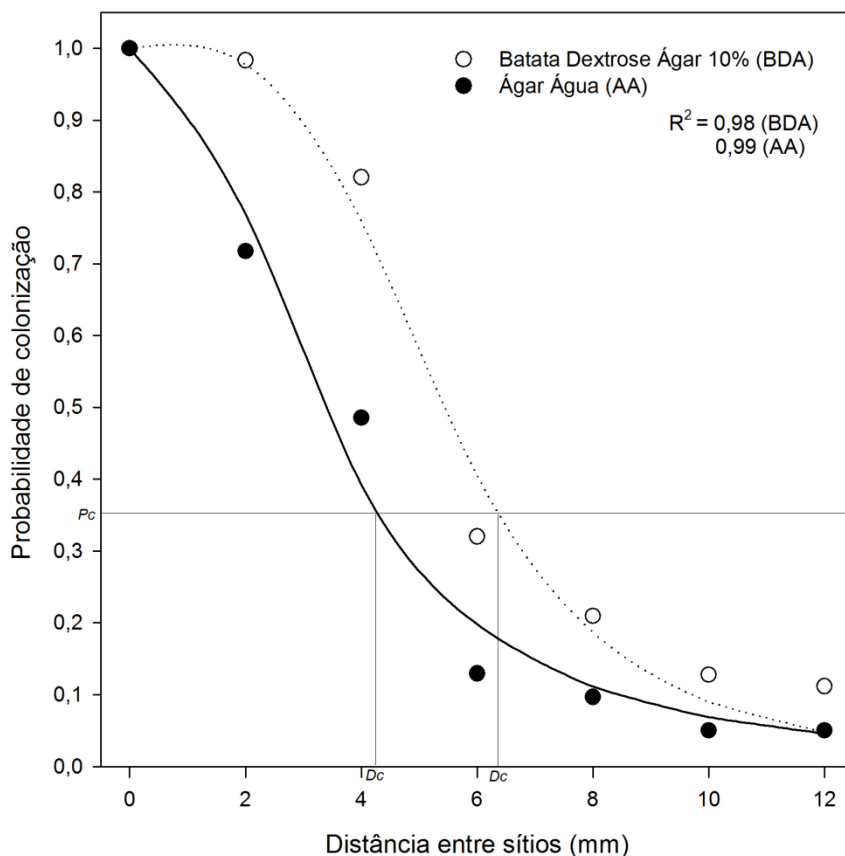


Figura 4. Perfis de probabilidade de colonização com as distâncias entre sítios colonizados e não colonizados de AA e BDA para o isolado 005 de *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae* e estimativa de distâncias críticas (D_c) para uma probabilidade crítica de percolação ($P_c = 0,35$). Os dados foram ajustados ao modelo Logístico de Respostas à Doses (LDR), cujas equações obtidas foram $Y = 1/(1 + ((x/3,32))^{2,36})$ e $Y = 1/(1 + ((x/5,42))^{3,78})$, para os tratamentos com AA e BDA, respectivamente.

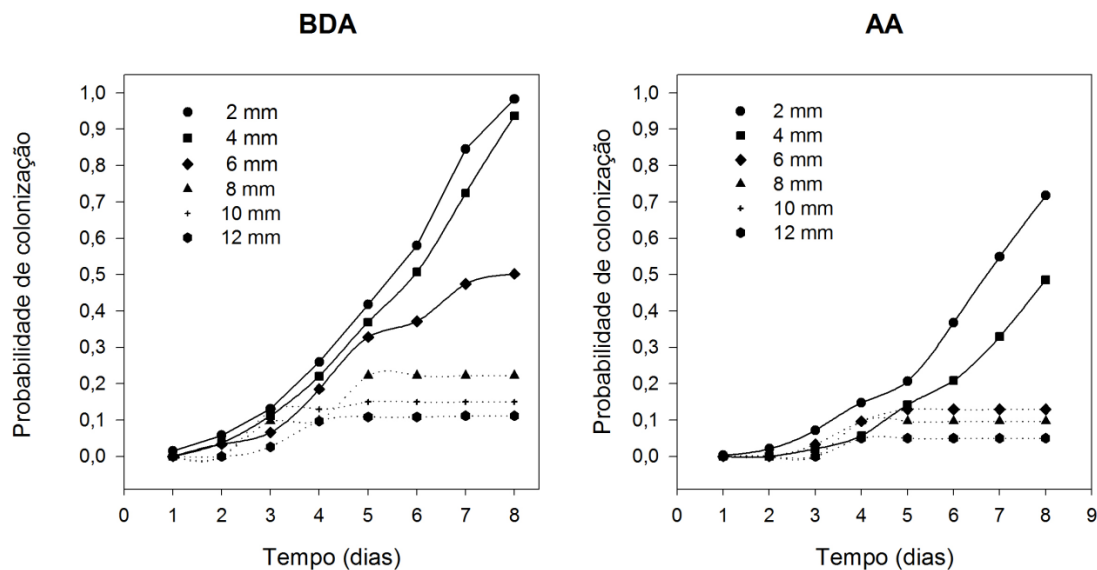


Figura 5. Relação da probabilidade de colonização de sítios de BDA e AA com o tempo (dias) para as diferentes distâncias (mm). As linhas sólidas representam a disseminação invasiva e as linhas pontilhadas representam a disseminação não invasiva de *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae*. Os resultados para a distância de 10 mm no tratamento com AA coincidiram com os resultados para a distância de 12 mm, ocorrendo, dessa forma, sobreposição da curva.

Os resultados obtidos com o isolado 002, por sua vez, apresentaram-se diferentes aos obtidos com o isolado 005 quando foi utilizado o controle negativo. As distâncias críticas foram de 2,82 e 7,11 mm para sítios de AA e BDA, respectivamente (Figura 6). Essa diferença entre os dois isolados também pode ser observada ao se considerar o parâmetro b , correspondente a distância de transição entre as distâncias invasivas e não invasivas quando há colonização de 50 % dos sítios presentes (Figura 7).

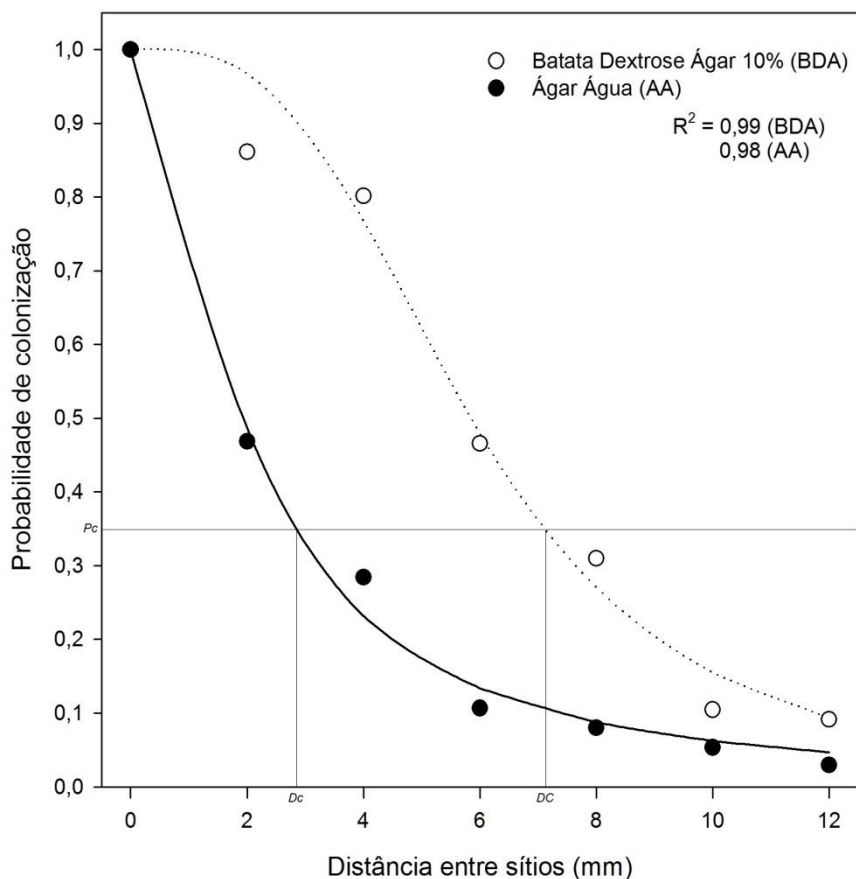


Figura 6. Perfis de probabilidade de colonização com as distâncias entre sítios colonizados e não colonizados de AA e BDA para o isolado 002 de *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae* e estimativa de distâncias críticas (D_c) para uma probabilidade crítica de percolação ($P_c = 0,35$). Os dados foram ajustados ao modelo Logístico de Respostas à Doses (LDR), cujas equações obtidas foram $Y = 1/(1 + ((x/1,93))^{1,65})$ e $Y = 1/(1 + ((x/5,84))^{3,16})$, para os tratamentos com AA e BDA, respectivamente.

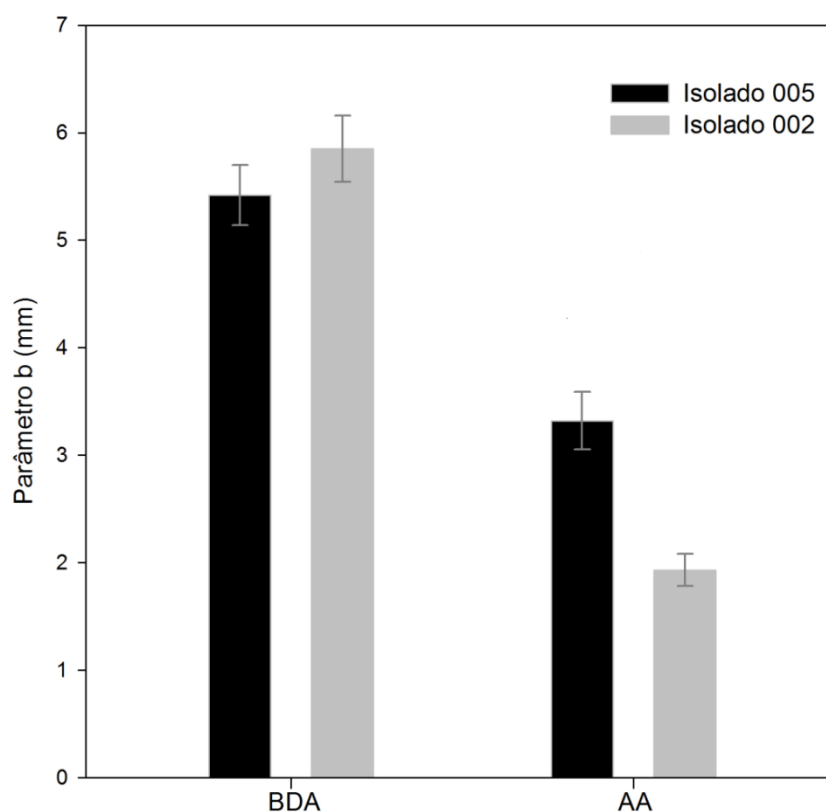


Figura 7. Relação entre o parâmetro b (centro da transição) e os controles positivo e negativo (BDA e AA) para os isolados 005 e 002 de *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae*, com indicação do erro padrão ao se considerar o limite de confiança de 95%.

Influência de diferentes fatores ambientais na microdisseminação de FOP

Para a análise dos dados dos experimentos com fatores ambientais foram utilizados os dados até o 8º dia de colonização dos sítios de ágar modificados, tomando como base o controle positivo representado pelo BDA a 10 % de ágar.

pH

Os perfis de probabilidade de colonização para sítios de ágar em diferentes níveis de pH mostram que, assim como nos controles positivo e negativo, houve um decaimento da probabilidade de colonização dos sítios com o aumento da distância entre eles. O aumento do pH favoreceu um maior deslocamento das curvas para a direita e maior colonização dos sítios de ágar pelo patógeno. As distâncias críticas para a probabilidade crítica de percolação ($P_c = 0,35$) nos níveis de pH de 4,5, 5,5, 6,5, 7,5 e 8,5 foram de 4,76, 5,38, 6,55, 6,73 e 8,15 mm, respectivamente (Figura 8), existindo uma tendência de aumento das distâncias críticas com o aumento dos níveis de pH (Figura 9).

Ao se considerar o parâmetro b percebe-se semelhança com os resultados encontrados para a probabilidade crítica de percolação, observando-se que os níveis de pH mais alcalinos favoreceram a microdisseminação do patógeno (Figura 10).

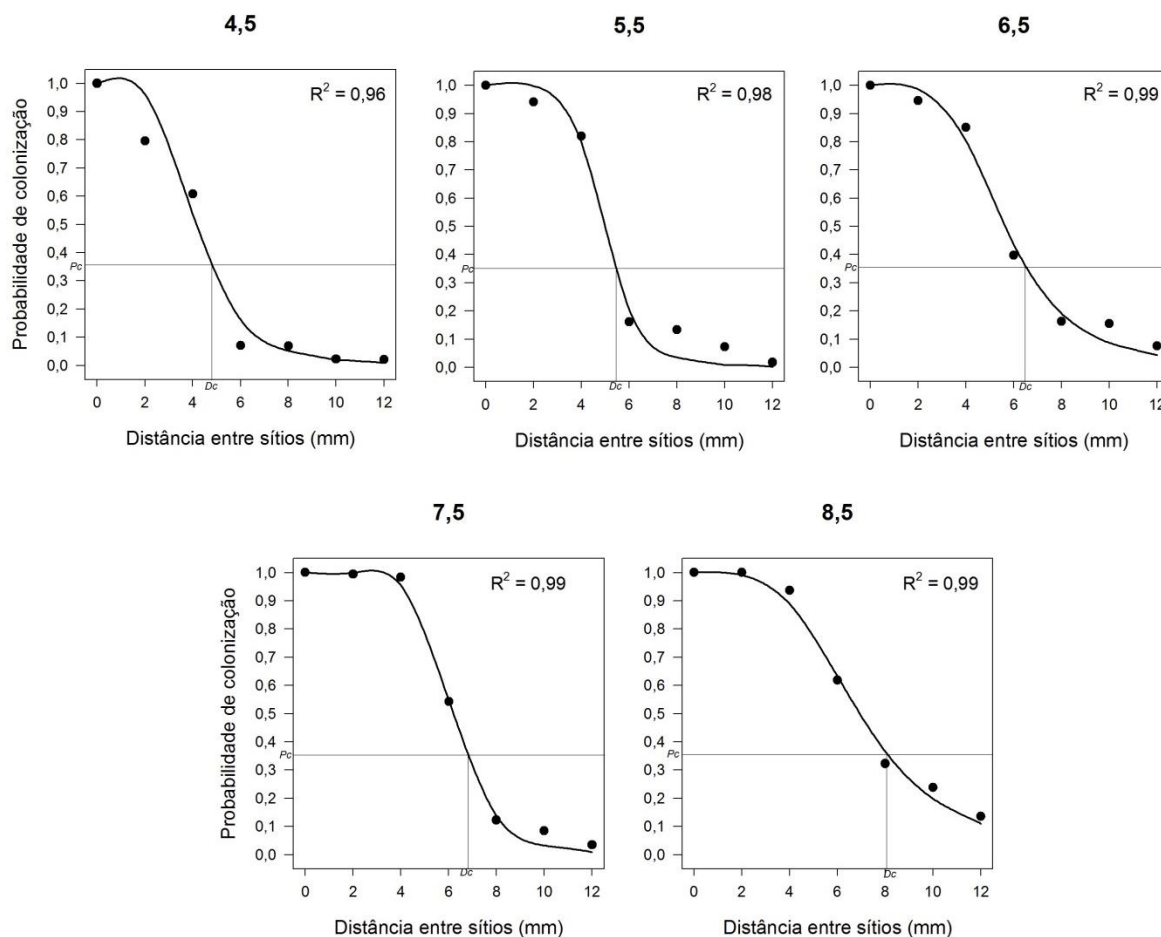


Figura 8. Perfis de colonização de *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae* 005 para sítios de ágar em diferentes níveis de pH, com estimativa de distâncias críticas (D_c) associadas à probabilidade crítica de percolação ($P_c = 0,35$). Os dados foram ajustados ao modelo Logístico de Respostas à Doses (LDR), cujas equações obtidas foram $Y = 1/(1 + ((x/4,14))^{4,41})$, $Y = 1/(1 + ((x/4,91))^{6,72})$, $Y = 1/(1 + ((x/5,63))^{4,10})$, $Y = 1/(1 + ((x/6,17))^{7,10})$ e $Y = 1/(1 + ((x/6,92))^{3,79})$ para os níveis de pH 4,5, 5,5, 6,5, 7,5 e 8,5, respectivamente.

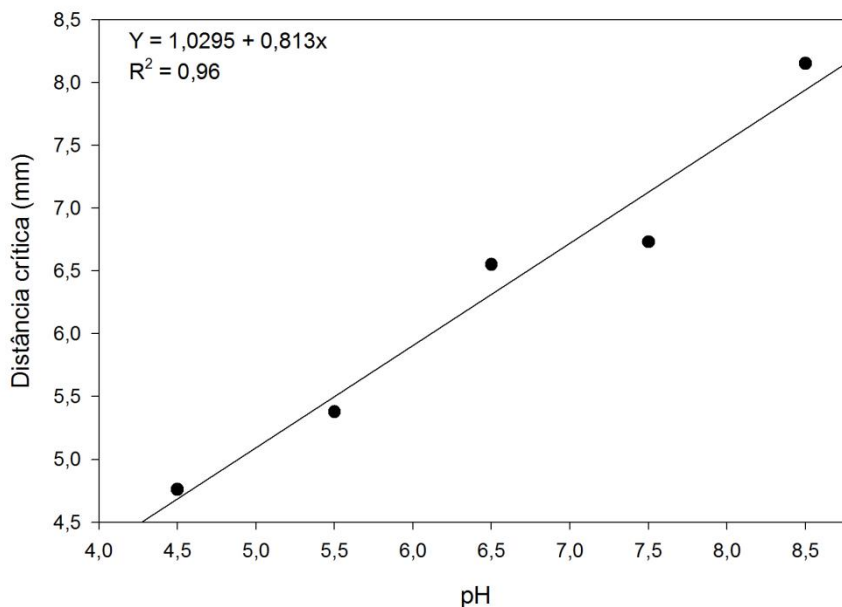


Figura 9. Relação entre as distâncias críticas e as diferentes faixas de pH.

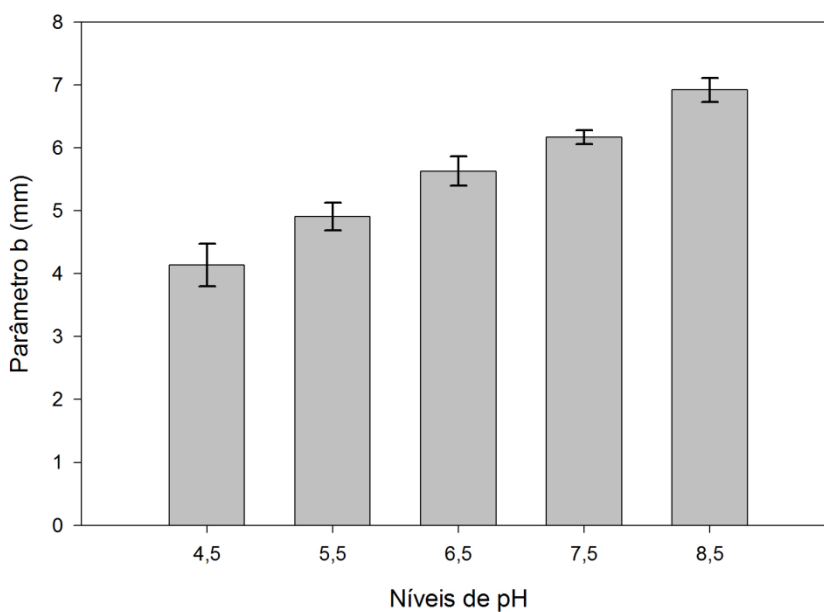


Figura 10. Relação entre o parâmetro b (centro da transição) e os diferentes níveis de pH, com indicação do erro padrão ao se considerar o limite de confiança de 95%.

Fontes de Nitrogênio

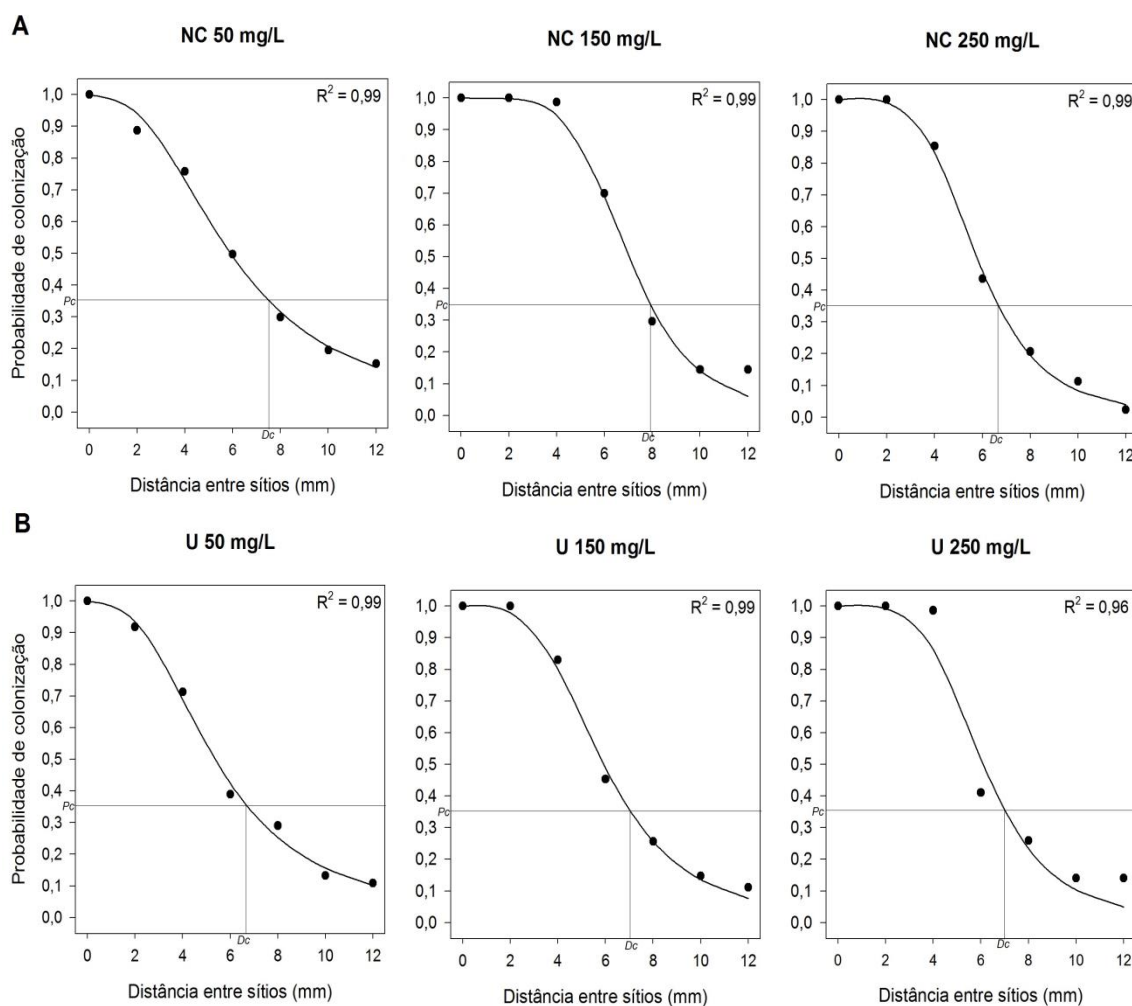
Os perfis de probabilidade de colonização de FOP em sítios de ágar modificados com diferentes fontes de nitrogênio inorgânico apresentaram comportamentos semelhantes, com redução da probabilidade de colonização dos sítios na medida em que ocorria o aumento da distância entre eles. No entanto,

houve diferença nas distâncias críticas nas diferentes fontes e concentrações utilizadas.

No tratamento com nitrato de cálcio a distância crítica para a probabilidade crítica de percolação ($P_c = 0,35$) foi de 7,53 mm na concentração de 50 mg/L, aumentando para 7,92 mm quando a concentração foi de 150 mg/L. Porém, na maior dosagem do composto (250 mg/L), houve uma redução da distância crítica para 6,67 mm (Figura 11A).

No ensaio com ureia como fonte de nitrogênio inorgânico não houve muita variação nas distâncias críticas quando se aumentou a dosagem do composto. As distâncias críticas para as concentrações de 50, 150 e 250 mg/L foram de 6,74, 7,00 e 7,03 mm, respectivamente (Figura 11B).

Já no tratamento com sulfato de amônio, as distâncias críticas foram de 7,56, 7,28 e 9,02 mm para as dosagens de 50, 150 e 250 mg/L, respectivamente (Figura 11C).



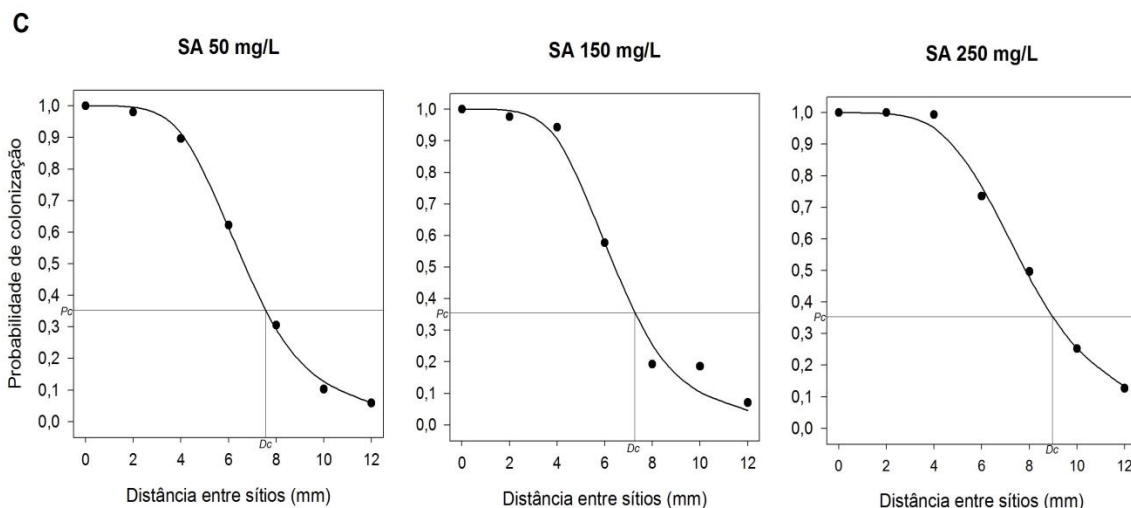


Figura 11. Perfis de colonização de *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae* 005 para sítios de ágar modificados com nitrato de cálcio (NC), sulfato de amônio (SA) e ureia (U) em três concentrações diferentes e estimativas de distâncias críticas (D_c) associadas à probabilidade crítica de percolação ($P_c = 0,35$). Os dados foram ajustados ao modelo Logístico de Respostas à Doses (LDR), cujas equações obtidas foram $Y = 1/(1 + ((x/5,91))^{2,55})$, $Y = 1/(1 + ((x/7,02))^{5,10})$, $Y = 1/(1 + ((x/5,79))^{4,37})$, $Y = 1/(1 + ((x/5,36))^{2,71})$ e $Y = 1/(1 + ((x/5,93))^{3,54})$, $Y = 1/(1 + ((x/6,10))^{4,36})$, $Y = 1/(1 + ((x/6,63))^{4,69})$, $Y = 1/(1 + ((x/6,40))^{4,82})$, $Y = 1/(1 + ((x/7,84))^{4,44})$, para os tratamentos com NC 50, NC 150, NC 250, U 50, U 150, U 250, SA 50, SA 150 e SA 250 mg/L, respectivamente.

Ao se considerar o parâmetro b , é possível perceber que o sulfato de amônio na maior dosagem estudada foi o composto de nitrogênio inorgânico que mais favoreceu a microdisseminação do patógeno, com uma distância de transição de 7,84 mm (Figura 12).

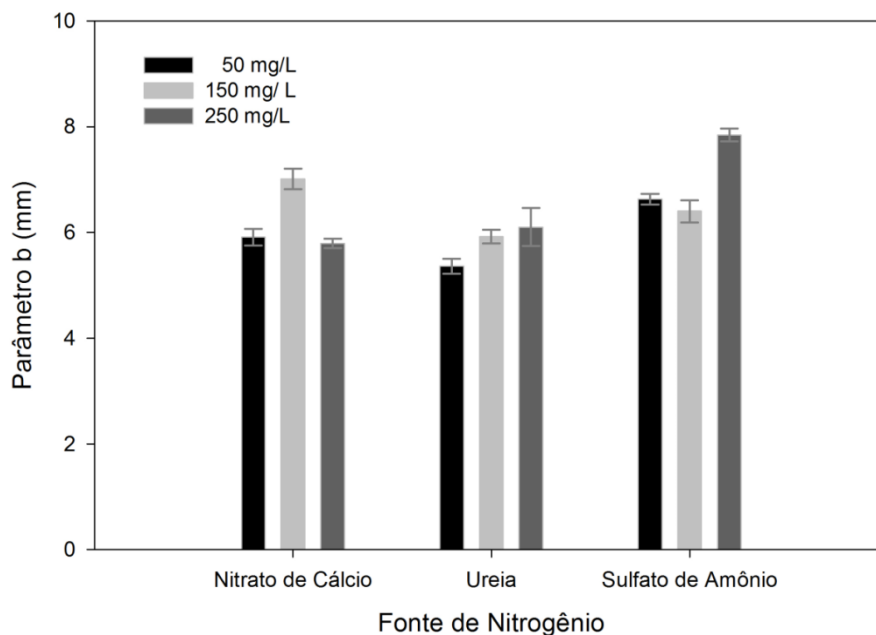


Figura 12. Relação entre o parâmetro b (centro da transição) e as fontes de nitrogênio inorgânico, com indicação do erro padrão ao se considerar o limite de confiança de 95%.

Potencial osmótico

A colonização dos sítios de ágar decresceu com a redução dos potenciais osmóticos. As distâncias críticas para $P_c = 0,35$ foram de 6,50, 5,18, 1,79, 1,14 e 1,12 mm para os potenciais de -0,8, -1,8, -2,8, -3,8 e -4,8 Mpa, respectivamente (Figura 13), observando-se uma tendência de redução da distância crítica com a redução dos potenciais osmóticos (Figura 14).

Os potenciais osmóticos de -0,8 e -1,8 Mpa favoreceram o crescimento invasivo do patógeno. No entanto, em potenciais inferiores a estes a probabilidade de colonização dos sítios foi inferior a 0,35, mesmo quando a distância entre os sítios foi de 2 mm. No potencial osmótico de -8,8 Mpa não houve colonização dos sítios de ágar, não sendo possível a determinação de uma distância crítica.

Considerando-se a probabilidade de colonização de 50 % dos sítios de ágar, percebe-se que nos menores potenciais osmóticos não houve colonização dessa porcentagem dos sítios nas distâncias estudadas, não havendo diferença entre os potenciais osmóticos de -3,8 e -4,8 Mpa (Figura 15).

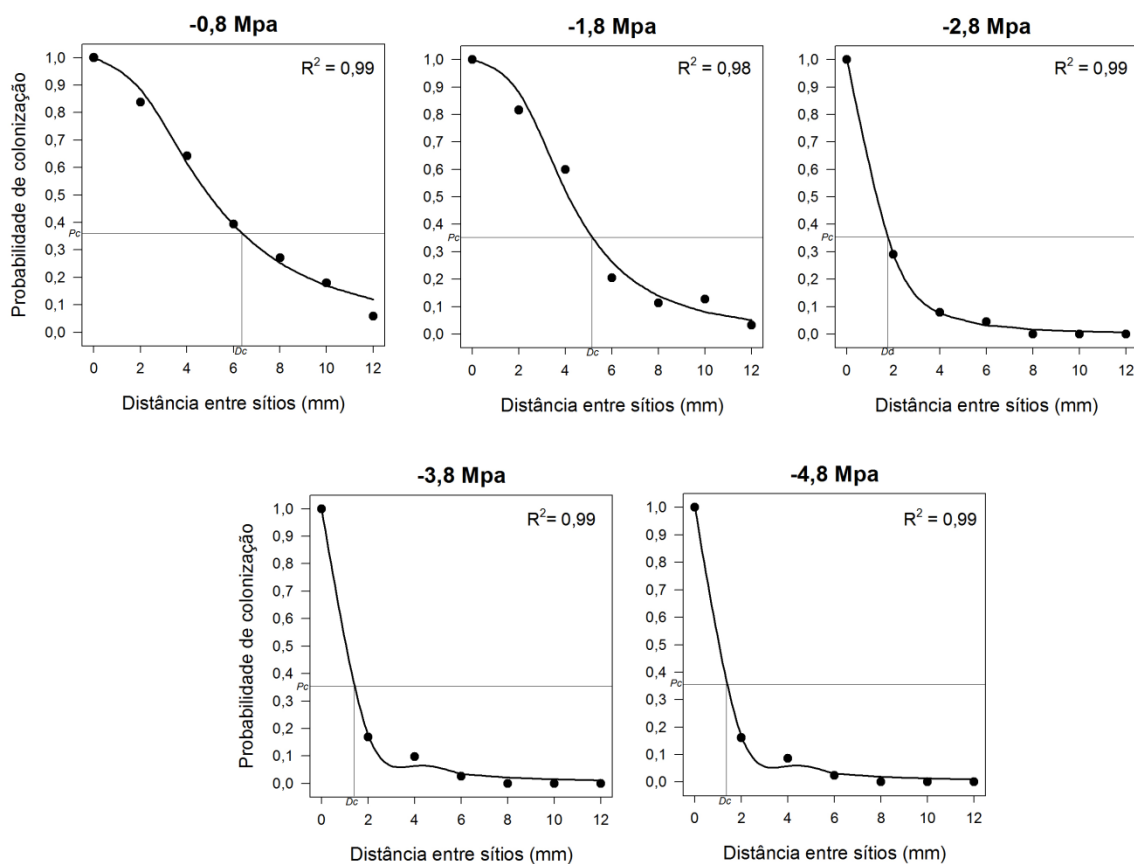


Figura 13. Perfis de colonização de *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae* 005 para sítios de ágar em diferentes potenciais osmóticos, com estimativa de distâncias críticas (D_c) associadas à probabilidade crítica de percolação ($P_c = 0,35$). Os dados foram ajustados ao modelo Logístico de Respostas à Doses (LDR), cujas equações obtidas foram $Y = 1/(1 + ((x/6,06))^{3,56})$, $Y = 1/(1 + ((x/4,13))^{2,75})$, $Y = 1/(1 + ((x/1,36))^{2,32})$, $Y = 1/(1 + ((x/0,78))^{1,65})$ e $Y = 1/(1 + ((x/0,78))^{1,70})$, para os potenciais osmóticos de -0,8, -1,8, -2,8, -3,8 e -4,8 Mpa, respectivamente.

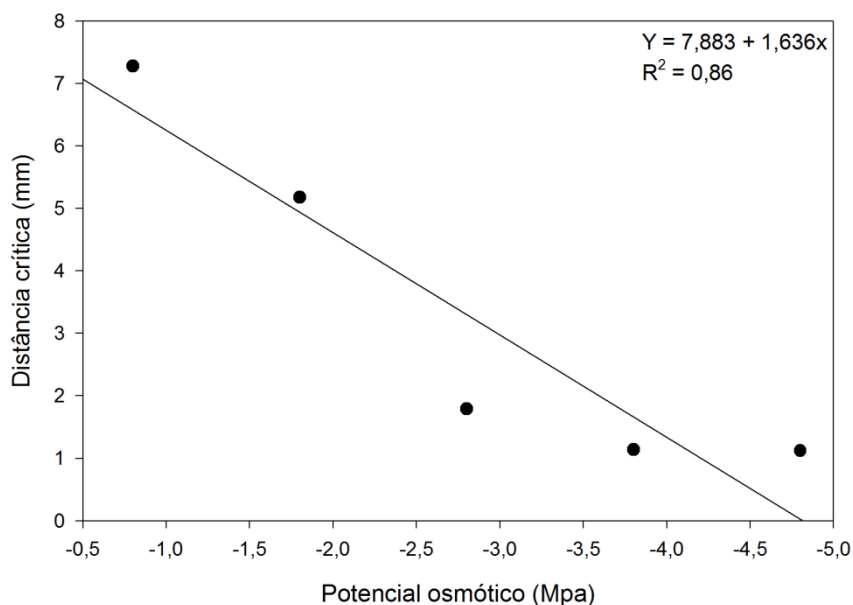


Figura 14. Relação entre as distâncias críticas e os diferentes potenciais osmóticos.

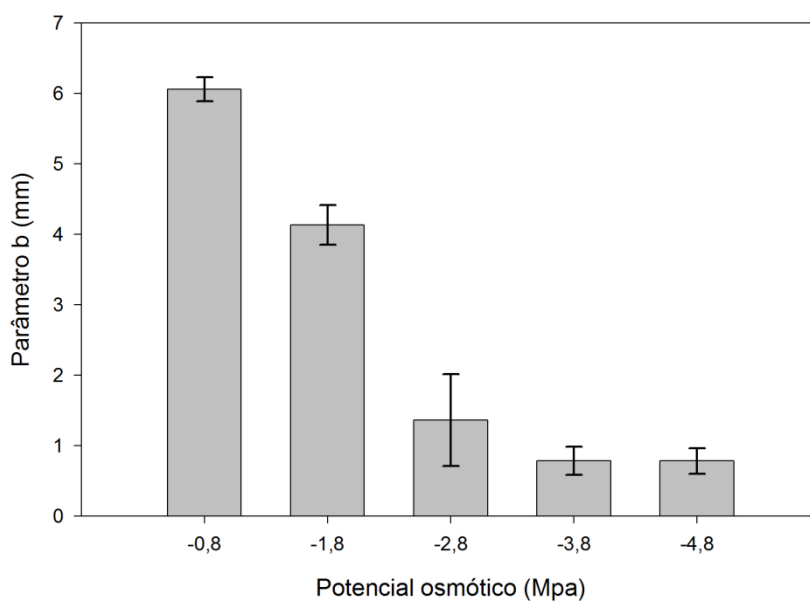


Figura 15. Relação entre o parâmetro b (centro da transição) e os potenciais osmóticos, com indicação do erro padrão ao se considerar o limite de confiança de 95%.

Materiais vegetais

Os perfis de probabilidade de colonização para todos os materiais vegetais foram semelhantes aos demais experimentos, com redução das probabilidades de colonização dos sítios quando se aumentava as distâncias entre eles. As distâncias críticas foram de 5,63, 7,22, 7,70, 6,54, 7,89 e 7,10 mm para os

materiais vegetais maracujá amarelo, mandioca brava, mandioca mansa, couve, brócolis e repolho, respectivamente (Figura 16).

Os resultados observados com o parâmetro b mostram que os seis materiais vegetais avaliados proporcionaram resultados semelhantes, não havendo diferença entre os tratamentos (Figura 17).

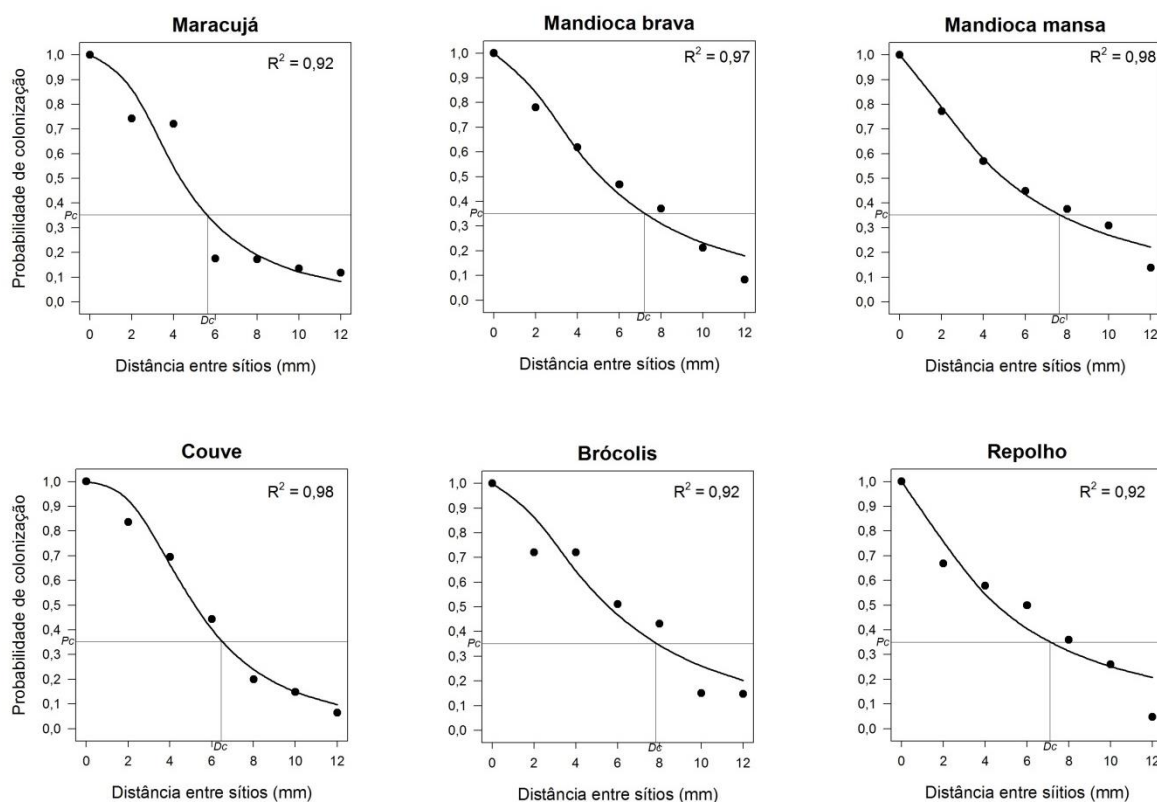


Figura 16. Perfis de colonização de *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae* 005 para sítios de ágar modificados com diferentes materiais vegetais e estimativas de distâncias críticas (D_c) associadas à probabilidade crítica de percolação ($P_c = 0,35$). Os dados foram ajustados ao modelo Logístico de Respostas à Doses (LDR), cujas equações obtidas foram $Y = 1/(1 + ((x/4,33))^{2,36})$, $Y = 1/(1 + ((x/5,10))^{1,78})$, $Y = 1/(1 + ((x/5,00))^{1,43})$, $Y = 1/(1 + ((x/5,17))^{2,65})$, $Y = 1/(1 + ((x/5,60))^{1,80})$ e $Y = 1/(1 + ((x/4,54))^{1,38})$ para os materiais vegetais maracujá amarelo, mandioca brava, mandioca mansa, couve, brócolis e repolho, respectivamente.

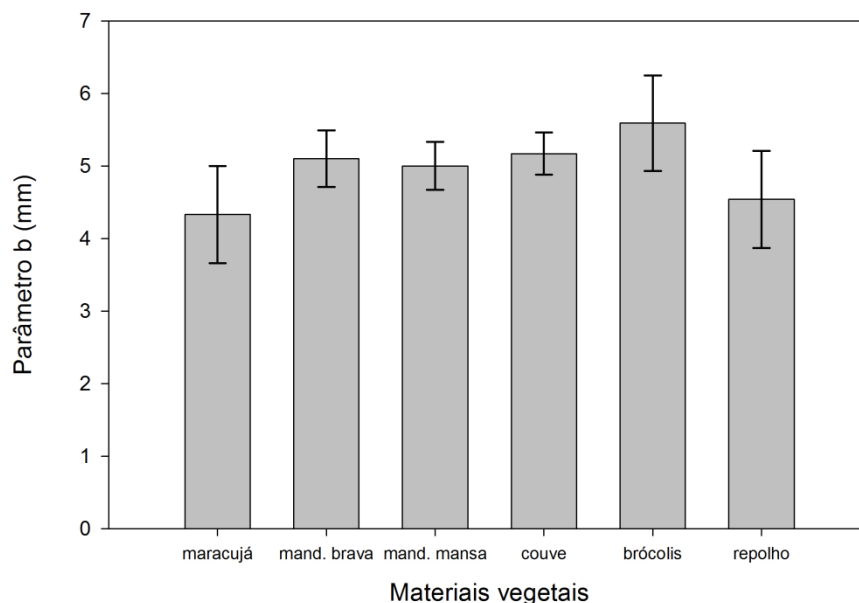


Figura 17. Relação entre o parâmetro b (centro da transição) e os materiais vegetais maracujá amarelo, mandioca brava, mandioca mansa, couve, brócolis e repolho, com indicação do erro padrão ao se considerar o limite de confiança de 95%.

Influência da heterogeneidade na microdisseminação de *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae*

Os perfis de colonização apresentaram formato sigmoidal, com maior redução da probabilidade de colonização dos sítios nos tratamentos mais heterogêneos, ou seja, nos tratamentos com menos sítios de BDA disponíveis. As distâncias críticas foram de 7,29, 6,39 e 4,23 mm, para os tratamentos compostos por 75%, 50% e 25% de sítios de BDA, nesta ordem, demonstrando que em ambientes mais heterogêneos a capacidade de invasão do patógeno é reduzida (Figura 18).

O número cumulativo de sítios colonizados em função do tempo (Figura 19) se reduziu nos ambientes mais heterogêneos quando as distâncias entre os sítios eram menores (2, 4 e 6 mm). No entanto, para distâncias superiores a 6 mm, o tratamento com 75% de sítios de BDA favoreceu uma maior colonização dos sítios presentes na placa, ao se comparado com o controle positivo, constituído por 100 % de sítios de BDA, o que influenciou em uma distância crítica maior no tratamento com 75% de sítios de BDA. O mesmo foi visto quando se levou em consideração o parâmetro b, que demonstra a superioridade do tratamento com 75% de sítios disponíveis em relação à testemunha (Figura 20).

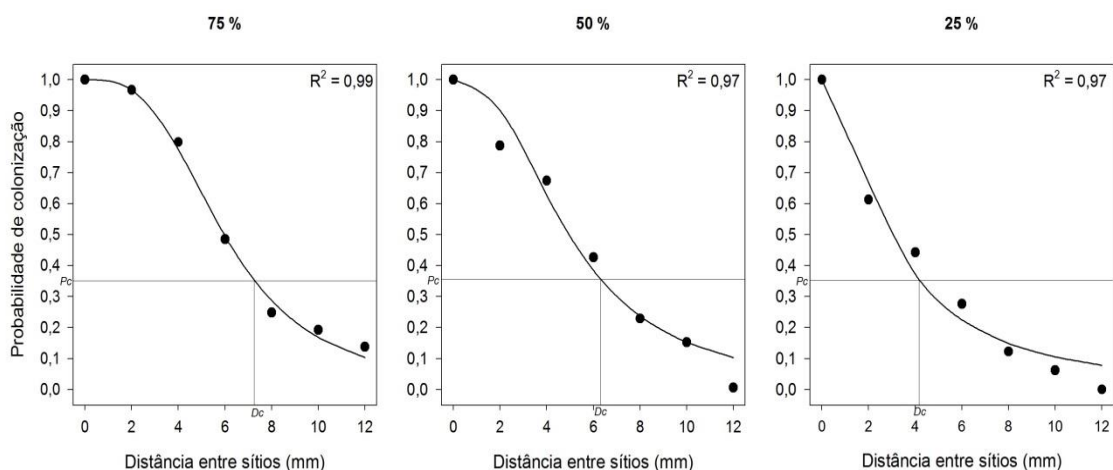


Figura 18. Perfis de colonização de *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae* 005 em lattice triangular com 75%, 50% e 25% dos sítios compostos por BDA e estimativas de distâncias críticas (D_c) associadas à probabilidade crítica de percolação ($P_c = 0,35$). Os dados foram ajustados ao modelo Logístico de Respostas à Doses (LDR), cujas equações obtidas foram $Y = 1/(1 + ((x/5,97))^{3,09})$, $Y = 1/(1 + ((x/4,96))^{2,44})$, $Y = 1/(1 + ((x/2,98))^{1,77})$, para os tratamentos com 75%, 50% e 25% de sítios de BDA, respectivamente.

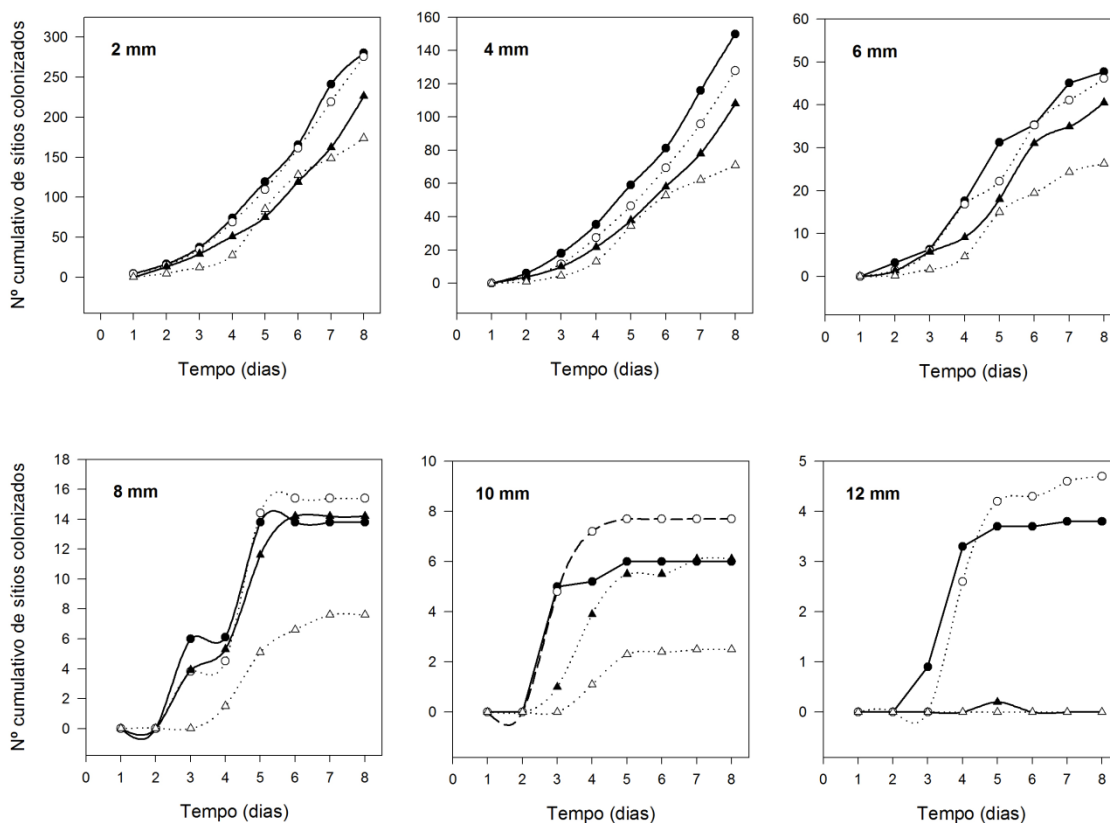


Figura 19. Dinâmica temporal da disseminação de *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae* em populações com percentuais de 100 % (círculo preenchido), 75% (círculo em branco), 50% (triângulo preenchido) e 25% (triângulo em branco) de sítios constituídos por BDA a 10% de ágar distribuídos aleatoriamente em lattice triangular.

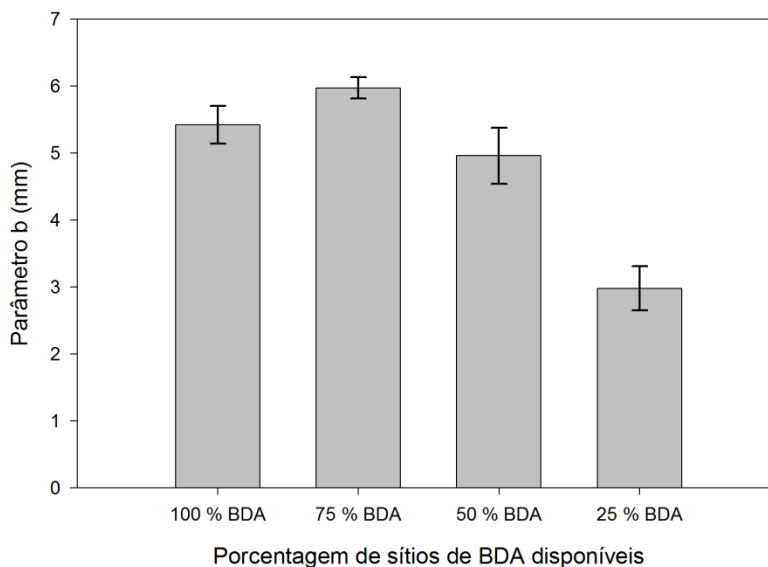


Figura 20. Relação entre o parâmetro b (centro da transição) e a porcentagem de sítios de BDA disponíveis nas placas de Petri, com indicação do erro padrão ao se considerar o limite de confiança de 95%.

DISCUSSÃO

Os modelos matemáticos são representações da realidade de forma simplificada, por meio de expressão matemática. Diferentes modelos matemáticos foram testados, dentre eles o modelo logístico utilizado por Bailey et al. (2000) em estudo de invasão saprofítica do fungo *R. solani* em um sistema composto por sítios de ágar. No entanto, outro modelo matemático se ajustou melhor às curvas obtidas no experimento de *baseline*, o LDR, escolhido então para esse trabalho. O LDR é um modelo não linear, adequado quando a variável independente é representada por dosagem de algo. No caso do estudo em questão, a variável independente foi constituída por diferentes distâncias, permitindo também o ajuste do modelo.

A teoria da percolação, aplicada a esse trabalho, demonstra como a alteração de sítios disponíveis pode afetar a sua colonização. Os perfis de colonização permitem identificar uma distância crítica de disseminação invasiva e não invasiva de fungos através de uma população de sítios de ágar. Dessa forma,

a disseminação invasiva do patógeno não depende da extensão do crescimento micelial observada no alcance das curvas nos perfis de colonização, sendo, em vez disso, associada a uma distância crítica correspondente a um limite crítico de probabilidade de colonização ($P_c = 0,35$) (BAILEY et al., 2000).

Os resultados obtidos no *baseline* de microdisseminação de FOP demonstraram que o estado nutricional de sítios influencia na microdisseminação do patógeno, em que sítios com maiores teores nutricionais possibilitam distâncias críticas maiores. O mesmo foi observado por Bailey et al. (2000), que encontraram distâncias críticas de 8,1 e 11,8 mm para *R. solani* para sítios de baixa e alta concentração nutricional. Por sua vez, em se tratando de valores numéricos, os resultados encontrados por esses autores foram superiores aos encontrados para FOP, indicando que *F. oxysporum* apresenta menor capacidade de microdisseminação que o fungo *R. solani*.

As distâncias críticas observadas para o isolado 002 de FOP foram diferentes para as encontradas com o isolado 005 no tratamento controle negativo, demonstrando que isolados diferentes do patógeno apresentam comportamentos diferentes. Tais resultados podem ser atribuídos à alta variabilidade existente entre isolados de FOP (MIRANDA; OLIVEIRA, 2001; SILVA et al., 2013; DARIVA et al., 2015), que pode se dar pela evolução do patógeno com potencial de se adaptar a diferentes situações.

Em sistemas naturais há grande variação no tamanho e estado nutricional de sítios não colonizados, assim como na disponibilidade dos mesmos. Pequenas diferenças nos espaços porosos do solo podem ter efeitos profundos sobre o crescimento saprofítico e expansão micelial de fungos a partir de um único sítio infectado (OTTEN et al., 1999). Sendo assim, a metodologia adotada se aplicou bem para o estudo de microdisseminação de FOP, permitindo a simulação de diferentes situações que influenciam no comportamento do patógeno, e, por meio da teoria da percolação e obtenção de distâncias críticas, permitiu a comparação dos resultados obtidos.

Os resultados obtidos demonstraram que diferentes fatores abióticos influenciam na microdisseminação de FOP, uns induzindo e outros inibindo a sua capacidade de invasão. No tocante ao pH, foi observado que o pH alcalino favorece a microdisseminação do patógeno. Esses resultados corroboram com o observado por Pinheiro (2015) em estudos de fatores de risco à incidência da

fusariose do maracujazeiro e estudos de crescimento micelial do patógeno sob diferentes faixas de pH. A autora relatou que valores altos de pH estavam correlacionados com a elevada incidência da doença no estado da Bahia, incluindo a região onde foi coletado o isolado 005 usado nos experimentos de microdisseminação. Foi relatado também que para o crescimento micelial do fungo houve uma tendência de aumento em sua taxa de crescimento com o aumento do pH.

Os resultados obtidos com pH, no entanto, diferem dos resultados relatados para a fusariose em outras culturas de interesse agrícola, como tomate, algodão e banana, em estudos de incidência e severidade, que indicam que o pH ácido favorece o desenvolvimento da doença e o pH alcalino prejudica o seu desenvolvimento (JONES; WOLTZ, 1969; CIA; SALGADO, 1997; FURTADO et al., 2009). Segundo Jones e Woltz (1969), a elevação no nível de pH limita a disponibilidade de micronutrientes como Fe, Mn e Zn, considerados essenciais para o desenvolvimento do patógeno. No entanto, considerando que esses micronutrientes também atuam na defesa da planta, a sua limitação pode torná-la mais suscetível ao patógeno. Em se tratando dos trabalhos com FOP, uma hipótese é a de que o patógeno tenha passado por um processo de adaptação ao pH alcalino. De acordo com Barnett e Hunter (1998), fungos da espécie *F. oxysporum* adaptam-se a uma ampla faixa de pH, uma vez que eles possuem a capacidade de modificar o pH do meio, sendo este fator dependente da composição do substrato, bem como da genética dos fungos imperfeitos. Segundo Carvalho et al. (2005), a capacidade que alguns fungos têm de se desenvolver em amplas faixas de pH está associada a presença de sistemas reguladores de pH que se expressam pela produção diferencial de enzimas e metabólitos extracelulares em função do meio.

Com relação às fontes de nitrogênio inorgânico, a maior distância crítica ocorreu com a utilização do sulfato de amônio na maior dosagem empregada. No entanto, não é possível afirmar que há evidências das fontes e dosagens de nitrogênio sobre a microdisseminação de FOP, uma vez que houve bastante variação nos resultados.

De acordo com o que tem sido relatado na literatura, a utilização de amônio tende a aumentar a incidência de doenças causadas por *F. oxysporum* (HUBER, 1994; ZAMBOLIM; VENTURA, 2012). Segundo Jones et al. (1990), este efeito é

atribuído a redução do pH do meio pela utilização do nitrogênio amoniacal. Entretanto, como foi visto nos resultados com os ensaios de pH, níveis ácidos não são favoráveis à microdisseminação de FOP, o que indica que outros fatores podem estar envolvidos, como por exemplo, uma adaptação do patógeno a esse fator ambiental, ou uma estratégia de forrageamento do patógeno em busca de recursos nutricionais.

Contrariamente ao que foi obtido em estudos anteriores com *F. oxysporum*, Pinheiro (2015) encontrou um resultado inverso em estudos de crescimento micelial e produção de esporos de FOP em diferentes fontes de nitrogênio inorgânico. Nos resultados obtidos pela autora o sulfato de amônio teve um efeito supressivo ao crescimento do patógeno e o nitrato de cálcio, por sua vez, teve efeito condutivo. Dessa forma, é necessário mais estudos com esse fator ambiental nas diferentes fases do ciclo de vida do patógeno para que se chegue a uma conclusão com mais clareza sobre a influência de diferentes fontes e dosagens de nitrogênio inorgânico sobre a doença.

Com relação ao potencial osmótico, a utilização do soluto não foi favorável ao patógeno, por causar redução da sua microdisseminação. Comparando-se com o controle positivo, composto pelo meio de cultura BDA, que apresenta potencial osmótico de -0,3 Mpa, houve redução das distâncias críticas a partir de potenciais osmóticos inferiores a -0,8 Mpa. De acordo com Subbarao et al. (1993), o baixo potencial osmótico reduz o crescimento dos fungos por aumentar suas taxas de respiração e desviar a energia para longe do seu crescimento.

Embora o maracujazeiro amarelo seja uma cultura exigente em água, alguns autores relatam que a mesma é moderadamente tolerante à salinidade (SOARES et al., 2002; CAVALCANTE et al., 2005; CRUZ et al., 2006). Segundo Ayers e Westcot (1991), o limite de tolerância de plantas à salinidade depende da concentração de sal em solução, do estágio de desenvolvimento das plantas, assim como do tempo de exposição das plantas às soluções salinas. De acordo com Hopkins (1999), a absorção de água pela planta e a turgescência celular são possíveis por meio do ajustamento osmótico, em que as plantas acumulam íons no vacúolo, ou solutos orgânicos de baixo peso molecular no citoplasma. Os resultados obtidos aqui sugerem que esse fator ambiental possa ser visto como uma alternativa para redução da fusariose do maracujazeiro, uma vez que baixos potenciais osmóticos são capazes de inibir a microdisseminação do agente causal

da doença. No entanto, também há a necessidade de mais estudos, levando em consideração as demais fases do ciclo das relações patógeno-hospedeiro.

Quanto aos materiais vegetais, todos os materiais avaliados, com exceção das folhas de maracujá amarelo, favoreceram a microdisseminação do patógeno, possibilitando distâncias críticas superiores ao controle positivo.

No campo tem se obtido sucesso com esses materiais vegetais associados à técnica de solarização, que permite o controle de fitopatógenos habitantes do solo, afetando a fase de sobrevivência (AMBRÓSIO et al., 2008; BASSETO, 2009). A incorporação de materiais vegetais associada à solarização do solo proporciona a retenção de compostos voláteis fungitóxicos, originados da rápida degradação do material orgânico incorporado pelo plástico utilizado e proporciona também uma rápida geração de atmosfera anaeróbica e o aumento da temperatura do solo (BUENO et al., 2008).

Plantas pertencentes à família Brassicaceae produzem compostos chamados de glucosinolatos, que ao sofrerem hidrólise pela atuação da enzima mirosinase, formam gases conhecidos como nitrilas, isotiocianatos e tiocianatos (MORRA, 2010). Esses gases apresentam potencial na inibição de patógenos do solo (KIRKEGAAR et al., 1996). Já as folhas de mandioca apresentam dois glicosídeos cianogênicos, a linamarina e a lotaustralina metil e a enzima linamarase, responsável pela hidrólise dos glicosídeos que, segundo Wong et al. (2011), possuem atividade fungicida.

Os resultados obtidos aqui, por sua vez, não demonstram a eficácia desses materiais vegetais na inibição de FOP, indicando que os mesmos foram condutivos à atividade saprofítica do patógeno, se tornando recursos disponíveis ao seu desenvolvimento, favorecendo a sua microdisseminação.

A incorporação de materiais vegetais ao solo pode ser capaz ou não de suprimir determinados patógenos. Trabalhos realizados com algumas espécies de brássicas, contrários ao que é relatado na maioria dos trabalhos desenvolvidos, demonstraram a capacidades desses materiais vegetais na condutividade de doenças causadas por *F. oxysporum*. A incorporação de couve nabiça ao solo, por exemplo, aumentou a população de *F. oxysporum* em campo de melancia (NJORGE et al., 2008). O mesmo foi visto quando houve a incorporação de variedades de mostarda (NJORGE et al., 2008; HIMMELSTEIN et al., 2014), que também aumentaram a população de *F. oxysporum* f. sp. *niveum*.

Diferentes fatores, como a alta temperatura e a condição de anaerobiose, contribuem para a inativação de fitopatógenos (WYLLIE et al., 1984). Quando há a incorporação de materiais orgânicos, a temperatura apresenta efeito direto sobre os patógenos, pois acelera a decomposição dos materiais, proporcionando a liberação de compostos voláteis. Quando não há cobertura plástica, os gases tóxicos liberados pelos patógenos são facilmente perdidos para a atmosfera, não exercendo efeito algum sobre os fitopatógenos (AMBRÓSIO et al., 2008). Como a temperatura utilizada para a condução desse experimento foi de 23° C e não houve cobertura plástica, a condição não foi ideal para que ocorresse a inibição do fungo, o que provavelmente favoreceu a perda dos compostos fungitóxicos por meio da volatilização.

Os valores altos de distâncias críticas obtidos com as folhas de couve, mandioca mansa, mandioca brava, brócolis e repolho podem ser atribuídos, também, à baixa relação C:N que esses materiais apresentam. Segundo Kiehl (1985), materiais orgânicos com baixa relação C:N podem favorecer o desenvolvimento de microrganismos, uma vez que há disponibilidade de um alto teor de nitrogênio em detrimento ao baixo teor de carbono, resultando na utilização de todo o carbono disponível e eliminação do excesso de nitrogênio na forma amoniacal, que pode ser favorável ao desenvolvimento do patógeno. Sendo assim, essa pode ser vista como uma explicação para os resultados obtidos com os materiais vegetais.

No que diz respeito aos estudos de heterogeneidade ambiental, foi visto que o tratamento com 75% de sítios de BDA proporcionou uma distância crítica superior ao tratamento com 100% de sítios de BDA, assim como maior distância alcançada pelo fungo ao se considerar o parâmetro b. Esse resultado pode ser explicado pela teoria do forrageamento ótimo (MacARTHUR; PIANKA, 1966).

A teoria do forrageamento ótimo é baseada em um balanço existente entre os custos e os benefícios das decisões comportamentais pelos indivíduos (TOWNSEND et al., 2006). O custo é determinado pelo tempo e gasto de energia e os benefícios são baseados em termos de ganho líquido de energia do recurso alimentar (RICKLEFS, 1990).

Os organismos vivos desenvolvem estratégias que aperfeiçoam sua eficiência de forrageio. De forma geral, eles buscam maximizar a assimilação de alimentos por unidade de tempo ou diminuir o tempo de forrageamento, ou seja,

diminuir o tempo necessário para suprir suas necessidades alimentares (RICKLEFS, 1990; KREBS; DAVIES, 1993).

A heterogeneidade dos ambientes influencia o comportamento de forrageamento das espécies (TOWNSEND et al., 2006; CHAVES; ALVES, 2010). Esse comportamento pode estar envolvido com a localização de manchas ou sítios proveitosos. Pode, ainda, representar as respostas dos forrageadores quando se encontram dentro de uma mancha, levando a uma mudança no padrão de busca após alcançar o recurso disponível e o abandono das manchas não-proveitosas com mais rapidez do que as manchas proveitosas (BEGON et al., 2006).

A superioridade do tratamento com 75% de sítios de BDA pode ser atribuída, então, a uma estratégia de forrageamento do patógeno. Por meio de energia endógena, o fungo se deslocou para os sítios mais próximos. Quando o sítio não era proveitoso, o tempo de permanência do patógeno no local foi curto, levando à busca de outros sítios através do crescimento micelial. O curto tempo de permanência do fungo nos sítios de AA permitiu que ele se deslocasse mais nas placas de Petri, em busca de sítios mais proveitosos. Como a quantidade de sítios de BDA nas placas era alta, o ganho de energia foi alto, permitindo que o patógeno se microdisseminasse pela placa de Petri. Já para os tratamentos com 50% e 25% de sítios de BDA, as distâncias críticas alcançadas foram menores. Esse fato provavelmente se deu ao gasto de energia realizado pelo fungo, não permitindo que o mesmo se deslocasse mais, em busca de recursos.

A heterogeneidade entre sítios é um fator que pode evitar a disseminação invasiva de fitopatógenos. Um ambiente espacialmente heterogêneo com uma fração crítica de sítios indisponíveis ao patógeno pode ser uma estratégia de controle, por impedir a sua invasão biológica por meio de um escudo de prevenção (OTTEN et al., 2004). Esse escudo poderia ser a implantação de medidas de controle em apenas uma parte dos sítios disponíveis, antes do início da epidemia (NERI et al., 2011), como poderia ser também a utilização de variedades de plantas não hospedeiras do patógeno dentro da área de plantio.

Os resultados obtidos com esse trabalho mostram que diferentes fatores ambientais influenciam na microdisseminação de FOP e que ambientes heterogêneos podem evitar a sua invasão. A metodologia escolhida possibilitou demonstrar que a distância entre sítios afeta a disseminação micelial do patógeno

e o seu comportamento de forrageio, podendo ser usada em novos experimentos de microdisseminação, como por exemplo, na exploração de novas situações ambientais, ou na repetição do que foi desenvolvido aqui com diferentes isolados do patógeno. Pode ser usada, ainda, para mais estudos de invasão saprofítica do patógeno, porém, em maiores escalas.

Os trabalhos com fatores ambientais influenciando no agente causal da fusariose do maracujazeiro ainda estão em fase inicial. Pouco ainda se sabe sobre o comportamento do fungo frente a diferentes situações ambientais, sendo necessários mais estudos em outras fases do ciclo de vida do patógeno e, a partir daí, desenvolver tecnologias futuras que contribuam no manejo da doença.

AGRADECIMENTOS

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (Capes) pela bolsa de estudo concedida e à Anne Bates e Franco Maria Neri (Universidade de Cambridge) pelas suas dicas valiosas sobre as gotas de ágar.

REFERÊNCIAS

AMBRÓSIO, M. M. Q.; BUENO, C. J.; PADOVANI, C. R.; SOUZA, N. L. de. Controle de fitopatógenos do solo com materiais vegetais associados à solarização. **Summa phytopathologica**, v. 34, n. 4, p. 354-358, 2008.

AYERS, R. S.; WESTCOT, D. W. **A qualidade da água na agricultura**. Campina Grande, Universidade Federal da Paraíba, 153p, 1999.

BAILEY, D. J.; OTTEN, W.; GILLIGAN, C. A. Saprotrophic invasion by the soil-borne fungal plant pathogen *Rhizoctonia solani* and percolation thresholds. **New Phytologist**, v. 146, n. 3, p. 535-544, 2000.

BARNETT, H. L.; HUNTER, B. B. **Illustrated genera of imperfect fungi**. 4. ed. St. Paul, MN. Am. Phytopatol. Soc. Press, 218p, 1998.

BASSETO, M. A. **Solarização em microcosmo: efeito de materiais vegetais na sobrevivência de fitopatógenos e na produção de voláteis**. Tese (Doutorado). 79f. Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Faculdade de Ciências Agrônômicas, Botucatu, SP, 2009.

BEDENDO, I; AMORIM, L. Ambiente e Doença. In: AMORIM, L.; REZENDE, J.A.M.; BERGAMIN FILHO, A. (Ed.). **Manual de Fitopatologia: Princípios e conceitos**. Piracicaba: Agronômica Ceres, p. 133-148, 2011.

BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. **Ecology: from individuals to ecosystems**, 759 p, 2006.

BUENO, C.J., PATRÍCIO, F.R.A. SINIGAGLIA, C. **Solarização associada à matéria orgânica proporciona o controle de fitopatógenos termotolerantes habitantes do solo**. 2008. Artigo em Hypertexto. Disponível em: <http://www.infobibos.com/Artigos/2008_3/solarizacao/index.htm>. Acesso em: 12. abr. 2016.

BUNDE, A.; HAVLIN, S. Percolation. In: BUNDE, A.; HAVLIN, S. eds. **Fractals and disordered systems**. New York, USA: Springer Verlag, p. 51-146, 1991.

CARVALHO, A. de O. de.; JACOB NETO, J.; CARMO, M. G. F. do. Colonização de raízes de tomateiro por *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* em solução nutritiva com três fontes de nitrogênio. **Fitopatologia Brasileira**, v. 30, n. 1, p. 26-32, 2005.

CAVALCANTE, L. F.; DANTAS, T. A. G.; ANDRADE, R.; SÁ, J. R.; MACÊDO, J. P. S.; GONDIM, S. C.; CAVALCANTE, I. H. L. Resposta do maracujazeiro amarelo à salinidade da água sob diferentes formas de plantio. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 9, p. 214-307, 2005.

CHAVES, F. G.; ALVES, M. A. S. Teoria do forrageamento ótimo: premissas e críticas em estudos com aves. **Oecologia Australis**, v. 14, n. 2, p. 369-380, 2010.

CIA, E.; SALGADO, C; L. Doenças do algodoeiro. In: KIMATI, H., AMORIM, L., BERGAMIN FILHO, A., CAMARGO, L. E. A. REZENDE, J. A. M. (Eds.) **Manual de Fitopatologia: Doenças das plantas cultivadas**. v.2, 3.ed., p. 33-48, 1997.

COOK, J. R.; PAPENDICH, R. I. Role of water potential in microbial growth and development of plant disease, with special reference to postharvest pathology. **Hort Science**, v. 13, n. 5, p. 559-564, 1978.

CRUZ, J. L.; PELACANI, C. R.; COELHO, E. F.; CALDAS, R. C.; ALMEIDA de, A. Q.; QUEIROZ de, J. R. Influência da salinidade sobre o crescimento, absorção e distribuição de sódio, cloro e macronutrientes em plântulas de maracujazeiro-amarelo. **Bragantia**, v. 65, n. 2, p. 275-284, 2006.

CRUZ, S.M.C.; RODRIGUES, A. A. C.; CANDIDO E SILVA, E. K.; OLIVEIRA, L. J. M. G. Supressividade por incorporação de resíduo de leguminosas no controle da fusariose do tomateiro. **Summa Phytopathologica**, v.39, n.3, p.180-185, 2013.

DARIVA, J. M.; XAVIER, A. P.; COSTA, M. R.; RIBEIRO, R. C. F.; SOUSA, T. V. Variabilidade genética de isolados de *Fusarium solani* e *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae* associados ao maracujazeiro. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 37, n. 2, p. 377-386, 2015.

FISCHER, I. H.; KIMATI, H.; REZENDE, J. A. M. Doenças do maracujazeiro. In: KIMATI, H.; AMORIM, L.; BERGAMIN FILHO, L.E.A.; REZENDE, J.A.M. **Manual**

de Fitopatologia : Doenças das Plantas Cultivadas. Vol. 2., Ceres : São Paulo, p. 467-474, 2005.

FURTADO, E. L.; BUENO, C. J.; OLIVEIRA de, A. L.; MENTEN, J. O. M.; MALAVOLTA, E. Relações entre ocorrência do Mal-do-Panamá em bananeira da cv. Nanicão e nutrientes no solo e nas folhas. **Tropical Plant Pathology**, v. 34, n. 4, p. 211-215, 2009.

HIMMELSTEIN, J.C., MAUL, J.E., EVERTS, K.L. Impact of five cover crop green manures and actinovate on Fusarium wilt of watermelon. **Plant Disease**, v. 98, p.965-972, 2014.

HOPKINS, G.W. **Introduction to plant physiology**, New York: John Wiley & Sons, 512 p, 1999.

HUBER, D. M. The influence of mineral nutrition on vegetable diseases. **Horticultura Brasileira**, v. 12, n. 12, p. 206-214, 1994.

INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA – IBGE. **Culturas temporárias e permanentes**. Produção Agrícola Municipal, 2014. Disponível em:< <http://www.sidra.ibge.gov.br>>. Acesso em: 30 jan. 2016.

JANDEL SCIENTIFIC. **Table Curve: curve fitting software**. Corte Madera, CA: Jandel Scientific, p. 280, 1991.

JONES, J. P.; ENGELHARD, A. W.; WOLTZ, S. S. Management of Fusarium wilt of vegetables and ornamentals by macro-and microelement nutrition. In: ENGELHARD, A (Eds.) **Soilborne plant pathogens: Management of diseases with macro-and microelements**. 2thEd. Saint Paul MN. APS Press, 217p, 1990.

JONES, J. P.; WOLTZ, S.S. *Fusarium* wilt (race 2) of Tomato: calcium, pH, and micronutrient effects on disease development. **Plant Disease Reporter**, v. 53, n. 4, p. 276-279, 1969.

KIEHL, J. E. **Fertilizantes orgânicos**. São Paulo: Ed. Ceres, 492p, 1985.

KIRKEGAARD, J. A.; WONG, P. J. W.; DESMARCHELIER, J. M. In vitro suppression of fungal root pathogens of cereals by Brassicas tissues. **Plant Pathology**, v. 45, p. 593 - 603, 1996.

KREBS, J. R.; DAVIES, N. B. **An introduction to behavioural ecology**. Oxford, Blackwell Publishing, 3 rd ed, 432p, 1993.

MacARTHUR, R. H.; PIANKA, E. R. **On optimal use of a patchy environment**. *American Naturalist*, v. 100, p. 603-609, 1966.

MAFFIA, L. A.; MIZUBUTI, E. S. G. Epidemiologia de doenças radiculares. In: MICHEREFF, S. J.; ANDRADE, D. E. G. T.; MENEZES, M. **Ecologia e Manejo de Patógenos Radiculares em Solos Tropicais**. Recife: UFRPE, Imprensa Univertária, p.125-148, 2005.

MELETTI, L. M. M.; BRÜCKNER, C. H. Melhoria Genética. In: BRÜCKNER, C. H.; PÍCANÇO, M. C. **Maracujá: tecnologia de produção, pós-colheita, agroindústria, mercado**. Porto Alegre: Cinco Continentes, p. 345-385, 2001.

MICHEL, B. E.; RADCLIFFE, D. A computer program relating solute potential to solution composition for five solutes. **Agronomy Journal**, v. 87, n. 1, p. 126-130, 1995.

MIRANDA, I. R.; OLIVEIRA, N. T. Avaliação da variabilidade genética em isolados de *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae*. **Summa Phytopathologica**, v. 27, n. 4, p. 375-378, 2001.

MORRA, M. J.; BOREK, V. Glucosinolate preservation in stored Brassicaceae seed meals. **Journal of Stored Products Research**, v. 46, p. 98 - 102, 2010.

NERI, F. M.; BATES, A.; FÜCHTBAUER, W. S.; PÉREZ-RECHE, F. J.; TARASKIN, S. N.; OTTEN, W.; GILLIGAN, C. A. The effect of heterogeneity on invasion in spatial epidemics: from theory to experimental evidence in a model system. **PLOS Computational Biology**, v. 7, n. 9, p. e1002174, 2011.

NJOROGE, S. M. C.; RILEY, M. B.; KEINATH, A. P. Effect of incorporation of Brassica spp. residues on population densities of soilborne microorganisms and on damping-off and Fusarium wilt of watermelon. **Plant Disease**, v. 92, 287-294, 2008.

OTTEN, W.; GILLIGAN, C. A.; WATTS, C. W.; DEXTER, A. R.; HALL, D. Continuity of air-filled pores and invasion thresholds for a soil-borne fungal plant pathogen, *Rhizoctonia solani*. **Soil Biology and Biochemistry**, v. 31, n. 13, p. 1803-1810, 1999.

OTTEN, W.; BAILEY, D. J.; GILLIGAN, C. A. Empirical evidence of spatial thresholds to control invasion of fungal parasites and saprotrophs. **New Phytologist**, v. 163, n. 1, p. 125-132, 2004.

PINHEIRO, G. S. **Modelagem do risco de fatores abióticos à fusariose do maracujá e à sobrevivência do agente causal**. Dissertação (Mestrado em Microbiologia Agrícola). 75f. Universidade Federal do Recôncavo da Bahia – UFRB, Cruz das Almas, 2015.

RAYNER, A. D. M. Pattern-generating processes in fungal communities, in: RITZ, K.; DIGHTON, J.; GILLER, K. E. (eds.) **Beyond the biomass: Compositional and functional analysis of soil microbial communities**, Wiley, New York, p. 247-258, 1994.

REIS, E. M.; CASA, R. T. Sobrevivência de fitopatógenos. In: VALE, F. X. R.; CINTRA de JESUS, V.; ZAMBOLIM, L. (Org.). **Epidemiologia aplicada ao manejo de doenças de plantas**. Belo Horizonte: Perfil, v. 1, p. 335-364, 2004.

RICKLEFS, R. E. **Ecology**. 3 ed. W.H. Freeman & Company, New York, 896p, 1990.

RITZ, K. Spatial organisation of soil fungi. In: **The spatial distribution of microbes in the environment**. Springer Netherlands, p. 179-202, 2007.

SILVA, A. S.; OLIVEIRA, E. J.; HADDAD, F.; LARANJEIRA, F. F.; JESUS, O. N.; OLIVEIRA, S. A. S.; COSTA, M. A. P. C.; FREITAS, S. P. Identification of passion fruit genotypes resistant to *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae*. **Tropical Plant Pathology**, v. 38, n. 3, p. 236-242, 2013.

SMITH, S. N. An overview of ecological and habitat aspects in the genus *Fusarium* with special emphasis on the soil-borne pathogenic forms. **Plant Pathology Bulletin**, v. 16, n. 3, p. 97-120, 2007.

SOARES, F. A. L.; GHEYI, H. R.; VIANA, S. B. A.; UYEDA, C. A.; FERNANDES, P. D. Water salinity and initial development of yellow passion fruit. **Scientia Agricola**, v. 59, n. 3, p. 491-497, 2002.

SOMMERS, L. E.; HARRIS, R. F.; DALTON, F. N.; GARDNER, W. R. Water potential relations of three root-infecting *Phytophthora* species. **Phytopathology**, v. 60, p. 932-943, 1970.

STAUFFER, D.; AHORNEY, A. **Introduction to percolation theory**. London, UK: Taylor & Francis Ltd. 1994.

SUBBARAO, K. V.; MICHAILIDES, T. J.; MORGAN, D. P. Effects of osmotic potential and temperature on growth of pathogens of figs and a control a biocontrol agent. **Phytopatologia**, v. 83, n. 12, p. 1454-1459, 1993.

TOWSEND, C. R.; BEGON, M.; HARPER, J. L. **Fundamentos em ecologia**. 2 ed. Artmed, Porto Alegre, 592p, 2006.

WONG, L. C.; AMBRÓSIO, M. M. Q.; SOUZA, N. L. Survival of *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* Race 2 subjected to the solarization technique associated with cassava leaves amendment. **Summa Phytopathologica**, v. 37, n. 2, p.129-133, 2011.

WYLLIE, T. D.; GANGOPADHYAY, S.; TEAGUE, W. R.; BLANCHARD, R. W. Germination and production of *Macrophomina phaseolina* microsclerotia as affected by oxygen and carbon dioxide concentration. **Plant and Soil**, v. 81, p. 195-201, 1984.

YAMADA, T. Melhoria na eficiência da adubação aproveitando as interações entre os nutrientes. **Informações Agronômicas**, Piracicaba, n. 100, p. 1-5, 2002.

ZAMBOLIM, L.; VENTURA, J. A. Efeito no nitrogênio na interação com doenças de plantas. In: ZAMBOLIM, L.; VENTURA, J. A.; ZANÃO JÚNIOR, L. A. **Efeito da nutrição mineral no controle de doenças de plantas**. Viçosa, MG: UFV, p. 49-80, 2012.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados obtidos neste trabalho mostram que a distância entre fontes de nutrição de fato influencia a microdisseminação de *Fusarium oxysporum* f. sp. *passiflorae* e que este importante patógeno de solo apresenta comportamentos distintos quando submetido a diferentes situações ambientais.

Distâncias críticas maiores foram encontradas com pH alcalino, baixos potenciais osmóticos e utilização de diferentes materiais vegetais como fonte de matéria orgânica. Esses fatores ambientais permitem maior desenvolvimento do patógeno, favorecendo o seu crescimento saprofítico e consequente microdisseminação. O sulfato de amônio na dosagem de 250mg/L também proporcionou alto valor de distância crítica, no entanto o resultado obtido não permite conclusões sobre a influência de fontes de nitrogênio sobre a microdisseminação de FOP.

A heterogeneidade entre sítios é um fator que influencia a microdisseminação de FOP, uma vez que em ambientes heterogêneos a capacidade de invasão do patógeno é reduzida. Sendo assim, a heterogeneidade dentro dos campos de cultivo pode ser vista como uma forma de manejo da doença.

O estudo de fatores ambientais que influenciam na fusariose do maracujazeiro ainda está em fase inicial. O presente trabalho se concentrou na microdisseminação de FOP. No entanto, outros estudos devem ser realizados com as outras fases do ciclo de vida do patógeno. Dessa forma, espera-se contribuir para a diminuição dos prejuízos causados pela doença nas regiões produtoras de maracujá.