EFEITO DAS DOENÇAS FERRUGEM TROPICAL (*Physopella zae*) E FERRUGEM POLISORA (*Puccinia polysora*) NA EFICIÊNCIA FOTOSSINTÉTICA DE PLANTAS DE MILHO

MARIA ELISA BASSO

Engenheiro Agrônomo

Orientador: Profa. Dra. LILIAN AMORIM

Dissertação apresentada à Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, para obtenção do título de Mestre em Agronomia, Área de Concentração: Fitopatologia.

PIRACICABA

Estado de São Paulo – Brasil

Maior - 2002

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - ESALQ/USP

Basso, Maria Elisa

Efeito das doenças ferrugem tropical (*Physopella zae*) e ferrugem polísora (*Puccinia polysora*) na eficiência fotossintética de plantas de milho / Maria Elisa Basso. - - Piracicaba, 2002.

41p.

Dissertação (mestrado) - - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 2002.
Bibliografia.

1. Ferrugem (Doença de planta) 2. Fotossíntese 3. Fungo fitopatogênico 4. Milho l.
Título

CDD 633.15

"Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte - O autor"

Aos meus pais Filisberto (*in memoriam*) e Therezinha
que me ensinaram a viver com respeito e dignidade,
e aos meus irmãos Carlos, Alexandre e Teresa
pelo apoio e paciência em todas as horas,
dedico minha conquista com toda gratidão e amor.

AGRADECIMENTOS

A autora expressa seus agradecimentos às seguintes instituições e pessoas que colaboraram para a execução do presente trabalho:

À Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Departamento de Fitopatologia, pela oportunidade de realização do curso;

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pela concessão da bolsa de estudos;

À professora Dra. Lilian Amorim, pela orientação, amizade, apoio e incentivo;

Ao Engenheiro Agrônomo Roberto Carvalho pelo amizade e auxílio no encaminhamento de material durante este trabalho;

Aos demais professores do Departamento de Fitopatologia da ESALQ/USP, pela amizade e ensinamentos transmitidos;

Aos funcionários do Departamento de Fitopatologia, Heloísa, Marise, Fernanda, Rodolfo, Edivaldo, Silvia, Pedro Arthuso, Marina e Jeferson, pela amizade e presteza durante minha permanência no Departamento;

Aos Engenheiros Agrônomos Renato Bassanezi e Guilherme Asmus pelo indispensável auxílio e amizade;

Ao Prof. Dr. Ricardo Ferraz de Oliveira do Departamento de Ciências Biológicas da ESALQ/USP, pelo auxílio no esclarecimento de dúvidas sempre que solicitado;

À bibliotecária Eliana Maria Garcia, pelas correções das referências bibliográficas;

Em especial às amigas Nilceli Fernandes Buzério, Tatiana de Freitas Siviero e Maria Lídia Silvestrin Cesar pela amizade, companheirismo e apoio constante nas etapas de desenvolvimento deste trabalho;

Aos demais amigos conquistados, pelos bons momentos que passamos durante esta jornada.

SUMÁRIO

	Página
LISTA DE FIGURAS	vi
LISTA DE TABELAS	vii
RESUMO	viii
SUMMARY	ix
1 INTRODUÇÃO	1
2 REVISÃO DE LITERATURA	3
2.1 Doenças do milho	3
2.1.1 Importância da cultura e das doenças do milho	3
2.1.2 Ferrugem tropical	4
2.1.3 Ferrugem polisora	6
2.2 Método de avaliação da atividade fotossintética através do sistema de trocas gasosas	7
2.3 Efeito de doenças na taxa fotossintética de plantas doentes infectadas por patógenos	8
2.4 Alterações na respiração de plantas infectadas	11
2.5 Alterações na transpiração de plantas infectadas	12
3 MATERIAL E MÉTODOS	14
3.1 Obtenção de sementes e inóculo	14
3.2 Preparo do inóculo	14

3.3 Inoculação	15
3.4 Efeito de patógenos de milho na taxa fotossintética desde a inoculação até a estabilização do crescimento das lesões sob diferentes temperaturas	16
3.5 Quantificação da severidade das doenças em condições controladas (câmaras de crescimento)	17
3.6 Obtenção da Razão Estomática	17
3.7 Obtenção da intensidade luminosa	18
3.8 Cálculo da taxa fotossintética em função da severidade das doenças	21
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO	22
4.1 Avaliação da severidade, taxa fotossintética líquida relativa e taxa de transpiração relativa	22
5 CONCLUSÕES	30
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	31

LISTA DE FIGURAS

	Página
1 Medição da taxa fotossintética líquida ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) em plantas sadias sob intensidade de luz de $500 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	19
2 Área de 6 cm^2 apresentando pústulas de <i>Physopella zae</i> onde são medidas as variáveis fotossintéticas da folha.....	20
3 Área de 6 cm^2 apresentando pústulas de <i>Puccinia polysora</i> onde são medidas as variáveis fotossintéticas da folha.....	20
4 Efeito de diferentes severidades de ferrugem tropical (<i>Physopella zae</i>) em diferentes temperaturas na taxa fotossintética líquida relativa (P_x/P_o) de folhas de milho (<i>Zea mays</i>) e na taxa de transpiração relativa (T_x/T_o)...	27
5 Efeito de diferentes severidades de ferrugem polisora (<i>Puccinia polysora</i>) em diferentes temperaturas na taxa fotossintética líquida relativa (P_x/P_o) de folhas de milho (<i>Zea mays</i>) e na taxa de transpiração relativa (T_x/T_o)...	28

LISTA DE TABELAS

	Página
1 Média da taxa fotossintética líquida (P_x/P_o) em diferentes severidades (%) em plantas infectadas com <i>Physopella zae</i> em diferentes temperaturas.....	29
2 Média da taxa fotossintética líquida (P_x/P_o) em diferentes severidades (%) em plantas infectadas com <i>Puccinia polysora</i> em diferentes temperaturas.....	29

EFEITO DAS DOENÇAS FERRUGEM TROPICAL (*Physopella zae*) E FERRUGEM POLISORA (*Puccinia polysora*) NA EFICIÊNCIA FOTOSSINTÉTICA DE PLANTAS DE MILHO

Autora: MARIA ELISA BASSO

Orientador: Profa. Dra. LILIAN AMORIM

RESUMO

O efeito da ferrugem tropical do milho, causada pelo patógeno *Physopella zae*, e da ferrugem polisora, causada por *Puccinia polysora*, na taxa líquida de fotossíntese e na transpiração de folhas de milho (*Zea mays*) foram avaliados em condições de ambiente controlado, nas temperaturas de 21 °C, 26 °C e 31 °C para *Physopella zae* e, 22 °C, 26°C e 28 °C para *Puccinia polysora*. A taxa líquida de fotossíntese foi relacionada à severidade da doença por meio do modelo matemático $P_x/P_o = (1-x)^{\beta}$, onde P_x representa a taxa fotossintética líquida de folhas com severidade de doença x (em proporção), P_o representa a taxa fotossintética líquida média de folhas saudáveis e β representa a relação entre a lesão virtual (área foliar com fotossíntese nula) e a lesão visual (área foliar coberta por sintomas). O parâmetro β caracteriza o efeito do patógeno em toda a gama de severidade de doença. Os valores de β determinados por regressão não-linear (R^2 de 0,36 a 0,65 para os ensaios com *P. polysora* e de 0,34 a 0,69 para *Physopella zae*) variaram entre 5,35 a 9,53 para *P. polysora* e 1,31 a 15,9 para *Physopella zae*. Esses valores indicam que houve redução da eficiência fotossintética não apenas no tecido lesionado, mas também em parte do tecido verde remanescente de folhas infectadas. Os valores de β apresentaram alta variação devido a grande variabilidade observada à baixa severidade.

EFFECT OF THE DISEASES TROPICAL RUST (*Physopella zae*) AND MAIZE RUST (*Puccinia polysora*) ON PHOTOSYNTHETIC EFFICIENCY OF MAIZE PLANTS

Author: MARIA ELISA BASSO

Adviser: Dr. LILIAN AMORIM

SUMMARY

The effect of corn tropical rust, caused by *Physopella zae*, and the maize rust, caused by *Puccinia polysora*, in the net photosynthetic rate and in the transpiration rate of maize (*Zea mays*) leaves were assessed under controlled environment conditions, in the temperatures of 21 °C, 26 °C, 31 °C for *Physopella zae* and, 22 °C, 26 °C, 28 °C for *Puccinia polysora*. The photosynthetic rate was related to diseased leaf area by the mathematic model $P_x/P_o = (1-x)^\beta$, which P_x represents the net photosynthetic rate of a leaf with disease severity x (in proportion), P_o represents the average net photosynthetic rate of healthy leaves, and β is an expression of the ratio among virtual (leaf area in which photosynthesis is nil) and visual lesion (leaf area covered by symptoms). Parameter β characterizes the effect of the pathogen on the photosynthetic efficiency for the total range of measured disease severity. Values of β , determined by nonlinear regression analysis (R^2 from 0,36 to 0,65 for the experiments with *P. polysora* and from 0,34 to 0,69 for *Physopella zae*) ranged from 5,35 to 9,53 for *P. polysora* and from 1,31 to 15,9 for *Physopella zae*. These values indicated that the reduction in photosynthetic efficiency was detected not only in the lesioned tissue but also in part of the remaining green tissue of infected leaves. The values of β had high variation because of the high variability observed in low severity.

1 INTRODUÇÃO

A ocorrência de doenças foliares na cultura do milho tem-se agravado nos últimos anos no Brasil, principalmente devido à extensão das épocas de plantio (semeadura desde setembro até abril, no plantio “safrinha”), ao cultivo sucessivo numa mesma área e à utilização de cultivares precoces com maior potencial de produção, mas algumas vezes mais suscetíveis a doenças. A expansão da cultura para novas áreas e épocas de plantio e, conseqüentemente, sua exposição a condições climáticas diferentes daquelas às quais era submetida pode causar mudanças no comportamento de patossistemas.

A necessidade de dados confiáveis a respeito dos danos causados por patógenos em plantas hospedeiras tem aumentado em razão da utilização de práticas de manejo integrado de doenças. Há necessidade de padronização nos métodos utilizados na avaliação de doenças, pois a uniformidade de metodologia tornaria comparáveis os resultados obtidos em experimentos de instituições públicas e privadas em diferentes localidades (Amorim, 1995; Bergamin Filho & Amorim, 1996). A quantificação de danos é, portanto, um ponto chave na definição de qualquer estratégia ou tática de controle (Bergamin Filho et al., 1995).

Há poucos dados quantitativos de avaliação de danos causados pelas doenças do milho. Nos trabalhos publicados mais recentemente, há pouca relação entre incidência ou severidade de doenças foliares e produção (Pataky et al., 1988; Solomonovitz et al., 1992). Uma das causas dessa ausência de correlação pode ser o efeito do patógeno na fotossíntese do tecido verde remanescente na planta. Os métodos de quantificação de doença avaliam unicamente as áreas visualmente doentes da planta,

ou seja, áreas com sintomas, não considerando áreas que possam estar parcialmente danificadas pelo patógeno, mas que não são visualmente identificadas, como por exemplo áreas verdes que contornam as lesões e que podem abrigar estruturas do patógeno. Estas áreas, apesar de verdes, podem ter a eficiência fotossintética diminuída devido à ação do próprio patógeno (Bastiaans, 1991; Bassanezi et al., 1997; Bassanezi et al., 2001). Os efeitos do patógeno na planta, uma vez caracterizados, podem, posteriormente, ser incorporados a simuladores de doença e a modelos de crescimento da cultura, de modo a permitir uma estimativa mais acurada de dano, base para qualquer sistema de manejo (Bergamin Filho & Amorim, 1996; Bassanezi et al., 1997).

Portanto, o objetivo deste trabalho foi, com base no modelo de Bastiaans (1991), estudar o efeito da ferrugem tropical causada por *Physopella zae* e ferrugem polisor, causada por *Puccinia polysora*, na taxa fotossintética de folhas de milho (*Zea mays*), em diferentes temperaturas, visando quantificar a relação entre taxa fotossintética e taxa de transpiração relativa e suas severidades de doença nesses patossintemas.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Doenças do milho

2.1.1 Importância da cultura e das doenças do milho

Em função de sua composição e valor nutritivo, o milho constitui-se num dos cereais mais importantes do mundo (Fancelli & Lima, 1982). Segundo a FAO, os cereais participam com 51% da produção dos principais grupos de alimentos produzidos no mundo. O milho entre estes grupos, situa-se como a segunda cultura em volume de produção, ultrapassada pelo trigo e seguida pelo arroz, sorgo e soja (Lisboa et al., 1999).

O Brasil é o terceiro maior produtor mundial de milho, sendo superado apenas pelos Estados Unidos e pela China. A produtividade média brasileira no período de 1990-94 foi de 1.294 kg/ha, sendo Goiás, São Paulo e Paraná o maiores produtores (Tsunechiro, 1997). Entretanto, ela é inferior à média mundial e à dos países em desenvolvimento. A produção de milho na safra de 2000, considerando a primeira safra e a “safrinha”, foi de 14 milhões de toneladas para a Região Sul, 7 milhões de toneladas para a Região Sudeste e 6,5 milhões de toneladas para a Região Centro-oeste, sendo o Estado do Paraná o maior Estado produtor de milho no país (FNP, 2001).

Na última década, a produção de milho no Brasil cresceu significativamente, alcançando cerca de 36 milhões de toneladas. Esse crescimento ocorreu em função de vários fatores, sendo principal o aumento da produtividade, devido à introdução de cultivares mais produtivas, associada a determinadas práticas culturais. Outro fator que contribuiu para o aumento da produção foi o crescimento da

área cultivada com plantios de segunda época, a chamada “safrinha”, para 3 milhões de hectares, dentro de um total de 13 milhões de hectares ocupados pela cultura do milho. Com relação às áreas produtoras de milho no Brasil, observa-se que ocorreu um deslocamento da cultura para novas Regiões do Centro-oeste (Fernandes & Oliveira, 1997; FNP, 2001).

O milho sempre foi considerado uma planta rústica, capaz de suportar bem vários tipos de estresse ambiental. Hoje, no entanto, com a expansão das fronteiras agrícolas, com a prática da monocultura, com a utilização de cultivares comerciais mais produtivas, mas com diferentes níveis de resistência às doenças e com a ampliação das épocas de cultivo, esta realidade mudou. Surgiram novos problemas para a cultura, principalmente com relação às doenças, capazes de afetar seriamente o desempenho econômico das lavouras. Desta forma, o aumento da incidência e da severidade de doenças na cultura do milho pode ser explicado pelos vários fatores citados anteriormente (Pereira, 1997; Fernandes & Oliveira, 1997).

2.1.2 Ferrugem tropical

Esta doença está restrita às zonas quentes e úmidas do continente americano, Índia e regiões da África. No Brasil, é uma das mais novas doenças na cultura do milho. Este fungo foi constatado no Estado do Espírito Santo em 1976, mas somente nos últimos anos a doença tornou-se de importância econômica, principalmente nas Regiões Centro-oeste e Sudeste, onde encontrou condições favoráveis e onde é freqüente o plantio de híbridos suscetíveis (Pereira, 1997). A ferrugem tropical é a mais recente e preocupante das ferrugens, uma vez que possui uma grande capacidade adaptativa em relação às condições ambientais, ampla disseminação, alta agressividade e baixa resistência verificada nas cultivares comerciais (Lima et al., 1996; Dudienas et al., 1997b).

A ferrugem tropical do milho, também conhecida por ferrugem branca, tem como agente causal o fungo *Physopella zae* (Mains) Cummins & Ramachar, classificado anteriormente como *Angiopsora zae* Mains. Os urediniósporos são

elípticos ou ovóides, hialinos a amarelo-claros, moderadamente equinados, com dimensões de 15-22 x 22-33 μm (Pereira, 1997).

O fungo é altamente destrutivo, podendo causar apreciáveis danos quando a planta é afetada antes do florescimento, devido à intensa queima foliar (Silva, 1997). Elevados níveis de severidade (ao redor de 30% da área foliar coberta por sintomas) foram registrados para diversas variedades em Guaíra (Dudienas et al., 1997a). Segundo Dudienas et al. (1997b), cultivares comerciais, em condições favoráveis de desenvolvimento da doença e de alta concentração de inóculo, não apresentam resistência satisfatória a *Physopella zae*. O desenvolvimento da doença é favorecido por ambiente úmido e quente (Pereira, 1997). A faixa ótima de temperatura para desenvolvimento desta ferrugem varia de 23 °C (Godoy et al., 1997) a 26 °C (Basso & Amorim, 1998).

Os sintomas da ferrugem tropical ocorrem em ambas as faces da folha, na forma de pústulas dispostas em pequenos grupos, paralelos às nervuras. As pústulas têm formato arredondado ou oval, com comprimento entre 0,3 e 1,0 mm, de coloração amarelada a castanha e são recobertas pela epiderme da folha, que ao romper-se forma uma espécie de abertura na região central por onde os urediniósporos são expostos. Num estágio mais avançado, desenvolvem-se, ao redor das pústulas, halos circulares a oblongos, com bordos escuros, que correspondem à formação de télios subepidérmicos, distribuídos em grupos ao redor dos urédios (Pereira, 1997).

O método mais eficiente para o controle da ferrugem tropical é a utilização de cultivares resistentes. Contudo, apesar desta ferrugem constituir hoje uma ameaça à cultura do milho, ainda é pouco estudada com relação à determinação de mecanismos de resistência, possíveis hospedeiros alternativos, efeito de práticas culturais na severidade da doença e possibilidade de controle químico (Fernandes & Oliveira, 1997).

2.1.3 Ferrugem polisora

A ferrugem polisora é mais severa em regiões quentes e úmidas, com perdas significativas relatadas no oeste da África nos anos 50 (Melching, 1975). Amplamente distribuída nas Américas, Ásia, África e Austrália (Futrell, 1975; King & Scott, 1982; Schall et al., 1983; Raid et al., 1988). É a mais agressiva e destrutiva das doenças do milho na região central do Brasil. Rodriguez-Ardon et al. (1980) estudaram as perdas na produtividade causadas pela ferrugem polisora em milho. Os híbridos suscetíveis, plantados em três intervalos de duas semanas um do outro, apresentaram uma redução média na produtividade de 4,23 a 45%. Raid et al. (1988) relataram reduções de 18 a 39% na produção, devido à ocorrência de *P. polysora* em campos da Pensilvânia e Maryland, respectivamente. Danos econômicos da ordem de 56% já foram constatados experimentalmente (Rezende et al., 1994). Nas Regiões Centro-oeste e Sudeste, esta ferrugem ocorre durante todo o ano agrícola, sendo problema importante em plantios a partir da segunda quinzena de novembro até janeiro (Pereira, 1997).

Os urediniósporos e as pústulas têm coloração variável de amarelo a dourado; em fase mais avançada surgem pústulas marrom-escuras, devido à formação dos teliósporos. Os urediniósporos têm forma elipsoidal a ovóide, medindo de 20-29 x 29-40 µm (White, 1999). O fungo *Puccinia polysora* possui raças fisiológicas.

A ferrugem polisora tem sido classificada como uma “doença de temperaturas mais elevadas”, sendo favorecida por temperaturas entre 21-27 °C e alta umidade relativa (Melching, 1975; Hollier & King, 1985). Godoy et al. (1999), verificaram que a temperatura de 25 °C é a mais favorável ao desenvolvimento da ferrugem. Plantios sucessivos e acúmulo de inóculo no campo, aliados a condições climáticas favoráveis contribuem para o aumento na severidade da doença (Godoy et al., 1998a).

Segundo King & Scott (1982), a suscetibilidade do milho a *Puccinia polysora* não varia significativamente com a maturidade da planta, pelo menos não nas primeiras semanas de crescimento da planta.

As pústulas da ferrugem polisora são pequenas, circulares a elípticas e têm coloração variável de amarelo a dourado; posteriormente surgem pústulas marrom-escuras, devido à formação dos teliósporos. As pústulas podem ocorrer na face superior do limbo e da bainha foliar, nas brácteas das espigas e, em níveis elevados de severidade, no pendão. Em condições favoráveis para o desenvolvimento da doença pode ocorrer seca prematura das plantas e, conseqüentemente, redução acentuada no tamanho das espigas e dos grãos (Fantin et al., 1997).

Para locais e épocas em que predominam condições climáticas favoráveis, permitindo sempre a ocorrência severa da doença, o método de controle mais eficiente é o uso de cultivares resistentes. Em locais em que as condições climáticas favoráveis ocorrem apenas em determinadas épocas é possível escapar da doença realizando-se o cultivo nos meses em que essas condições são desfavoráveis. O controle químico da ferrugem polisora através de pulverizações com fungicidas é possível. Esse tipo de controle é vantajoso apenas quando a doença ocorre nas fases iniciais de desenvolvimento das plantas, colocando em risco a produção de sementes (Fernandes & Oliveira, 1997).

2.2. Método de avaliação da atividade fotossintética através do sistema de trocas gasosas

A avaliação da atividade fotossintética tem sido realizada pela avaliação da taxa de assimilação de CO_2 pela folha, esta fornece uma medida direta da taxa líquida de fotossíntese. Quanto maior for a assimilação de CO_2 pela folha, maior será sua atividade fotossintética, e qualquer mudança na atividade fotossintética da folha será refletida na assimilação de CO_2 (Long & Hällgren, 1993).

Os estudos de troca de CO_2 normalmente envolvem métodos em que as folhas ficam confinadas em câmaras e a taxa de assimilação de CO_2 é determinada pela medição da mudança da concentração de CO_2 no ar que atravessa a câmara. Nesses sistemas, o ar passa por um analisador de gás infra-vermelho (IRGA) que registra continuamente a concentração de CO_2 no sistema, verificando a diferença entre o ar que

atravessa a câmara com a folha e o ar que entra na câmara. A taxa de assimilação de CO₂ é expressa como a quantidade de CO₂ assimilado por unidade de área foliar e tempo ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

As variáveis que são obtidas por sistemas de trocas gasosas são a taxa fotossintética, taxa de transpiração, concentração intercelular de CO₂ e condutância ou resistência estomatal, sendo objetos de estudo deste trabalho apenas a taxa fotossintética e a taxa de transpiração.

2.3 Efeito de doenças na taxa fotossintética de plantas doentes infectadas por patógenos

A fotossíntese é o processo pelo qual a energia luminosa captada pela clorofila é utilizada para síntese de ATP e NADPH, usados como fonte de energia para síntese de carboidratos a partir de CO₂ e H₂O, com liberação simultânea de O₂ para a atmosfera. A razão fotossintética entre o volume de O₂ liberado e o volume de CO₂ consumido é quase unitária (Hall & Rao, 1980; Salisbury & Ross, 1992). A quantidade de radiação solar interceptada pela área foliar verde e a eficiência do uso desta radiação são os fatores determinantes da produção da matéria seca e, conseqüentemente, da produção de grãos pela planta (Monteith, 1977; Monteith, 1981).

O rendimento da fotossíntese em cada planta depende de fatores internos e externos à planta. Os principais fatores internos são a estrutura da folha e seu teor de clorofila, o acúmulo de produtos da fotossíntese dentro dos cloroplastos, a influência de enzimas protoplasmáticas e a presença de constituintes minerais. Os fatores externos são a qualidade e a quantidade de luz incidente nas folhas, a temperatura do ambiente e as concentrações de dióxido de carbono e oxigênio que envolve a planta e, obviamente, a sanidade das folhas (Hall & Rao, 1980).

Na maioria das interações patógeno-hospedeiro as taxas fotossintéticas líquida e bruta diminuem com o progresso da infecção. Esta redução pode-se dar devido a diminuição na interceptação da radiação solar pela planta doente, em razão da destruição, necrose, morte ou queda dos tecidos fotossintetizantes da planta provocada

pela invasão do patógeno, reduzindo desta forma, a capacidade fotossintética da planta. Não se pode ignorar também a possibilidade de que existam efeitos nos tecidos foliares aparentemente saudáveis, mas que estão ao redor do sítio lesionado, podendo implicar numa mudança da eficiência fotossintética deste tecido verde remanescente (Leite & Pascholati, 1995; Lucas, 1998; Scholes, 1992).

A metodologia utilizada na avaliação de doenças para estimativa de danos tem privilegiado o patógeno e colocado o hospedeiro num segundo plano (Lopes et al., 1994). Waggoner & Berger (1987) afirmam que a severidade de doença, considerada isoladamente, tem efeito diferente caso ocorra precoce ou tardiamente numa plantação. Estes autores criticam as tentativas de relacionar área doente com produção, pois a desfolha, quando ocorre, não é considerada, a área foliar das plantas é ignorada ou ainda, porque a produção depende da área sadia, fotossintetizante, das folhas (Monteith & Elston, 1983; Squire, 1990; Gaunt, 1995) e não da área doente, ocupada pelo patógeno. O conhecimento da quantidade de radiação solar interceptada pela porção verde da planta não é o bastante para prever perdas na produção. Segundo Levy & Leonard (1990), a mancha de *E. turcicum* do milho é uma doença que reduz não somente a quantidade de radiação interceptada pelas folhas como também a eficiência no uso da radiação interceptada, de acordo com a classificação de Johnson (1987). A eficiência fotossintética é reduzida também porque a assimilação de CO_2 é menor nos tecidos adjacentes a lesão (Levy & Leonard, 1990).

Para a maior parte das doenças foliares, a fotossíntese líquida de folhas infectadas é reduzida desde a infecção pelo patógeno. Esta redução na atividade fotossintética pode ser causada por uma diminuição na interceptação da radiação (RI), resultante da perda de área foliar fotossintetizante (áreas necrosadas resultantes da ação do patógeno) e/ou pela diminuição da eficiência de uso da radiação interceptada (RUE), dada pela redução da taxa fotossintética do tecido verde remanescente (alteração na difusão de CO_2 na folha, aumento da respiração do hospedeiro, alteração da relação de solutos entre as células do hospedeiro, retroação negativa da fotossíntese pelo acúmulo de carboidratos, etc.) (Johnson, 1987). Para alguns patossistemas, a redução da área foliar pela lesão é o único mecanismo pelo qual os patógenos reduzem a taxa

fotossintética do hospedeiro (Spitters et al., 1990; van Oijen, 1990). No entanto, em outros patossistemas a taxa fotossintética é reduzida também no tecido verde ao redor das lesões (Rabbinge et al., 1985; Bastiaans, 1991; Goodwin, 1992; Shtienberg, 1992; Bassanezi et al., 1997; Godoy et al., 1998b; Bassanezi, 2000; Bassanezi et al., 2001; Godoy et al., 2001).

Poucos trabalhos têm descrito a relação quantitativa entre intensidade de doença e mudança na taxa de fotossíntese em plantas. Alguns trabalhos avaliaram o efeito de patógenos na eficiência fotossintética de plantas de arroz (Bastiaans, 1991) e feijão (Bassanezi et al., 1997; Canteri et al., 1997; Lopes et al., 1998; Bassanezi, 2000; Bassanezi et al., 2001; Lopes et al., 2001). Segundo Bassanezi et al. (1997) em seu trabalho relacionando taxa fotossintética e severidade de doença em folhas de feijoeiro infectadas com *Colletotrichum lindemuthianum*, com o progressivo aumento da severidade, ocorreu uma redução na taxa fotossintética proporcionalmente maior que a redução da área foliar devido às lesões. Quando apenas 5 a 10 % da área foliar apresentavam lesões de antracnose, a taxa fotossintética líquida foi reduzida em aproximadamente 50 %. Em folhas com severidade acima de 25 % (até 70 %), a taxa fotossintética líquida foi muitas vezes nula ou negativa.

De maneira geral, os fungos biotróficos podem causar um estímulo temporário na taxa fotossintética, havendo posteriormente declínio da mesma à medida que os sintomas se manifestam. Muitos mecanismos têm sido propostos para explicar a redução na taxa fotossintética em infecções por fungos biotróficos (Goodman et al., 1986; Scholes, 1992; Lucas, 1998). A perda do conteúdo de clorofila e outros pigmentos e/ou alterações na função, tamanho ou número dos cloroplastos dos tecidos foliares são relatados em plantas infectadas com patógenos biotróficos causadores de ferrugens (Roberts & Walters, 1988; Scholes & Farrar, 1985; Stangarlin, 1999), sendo correlacionados com a diminuição na taxa fotossintética das folhas infectadas. Entretanto, estudos monitorando a fotossíntese em doenças causadas por fungos biotróficos têm mostrado uma situação mais complicada que a simples redução de clorofila. Reduções na taxa fotossintética proporcionalmente menores (Mignucci & Boyer, 1979), iguais (Spitters et al., 1990) ou maiores (Bassanezi, 2000; Lopes et al.,

2001; Shtienberg, 1992) que as esperadas pela redução da área foliar verde são relatadas em trabalhos envolvendo ferrugens e oídios.

Em seu trabalho, Bastiaans (1991) propõe uma generalização interessante e útil que permite a classificação de patógenos de acordo com sua habilidade em afetar a eficiência do uso da radiação (*RUE*) de seus hospedeiros. O conceito é baseado na relação entre lesão visual (proporção de área foliar visualmente doente) e lesão virtual (proporção de área foliar, igual ou superior à visual, dependendo do efeito do patógeno na taxa *RUE*), relação que é dada pela equação $y = 1 - (1 - x)^\beta$, onde y representa a lesão virtual, x , a lesão visual e β , a relação entre as proporções de área foliar visual e virtual. A determinação experimental de β é conseguida por meio da equação $P_x / P_o = (1 - x)^\beta$, onde P_x representa a fotossíntese líquida de uma folha com x de severidade de doença, P_o é a fotossíntese líquida média de uma folha sadia e x é a severidade da doença. Valores de β significativamente maiores que 1 demonstram que o patógeno reduz a taxa fotossintética no tecido verde remanescente.

A avaliação da atividade fotossintética tem sido realizada pela taxa de assimilação de CO_2 pela folha, que fornece uma medida direta da taxa líquida de fotossíntese. Quanto maior a assimilação de CO_2 pela folha, maior sua atividade fotossintética e qualquer mudança na atividade fotossintética da folha é refletida na assimilação de CO_2 (Long & Hällgren, 1987).

2.4 Alterações na respiração de plantas infectadas

A respiração é um processo complexo, que envolve uma série de reações que não só produzem energia, mas também compostos intermediários, imprescindíveis para a produção de aminoácidos, esteróides, DNA, entre outras substâncias (Amorim, 1985). A liberação da energia armazenada em carboidratos (amido e açúcares) e ácidos graxos se dá pela sua oxidação em compostos mais simples (Salisbury & Ross, 1992).

A respiração de uma planta infectada por um patógeno geralmente aumenta logo após a infecção significando que os tecidos doentes passam a utilizar suas

reservas de energia (ATP, NADPH, carboidratos e ácidos graxos) mais intensamente que o normal para suprir a demanda de energia pelo aumento da atividade metabólica das células da planta (Agrios, 1997; Lucas, 1998). Este aumento na atividade metabólica das células estaria relacionado, principalmente, à produção e mobilização de mecanismos de defesa das células (Agrios, 1997; Leite & Pascholati, 1995). Em geral, a taxa respiratória aumenta após o início da infecção, quando aparecem os sintomas visíveis e continua aumentando até a fase de multiplicação e esporulação do patógeno, após a qual diminui até os níveis normais, ou abaixo dos observados, nos tecidos sadios (Goodman et al., 1986).

2.5 Alterações na transpiração de plantas infectadas

A transpiração é o processo em que a folha perde água na forma de vapor. A perda de água auxilia no controle da temperatura foliar e gera uma força eletromotriz que movimenta a água dentro da planta, ajudando no transporte de nutrientes. A cutícula foliar praticamente impede a transpiração, desta maneira, os estômatos controlam em torno de 90 a 95 % da taxa de transpiração. A abertura dos estômatos, que representa a condutância estomática à difusão dos gases, é controlada por diversos fatores ambientais, entre eles, luminosidade, temperatura, concentração interna e externa de CO₂, umidade relativa do ar, quantidade de água no solo, vento, etc; da própria planta, como os ritmos de abertura, frequência estomática, tamanho dos estômatos, etc; e através das injúrias causadas por fatores bióticos e abióticos (Salisbury & Ross, 1992).

Em doenças de plantas nas quais o patógeno infecta a folha, a transpiração pode aumentar, diminuir ou permanecer inalterada. O aumento da perda de água pode ser causado pela destruição de parte da proteção da cutícula, pelo aumento da permeabilidade da membrana das células da folha e pela inibição do fechamento dos estômatos (Shtienberg, 1992; Lucas, 1998).

Comparando diversos patossistemas, Shtienberg (1992) observou reduções na taxa de transpiração das plantas hospedeiras para todas as doenças estudadas. Entretanto, no patossistema *Colletotrichum lindemuthianum* – feijoeiro, foi observada uma drástica redução da transpiração nas folhas doentes maior que a

explicada pela área ocupada pelas lesões (Bassanezi et al., 1997; Bassanezi, 2000). *Colletotrichum lindemuthianum*, agente causal da antracnose do feijoeiro, é considerado um patógeno hemibiotrófico. As lesões de antracnose estabelecem-se preferencialmente sobre as nervuras da face inferior da folha e os pecíolos, causando a maceração dos tecidos, devido à destruição da integridade estrutural da lamela média (Schwartz, 1991). Com o colapso do sistema de feixes vasculares nas nervuras e pecíolos das folhas infectadas, ocorre uma descontinuidade do fluxo normal de água e fotoassimilados para as diversas regiões da folha. Devido a essa descontinuidade do fluxo de água e fotoassimilados, pode haver redução da transpiração nas folhas doentes. No caso de fungos biotróficos, tanto o aumento quanto a redução da transpiração de plantas infectadas são relatados. Shtienberg (1992) relata reduções proporcionalmente maiores que a esperada pela redução da área verde nas folhas infectadas por oídios, como *Sphaerotheca pannosa*. No caso de ferrugens, reduções proporcionalmente menores que a esperada pela redução da área verde nas folhas infectadas também foram observadas por Shtienberg (1992). Para as ferrugens causadas por *Puccinia recondita* f.sp. *tritici* e *Puccinia sorghi*, em severidades menores que 10 %, foram observadas taxas de transpiração maiores que as de folhas sadias. Esse aumento na taxa de transpiração devido aos fungos causadores de ferrugens tem sido atribuído à ruptura da epiderme pelo patógeno e não por danos ao mecanismo de abertura e fechamento dos estômatos (Duniway & Durbin, 1971; Ower et al., 1981).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Obtenção de sementes e inóculo

As sementes de milho híbrido utilizadas em todos os experimentos foram de um híbrido suscetível a *Puccinia polysora* e *Physopella zae*, gentilmente cedidos pela Empresa DownAgrosciences.

Para a uniformidade de germinação das sementes, estas foram colocadas em bandejas contendo filtro de germinação umedecido com água destilada, e as bandejas foram colocadas em germinador à temperatura de 28 °C por aproximadamente 4 dias. Posteriormente, as sementes que haviam germinado foram semeadas em vasos contendo dois litros de mistura autoclavada de solo, areia e esterco, deixando-se apenas 1 plântula por vaso.

Urediniósporos dos fungos *Physopella zae* e *Puccinia polysora* foram coletados de folhas com ferrugem tropical e ferrugem polisora, em campos experimentais da Empresa DownAgrosciences em Jardinópolis, Estado de São Paulo e enviados em cápsulas de gelatina para serem multiplicados e utilizados durante o trabalho.

3.2 Preparo do inóculo

Physopella zae e *Puccinia polysora* são patógenos biotróficos, isto é, precisam de plantas vivas para sobreviverem e se multiplicarem, não podendo ser cultivados “in vitro”. Desta forma, vasos contendo plantas jovens suscetíveis a esses

patógenos eram mantidos em casa de vegetação para as plantas serem inoculadas e garantir, desta maneira, inóculo durante todo o trabalho.

Os urediniósporos foram multiplicados, separadamente, em plantas do híbrido suscetível, o mesmo híbrido utilizado nos ensaios, por inoculação das folhas com uma suspensão de urediniósporos em água destilada+tween 20 (1 gota/100 mL). Esses isolados foram mantidos em plantas jovens de milho, em casa de vegetação, sendo multiplicados periodicamente para servirem como fonte de inóculo. Além de inocular as folhas das plantas com pulverizador manual, também foi depositada nos cartuchos das plantas uma quantidade da suspensão de esporos para garantir uma maior severidade nas folhas e, conseqüentemente, uma maior quantidade de esporos. Os isolados obtidos das plantas mantidas em câmaras de crescimento (Convion[®]) eram coletados com o auxílio de um pincel aproximadamente aos 5-7 dias após o início da esporulação. Com esse inóculo, foram feitas suspensões de urediniósporos em água destilada+tween 20 (1 gota/100 mL), cuja concentração de 10^4 esporos/ mL foi calibrada com o auxílio de uma câmara de Neubauer. Estas suspensões com concentração conhecida foram utilizadas na inoculação das plantas a serem medidas e avaliadas em todos os ensaios.

3.3 Inoculação

As quartas folhas de 9 plantas de milho, com 15 dias pós-emergência, ou seja, no estágio fenológico 1 (Fancelli & Lima, 1982), foram inoculadas com as suspensões de esporos de *Physopella zeae* e *Puccinia polysora*, separadamente, na concentração de 10^4 esporos/mL, com pulverizador manual, até o ponto de escorrimento (aproximadamente 5,0 mL por planta). Após a inoculação, as plantas foram cobertas com sacos plásticos umedecidos, simulando uma câmara úmida, e mantidas no escuro por 24 horas, em câmaras de crescimento à temperatura desejada. Após esse período, os plásticos eram retirados e as plantas permaneciam nas câmaras sob fotoperíodo de 12 horas à temperatura constante desejada. As temperaturas utilizadas nos experimentos foram 21, 26 e 31 °C para *Physopella zeae* e 22, 26 e 28 °C para *Puccinia polysora*. Além das 9 plantas inoculadas com a suspensão de esporos, 2 plantas foram

pulverizadas somente com água destilada+tween 20 e submetidas aos mesmos procedimentos, para servirem como testemunhas, sendo 11 plantas no total para os ensaios de *Physopella zeae* e 11 para os de *Puccinia polysora*, para cada uma das temperaturas testadas. A inoculação segue a descrição feita em Godoy et al. (1999). Os ensaios realizados em condições controladas, em câmaras de crescimento, foram repetidos para cada temperatura testada e para cada um dos patógenos envolvidos.

3.4 Efeito de patógenos de milho na taxa fotossintética desde a inoculação até a estabilização do crescimento das lesões sob diferentes temperaturas

Após o aparecimento dos sintomas, foram determinadas a taxa líquida de fotossíntese e taxa de transpiração com o aparelho *LI-6400 Portable Photosynthesis System* (Li-Cor®) nas folhas de plantas sadias e doentes. Este equipamento portátil é composto de um console e uma câmara com área de 6 cm² na qual parte da folha é colocada. Pela câmara circula ar numa vazão determinada, umidade relativa e temperatura constantes e sobre a face superior da folha ocorre sua iluminação na intensidade desejada. Pela diferença entre as concentrações de CO₂ e de H₂O do ar que entra e que sai da câmara, após a estabilização das trocas gasosas entre a folha e o ar, é possível o cálculo das variáveis fotossintéticas já mencionadas (Long & Hällgren, 1987).

Optou-se por avaliar as variáveis fotossintéticas nas folhas inoculadas em 2 áreas de 6 cm², previamente marcadas nas folhas, preferencialmente nos dias próximos ao final do ciclo da doença, no qual a severidade era máxima, havendo melhor correlação entre severidade e fotossíntese. Nos primeiros ensaios realizados com *Physopella zeae* e *Puccinia polysora*, sob temperatura de 26 °C, foram feitas apenas 2 leituras em cada área marcada de cada planta. Nos ensaios seguintes (21 °C e 31 °C para *P. zeae* e 22 °C e 28 °C para *P. polysora*) optou-se por fazer mais leituras nesses dois pontos marcados a fim de se obter maior quantidade de dados.

3.5 Quantificação da severidade das doenças em condições controladas (câmaras de crescimento)

Para a estimativa da severidade na região da folha que teve as variáveis fotossintéticas avaliadas (6 cm^2), foi contado o número de pústulas, determinado o tamanho médio das lesões, através do cálculo da área de elipse $A = a \times b \times \pi/4$, onde a = comprimento (mm) e b = largura (mm) de cada pústula, com auxílio de uma lupa graduada (Figuras 2 e 3). A contagem do número de pústulas e a determinação do tamanho médio das lesões eram feitos desde a visualização dos primeiros “flecks” até a estabilização do número de pústulas.

3.6 Obtenção da Razão Estomática

Um dos parâmetros necessários para realizar a medição da taxa fotossintética em folhas através do uso do aparelho LI-6400 *Portable Photosynthesis System* (Li-Cor[®]), é a obtenção do valor da razão estomática da cultura em questão. A razão estomática é obtida através do resultado da divisão entre a contagem da quantidade de estômatos presentes na face superior da folha e a quantidade de estômatos da face inferior, presentes em uma amostra.

Portanto, foi feita uma amostragem em 5 folhas de diferentes plantas de milho do mesmo híbrido. Para tal, as folhas foram pinceladas com esmalte incolor em ambas as faces e após a sua secagem natural, coletou-se pedaços desses esmaltes com o auxílio de uma pinça e estas amostras foram colocadas em lâmina, anotando-se de qual face da folha a amostra provinha. Através do uso de microscópio óptico, fez-se a contagem do número de estômatos presentes nas amostras, obtendo-se uma média do número de estômatos presentes na face superior e na face inferior das folhas. Desta forma, obteve-se uma razão estomática com valor de 0,80 para o híbrido utilizado neste trabalho. Este valor foi utilizado na calibração do aparelho de fotossíntese antes de cada avaliação.

3.7 Obtenção da intensidade luminosa

Antes de iniciar as medições de fotossíntese em plantas inoculadas, deve-se obter a intensidade luminosa adequada para realizar essas avaliações. Desta forma, 5 plantas sadias jovens, com aproximadamente 20 dias pós-emergência, tiveram a taxa fotossintética avaliada com o aparelho LI-6400 *Portable Photosynthesis System* (Li-Cor®). Para cada planta utilizou-se várias intensidades de luz (50, 100, 250, 500, 750, 1000, 1250, 1500, 1750, 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) fornecidas do próprio aparelho para verificar em qual destas intensidades ocorria a melhor resposta de fotossíntese. Para testar melhor a resposta das plantas, seguiu-se a seguinte ordem para as leituras (100, 250, 500, 50, 100, 250, 500, 750, 1000, 1250, 1500, 1750, 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Após a folha ser colocada no console do aparelho, era acompanhada a estabilização da taxa fotossintética através do monitoramento desta no gráfico presente no equipamento. Após sua estabilização, que ocorria em média de 15 minutos por planta, era feita a leitura. Fez-se medições em 2 áreas de 6 cm^2 para cada planta avaliada, obteve-se desta maneira, seus valores de fotossíntese. A intensidade luminosa que mostrou melhor resposta foi a de 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, sendo esta a intensidade utilizada durante todos os ensaios. Após obtida a intensidade de luz ideal de 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, foi realizado um teste utilizando-se 10 plantas sadias. Fez-se medições de taxa fotossintética líquida em uma área de 6 cm^2 de cada planta (Figura 1).

Figura 1- Medição da Taxa Fotossintética líquida ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) em plantas sadias sob intensidade de luz de $500 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.

Figura 2- Área de 6 cm² apresentando pústulas de *Physopella zae* onde são medidas as variáveis fotossintéticas da folha.

Figura 3- Área de 6 cm² apresentando pústulas de *Puccinia polysora* onde são medidas as variáveis fotossintéticas da folha.

3.8 Cálculo da taxa fotossintética em função da severidade das doenças

O valor de β é obtido por regressão não-linear e pela equação $P_x/P_o = (1-x)^\beta$, onde P_x representa a fotossíntese líquida de uma folha com severidade de doença x , P_o a fotossíntese líquida média de uma folha sadia e x é a severidade da doença. Valores de β significativamente maiores que 1 demonstram que o patógeno reduz a taxa fotossintética no tecido verde remanescente.

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Avaliação da Severidade, Taxa fotossintética líquida relativa e Taxa de transpiração relativa

Nos experimentos realizados, os níveis de severidade da área avaliada variaram entre 0 e 30 % para o primeiro ensaio com *Physopella zae* a 21 °C e entre 0 e 15 % para sua repetição. Nos ensaios 1 e 2 de *Physopella zae* a 26 °C, os níveis de severidade variaram entre 0 e 50 % e entre 0 e 40 %, respectivamente. Para os ensaios a 31 °C com *Physopella* a severidade variou entre 0 e 50 %. Os níveis de severidade encontrados para os ensaios com *Puccinia polysora* a 22 °C foram de 0 a 30 % e de 0 a 10 %. Já nos ensaios a 26 °C os níveis encontrados foram de 0 a 40 % e de 0 a 30 % e à 28 °C a severidade variou de 0 a 40 % (Tabelas 1 e 2). Os baixos níveis de severidade observados nos experimentos com *P. zae* a 21 °C (ensaio 2) e *P. polysora* a 22 °C (ensaio 2), mesmo tendo-se padronizado a concentração de inóculo a 10⁴ esporos/ mL, podem ser explicados pela metodologia aplicada neste trabalho. Em todos os experimentos a quarta folha de cada planta inoculada era pulverizada com o mesmo volume de inóculo (aproximadamente 5 mL), entretanto, as áreas marcadas nessas folhas sempre se localizavam no centro das folhas, ou seja, as avaliações sempre foram realizadas nestes locais, mesmo que após o aparecimento dos sintomas se observasse maior severidade em regiões da folha não marcadas.

A severidade máxima encontrada para todos os experimentos com ambos os patógenos foi de 50 %. Dificilmente são encontrados níveis superiores a 50% em

ferrugens de gramíneas, as do milho inclusive. Em estudos de patometria é comum a utilização de escalas diagramáticas para avaliação de doenças. Entre elas destaca-se a de Cobb (citado por Large, 1966) que desenvolveu uma escala diagramática para avaliar a ferrugem da folha do trigo, onde eram diferenciados cinco níveis de severidade: 1, 5, 10, 20 e 50 % de área foliar infectada. A escala de Peterson (1948) apresenta-se em duas formas. Naquela que retrata a severidade real, os valores variam de 0 a 37 %. É importante destacar, que na escala diagramática de James (1971) para ferrugem de cereais, uma das mais citadas na literatura, os níveis variam de 1 a 25 %, ou seja, severidades maiores que 25 % não são relatadas. Isto porque, o limite superior da escala deve corresponder à quantidade máxima de doença observada no campo. Este limite pode ser representado pelo seu valor real, freqüentemente em torno de 50 % ou pelo seu valor relativo igual a 100 % (Amorim, 1995). O valor baixo retratado para a severidade máxima nas escalas diagramáticas decorre do fato de a área uredinial ser correspondente a um terço da totalidade de área infectada, ou seja, quando o hospedeiro está completamente infectado, apenas 1 terço da superfície foliar é ocupada por urédias (sintomas visuais) (Rowell, 1984).

Nas ferrugens de milho, a colonização dos espaços intercelulares é intensa, podendo causar deformações nas células do mesófilo, abaixo da epiderme. De acordo com Harder & Chong (1984), em trigo infectado por espécies causadoras de ferrugens, algumas células do hospedeiro estão completamente deformadas quando a pústula já se rompeu. No entanto, essas células estão, muitas vezes, vivas.

Em alguns experimentos realizados neste trabalho, houve redução de até 75 % da taxa fotossintética líquida quando a severidade de doença era de 30 % (Figuras 4 e 5). Essa importante queda na fotossíntese em baixa severidade pode ser explicada pela intensa colonização micelial do hospedeiro, não visualizado na forma de sintomas. Esse comportamento é diferente da ferrugem do feijoeiro. Em seu trabalho com ferrugem do feijoeiro, Lopes & Berger (2001) observaram que as taxas fotossintéticas foram reduzidas em folhas com mais de 5 % de severidade. No entanto, as reduções da taxa fotossintética foram proporcionais à área afetada pela doença. Apenas em um de seus experimentos, folhas que apresentavam entre 70 e 90 % de severidade tiveram suas

taxas fotossintéticas líquidas próximas a zero. Reduções de taxa fotossintética proporcionais à severidade de ferrugem do feijoeiro foram também observadas por Bassanezi et al. (2001). Esses autores chegaram a postular que por ser biotrófico, o fungo *Uromyces appendiculatus* não provoca dano no tecido hospedeiro além da área lesionada (urédias+ halo).

Levy & Leonard (1990) relataram que a taxa relativa de CO₂ foi reduzida rapidamente do primeiro dia depois da inoculação para aproximadamente zero até 5 dias depois da inoculação com altas concentrações de inóculo em seu trabalho com *Exserohilum turcicum* em milho. Neste mesmo trabalho, aos 7 dias depois da inoculação, a taxa de CO₂ era de 92 a 98 % menor nos tecidos adjacentes aos sítios de infecção para as três concentrações de inóculo utilizadas, do que em folhas similares em plantas sadias. O que se deseja ressaltar é que plantas de milho são sujeitas a grandes variações na fotossíntese após a infecção patogênica.

Para a maioria das doenças foliares, a fotossíntese líquida de folhas infectadas é reduzida desde a infecção pelo patógeno. Esta redução na atividade fotossintética pode ser causada por redução na interceptação da radiação (RI), resultante da perda de área foliar fotossintetizante (áreas necrosadas resultantes da ação do patógeno) e /ou pela diminuição da eficiência do uso da radiação interceptada (RUE), devido à redução da taxa fotossintética do tecido verde remanescente (alteração na difusão de CO₂ na folha, alteração da relação de solutos entre as células do hospedeiro, etc.) (Johnson, 1987). Em alguns patossistemas, a redução da área foliar pela lesão é o único mecanismo pelo qual os patógenos reduzem a taxa fotossintética do hospedeiro (Spitters et al, 1990; van Oijen, 1990). Em outros, a taxa fotossintética é reduzida também no tecido verde, aparentemente sadio, ao redor das lesões (Rabbinge et al, 1985; Bastiaans, 1991; Bassanezzi et al, 1997). Através da função matemática de Bastiaans (1991) é possível determinar o tipo de efeito causado pelo patógeno. A equação $P_x/P_o=(1-x)^B$ relaciona severidade da doença (x) e taxa fotossintética líquida relativa da folha (P_x/P_o), onde P_x é a fotossíntese líquida da folha com severidade de doença x e P_o é a fotossíntese líquida média de folhas sadias. O parâmetro B representa a razão da lesão virtual (área foliar em que a fotossíntese é nula) pela lesão visual (área foliar com

sintomas visíveis ou severidade). Valores de β significativamente maiores que 1 demonstram que o patógeno reduz a taxa fotossintética no tecido verde remanescente.

A transpiração de folhas doentes pode ser maior ou menor que aquela de folhas saudáveis (Duniway & Durbin, 1971; Shtienberg, 1992). O aumento da transpiração pode ser ocasionado pela destruição da cutícula, pelo aumento da permeabilidade da membrana das células da folha e pela inibição do fechamento dos estômatos. A redução da transpiração pode ser resultante do fechamento induzido dos estômatos pela doença, redução dos espaços do mesófilo pelas hifas ou hipertrofia das células do mesófilo, obstrução dos tecidos condutores e estômatos, desfolha e/ou murcha e seca precoce das folhas. Em seu trabalho com *Puccinia sorghi*, Hilu (1964) relata que as células hospedeiras permaneceram levemente afetadas com o início da infecção pelos uredinósporos. Com a maturação dos urédios, entretanto, várias células hospedeiras podem ser comprimidas. Embora o patógeno não invada os tecidos vasculares, algumas destas células podem ficar comprimidas durante a formação uredial. Outras células do mesófilo começam a se degenerar próximo ao urédio. Cloroplastos se degeneram primeiro, mas as células se mantêm turgidas.

O modelo de Bastiaans (1991) foi ajustado aos dados de taxa fotossintética líquida relativa e de severidade da doença. Os parâmetros de β estimados foram 3,2 para *Physopella zae* a 31 °C, 15,9 para *Physopella* a 26 °C, 5,35 para *P. polysora* a 28 °C e 9,53 para *P. polysora* a 26 °C (Figuras 4 e 5). Todos os valores obtidos foram superiores a 1 e a maioria apresentou valores altos para β . Esse fato pode ser explicado pela elevada colonização de tecidos quando as urédias estão formadas e sua baixa capacidade de fotossintetizar e pela grande variabilidade observada a baixas severidades. Essa variabilidade nas taxas fotossintéticas avaliadas pode ser devido à metodologia aplicada. As plantas infectadas permaneciam em câmaras de crescimento com temperaturas controladas (21 °C, 26 °C e 31 °C para *Physopella zae* e 22 °C, 26 °C e 28 °C para *P. polysora*). Quando estas apresentavam esporulação, eram avaliadas. Para isto, eram retiradas das câmaras, permanecendo fora destas por aproximadamente 2 horas. O local onde as avaliações foram feitas era climatizado com temperatura de aproximadamente 20 °C. Antes de serem avaliadas, as plantas ficavam 1 hora fora das

câmaras para se adaptarem à nova temperatura ambiente. Devido ao choque térmico os estômatos, que são extremamente sensíveis, podem ter se fechado, causando uma variabilidade nas taxas fotossintéticas observadas. O rendimento da fotossíntese em uma planta depende de fatores internos e externos. Os principais fatores internos são a estrutura da folha e o seu teor de clorofila, o acúmulo de produtos da fotossíntese dentro dos cloroplastos, a influência de enzimas protoplasmáticas, entre outros. Os fatores externos são a qualidade e a quantidade de luz incidente nas folhas, a temperatura do ambiente e as concentrações de dióxido de carbono e oxigênio na atmosfera que envolve a planta. Bastiaans (1991) relatou valores altos de β (trigo-*Erysiphe graminis*, $\beta=8,7$) e baixos (trigo-*Puccinia recondita*, $\beta=1,2$) para patógenos biotróficos do trigo. Segundo Bassanezi et al. (2001) e Dias et al. (2000) o parâmetro β é característico de cada patossistema e não-influenciável por variações de ambiente, estágio de desenvolvimento ou condição nutricional do hospedeiro. Entretanto, no presente trabalho os valores de β foram variáveis, possivelmente pela alta variabilidade a baixas severidades devido a alterações fisiológicas nas plantas causadas pela baixa temperatura no local de avaliação.

Entre os experimentos o valor máximo de taxa fotossintética líquida das folhas sadias observado foi de $16 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Em condições de campo pode-se obter valores de até $20 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ devido a alta luminosidade. Em ambientes fechados é impossível reproduzir a radiação solar e, desta maneira, a planta não mostra a sua potencialidade, ou seja, valores de fotossíntese em uma planta avaliada em pleno sol certamente será maior comparado a uma avaliação feita nesta mesma planta em ambiente fechado e iluminado. Embora as medições da taxa fotossintética líquida demonstraram que a ferrugem tropical e a ferrugem polísora reduziram a fotossíntese no tecido verde remanescente, essas medidas não esclareceram o mecanismo responsável pela redução nem indicaram a localização desse efeito.

Figura 4- Efeito de diferentes severidades de ferrugem tropical (*Physopella zae*) em diferentes temperaturas na taxa fotossintética líquida relativa (P_x/P_o) de folhas de milho (*Zea mays*) e na taxa de transpiração relativa (T_x/T_o). Círculos cheios representam o ensaio 1 e círculos vazios sua repetição.

Figura 5- Efeito de diferentes severidades de ferrugem polysora (*Puccinia polysora*) em diferentes temperaturas na taxa fotossintética líquida relativa (P_x/P_o) de folhas de milho (*Zea mays*) e na taxa de transpiração relativa (T_x/T_o). Círculos cheios representam o ensaio 1 e círculos vazios sua repetição.

Tabela 1. Média da taxa fotossintética líquida (P_x/P_o) em diferentes severidades (%) em plantas infectadas com *Physopella zae* em diferentes temperaturas.

Severidade (%)	Phy 21 °C (ens1)	Phy 21 °C (ens2)	Phy 26 °C (ens1)	Phy 26 °C (ens2)	Phy 31 °C (ens1)	Phy 31 °C (ens2)
0 - 5	0,90	0,74	1,40	0,78	1,00	0,98
5,1 - 10	0,70	0,54	1,14	0,70	0,92	0,50
10,1 - 15	0,69	0,49	1,08	0,60	0,58	0,71
15,1 - 20	0,46	---	0,86	0,76	0,53	0,50
20,1 - 30	0,36	---	0,59	0,75	0,25	0,39
30,1 - 40	---	---	0,54	0,52	0,54	0,48
40,1 - 50	---	---	0,18	---	0,24	0,23

Tabela 2. Média da taxa fotossintética líquida (P_x/P_o) em diferentes severidades (%) em plantas infectadas com *Puccinia polysora* em diferentes temperaturas.

Severidade (%)	Poly 22 °C (ens1)	Poly 22 °C (ens2)	Poly 26 °C (ens1)	Poly 26 °C (ens2)	Poly 28 °C (ens1)	Poly 28 °C (ens2)
0 - 5	0,70	0,61	0,82	0,84	0,78	0,83
5,1 - 10	0,53	0,45	0,52	0,61	0,66	0,41
10,1 - 15	0,37	---	0,31	0,45	0,52	0,57
15,1 - 20	0,32	---	0,41	0,37	0,75	0,55
20,1 - 30	0,36	---	0,19	0,25	0,52	0,44
30,1 - 40	---	---	0,43	---	0,33	0,27
40,1 - 50	---	---	---	---	---	---

6 CONCLUSÕES

- 1) Os patógenos foliares estudados causam alterações na fotossíntese e transpiração nas folhas de milho proporcionalmente maiores que as áreas ocupadas por sintomas.
- 2) A simples quantificação visual da severidade da doença no patossistema *P. zea* – milho e *P. polysora* – milho não fornece uma indicação precisa do efeito do patógeno na taxa fotossintética do hospedeiro.
- 3) A avaliação da taxa fotossintética deve ser realizada em um local que apresente a mesma temperatura do local onde as plantas ficam acondicionadas para evitar que haja qualquer alteração fisiológica na planta.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGRIOS, G.N. **Plant pathology**. 4 ed. San Diego: Academic Press, 1997. 635p.

AMORIM, H.V. Respiração. In: GUIMARÃES, (Ed). **Fisiologia vegetal**. 2. ed. São Paulo: Editora, 1985, v.1, p. 251-279.

AMORIM, L. Avaliação de doenças. In: BERGAMIN FILHO, A.; KIMATI, H.; AMORIM, L. (Ed.). **Manual de fitopatologia: princípios e conceitos**. 3. ed. São Paulo: Agronômica Ceres, 1995a. v.1, p.331-341.

AMORIM, L. Colonização e reprodução. In: BERGAMIN FILHO, A.; KIMATI, H.; AMORIM, L. (Ed.). **Manual de fitopatologia: princípios e conceitos**. 3 ed. São Paulo: Agronômica Ceres, 1995b. v.1, p.309-324.

BASSANEZI, R.B. Efeito de doenças foliares na eficiência fotossintética do feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) como contribuição na avaliação de danos. Piracicaba, 2000. 233p. Tese (Doutorado) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo.

BASSANEZI, R.B.; AMORIM, L.; BERGAMIN FILHO, A; HAU, B.; BERGER, R.D. Accounting for photosynthetic efficiency of bean leaves with rust angular leaf spot and anthracnose to access crop damage. **Plant Pathology**, v.50, n.4, p.443-452, 2001.

- BASSANEZI, R.B.; MARTINS, M.C.; GODOY, C.V.; AMORIM, L.; BERGAMIN FILHO, A. Efeito da antracnose na eficiência fotossintética do feijoeiro. **Fitopatologia Brasileira**, v.22, n.4, p.520-524, 1997.
- BASSO, M.E.; AMORIM, L. Quantificação de componentes monocíclicos da ferrugem tropical do milho sob diferentes temperaturas. / Apresentado ao 6º Simpósio de Iniciação Científica da Usp – Siicusp – Agropecuária. Piracicaba, 1998/
- BASTIAANS, L. Ratio between virtual and visual lesion size as a measure to describe reduction in leaf photosynthesis of rice due to leaf blast. **Phytopathology**, v.81, p.611-615, 1991.
- BERGAMIN FILHO, A.; AMORIM, L. **Doenças de plantas tropicais: epidemiologia e controle econômico**. São Paulo: Ceres, 1996. 299p.
- BERGAMIN FILHO, A.; LOPES, D.B.; AMORIM, L.; GODOY, C.V.; BERGER, R.D. Avaliação de danos causados por doenças de plantas. **Revisão Anual de Patologia de Plantas**, v.3, p.133-184, 1995.
- CAMPBELL, C.L.; MADDEN, L.V. **Introduction to plant disease epidemiology**. New York: John Wiley, 1990. 220p.
- CANTERI, M.G.; LOPES, D.B.; DAVOLI, T.A.; BERGER, R.D. Correlação entre cor e taxa fotossintética em folhas de feijoeiro inoculadas com *Uromyces appendiculatus*. **Fitopatologia Brasileira**, v.22 , p.278, 1997
- CHESTER, K.S. Plant disease losses: their appraisal and interpretation. **Plant Disease Report**, v.193, suppl., p.191-362, 1950.

- DÍAZ, C.G.; BASSANEZZI, R.B.; GODOY, C.V.; LOPES, D.B.; BERGAMIN FILHO, A. Quantificação do efeito do cretamento bacteriano comum na eficiência fotossintética e na produção do feijoeiro. **Fitopatologia Brasileira**, v.26, p.71-76, 2001.
- DUDIENAS, C.; DUARTE, A.P.; CASTRO, J.L.; PATERNIANI, M.E.A.G.Z.; BORTOLETO, N.; CAZENTINI FILHO, G. Avaliação das principais doenças foliares no Estado de São Paulo. In: DUARTE, A.P.; PATERNIANI, M.E.A.G.Z. (Ed.). **Cultivares de milho no Estado de São Paulo**. (IAC. Documentos, 58). Campinas: IAC, 1997a. p.53-65.
- DUDIENAS, C.; SAWAZAKI, E.; PATERNIANI, M.E.A.G.Z.; GALVÃO, J.C.C.; SORDI, G.; PEREIRA, J. Comportamento de cultivares de milho, em condições de campo, quanto à resistência a *Physopella zeae*. **Summa Phytopathologica**, v.23, p.259-262, 1997b.
- DUNIWAY, J.M.; DURBIN, R.D. Some effects of *Uromyces phaseoli* on the transpiration rate and stomatal conductance of beans leaves. **Phytopathology**, v.61, p.114-119, 1971.
- FANCELLI, A.L.; LIMA, U.A. **Milho**: produção, pré-processamento e transformação agroindustrial.. Piracicaba : FEALQ, 1982.112p. (Série Extensão Agroindustrial, 5)
- FANTIN, G.M.; BALMER, E.; OLIVEIRA, M.Z. Resistência de plantas jovens de populações de milho a *Puccinia polysora*. **Fitopatologia Brasileira**, v.22, p.261, 1997.
- FERNANDES, F.T.; OLIVEIRA, E. **Principais doenças na cultura do milho**. Sete Lagoas: EMBRAPA,CNPMS, 1997. 80p. (Circular Técnica, 26)

FNP CONSULTORIA — **Agrianual 2002**: Anuário da Agricultura Brasileira. São Paulo, 2002. p.413-434. Milho.

FUTRELL, M.C. *Puccinia polysora* epidemics on maize associated with cropping practice and genetic homogeneity. **Phytopathology**, v.65, p.1040-1042, 1975.

GAUNT, R.E. The relationship between plant disease severity and yield. **Annual Review of Phytopathology**, v.33, p.119-144, 1995.

GODOY, C.V.; AMORIM, L.; BERGAMIN FILHO, A. Influência da temperatura e do período de molhamento nos parâmetros monocíclicos de *Physopella zea* em milho. **Fitopatologia Brasileira**, v.22, p.266, 1997.

GODOY, C.V.; AMORIM, L.; BERGAMIN FILHO, A. Efeito da mancha de *phaeosphaeria* na eficiência fotossintética de plantas de milho. **Fitopatologia Brasileira**, v.23, p.246, 1998b.

GODOY, C.V.; AMORIM, L.; BERGAMIN FILHO, A. Influência da duração do molhamento foliar e da temperatura no desenvolvimento da ferrugem do milho causada por *Puccinia polysora*. **Fitopatologia Brasileira**, v.24, n.2, p.160-165, 1999.

GODOY, C.V.; AMORIM, L.; BERGAMIN FILHO, A. Alterações na fotossíntese e na transpiração de folhas de milho infectadas por *Phaeosphaeria maydis*. **Fitopatologia Brasileira**, v.26, n.2, p.209-213, 2001.

GODOY, C.V.; AMORIM, L.; BERGAMIN FILHO, A.; SILVA, W.J.; SOLFERINO, O.B.; SILVA, H.P.; PEREIRA, O.A.P. Avaliação do progresso de doenças do milho em diferentes localidades e épocas de plantio. **Summa Phytopathologica**, v.24, p.80, 1998a.

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

GOODWIN, P.H. Effect of common bacterial blight on leaf photosynthesis of bean. **Canadian Journal of Plant Pathology**, v.14, p.203-206, 1992.

HALL, D.O; RAO, K.K. **Fotossíntese**. São Paulo: EPU, 1980. 89p. (Coleção Temas de Biologia, 10).

HARDER, D.E.; CHONG, J. Structure and physiology of haustoria. In: BUSHNELL, W.R.; ROELFS, A.P. (Ed.) **The cereal rusts: origins, specificity, structure and physiology**: London Academic Press, 1984, p.325-330.

HOLLIER, C.A.; KING, S.B. Effect of dew period and temperature on infection of seedling maize plants by *Puccinia polysora*. **Plant Disease**, v.69, p.219-220, 1985.

JAMES, W.C. A manual of assessment keys for plant diseases. **Canadian Plant Disease Survey**, v.51, n.2, 1971.

JAMES, W.C. Assessment of plant diseases and losses. **Annual Review of Phytopathology**, v.12, p.27-48, 1974.

JOHNSON, K.B. Defoliation, disease and growth: a reply. **Phytopathology**, v.77, p.1495-1497, 1987.

KING, S.B.; SCOTT, G.E. Development of southern rust on maize at different stages of maturity. **Plant Disease**, v.66, p.477-481, 1982.

LARGE, E.C. Measuring plant disease. **Annual Review of Phytopathology**, v.4, p.9,28, 1966.

- LEITE, B.; PASCHOLATI, S.F. Hospedeiro: alterações fisiológicas induzidas por fitopatógenos. In: BERGAMIN FILHO, A.; KIMATI, H.; AMORIM, L. (Ed.) **Manual de fitopatologia: princípios e conceitos**. 3 ed. São Paulo: Agronômica Ceres, 1995. v.1, cap. 21, p.393-416.
- LEVY, Y.; LEONARD, K.J. Yield loss in sweet corn in response to defoliation or infection by *Exserohilum turcicum*. **Journal of Phytopathology**, v.128, p.161-171, 1990.
- LIMA, M.; PATERNIANI, M.E.A.G.Z.; DUDIENAS, C. Avaliação da resistência à ferrugem tropical em linhagens de milho. **Bragantia**, v.55, p.269-273, 1996.
- LISBOA, J.A.P.; SCORTEGAGNA, G.A.; GOMES, D.N. Milho. **Revista Cultivar**, v.2, p.32-35, 1999.
- LONG, S.P.; HÄLLGREN, J.E. Measurement of CO₂ assimilation by plants in the field and the laboratory. In: COOMBS, J.; HALL, D.O.; LONG, S.P. (Ed.) **Techniques in bioproductivity and photosynthesis**. Oxford: Pergamon Press, 1987. p.62-94.
- LONG, S.P.; HÄLLGREN, J.E. Measurement of CO₂ assimilation by plants in the field and the laboratory. In: HALL, D.O.; SCURLOCK, J.M.O.; BOLHÄR-NORDENKAMPF, H.R.; LEEGOOD, R.C.; LONG, S.P. (Ed.) **Photosynthesis and production in a changing environment: a field and laboratory manual**. London: Chapman & Hall, 1993. p.129-167.
- LOPES, D.B.; BERGER, R.D. The effects of rust and anthracnose on the photosynthetic competence of diseased beans leaves. **Phytopathology**, v.91, n.2, p.212-220, 2001.

- LOPES, D.B.; BERGER, R.D.; BERGAMIN FILHO, A. Absorção da área foliar sadia (HAA): uma nova abordagem para a quantificação de dano e para o manejo integrado de doença. **Summa Phytopathologica**, v.20, p.143-151, 1994.
- LOPES, D.B.; DAVOLI, T.A.; BERGER, R.D. Photosynthesis and color determination of bean plants with rust. **Summa Phytopathologica**, v.24, n.1, p.56, 1998.
- LUCAS, J.A. **Plant pathology and plant pathogens**. 3.ed. Oxford: Blackwell Science, 1998. 274p.
- MELCHING, J.S. Corn rusts: types, races, and destructive potencial. In: ANNUAL CORN SORGHUM CONFERENCE .30., London, 1975. **Proceedings**. p.90-115.
- MIGNUCCI, J.S.; BOYER, J.S. Inhibition of photosynthesis and transpiration in soybean infected by *Microsphaera diffusa*. **Phytopathology**, v.69, n.3, p.227-230, 1979.
- MONTEITH, J.L. Climate and the efficiency of crop production in Britain. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, v.281, p.277-294, 1977.
- MONTEITH, J.L. Does light limit crop production? In: JOHNSON, C.B. (Ed.) **Physiological processes limiting plant productivity**. London: Butterworths, 1981. cap.2, p.23-38.
- MONTEITH, J.L.; ELSTON, J. Performance and productivity in the field. In: DALE, J.E.; MILTHORPE, F.L. (Ed.) **The growth and functioning of leaves**. Cambridge: University Press, 1983, p.499-518.

- OWERA, S.A.P.; FARRAR, J.F.; WHITBREAD, R. Growth and photosynthesis in barley infected with brown rust. **Physiological Plant Pathology**, v.18, n.1, p.79-90, 1981.
- PATAKY, J.K.; HEADRICK, J.M.; SUPARYONO. Classification of sweet corn hybrid reactions to common rust, northern leaf blight, Stewart's wilt, and Goss' wilt and associated yield reductions. **Phytopathology**, v.78, p.172-178, 1988.
- PEREIRA, O.A.P. Doenças do milho. In: KIMATI, H.; AMORIM, L.; BERGAMIN FILHO, A.; CAMARGO, L.E.A.; REZENDE, J.A.M. (Ed.) **Manual de fitopatologia: doenças das plantas cultivadas**. 3.ed. São Paulo: Agronômica Ceres, v.2, 1997, p.538-555.
- PETERSON, R.F.; CAMPBELL, A.B.; HANNAH, A.E. A diagrammatic scale of estimating rust intensity on leaves and stems of cereals. **Canadian Journal**, v.26, p.496-500, 1948.
- RABBINGE, R.; JORRITSMA, I.T.M.; SCHANS, J. Damage components of powdery mildew in winter wheat. **Netherland Journal of Plant Pathology**, v.91, p.235-247, 1985.
- RAID, R.N.; PENNYPACKER, S.P.; STEVENSON, R.E. Characterization of *Puccinia polysora* epidemics in Pennsylvania and Maryland. **Phytopathology**, v.78, p.579-585, 1988.
- REZENDE, I.C.; SILVA, H.P.; PEREIRA, O.A.P. Perda da produção de milho causada por *Puccinia polysora* Underw. In: CONGRESSO NACIONAL DE MILHO SORGO. Goiânia, 1994. p.174.

- ROBERTS, A.M.; WALTERS, D.R. Photosynthesis in discrete regions of leek leaves infected with the rust, *Puccinia allii* Rud. **New Phytologist**, v.110, n.3, p.371-376, 1988.
- RODRIGUEZ-ARDON, R.; SCOTT, G.E.; KING, S.B. Maize yield losses caused by Southern corn rust. **Crop Science**, v.20, n.6, p.812-814, 1980.
- ROWELL, J.B. Controlled infection by *Puccinia graminis* f.sp. *tritici* under artificial conditions. (Ed.) **The cereal rusts: origins, specificity, structure and physiology**. London Academic Press, 1984. p.472-483.
- SALISBURY, F.B.; ROSS, C.W. **Plant physiology**. Belmont: Wadsworth, 1992. 682p.
- SCHALL, R.A.; MCCAIN, J.W.; HENNEN, J.F. Distribution of *Puccinia polysora* in Indiana and absence of a cool weather form as determined by comparison with *Puccinia sorghi*. **Plant Disease**, v.67, p.767-770, 1983.
- SCHOLLES, J.D. Photosynthesis: cellular and tissue aspects in diseased leaves. In: AYRES, P.G. (Ed.) **Pest and pathogens: plant responses to foliar attack**. Oxford: BIOS Scientific, 1992, p.85-106.
- SCHOLLES, J.D.; FARRAR, J.F. Photosynthesis and chloroplast functioning within individual pustules of *Uromyces muscari* on bluebell leaves. **Physiological Plant Pathology**, v.27, n.3, p.387-400, 1985.
- SCHOLLES, J.D.; ROLFE, S.A. Photosynthesis in localized regions of oat leaves infected with crown rust (*Puccinia coronata*): quantitative imaging of chlorophyll fluorescence. **Planta**, v.199, n.4, p.573-582, 1996.

SCHWARTZ, H.F. Anthracnose. In: HALL, R. (Ed.). **Compendium of bean diseases**. St. Paul: The American Phytopathological Society, 1991. p.16-17.

SHTIENBERG, D. Effects of foliar disease on gas exchange process: a comparative study. **Phytopathology**, v.82, p.760-765, 1992.

SILVA, H.P. Incidência de doenças fúngicas na “safrinha”. In: SEMINÁRIO SOBRE A CULTURA DO MILHO “SAFRINHA” 4., Campinas, 1997. **Anais**. Campinas: Fundação Cargill, 1997. p.81-86.

SPITTERS, C.J.T.; ROERMUND, H.J.W. van; NASSAU, H.G.M.G. van; SCHEPERS, J.; MESDAG, L. Genetic variation in partial resistance to leaf rust in wheat: disease progress, foliage senescence and yield reduction. **Netherland Journal of Plant Pathology**, v.96, p.3-15, 1990.

SQUIRE, G.R. **The physiology of tropical crop production**. Wallingford: CAB International, 1990. 236p.

STANGARLIN, J.R. Atividades de ribulose-1,5-bifosfato carboxilase (Rubisco), clorofilase, β -1,3-glucanase e quitinase e conteúdo de clorofila em cultivares de feijoeiro (*Phaseolus vulgaris*) infectados com *Uromyces appendiculatus* ou *Phaeoisariopsis griseola*. Piracicaba, 1999. 119p. Tese (Doutorado) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo.

TSUNECHIRO, A. Aspectos econômicos da cultura do milho no Estado de São Paulo. In: DUARTE, A.P.; PATERNIANI, M.E.A.G.Z. (Ed.). **Cultivares de milho no Estado de São Paulo**. Campinas: IAC, 1997, p.1-8. (IAC. Documentos, 58).

VAN OIJEN, M. Photosynthesis is not impaired in healthy tissue of blighted potato plants. **Netherland Journal of Plant Pathology**, v.96, p.55-63, 1990.

WAGGONER, P.E.; BERGER, R.D. Defoliation, disease and growth. **Phytopathology**, v.77, p.393-398, 1987.

WHITE, D.G. (Ed.) **Compendium of corn diseases**. 3.ed. St Paul: APS Press, 1999. 78p.