**EFEITOS DE *Meloidogyne incognita* RAÇA 3 E *M. javanica* SOBRE A
ABSORÇÃO E TRANSLOCAÇÃO DE NITROGÊNIO, FÓSFORO E
CÁLCIO E SOBRE A PARTIÇÃO DE CARBONO EM
CULTIVARES DE SOJA**

RUI GOMES CARNEIRO

Engenheiro Agrônomo

Orientador: Prof. Dr. **LUIZ CARLOS C. BARBOSA FERRAZ**

Co-Orientador: Prof. Dr. **PAULO MAZZAFERA**

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

PIRACICABA

Estado de São Paulo - Brasil

Novembro - 1999

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - Campus "Luiz de Queiroz"/USP

Carneiro, Rui Gomes

Efeitos de *Meloidogyne incognita* raça 3 e *M. javanica* sobre a absorção e translocação de nitrogênio, fósforo e cálcio e sobre a partição de carbono em cultivares de soja / Rui Gomes Carneiro. -- Piracicaba, 1999.
96 p.

Tese (doutorado) - - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 1999.
Bibliografia.

1. Absorção 2. Cálcio 3. fósforo 4. Meloidoginose 5. Nematóide parasito de planta 6. Nitrogênio 7. Relação planta-patógeno 8. Soja 9. Translocação 10. Variedade 1. Titulo.

CDD 633.34

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

A Deus Pai, pelas oportunidades e infinito Amor,

RENDENDO GRAÇAS

À minha esposa Solange, pelo amor,
apoio, compreensão, companheirismo
e tolerância,

OFEREÇO

Aos meus pais Wilson e Joanninha,
aos meus avós Antônio e Maria de Lourdes,
aos meus sogros Clóvis e Maria Helena,
às minhas filhas Jicei e Marina,
e aos meus irmãos Caio, Fernão, Maria Aparecida,
Maria do Carmo e Mariângela

DEDICO

Agradecimentos

Sou grato a todos aqueles que, direta ou indiretamente, contribuíram para a realização deste trabalho, em especial:

Ao Instituto Agrônomo do Paraná - IAPAR, à Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiróz” - ESALQ, e ao Departamento de Entomologia, Fitopatologia e Zoologia Agrícola pela oportunidade concedida.

À Universidade de Campinas -UNICAMP, Departamento de Fisiologia Vegetal, por me oferecer condições de casa de vegetação, de laboratórios e apoio humano para a realização dos trabalhos, e por me aceitar como aluno especial para freqüentar disciplinas.

Ao Centro de Energia Nuclear na Agricultura - CENA, Departamento de Fertilidade do Solo e Laboratório de Isótopos Estáveis, pela disponibilização de laboratórios, equipamentos e de pessoal para as análises de fósforo, cálcio e nitrogênio.

Aos Professores Dr. Luiz Carlos C. Barbosa Ferraz, da ESALQ, e Dr. Paulo Mazzafera, da UNICAMP, pela orientação segura e constante.

Aos Professores Dr. Takashi Muraoka e Dr. Paulo Cesar O. Trivelin, do CENA, pela colaboração e sugestões nos trabalhos de fósforo, cálcio e nitrogênio.

Aos funcionários da UNICAMP - Denise, Dulce, Sebastiana, Domingos e Izaltino e do CENA - Dulce, Marileuza, Sandra e João Odemir, pelo apoio no aprendizado de métodos e auxílio na condução de experimentos.

Ao Centro Nacional de Pesquisa de Soja - CNPSoja, da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária -EMBRAPA, pelo fornecimento de sementes.

Aos professores e colegas do Departamento de Entomologia, Fitopatologia e Zoologia Agrícola da ESALQ e do Departamento de Fisiologia Vegetal da UNICAMP, pelos ensinamentos, cooperação e amizade.

Ao Professor Dr. Ladaslav Sodek, da UNICAMP, pela revisão do Summary.

Ao Professor Dr. Ailton Rocha Monteiro, da ESALQ, por facilitar o acesso à biblioteca nematológica setorial.

A Eliana M. G. Sabino, Bibliotecária Chefe da Seção de Referências da Biblioteca da ESALQ, pela revisão das referências bibliográficas.

Ao CNPq, pelo apoio financeiro.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	vii
LISTA DE TABELAS.....	viii
RESUMO.....	xiii
SUMMARY.....	xv
1 INTRODUÇÃO.....	01
2 REVISÃO DE LITERATURA.....	03
3 EFEITOS DE <i>Meloidogyne incognita</i> RAÇA 3 E <i>M. javanica</i> SOBRE A ABSORÇÃO E TRANSLOCAÇÃO DE NITROGÊNIO, FÓSFORO E CÁLCIO NAS CULTIVARES DE SOJA OCEPAR 4 E BR 16	13
3.1 Resumo.....	13
3.2 Introdução.....	14
3.3 Material e métodos.....	16
3.4 Resultados e discussão.....	22
3.4.1 Taxa reprodutiva dos nematóides nas cultivares.....	22
3.4.2 Resultados do experimento com ^{15}N	23
3.4.2.1 Discussão dos resultados do experimento com ^{15}N	26
3.4.3 Resultados do experimento com ^{32}P	38
3.4.3.1 Discussão dos resultados do experimento com ^{32}P	40
3.4.4 Resultados do experimento com ^{45}Ca	52
3.4.4.1 Discussão dos resultados do experimento com ^{45}Ca	55
4 PARTIÇÃO DE CARBONO ENTRE A PARTE AÉREA E O SISTEMA RADICULAR EM DUAS CULTIVARES DE SOJA INFECTADAS COM <i>Meloidogyne incognita</i> RAÇA 3 OU <i>M. javanica</i>	67

4.1 Resumo.....	67
4.2 Introdução.....	68
4.3 Material e métodos.....	70
4.3.1 Desenvolvimento e inoculação das plantas.....	70
4.3.2 Tratamento com $^{14}\text{CO}_2$	71
4.3.3 Colheita das plantas e análises químicas.....	71
4.3.4 Análises estatísticas.....	73
4.4 Resultados e discussão.....	75
4.4.1 Resultados.....	75
4.4.1.1 Desenvolvimento das plantas e produção de ovos.....	75
4.4.1.2 Concentração de açúcares endógenos.....	75
4.4.1.3 Partição de carbono.....	76
4.4.2 Discussão.....	77
5 CONCLUSÕES.....	85
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	87

LISTA DE FIGURAS

		página
01	Sistema de montagem de copos para a avaliação dos efeitos de <i>M. incognita</i> raça 3 e <i>M. javanica</i> sobre a absorção e translocação de N , P e Ca . O fundo do copo superior foi substituído por tela de sombrite, permitindo a passagem de raízes para o copo com vermiculita.....	21
02	Número de ovos produzidos por <i>M. incognita</i> raça 3 e <i>M. javanica</i> nas cultivares Ocepar 4 e BR 16 de soja, estimados 50 dias após a inoculação (I = <i>M. incognita</i> raça 3 ; J = <i>M. javanica</i> , V1 = ‘OCEPAR 4’; V2 = ‘BR 16’; N1 = zero ovo/planta; N2 = 3.000 ovos/planta; N3 = 9.000 ovos/planta; N4 = 27.000 ovos/planta).....	22
03	Diagrama esquemático do sistema utilizado para a exposição das plântulas de soja ao ¹⁴ CO ₂	74

LISTA DE TABELAS

	página
01 Análise do solo utilizado nos experimentos: A - fertilidade; B - granulometria e densidade.....	20
02 Massas secas da parte aérea e do sistema radicular, em gramas, de plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de <i>M. incognita</i> raça 3 ou <i>M. javanica</i>	31
03 Conteúdo (mg de N) e concentração (mg N/g de matéria seca) de N endógeno em plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de <i>M. incognita</i> raça 3 ou <i>M. javanica</i>	32
04 Conteúdo de N endógeno (mg de N) na parte aérea e nas raízes de plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de <i>M. incognita</i> raça 3 ou <i>M. javanica</i>	33
05 Concentração endógena de N (mg de N/g massa seca) e de ¹⁵ N (µg ¹⁵ N/g massa seca) da parte aérea de plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de <i>M. incognita</i> raça 3 ou <i>M. javanica</i>	34

06	Concentração endógena de N (mg de N/g massa seca) e de ^{15}N ($\mu\text{g } ^{15}\text{N/g}$ massa seca) no sistema radicular de plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de <i>M. incognita</i> raça 3 ou <i>M. javanica</i>	35
07	Conteúdo ($\mu\text{g de } ^{15}\text{N}$) e concentração ($\mu\text{g de } ^{15}\text{N/g}$ de massa seca) de ^{15}N em plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de <i>M. incognita</i> raça 3 ou <i>M. javanica</i>	36
08	Conteúdo de ^{15}N ($\mu\text{g de } ^{15}\text{N}$) na parte aérea e nas raízes de plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de <i>M. incognita</i> raça 3 ou <i>M. javanica</i>	37
09	Massas secas da parte aérea e do sistema radicular, em gramas, de plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de <i>M. incognita</i> raça 3 ou <i>M. javanica</i>	45
10	Conteúdo (mg de P) e concentração (mg P/g de matéria seca) de P endógeno em plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de <i>M. incognita</i> raça 3 ou <i>M. javanica</i>	46
11	Conteúdo de P endógeno (mg de P) na parte aérea e nas raízes de plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de <i>M. incognita</i> raça	

3 ou <i>M. javanica</i>	47
12 Concentração de P endógeno (mg de P/g massa seca) e de ^{32}P (cpm/g massa seca) da parte aérea de plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de <i>M. incognita</i> raça 3 ou <i>M. javanica</i>	48
13 Concentração de P endógeno (mg de P/g massa seca) e de ^{32}P (cpm/g massa seca) no sistema radicular de plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de <i>M. incognita</i> raça 3 ou <i>M. javanica</i>	49
14 Conteúdo (cpm) e concentração (cpm/g massa seca) de ^{32}P em plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de <i>M. incognita</i> raça 3 ou <i>M. javanica</i>	50
15 Conteúdo de ^{32}P (cpm) na parte aérea e nas raízes de plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de <i>M. incognita</i> raça 3 ou <i>M. javanica</i>	51
16 Massas secas da parte aérea e do sistema radicular, em gramas, de plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de <i>M. incognita</i> raça 3 ou <i>M. javanica</i>	60
17 Conteúdo endógeno de Ca (mg de Ca) e concentração de Ca(mg de Ca/g massa seca) em plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas	

	com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de <i>M. incognita</i> raça 3 ou <i>M. javanica</i>	61
18	Conteúdo endógeno de Ca na parte aérea (mg de Ca) e nas raízes (mg de Ca) de plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de <i>M. incognita</i> raça 3 ou <i>M. javanica</i>	62
19	Concentração endógena de Ca (mg de Ca/g massa seca) e de ^{45}Ca (cpm/g massa seca) da parte aérea de plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de <i>M. incognita</i> raça 3 ou <i>M. javanica</i>	63
20	Concentração endógena de Ca (mg de Ca/g massa seca) e de ^{45}Ca (cpm/g massa seca) nas raízes de plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de <i>M. incognita</i> raça 3 ou <i>M. javanica</i>	64
21	Conteúdo de ^{45}Ca (cpm) e concentração de ^{45}Ca (cpm/g massa seca) em plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de <i>M. incognita</i> raça 3 ou <i>M. javanica</i>	65
22	Conteúdo de ^{45}Ca na parte aérea (cpm) e nas raízes (cpm) de plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de <i>M. incognita</i> raça 3 ou <i>M. javanica</i>	66
23	Número de ovos por grama de massa fresca de raízes, massa fresca de raízes e massa seca da parte aérea de plantas de soja ‘Cristalina’ e ‘UFV	

	ITM 1' inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de <i>Meloidogyne incognita</i> raça 3 ou <i>M. javanica</i>	81
24	Conteúdo endógeno de açúcares redutores e de sacarose nas raízes de plantas de soja 'Cristalina' e 'UFV ITM 1' inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de <i>Meloidogyne incognita</i> raça 3 ou <i>M. javanica</i>	82
25	Radioatividade específica das raízes e radioatividade total no sistema radicular de plantas de soja 'Cristalina' e 'UFV ITM 1' inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de <i>Meloidogyne incognita</i> raça 3 ou <i>M. javanica</i>	83
26	Radioatividade específica em açúcares redutores e em sacarose após a purificação dos extratos com resinas Dowex. Extratos obtidos de raízes de plantas de soja 'Cristalina' e 'UFV ITM 1' inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de <i>Meloidogyne incognita</i> raça 3 ou <i>M. javanica</i>	84

EFEITOS DE *Meloidogyne incognita* raça 3 E *M. javanica* SOBRE A ABSORÇÃO E TRANSLOCAÇÃO DE NITROGÊNIO, FÓSFORO E CÁLCIO E SOBRE A PARTIÇÃO DE CARBONO EM CULTIVARES DE SOJA

Autor: Rui Gomes Carneiro

Orientador: Prof. Dr. Luiz Carlos C. Barbosa Ferraz

Co-orientador: Prof. Dr. Paulo Mazzafera

RESUMO

Os efeitos de *Meloidogyne incognita* raça 3 e *M. javanica* sobre a absorção e translocação de N, P e Ca foram estudados em duas cultivares de soja com diferentes graus de suscetibilidade aos patógenos. Foram instalados três experimentos, cada um representado pela adição de um dos nutrientes marcados com isótopo pesado (^{15}N) ou radioativo (^{32}P e ^{45}Ca) a ser estudado. Cada experimento foi dividido em duas partes, analisadas estatisticamente em separado, cada uma correspondendo ao estudo de uma das espécies de nematóide. Utilizaram-se quatro níveis de inóculo (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta). As plantas foram conduzidas em casa de vegetação, em um sistema de dois copos, montados um sobre o outro, sendo que no copo superior fez-se a inoculação e no inferior adicionou-se o respectivo nutriente marcado. Quarenta dias após a inoculação, forneceu-se o nutriente marcado (^{15}N , ^{32}P ou ^{45}Ca). Após o período de absorção, as plantas foram colhidas, secas e moídas, procedendo às determinações dos nutrientes

marcados, bem como de seus conteúdos endógenos, separadamente, na parte aérea e nas raízes. Nos três experimentos, observou-se que plantas infectadas apresentaram maior massa seca de sistema radicular e menor massa seca de parte aérea. No período de 40 dias após a inoculação, plantas infectadas e não infectadas absorveram quantidades semelhantes de N e Ca, mas translocaram menos para a parte aérea, enquanto para P absorveram mais e translocaram menos. Aos 40 dias da inoculação, plantas infectadas não alteraram o comportamento quanto ao N, mas absorveram e translocaram menos P e Ca que plantas não inoculadas. Não se observou efeito importante de cultivar e espécie de nematóide.

Para estudar os efeitos decorrentes do parasitismo de nematóides na partição de carbono, plântulas de duas cultivares de soja foram inoculadas com 0, 3.000, 9.000 ou 27.000 ovos de *Meloidogyne incognita* raça 3 ou *M. javanica* e mantidas em casa de vegetação. Trinta dias depois, as plantas foram expostas a $^{14}\text{CO}_2$ por quatro horas. Vinte horas após a exposição, foram determinadas a massa seca da parte aérea e, nas raízes, a massa fresca, o número de ovos por grama, as radioatividades total e específica de carboidratos, e o conteúdo de carboidratos. *M. javanica* produziu mais ovos que *M. incognita* raça 3 nas duas cultivares. Aumento de massa fresca de raízes e redução de massa seca da parte aérea com o aumento do nível de inóculo foram observados. Para ambos os nematóides, houve aumento na radioatividade total no sistema radicular com o incremento do nível de inóculo. Para a maioria dos casos, a radioatividade específica na sacarose e nos açúcares redutores também tiveram um acréscimo com o aumento do nível de inóculo do nematóide. Os mais elevados valores de radioatividade específica foram observados nos açúcares redutores, mas o conteúdo de sacarose foi maior que o de açúcares redutores. Os resultados mostraram que nematóides são fortes drenos, causando significativas alterações no padrão de partição de carbono em plantas de soja e que essa partição de carbono pode variar com as espécies de planta e de nematóide envolvidos.

**EFFECTS OF *Meloidogyne incognita* race 3 AND *M. javanica* ON THE
ABSORPTION AND TRANSLOCATION OF NITROGEN,
PHOSPHORUS AND CALCIUM AND ON CARBON PARTITIONING
IN CULTIVARS OF SOYBEAN**

Author: Rui Gomes Carneiro

Advisor: Prof. Dr. Luiz Carlos C. Barbosa Ferraz

Co-advisor: Prof. Dr. Paulo Mazzafera

SUMMARY

The effects of the nematodes *M. incognita* race 3 and *M. javanica* on the absorption and translocation of N, P and Ca were studied in two soybean cultivars differing in their susceptibility to the pathogens. In three independent experiments, after 40 days from inoculation, plants infected with four levels of inoculum (0, 3,000, 9,000 and 27,000 eggs) were supplied with ^{15}N , ^{45}Ca and ^{32}P . The experiments were carried out in a glasshouse. The plants were grown in plastic pots with the bottom removed and replaced with a net such that the roots emerged below in a second pot maintained partially filled with water. The roots of the upper pot were inoculated with nematode eggs and labelled nutrients were supplied to the lower pot with a diluted nutrient solution. After a period for absorption, the roots protruding in the lower pot were discarded and the roots of the first pot and the shoot were collected for analysis. Infected plants had higher root dry mass and lower shoot dry mass. Data for the whole plant showed that infected and non infected plants had similar amounts of endogenous N and Ca, but less P,

indicating a lower absorption for the latter nutrient. On the other hand, the endogenous content in the shoot of infected plants showed that the three nutrients were poorly translocated compared with non infected ones. The analysis of the labelled elements supplied 40 days after inoculation showed that absorption and translocation of ^{15}N was not affected but infected plants absorbed and translocated less ^{45}Ca and ^{32}P to the shoot. No significant difference was observed regarding nematode species or plant cultivars used.

To study the effects of nematodes on carbon partitioning in soybean plants, the same cultivars, nematodes and infection levels were used. After 30 days from inoculation, the plants were exposed to $^{14}\text{CO}_2$ for four hours and after 24 h the plants were harvested for analysis. In the roots of both cultivars *M. javanica* produced more eggs than *M. incognita* race 3. Increase of root fresh weight and reduction of shoot dry weight was observed with increase of inoculum level. In roots, there was an increase in the total radioactivity and specific radioactivity in sucrose and reducing sugars with the increase of the inoculum level for both nematodes. Highest specific radioactivity was observed in reducing sugars, despite the endogenous content of sucrose being higher than reducing sugars. The results show that nematodes are strong metabolic sinks, causing marked alterations in the pattern of carbon partitioning in infected soybean. It was also observed that this pattern can be different according to the nematode species and soybean cultivar combination.

1 INTRODUÇÃO

A soja [*Glycine max* (L.) Merr.] provê a metade do óleo comestível e dos alimentos protéicos consumidos no mundo (Kinloch, 1998). O Brasil, com área de plantio e produção estimadas para 1999 de 12.606.013 de hectares e 29.761.068 toneladas, respectivamente, é o segundo produtor mundial dessa cultura (FNP Consultoria e Comércio, 1999).

Dentre os agentes causadores de doenças na soja estão os nematóides. Embora mais de 100 espécies de nematóides tenham sido relatadas em associação com essa leguminosa, poucas tem importância econômica (Noel & Edwards, 1993). As do gênero *Meloidogyne* incluem-se entre os principais fatores responsáveis por redução de produção, sendo *M. javanica* (Treub) Chitwood a mais disseminada e agressiva no Brasil, seguida por *M. incognita* (Kofoid & White) Chitwood (EMBRAPA, 1996).

Os efeitos decorrentes do parasitismo por *Meloidogyne* sobre o crescimento e a produção de plantas podem estar ligados com remoção de nutrientes, alteração na absorção e translocação de nutrientes e redução da quantidade de raízes da planta (Hussey, 1985). De fato, os sintomas mais comuns associados à infecção por nematóides, clorose e redução de desenvolvimento, ocorrem, muito provavelmente, pela competição por nutrientes, tanto minerais como fotoassimilados.

Vários autores estudaram o efeito da infecção por nematóides sobre o acúmulo de nutrientes minerais em plantas, mas a maioria desses estudos restringiu-se à determinação das concentrações dos minerais nas folhas. Embora alguns tenham trabalhado com nutrientes radioativos, esses foram fornecidos por adição ao meio em que se

desenvolviam os nematóides, havendo, portanto, a interferência da absorção por segmentos de raízes livres de infecção. Também o efeito de dreno dos sítios de alimentação de *Meloidogyne* já foi demonstrado, mas várias questões ainda não foram respondidas: efeitos de diferentes graus de infecção; alterações na biossíntese de carboidratos em resposta à infecção; existência de diferenças entre variedades com diferentes graus de resistência ao patógeno; diferenças nos efeitos decorrentes do parasitismo por espécies de *Meloidogyne* etc.

Os objetivos do presente estudo foram:

- 1- Comparar a partição de carbono em duas cultivares de soja com diferentes graus de suscetibilidade a *M. incognita* raça 3 e *M. javanica*, quando inoculadas com níveis populacionais iniciais crescentes desses patógenos.
- 2- Determinar a influência da infecção pelos nematóides em estudo na absorção e transporte de N , P e Ca das raízes para a parte aérea, quando esses nutrientes são fornecidos abaixo dos locais de infecção pelos nematóides.

2 REVISÃO DE LITERATURA

Em 1903, Wilfarth & Wimmer, citados por Hunter (1958), verificaram que em beterraba infectada com nematóides ocorriam menores teores de N, K, Na, Ca e Mg, concluindo que a presença dos parasitos empobrecia as plantas em tais nutrientes.

Wilfarth et al. (1908), citados por Dropkin & King (1956), constataram redução na concentração de K em raízes de beterraba infectadas com *Heterodera schachtii* Schmidt e concluíram que esse nematóide causava decréscimo de produção por remover grandes quantidades dos principais nutrientes da planta.

Kruger (1925) e Neuworth (1930), citados por Hunter (1958), estudaram os efeitos do parasitismo de *H. schachtii* em beterraba e concluíram que o nematóide não prejudicava a capacidade de absorção do sistema radicular das plantas, mas que as raízes de beterraba eram privadas de parte dos nutrientes que deveriam receber.

O efeito de *Heterodera marioni* (atualmente *Meloidogyne* spp) na nutrição nitrogenada do abacaxi foi estudado por Magistad & Oliveira (1934), sendo constatado que o N total absorvido por plantas infectadas era 40% a 50% menos que o absorvido por plantas não infectadas e que a massa seca total da planta também sofria redução.

Paris & Jehle (1943) constataram que plantas de “lima bean” (*Phaseolus lunatus* L.) que haviam sido severamente infectadas com nematóides de galhas eram deficientes em P, embora o solo tivesse quantidades suficientes desse nutriente para proporcionar desenvolvimento normal às plantas.

Oteifa (1955) demonstrou que plantas de “lima bean” infectadas com nematóides de galhas continham menores quantidades de K, Ca, Mg, N, e P que plantas não infectadas.

Com o objetivo de avaliar o grau de competição por P entre nematóides e planta hospedeira, Dropkin & King (1956) forneceram $H_3^{32}PO_4$ a tomateiros infectados com *M. incognita* ou com *Heterodera rostochiensis* [hoje *Globodera rostochiensis* (Wollenweber) Behrens]. Acompanharam, então, a incorporação de radioatividade nos vários estádios de desenvolvimento, de juvenil infectivo a fêmea adulta, e em segmentos de raízes com galhas, sem galhas e de plantas-testemunha não inoculadas. Observaram aumento de radioatividade à medida que os nematóides se desenvolviam, com maior acúmulo em fêmeas adultas. Nas raízes, avaliadas 25 dias após a inoculação, segmentos sem galha e raízes de plantas-controle apresentaram mais P do que segmentos com galha. Concluíram que a infecção em uma parte do sistema radicular não prejudicava a capacidade de raízes não infectadas da mesma planta de absorverem P e que a condição patológica da planta infectada não era causada pelo desvio de P pelo parasito, que não significava mais que 10% do P total do hospedeiro.

Hunter (1958) estudou a absorção e translocação de P, N, Ca e outros nutrientes em plantas de tomate infectadas por *Meloidogyne incognita acrita* Chitwood & Oteifa (aproximadamente com 0%, 25%, 50% ou 90% de infecção do sistema radicular). O autor utilizou diferentes diluições da solução nutritiva de Hoagland (1/4 da normal, 1/2 da normal, normal e 2 vezes a normal) por 35 dias. Então, foi fornecido P radioativo na forma de $H_3^{32}PO_4$ por 4 horas, para determinar a taxa de absorção e translocação desse nutriente em um curto período de tempo. Em seguida, as plantas foram colhidas e as análises processadas. Verificou-se que plantas mais severamente infectadas apresentaram maiores massas secas, tanto para parte aérea quanto para raízes. Apesar de não ter verificado diferenças significativas no teor total de P na parte aérea das plantas, observou que raízes de plantas infectadas tinham significativamente mais P que raízes de plantas não infectadas, embora não tivessem ocorrido diferenças significativas entre os teores de P nas raízes das plantas com diferentes graus de infecção. Quanto ao ^{32}P , houve grande

redução na absorção pelas plantas infectadas, nas duas concentrações menores de nutrientes, com baixo ou nenhum efeito nas soluções mais concentradas. Observou, ainda, que o nível de infecção não havia causado diferença significativa na radioatividade específica da parte aérea, concluindo que, uma vez absorvido, não haveria restrições para o transporte do P para a parte aérea. Não observou nenhuma diferença significativa na porcentagem de N na parte aérea devido à infecção pelo nematóide, mas houve diferença altamente significativa nas raízes, com as raízes infectadas contendo as maiores porcentagens desse nutriente. Para o Ca, não foram observadas diferenças nos teores entre plantas infectadas e não infectadas, tanto nas raízes como na parte aérea.

Oteifa & Elgindi (1962) estudaram o desenvolvimento e a taxa de absorção de ^{32}P de plantas de tomate infectadas com *M. javanica* por diferentes períodos. Observaram que, em plantas com um mês de infecção, ocorria aumento da massa seca do sistema radicular, com emissão de muitas raízes novas, e que 2 e 3 meses após a infecção ocorria redução da massa seca. Observaram, também, que após todos os períodos estudados, havia redução da massa seca da parte aérea. Quanto ao ^{32}P , verificaram que em plantas infectadas havia acúmulo de P nas raízes, que a quantidade acumulada aumentava com o aumento do período de infecção, e que quantidades limitadas eram transportadas para órgãos vegetativos. Embora o P total das plantas tivesse aumentado após um mês de infecção quando comparado com plantas não inoculadas, nos períodos maiores ocorria o inverso. Os autores concluíram que, nos estágios iniciais de infecção por nematóides, há um estímulo para a planta produzir novas raízes, o que aumenta a superfície de absorção de nutrientes. Nos estágios posteriores, as raízes novas também são infectadas, o que leva à formação de muitas galhas no sistema radicular. Como havia acúmulo de P nas galhas, ocorria progressivo aumento de P nas raízes com maior duração da infecção, e menor translocação para a parte aérea.

Shafiee & Jenkins (1963) observaram que plantas de pimentão inoculadas com *M. incognita acrita* acumularam, nas raízes, mais N e P e menos Ca, enquanto nas folhas não houve diferença para esses elementos.

Jenkins & Malek (1966) determinaram o efeito de *Meloidogyne hapla* Chitwood sobre a nutrição de plantas de ervilhaca. Constataram que, 90 dias após a inoculação, ocorreria, nas raízes, acúmulo de N e redução de Ca e P; na parte aérea, verificaram redução de Ca e P e nenhuma alteração significativa de N.

Com o objetivo de esclarecer o que causa maior concentração de minerais em raízes infectadas por nematóides, Bergeson (1966) inoculou plântulas de tomate com diferentes níveis populacionais de *M. incognita*. Desenvolveu experimentos em três condições de fertilidade e conduziu as plantas por três diferentes períodos após a inoculação, avaliando no final os teores de Ca, N, P e outros minerais nas folhas e nas raízes. Para o Ca os valores obtidos foram inconsistentes, e o autor não os considerou. Não foram observadas diferenças significativas entre as concentrações dos minerais nas folhas nos diferentes tratamentos. Constatou teores significativamente mais elevados de N e P nos sistemas radiculares infectados que nos não infectados, mas não em todos os experimentos. Concluiu que esse acúmulo seria devido mais a um distúrbio metabólico, que levaria à mobilização dos nutrientes para o sítio de infecção, que a uma dificuldade de translocação nas raízes infectadas.

Na interação entre *Coffea arabica* L. e *Meloidogyne exigua* Goeldi, os resultados do efeito do parasito sobre a absorção e translocação de nutrientes são contraditórios. Macedo et al. (1974) não verificaram alterações nos teores de N, P, Ca, K, Mg, Cu, Fe e Mn nas folhas de plantas inoculadas. Santos et al. (1981) obtiveram redução de Ca e de N e teores inalterados de P, K e Mg em plantas inoculadas, não observando acúmulo de nenhum desses nutrientes nas raízes. Boneti et al. (1982) constataram menores absorções de Zn, Cu, Fe, Mn e B em plantas inoculadas, e, finalmente, Gonçalves et al. (1995) observaram que folhas de plantas inoculadas não apresentaram alterações nos teores de N, Ca e Cu, mas apresentaram redução para P, Mg, Fe, Mn e B, e aumento para K e Zn.

No patossistema aveia - *Heterodera avenae* Woll., verificou-se que a presença do nematóide não impediu a absorção ou o transporte de K e P (Price et al., 1982), mas aumentou a absorção de Ca e sua translocação em 11 vezes (Price & Sanderson, 1984).

Melakeberhan et al. (1985b) inocularam plântulas de feijão com diferentes níveis populacionais de *M. incognita* com o objetivo de determinar o efeito da infecção no crescimento e na fisiologia do feijoeiro. As determinações foram feitas três semanas após a inoculação e os autores constataram aumentos significativos do conteúdo de N e da concentração de Ca na parte aérea com o incremento do nível de inóculo. Ainda na interação feijão - *Meloidogyne incognita*, verificou-se que a infecção pelo nematóide pode causar redução do teor de N total da planta e das raízes, sem alterar o da parte aérea (Melakeberhan et al., 1985a); observou-se, ainda, incremento da porcentagem de N na parte aérea e nas raízes (Melakeberhan et al., 1987).

Patel et al. (1986) inocularam plantas de fumo com *Rotylenchulus reniformis* Linford & Oliveira com o objetivo de estudar os efeitos do parasito sobre a germinação de sementes e sobre o desenvolvimento das plântulas. Observaram redução da germinação e que plantas inoculadas absorveram menos N, P e Ca que plantas não inoculadas.

Fatemy & Evans (1986), trabalhando com a interação batata - *G. rostochiensis*, verificaram que plantas parasitadas pelo nematóide absorviam menos P, K, Mg e Na. Para plantas de batata parasitadas por *Globodera pallida* (Stone) Behrens, Been & Schomaker (1986) observaram redução nos teores de N, P e K e aumento no teor de Ca nas hastes. Nesse mesmo patossistema, De Ruijter & Haverkost (1999) constataram que o nematóide reduziu significativamente a absorção de P e K por unidade de comprimento de raiz, e que o efeito sobre a concentração de nutrientes nas folhas mudava com o tempo após a infecção pelo nematóide.

Blevins et al. (1995) estudaram os efeitos de diferentes níveis de inóculo de *Heterodera glycines* Ichinohe sobre a nutrição de plantas de soja e a quantidade de nutrientes nos cistos isolados das raízes. Após 35 dias da inoculação, verificaram aumento nos teores de Ca e P nas raízes infectadas e aumento de Ca nas folhas dessas plantas; embora a absorção de Ca tenha aumentado por unidade de volume de raízes, a translocação não foi alterada pelo nematóide. Os autores verificaram grandes quantidades de Ca e P nos cistos retirados dessas raízes.

Loveys & Bird (1973) avaliaram a taxa de fotossíntese em plântulas de tomate durante período de 22 dias após a infecção com 30.000 ou 50.000 juvenis de *M. javanica*. Observaram, já aos dois dias após a inoculação, decréscimo na taxa nas plantas infectadas quando comparada com plantas não infectadas, e esta resposta foi mantida nas determinações posteriores. Durante os estágios iniciais da infecção, constataram que o decréscimo na fotossíntese era altamente significativo quando expresso com base massa fresca, área foliar ou conteúdo total de clorofila.

Wallace (1974) inoculou plântulas de tomate com 0, 250, 500, 1.000 ou 2.000 juvenis de *M. javanica* com o objetivo de verificar o efeito do nematóide na fotossíntese e na distribuição de carbono na planta. Para o ensaio de fotossíntese, a inoculação foi realizada 27 dias após a germinação, e as medidas de fotossíntese foram feitas uma, duas e três semanas após a inoculação, sobre o mesmo conjunto de plantas. Para estudar a distribuição de carbono, conduziram-se dois experimentos: no primeiro as plantas foram inoculadas 34 dias após a germinação e, quatro semanas depois, forneceu-se $^{14}\text{CO}_2$ por 90 minutos, tendo sido avaliada a radioatividade nas raízes; no segundo experimento, a inoculação foi realizada 29 dias após a germinação, e 21 dias após a inoculação foi fornecida ^{14}C -glicose no pecíolo de uma folha. Realizou-se, então, a contagem de cintilação na parte aérea e nas raízes. Verificou-se que níveis de inóculo maiores que 250 juvenis causavam diminuição na fotossíntese; concluiu-se, ainda, que os resultados não permitiam afirmar que as galhas e os nematóides formavam um dreno metabólico nas raízes capaz de afetar o crescimento da parte aérea.

Bird & Loveys (1975) inocularam feijão (*Vicia faba* L.) e tomate, em seis estágios de desenvolvimento, com 5.000 juvenis de *M. javanica*. Forneceram $^{14}\text{CO}_2$ por 30 minutos, mantendo depois as plantas em casa de vegetação por diferentes períodos (2 e 4 horas e 1 e 5 dias), após o que foram colhidas. A radioatividade foi determinada, então, em fêmeas do nematóide, em galhas inteiras com massas de ovos aderidas, em massas de ovos destacadas e em pedaços de raízes adjacentes a galhas, mas não infectados. Constataram que galhas e massas de ovos de plantas colhidas cinco dias após a exposição ao $^{14}\text{CO}_2$ continham cerca de seis vezes mais radioatividade que pedaços de

raízes não infectados, e que a metade dessa atividade estava localizada nas massas de ovos. A taxa com que *M. javanica* incorporou radioatividade atingiu o pico aproximadamente quatro semanas após a infecção, ao tempo do início da oviposição, quando foi maior que em outras idades. Segundo os autores, uma razão para a menor incorporação em idades maiores que quatro semanas é que uma parte do carbono marcado está incorporado na massa de ovos, que muitas vezes fica exposta na superfície da raiz. Concluíram, ainda, que o nematóide atuara como um dreno metabólico de fotoassimilados, e que tal capacidade de atuar como dreno variara consideravelmente com sua idade fisiológica.

McClure (1977) inoculou plântulas de tomate com 5.000 juvenis de *M. incognita* cinco semanas após a semeadura, e quatro semanas após a inoculação forneceu $^{14}\text{CO}_2$ às plantas. As plantas marcadas foram colhidas cinco dias após a exposição e suas raízes submetidas a auto-radiografias. Constatou-se maior radioatividade nos locais de infecção (galhas). Auto-radiografias de galhas seccionadas mostraram que pouca radioatividade estava associada com células corticais hiperplásticas e que as células do sincício estavam pouco marcadas. Entretanto, as fêmeas maduras e seus ovos estavam intensamente marcados. Concluiu-se que os sincícios eram formas de células de transferência e que os nematóides atuavam como drenos metabólicos.

Singh et al. (1978) inocularam plantas de berinjela com 1.000 juvenis de *M. incognita* e observaram decréscimos nos conteúdos de amido e de açúcares redutores em raízes de plantas infectadas, em relação às raízes de plantas não infectadas.

Meon et al. (1978a), trabalhando com o patossistema tomate x *M. javanica*, constataram que em plantas infectadas havia mais prolina nas raízes que na parte aérea, bem como nos ovos, massa de ovos e galhas que em partes não infectadas das raízes, concluindo que energia e nutrientes orgânicos eram requeridos da planta para suportar o desenvolvimento e a reprodução do patógeno.

Nasr et al. (1980) estudaram os efeitos de *M. javanica* e *M. incognita* sobre os teores de carboidratos em amendoeira e pessegueiro; verificaram que a concentração de carboidratos em pessegueiro não fora afetada pelos nematóides, mas que na amendoeira

M. incognita causara significativa redução nas raízes e folhas, enquanto *M. javanica* causara redução apenas nas raízes.

Freire & Bridge (1985) estudaram alterações bioquímicas em raízes e seiva de pimenta-do-reino causadas por *M. incognita*. Verificaram, entre outras alterações, que plantas infectadas apresentaram baixas concentrações de sacarose, frutose e glicose em extratos radiculares, enquanto na seiva a concentração de frutose apresentou aumento de 8% e a de glicose apresentou redução de 80%, quando comparadas à seiva de plantas saudáveis.

Hamid et al. (1985) estudaram a partição de carboidratos em laranjeiras infectadas com *Tylenchulus semipenetrans* Cobb, comparando com plantas tratadas com Oxamil, tomadas como controles. Estas produziram brotamentos radiculares típicos de plantas saudáveis, com crescimento líquido da biomassa das raízes, o que não se verificou nas plantas infectadas. Também produziram mais brotações, maior desenvolvimento dos brotos da parte aérea e maior número médio de folhas que plantas não tratadas. Medidas do nível de glicose, sacarose e amido disponíveis mostraram que árvores infectadas estavam deficientes em carboidratos. Os autores concluíram que repetidas emissões de raízes, a cada ano, mal sucedidas devido ao parasitismo dos nematóides, tenha sido um fator chave para a depleção de carboidratos nas plantas infectadas.

No patossistema soja x *H. glycines*, Poskuta et al. (1986) estudaram, em associações compatíveis e incompatíveis, o efeito da infecção sobre a fotossíntese e a respiração das plantas. Os autores constataram redução de crescimento das plantas infectadas diretamente relacionado com a redução da fotossíntese por unidade de área foliar, redução de área foliar e alterações na partição de matéria seca. Entretanto, parâmetros cinéticos “in vivo” da ribulose bifosfato carboxilase (Rubisco) não foram afetados, sugerindo que as trocas de CO₂ não haviam sido afetadas. Verificaram, também, aumento na respiração das raízes nas interações compatíveis e incompatíveis, sendo maior o aumento nas compatíveis.

As taxas de consumo de energia (alimento) de *M. incognita* em cultivares altamente suscetível e moderadamente resistente de *Vitis vinifera* L. foram calculadas por

Melakeberhan & Ferris (1988). Para o desenvolvimento do corpo de uma fêmea do nematóide até a fase adulta, houve uma demanda de 0,535 calorias na cultivar suscetível e de 0,486 calorias na cultivar resistente. Ao final do período reprodutivo, a demanda total de calorias/fêmea foi de 1,176 calorias na cultivar suscetível, e de 0,834 calorias na cultivar resistente. Os autores concluíram que, se cada nematóide consome aproximadamente uma caloria produzida pela planta, podem causar significativo impacto sobre a produtividade do hospedeiro. Trabalhando com o mesmo patossistema e com as mesmas cultivares, Melakeberhan et al. (1990) compararam os efeitos de *M. incognita* sobre o crescimento e as concentrações de açúcares redutores e não redutores no hospedeiro. O nematóide demandou 10% e 15% da energia assimilada, respectivamente, pelas cultivares suscetível e resistente. Os resultados sugeriram que a cultivar resistente poderia estar utilizando mais energia para reduzir a atividade do nematóide. Nas raízes, o nematóide não afetou a concentração de açúcares redutores, mas a de não redutores aumentou na cultivar suscetível e diminuiu na resistente. Segundo os autores, isso indica que houve maior translocação de fotoassimilados para os locais de alimentação na cultivar suscetível que na resistente.

Schans (1991) estudou o efeito de *G. pallida* sobre a fotossíntese de plantas de batata. Para tanto desenvolveu dois experimentos: um usando a cultivar suscetível Irene e densidades do nematóide de zero e 15 juvenis por grama de solo (0 e 60.000 juvenis/planta); e outro utilizando a cultivar resistente Darwina e densidades do nematóide de zero e 65 juvenis por grama de solo (0 e 260.000 juvenis/planta). Observou redução de fotossíntese três dias após a infecção, da ordem de 43% e 28% nas cultivares resistente e suscetível, respectivamente. Segundo o autor, o mecanismo de resistência de 'Darwina' não previne o efeito do nematóide e essa cultivar acaba sofrendo mais danos que a suscetível.

Utilizando o corante fluorescente carboxifluoresceína, Dorhout et al. (1993) estudaram o transporte via floema em raízes de tomate infectadas com *M. incognita*. Após aplicação nas folhas, o corante moveu-se via floema até as raízes. Em raízes infectadas intactas, o corante acumulou nas galhas. No sítio de infecção, acumulou no

interior das células gigantes induzidas pelo nematóide. Os autores sugeriram a existência de um caminho simplástico entre o floema e as células gigantes. Conclusão semelhante foi obtida Böckenhoff et al. (1996), que verificaram, utilizando sondas radioativas e fluorescentes, que os sincícios causados por *H. schachtii* em *Arabidopsis thaliana* L. funcionavam como células de transferência, e o nematóide atuava como significativo dreno metabólico.

Koenning & Barker (1995) inocularam soja, crescendo em diferentes tipos de solo e sob diferentes formas de irrigação, com níveis de 80.000 a 350.000 juvenis de *H. glycines*. Em todos os níveis, a variação da fotossíntese foi muito pequena quando comparada com o controle. Segundo os autores, apenas parte da redução na produção de grãos poderia ser atribuída à restrição da fotossíntese causada pelo nematóide.

Anwar (1995) estudou o efeito de *M. incognita* e outros nematóides na partição de carboidratos entre raízes e parte aérea de tomate suscetível, e seu impacto sobre a produtividade. Após a inoculação com 1.000 juvenis infectivos por planta, área foliar, comprimento das raízes e conteúdos de amido, glicose e sacarose nas folhas e raízes foram medidos semanalmente até o 49º dia. Plantas infectadas apresentaram menor desenvolvimento radicular, redução progressiva na expansão da área foliar com a duração da infecção e redução nos conteúdos de glicose, amido e sacarose nas folhas e nas raízes.

3 EFEITOS DE *Meloidogyne incognita* RAÇA 3 E *M. javanica* SOBRE A ABSORÇÃO E TRANSLOCAÇÃO DE NITROGÊNIO, FÓSFORO E CÁLCIO NAS CULTIVARES DE SOJA OCEPAR 4 E BR 16

3.1 RESUMO

Os efeitos de *Meloidogyne incognita* raça 3 e *M. javanica* sobre a absorção e translocação de N, P e Ca foram estudados em duas cultivares de soja com diferentes graus de suscetibilidade aos patógenos. Foram instalados três experimentos, cada um representado pela adição de um dos nutrientes marcados com isótopo pesado ou radioativo a ser estudado. Cada experimento foi dividido em duas partes, analisadas estatisticamente em separado, cada uma delas correspondendo ao estudo de uma das espécies de nematóide. Utilizaram-se quatro níveis de inóculo (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta). O delineamento estatístico foi inteiramente casualizado, em esquema fatorial, com quatro repetições. As plantas foram crescidas em casa de vegetação, em um sistema de dois copos, montados um sobre o outro, sendo que no copo superior fez-se a inoculação com o nematóide e no inferior adicionou-se o respectivo nutriente marcado. Quarenta dias após a inoculação, forneceu-se o respectivo nutriente marcado (^{15}N , ^{32}P ou ^{45}Ca). Após o período de absorção, as plantas foram colhidas, secas e moídas,

procedendo-se às determinações dos nutrientes marcados, bem como de seus conteúdos endógenos, na parte aérea e nas raízes. Nos três experimentos, plantas infectadas apresentaram maior massa seca de sistema radicular e menor massa seca de parte aérea. Plantas inoculadas e não inoculadas absorveram N igualmente na fase inicial do experimento, mas houve maior alocação nas raízes que na parte aérea. Os dados de ^{15}N mostraram, aos 40 dias da inoculação, os mesmos efeitos dos nematóides sobre a absorção e translocação de N. No experimento de P, observou-se que plantas infectadas absorveram mais do nutriente na fase inicial de desenvolvimento, com maior alocação nas raízes em detrimento da parte aérea. Aos 40 dias da inoculação, plantas infectadas absorveram e translocaram menos P que plantas não infectadas. No experimento com Ca, na fase inicial de desenvolvimento, as plantas inoculadas e não inoculadas absorveram praticamente as mesmas quantidades do nutriente, a infecção pouco afetou o conteúdo na parte aérea e houve maior acúmulo nas raízes infectadas. Aos 40 dias após a inoculação, entretanto, plantas inoculadas absorveram e translocaram menos ^{45}Ca para a parte aérea que plantas não inoculadas. Acúmulo em galhas, entupimento e má formação de vasos do xilema decorrentes da infecção pelo nematóide, foram as principais causas a que se atribuíram os efeitos observados. As duas cultivares apresentaram as mesmas tendências para distribuição dos nutrientes quando parasitadas por qualquer dos nematóides. Quanto aos nematóides, não se encontrou nenhuma diferença que pudesse ser significativa na interpretação dos dados.

3.2 INTRODUÇÃO

Células gigantes induzidas por *Meloidogyne* são essencialmente células de transferência e passam nutrientes para os nematóides (Jones & Northcote, 1972).

Sintomas de deficiência nutricional são comuns em plantas parasitadas por nematóides. Estudos histológicos mostraram que em galhas causadas por *Meloidogyne* existe quebra da continuidade dos elementos do xilema e presença de elementos mal formados (Byrne et al., 1977; Meon et al., 1978b), que poderiam prejudicar o transporte de água no segmento de raiz infectado (Kirkpatrick et al., 1991; Wilcox-Lee & Loria, 1987), e conseqüentemente dos sais absorvidos e transportados através deles para as folhas. Entretanto, há resultados contraditórios sobre o efeito de *Meloidogyne* na concentração de nutrientes nas plantas hospedeiras. Dropkin & King (1956) concluíram que plantas de tomate infectadas por *M. incognita* não tinham a capacidade de translocação de P comprometida e que o nematóide não requeria mais que 10% do P absorvido pela planta. Hunter (1958) constatou que *M. incognita acrita* causava aumento do teor de P nas raízes de tomate, mas não acompanhado de redução na parte aérea, não afetando, portanto, a translocação. O autor não observou diferença na porcentagem de N nas folhas de plantas infectadas e não infectadas, embora houvesse diferença significativa nas raízes. Para Ca, não observou diferença entre plantas inoculadas e não inoculadas. Oteifa & Elgindi (1962), trabalhando com o patossistema tomate - *M. javanica*, verificaram que em raízes de plantas infectadas havia acúmulo de ^{32}P , com redução na translocação para a parte aérea. Shafiee & Jenkins (1963) observaram que *M. incognita acrita* causava aumento de N e P e redução de Ca nas raízes, sem afetar a translocação para a parte aérea, em plantas de pimentão. Jenkins & Malek (1966), no patossistema ervilhaca - *M. hapla*, verificaram que o nematóide causava, nas raízes, acúmulo de N e redução de Ca e P, e, nas folhas, redução de Ca e P, sem alterar o teor de N. Bergeson (1966) concluiu que *M. incognita* causava aumento no teor de nutrientes nas raízes de tomate sem alterar seus teores nas folhas, não afetando o transporte para a parte aérea. Na interação feijão - *M. incognita*, verificou-se que a infecção pelo nematóide pode causar redução no teor de N total da planta e das raízes, sem alterar o teor da parte aérea, embora as porcentagens de N e Ca na parte aérea e nas raízes tenham sofrido incremento (Melakeberhan et al., 1985a; b; 1987).

Nesses estudos, o fornecimento de nutrientes foi feito por adição ao meio em que se desenvolviam as raízes com os nematóides, havendo, portanto, a interferência de absorção por segmentos de raízes não infectadas, acima dos pontos de infecção.

O objetivo do presente estudo foi verificar, em variedades de soja, o efeito das infecções por *M. incognita* raça 3 e *M. javanica* na absorção e translocação dos nutrientes N, P e Ca das raízes até a parte aérea, quando o fornecimento dos nutrientes marcados é feito abaixo dos locais de infecção.

3.3 MATERIAL E MÉTODOS

As cultivares utilizadas foram Ocepar 4, resistente a *M. incognita* e suscetível a *M. javanica*, e BR 16, suscetível aos dois nematóides (EMBRAPA, 1996).

As taxas reprodutivas de *M. incognita* raça 3 e *M. javanica* nas raízes destas cultivares foram avaliadas inoculando-se individualmente plantas de cada cultivar com diferentes níveis populacionais (zero, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de nematóide, e estimando-se o número de ovos produzidos após 50 dias. Durante o experimento, as temperaturas variaram entre 18,1 e 29,8° C no interior da casa de vegetação. Utilizaram-se quatro repetições e o delineamento adotado foi o inteiramente casualizado. As suspensões contendo os ovos das duas espécies de nematóide, que serviram de inóculos, foram obtidas mediante extração a partir de raízes infectadas de tomateiros 'Rutgers' cultivados em casa de vegetação, adotando-se o método de Hussey & Barker (1973), modificado por Boneti & Ferraz (1981). Esse método de extração foi também utilizado para a obtenção dos ovos produzidos nas raízes de soja após 50 dias. As estimativas foram feitas com auxílio lâmina de contagem de Peters, sob microscópio óptico.

Para estudar a translocação dos nutrientes N, P e Ca em plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16 infectadas com os citados nematóides, foram instalados três

experimentos, cada um deles representado pela adição de um dos nutrientes marcados com isótopo pesado (^{15}N) ou radioativo (^{32}P e ^{45}Ca) a ser estudado. Cada experimento foi dividido em duas partes, analisadas estatisticamente em separado, cada uma delas correspondendo ao estudo de uma das espécies de nematóide. Além do controle, sem inoculação, os níveis de inóculo foram de 3.000, 9.000 e 27.000 ovos e juvenis de segundo estágio por planta, com quatro repetições. Para cada nutriente, por nematóide, constituiu-se, então, um fatorial com duas variedades, quatro níveis de inóculo e quatro repetições, em delineamento estatístico inteiramente casualizado.

Como recipientes (Figura 1), foram utilizados copos plásticos com capacidade de 400 cm^3 e o substrato foi uma mistura de solo e areia na proporção 1:1, previamente autoclavado (120°C , 60 minutos) e tratado com brometo de metila ($150\text{ cm}^3/\text{m}^3$). O solo utilizado foi analisado quanto à fertilidade, granulometria e densidade (Tabela 1), sendo caracterizado como de baixa fertilidade da sub-classe areno barrento (Raij et al., 1996). Antes do enchimento, o fundo dos copos foi retirado e substituído por tela de sombrite. Sementes das cultivares de soja foram germinadas (uma planta por vaso) e os copos foram então colocados sobre outro, de 200 cm^3 , contendo água no fundo, para evitar que a raiz secasse ao emergir pela tela do fundo do copo superior. Ao ocorrer essa emergência, a ponta da raiz foi cortada, para quebra da dominância apical, e copo de baixo foi então preenchido com vermiculita lavada, de modo a possibilitar que as novas raízes emitidas pela planta pudessem crescer abundantemente. O fundo desse copo inferior, com vermiculita, foi furado para permitir a drenagem da água de irrigação. Entre a semeadura e o corte da ponta da raiz transcorreram dez dias (aproximadamente 5 dias após emergência das plântulas). No mesmo dia em que foi cortada a ponta da raiz, foi feita a inoculação da planta no copo superior, com os níveis de inóculo já citados, de cada um dos nematóides. Para isso, utilizaram-se suspensões de ovos obtidas também de acordo com o método proposto por Hussey & Barker (1973), modificado por Boneti & Ferraz (1981). As plantas foram mantidas em casa de vegetação por 40 dias, recebendo irrigação separada nos copos superior e inferior. Durante o período de crescimento, as

temperaturas no interior da casa de vegetação variaram de 18,1 a 29,8°C, de 17,6 a 29,3°C e de 18,3 a 29,6°C, respectivamente para os experimentos com N, P e Ca.

Aos 40 dias após a inoculação, quando havia um excelente desenvolvimento de raízes no vaso inferior, foi feito o fornecimento de ^{15}N , ^{45}Ca e ^{32}P . Para isso, foi colocado um terceiro copo de 200cm³ sob aquele contendo vermiculita, no qual estavam as soluções contendo os elementos ^{15}N , ^{45}Ca ou ^{32}P . Como os dois copos tinham o mesmo volume e o fundo do copo com vermiculita era furado, o conteúdo do terceiro pode passar para o segundo. Os procedimentos de preparo das soluções contendo o isótopo pesado de N ou os radioativos de P e Ca, fornecimento dessas soluções, colheitas das plantas e métodos empregados para as determinações são descritos a seguir, por nutriente:

Nitrogênio - Preparou-se uma solução contendo 1,52 g de K^{15}NO_3 (11% de abundância em ^{15}N) por litro de solução de Hoagland com 1/4 da concentração da solução normal sem N. Cada copo recebeu 30 mL dessa solução, como descrito anteriormente. Após 24 horas do fornecimento do ^{15}N , as plantas foram colhidas, e as raízes separadas da parte aérea, sendo então secas em estufa a 70°C por 48 horas e finalmente moídas, primeiro em moinho de bola, e depois em mortar, até se obter pó muito fino. Pesaram-se amostras de 0,10 a 0,20 mg da matéria moída, que foram colocadas em cápsulas de estanho e levadas para análise de ^{15}N e N total. As determinações de N total por via seca e de ^{15}N foram feitas simultaneamente em espectrômetro de massa ANCA-SL, utilizando o sistema ANCA-MS system (Automated ^{15}N ^{13}C Analysis - Mass Spectrometry) (Barrie & Prosser, 1996).

Fósforo- Cada planta recebeu 40 mL de solução 0,1 ppm KH_2PO_4 , à qual se adicionaram 3,5 MBk de $\text{H}_3^{32}\text{PO}_4$. O fornecimento também foi feito utilizando-se um terceiro copo. A coleta das plantas foi feita 5 horas após o fornecimento do ^{32}P . O preparo do material e a digestão foram idênticos aos descritos, na sequência, para o Ca. O P total foi determinado no extrato utilizando o método colorimétrico de amarelo de vanadato-

molibdato (Sarruge & Haag, 1974). A radioatividade foi determinada por cintilação líquida, em contador de cintilação Walac 4.000, usando o efeito Cerenkov, fazendo a contagem diretamente em 20 mL do extrato (Awerbuch & Avnimelech, 1970).

Cálcio - Cada planta recebeu 20 mL de solução 0,005 M de CaCl_2 , à qual foram adicionados 100 KBk de $^{45}\text{CaCl}_2$ (100 μL de solução de concentração 1 KBk/ μL). O fornecimento foi feito como já descrito, em um terceiro copo. A coleta das plantas foi feita 24 horas após o fornecimento do ^{45}Ca . Separou-se parte aérea das raízes, e separadamente foram postas para secar em estufa com circulação de ar a 70°C por 48 horas. A seguir, fez-se a moagem em moinho tipo Wiley com malha de abertura 0,85 mm e tomou-se 0,5 g do material moído para digestão nítrico-perclórica (mistura de ácido nítrico + ácido perclórico na proporção 5:1, v/v, respectivamente). Diluiu-se, então, em 50 mL de água deionizada, obtendo-se o extrato. A determinação do Ca total foi por espectrofotometria de absorção atômica. Para tanto, tomou-se uma alíquota de 1 mL de extrato e adicionaram-se 9,0 mL de solução de lantânio (Sarruge & Haag, 1974). Para a determinação da radioatividade, 1 mL de extrato foi misturado a 9 mL de solução cintiladora e levado para contagem em contador de cintilação líquida Walac 4.000 (Nascimento Filho & Lobão, 1977).

Tabela 1. Análise do solo utilizado nos experimentos: A - fertilidade; B - granulometria e densidade.

A - Fertilidade											
pH		%	mg/dm ³	cmol _c /100mL							
CaCl ₂	H ₂ O	carbono	P res	K	Ca	Mg	Al	H	Valor "S"	CTC	
5,6	6,1	0,3	1,3	0,1	1,2	0,5	(*)	1,7	1,7	3,43	

B -Granulometria e Densidades						
composição granulométrica (%)				densidades		
areias						
grossa	finas	argila	limo	aparente	real	
55,6	23,8	17,5	2,9	1,31	2,48	

(*) - resultado abaixo do limite de detecção

Figura 1. Sistema de montagem de copos para a avaliação dos efeitos de *M. incognita* raça 3 e *M. javanica* sobre a absorção e translocação de N , P e Ca . O fundo do copo superior foi substituído por tela de sombrite, permitindo a passagem de raízes para o copo com vermiculita.

3.4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.4.1 Taxa reprodutiva dos nematóides nas cultivares

Estimaram-se os números de ovos produzidos pelas duas espécies de nematóides nas duas cultivares (Figura 2).

Figura 2. Número de ovos produzidos por *M. incognita* raça 3 e *M. javanica* nas cultivares Ocepar 4 e BR 16 de soja, estimados 50 dias após a inoculação (I = *M. incognita* raça 3 ; J = *M. javanica*, V1 = 'OCEPAR 4'; V2 = 'BR 16'; N1 = zero ovo/planta; N2 = 3.000 ovos/planta; N3 = 9.000 ovos/planta; N4 = 27.000 ovos/planta)

Pode-se verificar a clara tendência de maior oviposição com o aumento do nível de inóculo. Foi nítida, também, a tendência de *M. incognita* raça 3 ter uma maior taxa de reprodução em ‘BR-16’ que em ‘Ocepar-4’, para níveis de inóculo correspondentes. Observou-se a mesma tendência para *M. javanica*. Não serão feitas comparações entre os nematóides, pois é possível que as espécies, nesses hospedeiros, tenham as maiores taxas de oviposição em épocas diferentes a partir de seu início, ou seja, uma pode ter oviposição mais precoce e a outra mais tardia.

3.4.2 Resultados do experimento com ¹⁵N

Em relação aos dados de massa seca da parte aérea das plantas (Tabela 2), constatou-se diferença significativa de efeito de cultivares, sendo que ‘BR 16’ apresentou maior massa seca que ‘Ocepar 4’, para os dois nematóides. Não se observou diferença estatisticamente significativa entre os efeitos dos diferentes níveis de inóculo, mas foi clara a tendência de redução da massa seca da parte aérea das plantas com o aumento do nível de inóculo, tanto para *M. incognita* raça 3 como para *M. javanica*.

Quanto aos resultados de massa seca das raízes (Tabela 2), verificaram-se diferenças significativas nas interações cultivar x nível de inóculo. Para *M. incognita* raça 3 e para *M. javanica*, a cultivar BR 16 apresentou aumento da massa das raízes conforme se aumentou o grau de infecção das plantas. Para ‘Ocepar 4’ não se observaram diferenças estatísticas entre as massas secas devido ao aumento do nível de inóculo, mas foi bastante clara a tendência de plantas mais infectadas apresentarem valores maiores que plantas menos infectadas. Verificou-se, também, que plantas de ‘BR 16’ inoculadas com 9.000 ou 27.000 ovos/planta apresentaram valores maiores de massa seca de raízes que plantas de ‘Ocepar 4’, para ambos os nematóides.

Quanto ao conteúdo de N endógeno nas plantas (Tabela 3), verificou-se que ‘BR 16’ apresentou maiores quantidades que ‘Ocepar 4’, quando infectada com *M. incognita* raça 3 ou com *M. javanica*. Não se observaram diferenças nas quantidades desse

nutriente entre plantas inoculadas e não inoculadas, para os dois nematóides. Também não se observaram diferenças entre plantas inoculadas e não inoculadas quanto à concentração de N endógeno, bem como entre as cultivares (Tabela 3).

Com referência aos valores de conteúdo de N endógeno na parte aérea das plantas (Tabela 4), verificou-se que plantas de 'BR 16' apresentaram maior conteúdo que as de 'Ocepar 4', quando infectadas com *M. incognita* raça 3 ou com *M. javanica*. Quanto ao efeito dos níveis de inóculo, plantas infectadas com *M. incognita* raça 3 não apresentaram valores estatisticamente diferentes do obtido para plantas não infectadas, embora no caso de 'BR 16' o nível de 27.000 ovos/planta tenha evidenciado tendência de reduzir o conteúdo do nutriente na parte aérea. Quanto ao efeito da infecção com *M. javanica*, observaram-se diferenças estatísticas entre os diferentes níveis de inóculo, sendo que plantas inoculadas com 9.000 ou 27.000 ovos/planta apresentaram menores conteúdos de N na parte aérea que plantas não infectadas. Quanto à concentração de N endógeno na parte aérea (Tabela 5), verificou-se que não houve efeito diferenciado entre as cultivares, nem entre os níveis de inóculo; assim, plantas infectadas, das duas cultivares, apresentaram as mesmas concentrações do nutriente que plantas não infectadas, em todos os níveis de inóculo.

Em relação aos valores de conteúdo de N endógeno no sistema radicular das plantas (Tabela 4), houve diferença estatística para a interação cultivar x nível de inóculo, para os dois nematóides. Embora para a cultivar Ocepar 4 inoculada com *M. incognita* raça 3 não tenham ocorrido diferenças significativas para os níveis de inóculo, observou-se a tendência de aumento do conteúdo com o aumento da infecção com o nematóide. Para 'BR 16' houve acréscimo estatisticamente significativo no conteúdo de N endógeno conforme se aumentou o nível de infecção com *M. incognita* raça 3. Quanto a *M. javanica*, para as duas cultivares, plantas inoculadas com 9.000 e 27.000 ovos/planta apresentaram conteúdos de N endógeno significativamente maiores que plantas não infectadas. Como para *M. incognita* raça 3, as plantas de 'BR 16' inoculadas com 9.000 ou 27.000 ovos/planta de *M. javanica* apresentaram maiores conteúdos de N que as de 'Ocepar 4'. Plantas de 'BR 16' inoculadas com *M. incognita* raça 3 apresentaram maior

concentração de N endógeno no sistema radicular que as de ‘Ocepar 4’ (Tabela 6). Também houve aumento da concentração de N endógeno nas raízes conforme se aumentou o nível de infecção com *M. incognita* raça 3. Para *M. javanica*, não houve diferença entre as concentrações de N nas raízes das duas cultivares, mas observou-se aumento na concentração do nutriente conforme se aumentou do nível de inóculo.

Quanto ao conteúdo de ^{15}N , plantas de ‘BR 16’ apresentaram maiores valores que as de ‘Ocepar 4’, para os dois nematóides (Tabela 7). Embora não se tenha observado efeito significativo dos níveis de inóculo, verificou-se, para os dois nematóides, tendência de incremento no conteúdo de ^{15}N conforme se aumentou o nível de infecção das plantas. Especificamente na parte aérea, plantas de ‘BR 16’ apresentaram mais ^{15}N que plantas de ‘Ocepar 4’, para ambos os nematóides (Tabela 8). Para *M. incognita* raça 3, não houve efeito significativo dos níveis de inóculo, mas observou-se que plantas inoculadas com 27.000 ovos apresentaram tendência de ter menor teor que plantas não inoculadas. Essa tendência ficou evidente nas plantas infectadas com *M. javanica*, em que os tratamentos 9.000 e 27.000 ovos/planta apresentaram conteúdos significativamente menores que o das plantas não inoculadas. De outra parte, quanto ao conteúdo de ^{15}N nas raízes (Tabela 8), houve efeito significativo da interação cultivar x níveis de inóculo, para os dois nematóides. Plantas inoculadas de ‘Ocepar 4’ não diferiram significativamente de plantas não inoculadas, mas observou-se tendência de apresentarem maiores conteúdos quando inoculadas com *M. incognita* raça 3 ou com *M. javanica*. No caso de ‘BR 16’, plantas inoculadas com 9.000 ou 27.000 ovos/planta apresentaram conteúdos significativamente maiores, quando inoculadas com qualquer um dos nematóides. Determinaram-se, para ambos os nematóides, conteúdos significativamente superiores em ‘BR 16’ que em ‘Ocepar 4’ para os tratamentos 9.000 e 27.000 ovos/planta.

Em relação à concentração de ^{15}N na planta (Tabela 7), não houve efeito significativo de cultivar ou de nível de inóculo, ou seja, plantas inoculadas das duas cultivares não apresentaram concentrações diferentes do elemento marcado em relação às plantas não inoculadas, para os dois nematóides. Especificamente para a parte aérea, não houve diferença entre os tratamentos, ou seja, plantas infectadas das duas cultivares não

apresentaram diferentes concentrações quando comparadas com plantas não infectadas, para os dois nematóides (Tabela 5). Quanto à concentração nas raízes, plantas de ‘Ocepar 4’ não diferiram significativamente de plantas de ‘BR 16’ para os dois nematóides (Tabela 6). Entretanto, para *M. incognita* raça 3, plantas infectadas apresentaram maiores concentrações que plantas não infectadas. Para *M. javanica*, embora não ocorressem diferenças estatísticas entre os níveis de inóculo, houve tendência de maior concentração nas plantas mais infectadas.

3.4.2.1 Discussão dos resultados do experimento com ^{15}N

Embora não tenham sido observadas diferenças estatisticamente significativas entre os valores de massa seca da parte aérea para os diferentes níveis de inóculo (Tabela 2), houve nítida tendência de redução com o aumento da infecção, tanto para *M. incognita* raça 3 como para *M. javanica*, nas duas cultivares. Isso permite supor que, se o experimento fosse avaliado posteriormente, tais diferenças aumentariam. Essa tendência a um menor desenvolvimento da parte aérea pode ser devida ao fato de o nematóide ter drenado fotoassimilados da planta, utilizando-os para o próprio desenvolvimento e início da reprodução. Wallace (1971) afirmou que as plantas podem ser divididas em grupos quanto ao efeito do parasitismo de nematóides sobre o seu desenvolvimento e verificou existir um grupo no qual a massa da parte aérea era pouco afetada por *M. javanica*. É possível que a soja, nas condições do presente estudo, tenha respondido à infecção como as plantas desse grupo.

Quanto à massa seca do sistema radicular (Tabela 2), houve acréscimo (ou tendência para acréscimo, conforme a cultivar) com o aumento do nível de inóculo. Isso foi consequência, ao que tudo indica, da formação de galhas nas raízes das plantas infectadas associada à emissão de raízes secundárias a partir das galhas, conforme observado por diversos autores (Oteifa & Elgind, 1962; Wallace, 1970; Wallace, 1971; Niblack et al., 1986; Abrão & Mazzafera, 1998; Hutangura et al., 1999). Aparentemente

esse aumento ocorreu devido à realocação preferencial de fotoassimilados nas raízes, e não a um estímulo à fotossíntese, uma vez que se observou tendência para redução da parte aérea. Diversos autores observaram redução de fotossíntese em decorrência do parasitismo por nematóides (Wallace, 1974; Hussey, 1985; Melakeberhan et al.; 1985a). Essa realocação preferencial para as raízes, em plantas infectadas, fica mais evidente ao se comparar as duas cultivares: ‘Ocepar 4’ não apresentou diferença significativa para massa seca de raízes nos diferentes níveis de inóculo e mostrou incrementos de 11,5% e 52,8%, respectivamente, quando infectada com 27.000 ovos de *M. incognita* raça 3 e *M. javanica*, enquanto ‘BR 16’, para a qual se observaram diferenças estatísticas, mostrou incrementos de 71,5% e 106,8%, para o mesmo nível de inóculo. Embora não se tenha quantificado o número de galhas, verificou-se que ‘BR 16’ apresentou quantidade muito maior que ‘Ocepar 4’, quando infectada com *M. incognita* raça 3 ou com *M. javanica*. A formação de galhas observada em ‘BR 16’ foi bastante severa para os dois nematóides, sendo progressiva com o incremento do inóculo e atingindo inclusive a raiz principal. Algumas vezes, ocorreu coalescência de galhas ocasionando rompimento de tecidos. Tal reação não foi observada em ‘Ocepar 4’, embora essa cultivar também tenha apresentado aumento da quantidade de galhas com o incremento do nível de inóculo.

Os dados de conteúdo de N endógeno nas plantas (Tabela 3) evidenciam que plantas inoculadas e não inoculadas absorveram as mesmas quantidades do nutriente, para os dois nematóides. A maior quantidade de N observada em ‘BR 16’ provavelmente foi decorrente de sua maior massa, uma vez que as duas cultivares apresentaram concentrações de N semelhantes. (Tabela 3). A semelhança de valores de concentração de N entre plantas inoculadas e não inoculadas indica que, até o momento da avaliação do experimento, não havia deficiência do nutriente causada pelos nematóides.

Embora plantas inoculadas não tenham sofrido alteração na capacidade de absorver N, houve alteração na alocação desse nutriente em relação às plantas não inoculadas; plantas inoculadas tenderam a reter mais N no sistema radicular (Tabela 4), alocando, conseqüentemente, menores quantidades do nutriente na parte aérea (Tabela 4). Pode-se considerar três hipóteses para explicar o observado: a) houve impedimento

de translocação do N das raízes para a parte aérea; b) os nematóides e as galhas atuaram como drenos, assimilando o N absorvido; c) os dois processos ocorreram simultaneamente. A hipótese de impedimento de transporte é plenamente viável, uma vez que diversos autores constataram que plantas infectadas com *Meloidogyne* apresentavam má formação e entupimento de elementos do xilema nas regiões das células gigantes e nas galhas, que podiam prejudicar o transporte de água e, conseqüentemente, de solutos nela contidos, para a parte aérea. (Byrne et al., 1977; Meon et al., 1978b; Dorhout et al., 1991; Kirkpatrick et al., 1991). Esse impedimento de transporte poderia levar ao armazenamento de N nas raízes, o que justificaria o aumento de conteúdo do nutriente nas raízes infectadas. A segunda hipótese, com nematóides e galhas atuando como drenos, poderia ocorrer de duas maneiras: a) o N ser transportado para a parte aérea na forma de aminoácido, nitrato ou ureídeo, e depois ser drenado para as raízes, via floema, preferencialmente como aminoácidos; b) o N ser acumulado nas raízes imediatamente após a absorção, a partir do xilema. A primeira hipótese é possível, porém nossos dados não permitem discuti-la. A segunda possibilidade, extravasamento a partir do xilema, também é viável, e encontra respaldo em trabalho realizado por Dorhout et al. (1988), no qual utilizaram o corante Tinopal CBS para estudar o fluxo de água no xilema de raízes de tomate infectadas com *M. incognita*. Verificaram que, durante o transporte, o corante deixava o xilema nas regiões de células gigantes e permanecia em apoplasto do estelo, em locais de galhas. Observaram, também, que não ocorria fluxo de massa de água e nutrientes do córtex para o estelo ao longo do corpo do nematóide, ou do estelo para o córtex. É possível, portanto, que o maior acúmulo de N nas raízes de plantas infectadas quando comparadas com não infectadas verificado nesse estudo tenha ocorrido como consequência da associação de menor transporte para a parte aérea decorrente de má formação e entupimento de vasos do xilema ao extravasamento do nutriente do xilema para o apoplasto de tecidos do estelo, próximos às células gigantes nas galhas. Os dados de concentração de N endógeno na parte aérea (Tabela 5) e nas raízes (Tabela 6) estão de acordo com esta possível associação entre bloqueio e extravasamento do xilema na região das células gigantes. Assim, a tendência observada de redução da concentração na

parte aérea de plantas mais infectadas foi decorrente, provavelmente, da menor quantidade do nutriente que chegou nas folhas (Tabela 4), associada à possível redução de fotossíntese e conseqüente diminuição da matéria seca (Tabela 2), originando processo cíclico que culminou com constante redução de transporte de N para a parte aérea. O acúmulo de N nas raízes, apesar do aumento da massa seca (Tabela 2), teria levado a um aumento na concentração do nutriente endógeno (Tabela 4).

Os dados de ^{15}N não contradizem essa possibilidade. Mostram que, aos 40 dias após a inoculação, a infecção com os nematóides não afetou a absorção de N, no período de 24 horas em que foi fornecido o elemento marcado, uma vez que plantas infectadas absorveram quantidades do nutriente pesado semelhantes às aquelas absorvidas por plantas não infectadas (Tabela 7). O fato de 'BR 16' ter apresentado mais N que 'Ocepar 4' provavelmente se deva à sua maior massa, uma vez que não existiram diferenças entre as concentrações do nutriente ($\mu\text{g } ^{15}\text{N/g}$ matéria seca) nas cultivares (Tabela 7). Da mesma forma que ocorreu durante o período anterior ao fornecimento de ^{15}N , como mostram os dados de N endógeno, aos 40 dias após a inoculação também houve maior acúmulo de N nas raízes e menor na parte aérea de plantas infectadas, quando comparadas com plantas não infectadas (Tabela 8). Isso sugere que pode ter ocorrido redução de transporte nas raízes infectadas, que, associada ao extravasamento do nutriente a partir do xilema, como visto anteriormente, resultou em acúmulo de ^{15}N nas raízes.

O aumento da concentração de ^{15}N nas raízes (Tabela 6) de plantas inoculadas, ao mesmo tempo em que houve aumento da massa seca do sistema radicular (Tabela 2), mostra que os tecidos radiculares dessas plantas acumularam mais N que normalmente acumulariam em plantas sadias. Isso faz supor que, de fato, os tecidos das galhas e os nematóides acumularam N, pois as galhas contribuem no geral para o aumento da massa das raízes infectadas. Essa constatação, portanto, corrobora com a hipótese de que o maior conteúdo de N em raízes infectadas foi decorrente de bloqueio de transporte para a parte aérea e de extravasamento a partir do xilema para o estelo, próximo ao sítio de alimentação do nematóide.

Em relação às duas cultivares utilizadas, embora para alguns parâmetros tenham diferido na intensidade de efeito do patógeno, não se encontrou nenhuma diferença que pudesse ser significativa na interpretação dos dados, ou seja, embora apresentem diferentes graus de suscetibilidade às duas espécies de nematóides, revelaram as mesmas tendências para distribuição do N na planta quando parasitadas por *Meloidogyne incognita* raça 3 ou *M. javanica*.

Na literatura, encontraram-se trabalhos em que se verificou que a infecção por nematóides causou aumento de N nas raízes e nenhuma alteração na parte aérea (Hunter, 1958; Shafiee & Jenkins, 1963), e outros em que não se observou nenhuma alteração ou mesmo redução de N nas raízes (Santos et al., 1981; Melakeberhan et al., 1985a,b; 1987; Gonçalves et al., 1995); entretanto, em nenhum deles verificou-se o efeito da infecção com nematóides na absorção de N em curto espaço de tempo e utilizando sistema de raízes separadas, como feito aqui. Os dados ora obtidos permitem afirmar que não houve efeito dos nematóides na absorção de N, mas sim em sua translocação para a parte aérea, acarretando redução no conteúdo das folhas e aumento nas raízes, independentemente do grau de suscetibilidade das cultivares e da espécie de nematóide.

Tabela 2. Massas secas da parte aérea e do sistema radicular, em gramas, de plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de *M. incognita* raça 3 ou *M. javanica*.

Nematóide	Nível inóculo	'OCEPAR 4'	'BR 16'	Médias
Massa seca da parte aérea (g)				
<i>M. incognita</i> ^a	0	0,598	0,705	0,651
	3.000	0,574	0,695	0,634
	9.000	0,531	0,643	0,587
	27.000	0,523	0,606	0,564
	Médias	0,556 A	0,662 B	
<i>M. javanica</i>	0	0,612	0,712	0,662
	3.000	0,589	0,657	0,623
	9.000	0,517	0,621	0,569
	27.000	0,513	0,617	0,565
	Médias	0,557 A	0,651 B	
Massa seca do sistema radicular (g)				
<i>M. incognita</i>	0	0,227 d	0,274 cd	0,250 C
	3.000	0,219 d	0,341 bc	0,280 BC
	9.000	0,243 cd	0,396 ab	0,319 AB
	27.000	0,253 cd	0,470 a	0,361 A
	Médias	0,235 A	0,370 B	
<i>M. javanica</i>	0	0,218 c	0,263 bc	0,240 C
	3.000	0,273 bc	0,365 b	0,319 B
	9.000	0,331 bc	0,518 a	0,424 A
	27.000	0,333 bc	0,542 a	0,438 A
	Médias	0,289 A	0,422 B	

a - Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre as médias de cultivar ou de nível de inóculo, e letras minúsculas ($p \leq 0,05$) entre tratamentos na interação cultivar x nível de inóculo. Os dados são médias de quatro repetições.

Tabela 3. Conteúdo (mg de N) e concentração (mg N/g de massa seca) de N endógeno em plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de *M. incognita* raça 3 ou *M. javanica*.

Nematóide	Nível inóculo	'OCEPAR 4'	'BR 16'	Médias
Conteúdo de N endógeno na planta (mg N)				
<i>M. incognita</i> ^a	0	10,813	14,536	12,674
	3.000	11,777	14,909	13,343
	9.000	12,097	15,980	14,038
	27.000	11,902	16,263	14,083
	Médias	11,647 B	15,422 A	
<i>M. javanica</i>	0	12,804	13,431	13,117
	3.000	10,536	14,038	12,287
	9.000	10,658	15,466	13,062
	27.000	12,149	15,066	13,608
	Médias	11,537 B	14,500 A	
Concentração de N endógeno na planta (mg N/g m.s.)				
<i>M. incognita</i>	0	13,162	14,854	14,008
	3.000	14,846	14,414	14,630
	9.000	15,563	15,454	15,509
	27.000	15,328	15,424	15,376
	Médias	14,725	15,036	
<i>M. javanica</i>	0	15,896	13,825	14,861
	3.000	12,245	13,740	12,992
	9.000	12,592	13,577	13,085
	27.000	14,400	13,012	13,706
	Médias	13,783	13,538	

a - Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre as médias de cultivar ou de nível de inóculo, e letras minúsculas ($p \leq 0,05$) entre tratamentos na interação cultivar x nível de inóculo. Os dados são médias de quatro repetições.

Tabela 4. Conteúdo de N endógeno (mg de N) na parte aérea e nas raízes de plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de *M. incognita* raça 3 ou *M. javanica*.

Nematóide	Nível inóculo	'OCEPAR 4'	'BR 16'	Médias
Conteúdo de N endógeno na parte aérea (mg N)				
<i>M. incognita</i> ^a	0	8,617	11,714	10,166
	3.000	9,334	11,106	10,220
	9.000	9,315	11,118	10,216
	27.000	8,672	9,573	9,122
	Médias	8,984 B	10,878 A	
<i>M. javanica</i>	0	10,451	10,614	10,533 A
	3.000	7,563	9,937	8,750 AB
	9.000	6,857	9,088	7,973 B
	27.000	7,950	8,243	8,096 B
	Médias	8,205 B	9,471 A	
Conteúdo de N endógeno nas raízes (mg N)				
<i>M. incognita</i>	0	2,195 d	2,821 cd	2,508 C
	3.000	2,442 d	3,803 bc	3,123 BC
	9.000	2,782 cd	4,861 b	3,821 B
	27.000	3,230 cd	6,689 a	4,960 A
	Médias	2,662 B	4,544 A	
<i>M. javanica</i>	0	2,353 c	2,816 bc	2,584 C
	3.000	2,972 bc	4,100 b	3,536 B
	9.000	3,800 b	6,377 a	5,089 A
	27.000	4,199 b	6,822 a	5,511 A
	Médias	3,331 B	5,029 A	

a - Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre as médias de cultivar ou de nível de inóculo, e letras minúsculas ($p \leq 0,05$) entre tratamentos na interação cultivar x nível de inóculo. Os dados são médias de quatro repetições.

Tabela 5. Concentração endógena de N (mg de N/g massa seca) e de ^{15}N ($\mu\text{g } ^{15}\text{N/g}$ massa seca) da parte aérea de plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de *M. incognita* raça 3 ou *M. javanica*.

Nematóide	Nível inóculo	'OCEPAR 4'	'BR 16'	Médias
N endógeno da parte aérea (mg N/g m.s.)				
<i>M. incognita</i> ^a	0	14,515	16,675	15,595
	3.000	16,280	16,052	16,166
	9.000	17,465	17,365	17,415
	27.000	16,637	16,505	16,571
	Médias	16,224	16,649	
<i>M. javanica</i>	0	17,647	14,972	16,309
	3.000	12,850	15,157	14,003
	9.000	13,380	14,665	14,022
	27.000	15,677	13,312	14,494
	Médias	14,888	14,526	
^{15}N na parte aérea ($\mu\text{g } ^{15}\text{N/g m.s.}$)				
<i>M. incognita</i>	0	54,131	62,253	58,192
	3.000	61,052	60,673	60,862
	9.000	65,660	65,773	65,716
	27.000	62,382	62,711	62,546
	Médias	60,806	62,852	
<i>M. javanica</i>	0	66,182	56,470	61,326
	3.000	48,843	59,026	53,934
	9.000	50,285	55,953	53,119
	27.000	59,540	50,346	54,943
	Médias	56,212	55,448	

a - Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre as médias de cultivar ou de nível de inóculo, e letras minúsculas ($p \leq 0,05$) entre tratamentos na interação cultivar x nível de inóculo. Os dados são médias de quatro repetições.

Tabela 6. Concentração endógena de N (mg de N/g massa seca) e de ^{15}N ($\mu\text{g } ^{15}\text{N/g}$ massa seca) no sistema radicular de plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de *M. incognita* raça 3 ou *M. javanica*.

Nematóide	Nível inóculo	'OCEPAR 4'	'BR 16'	Médias
N endógeno no sistema radicular (mg N/g m.s.)				
<i>M. incognita</i> ^a	0	9,697	10,260	9,978 C
	3.000	11,185	11,177	11,181 B
	9.000	11,450	12,300	11,875 B
	27.000	12,702	14,250	13,476 A
	Médias	11,258 A	11,996 B	
<i>M. javanica</i>	0	10,605	10,697	10,651 C
	3.000	10,905	11,210	11,057 BC
	9.000	11,472	12,302	11,887 AB
	27.000	12,605	12,592	12,598 A
	Médias	11,396	11,700	
^{15}N no sistema radicular ($\mu\text{g } ^{15}\text{N/g m.s.}$)				
<i>M. incognita</i>	0	42,439	42,953	42,696 C
	3.000	48,427	47,208	47,818 B
	9.000	48,061	51,274	49,668 AB
	27.000	50,720	55,998	53,359 A
	Médias	47,411	49,358	
<i>M. javanica</i>	0	47,749	44,417	46,083
	3.000	47,709	48,995	48,352
	9.000	46,574	50,986	48,574
	27.000	49,856	50,847	50,351
	Médias	47,972	48,811	

a - Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre as médias de cultivar ou de nível de inóculo, e letras minúsculas ($p \leq 0,05$) entre tratamentos na interação cultivar x nível de inóculo. Os dados são médias de quatro repetições.

Tabela 7. Conteúdo (μg de ^{15}N) e concentração (μg de $^{15}\text{N}/\text{g}$ de massa seca) de ^{15}N em plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de *M. incognita* raça 3 ou *M. javanica*.

Nematóide	Nível inóculo	'OCEPAR 4'	'BR 16'	Médias
Conteúdo de ^{15}N na planta (μg ^{15}N)				
<i>M. incognita</i> ^a	0	41,788	55,532	48,660
	3.000	45,607	58,043	51,825
	9.000	46,697	62,352	54,525
	27.000	45,376	62,840	54,108
	Médias	44,867B	59,692 A	
<i>M. javanica</i>	0	49,758	51,785	50,772
	3.000	41,760	56,611	49,186
	9.000	41,246	61,132	51,189
	27.000	46,756	58,750	52,753
	Médias	44,880 B	57,080 A	
Concentração de ^{15}N na planta (μg $^{15}\text{N}/\text{g}$ m.s.)				
<i>M. incognita</i>	0	50,865	56,751	53,808
	3.000	57,566	56,129	56,847
	9.000	60,092	60,332	60,212
	27.000	58,463	59,483	58,973
	Médias	56,746	58,174	
<i>M. javanica</i>	0	61,701	53,267	57,484
	3.000	48,510	55,455	51,982
	9.000	48,737	53,648	51,192
	27.000	55,482	50,737	53,109
	Médias	53,607	53,277	

a - Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre as médias de cultivar ou de nível de inóculo, e letras minúsculas ($p \leq 0,05$) entre tratamentos na interação cultivar x nível de inóculo. Os dados são médias de quatro repetições.

Tabela 8. Conteúdo de ^{15}N (μg de ^{15}N) na parte aérea e nas raízes de plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de *M. incognita* raça 3 ou *M. javanica*.

Nematóide	Nível inóculo	'OCEPAR 4'	'BR 16'	Médias
Conteúdo de ^{15}N na parte aérea (μg ^{15}N)				
<i>M. incognita</i> ^a	0	32,172	43,766	37,969
	3.000	35,022	41,929	38,476
	9.000	35,040	42,080	38,560
	27.000	32,472	36,555	34,514
	Médias	33,676 B	41,083 A	
<i>M. javanica</i>	0	39,197	40,020	39,608 A
	3.000	28,752	38,690	33,721 AB
	9.000	25,808	34,726	30,267 B
	27.000	30,175	31,199	30,687 B
	Médias	30,983 B	36,159 A	
Conteúdo de ^{15}N nas raízes (μg ^{15}N)				
<i>M. incognita</i>	0	9,616 d	11,766 cd	10,691 C
	3.000	10,585 d	16,113 bc	13,349 BC
	9.000	11,656 cd	20,271 b	15,964 B
	27.000	12,903 cd	26,284 a	19,594 A
	Médias	11,190 B	18,609 A	
<i>M. javanica</i>	0	10,561 c	11,765 bc	11,163 C
	3.000	13,008 bc	17,921 b	15,465 B
	9.000	15,437 bc	26,405 a	20,921 A
	27.000	16,581 bc	27,551 a	22,066 A
	Médias	13,897 B	20,910 A	

a - Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre as médias de cultivar ou de nível de inóculo, e letras minúsculas ($p \leq 0,05$) entre tratamentos na interação cultivar x nível de inóculo. Os dados são médias de quatro repetições.

3.4.3 Resultados do experimento com ^{32}P

Quanto à massa seca da parte aérea (Tabela 9), pode-se verificar efeito diferenciado das cultivares, sendo que ‘BR 16’ apresentou maiores valores que ‘Ocepar 4’, quando infectada com *M. incognita* raça 3 ou com *M. javanica*. Verificou-se, também, tendência de redução com o aumento do nível de inóculo, para os dois nematóides, sendo que plantas inoculadas com 27.000 ovos de *M. incognita* raça 3 apresentaram massa seca significativamente menor que a das plantas não inoculadas. Quanto ao sistema radicular (Tabela 9), verificou-se que as cultivares apresentaram efeitos significativamente diferentes, sendo que ‘BR 16’ mostrou maior massa seca que ‘Ocepar 4’, quando inoculada com qualquer um dos nematóides. Houve, também, efeito de nível de inóculo, sendo que plantas inoculadas com 9.000 ou 27.000 ovos de *M. incognita* raça 3 ou de *M. javanica* apresentaram valores significativamente maiores que as plantas não inoculadas.

Em relação ao conteúdo de P endógeno (Tabela 10), ‘BR 16’ apresentou, quando inoculada com *M. incognita* raça 3 ou com *M. javanica*, maiores conteúdos do elemento que ‘Ocepar 4’. Houve tendência de se ter maiores quantidades do nutriente conforme se aumentou o nível de inóculo, sendo que plantas inoculadas com 27.000 ovos, tanto de *M. incognita* raça 3 como de *M. javanica*, apresentaram conteúdos significativamente mais elevados que plantas não inoculadas. Quanto à concentração de P endógeno (Tabela 10), não houve diferença de reação entre as cultivares; constatou-se, porém, incremento na concentração do nutriente com o aumento do nível de inóculo, sendo que plantas inoculadas com 9.000 ou 27.000 ovos de *M. incognita* raça 3, ou 27.000 ovos de *M. javanica*, apresentaram concentrações de P significativamente mais elevadas que plantas não inoculadas.

Com referência ao conteúdo de P endógeno na parte aérea (Tabela 11), as plantas de ‘BR 16’ acumularam significativamente mais que as plantas de ‘Ocepar 4’, quando inoculadas com *M. incognita* raça 3 ou com *M. javanica*. Apesar de não se ter observado efeito significativo de nível de inóculo, houve tendência de redução do conteúdo com o

aumento do nível de inóculo, para plantas inoculadas com *M. incognita* raça 3 ou com *M. javanica*. Em relação às raízes (Tabela 11), plantas de ‘BR 16’ acumularam maiores quantidades do nutriente que as de ‘Ocepar 4’, para os dois nematóides; além disso, verificou-se aumento na quantidade do nutriente nas raízes com o aumento do nível de inóculo, sendo que raízes infectadas com *M. incognita* raça 3 ou inoculadas com 9.000 ou 27.000 ovos de *M. javanica* apresentaram conteúdos significativamente maiores que plantas não infectadas.

Quanto à concentração de P endógeno na parte aérea (Tabela 12), não se observou efeito de cultivar tanto para *M. incognita* raça 3 como para *M. javanica*; além disso, plantas inoculadas não diferiram estatisticamente das não inoculadas, para os dois nematóides. Nas raízes (Tabela 13), embora não se tenha observado efeito significativo de cultivar, verificou-se tendência de plantas inoculadas apresentarem maiores concentrações, sendo que plantas infectadas com *M. incognita* ou inoculadas com 9.000 ou 27.000 ovos de *M. javanica* apresentaram valores significativamente mais elevados que plantas não inoculadas.

Em relação aos valores de conteúdo de ^{32}P na planta (Tabela 14), para *M. incognita* raça 3 não se verificou efeito de cultivar, mas plantas inoculadas com 9.000 ou 27.000 ovos apresentaram valores significativamente menores que plantas não infectadas. Em relação a *M. javanica*, a interação cultivar x nível de inóculo foi significativa; para ‘Ocepar 4’, não se observou efeito de nível de inóculo, apesar de tendência de menores valores com o aumento da infecção. Para ‘BR 16’, plantas inoculadas com 9.000 ou 27.000 ovos apresentaram significativamente menos radioatividade que plantas não inoculadas. Na parte aérea (Tabela 15), plantas inoculadas com 9.000 ou 27.000 ovos de *M. incognita* raça 3 tiveram significativamente menos radioatividade que plantas não inoculadas, sendo que ‘BR 16’ apresentou maior valor que ‘Ocepar 4’. Para *M. javanica*, a interação cultivar x nível de inóculo foi significativa, tendo-se verificado a tendência de redução dos valores com o aumento da infecção, embora apenas plantas de ‘BR 16’ inoculadas com 9.000 ou 27.000 ovos tenham diferido estatisticamente de plantas não inoculadas. Nas raízes (Tabela 15), observaram-se valores significativamente mais

elevados em ‘Ocepar 4’ que em ‘BR 16’, para os dois nematóides. Quanto ao efeito de nível de inóculo, houve, para plantas inoculadas com *M. incognita* raça 3 ou com *M. javanica*, tendência de redução da radioatividade, sendo que plantas inoculadas com 27.000 ovos de qualquer dos nematóides apresentaram significativamente menos ^{32}P que plantas não inoculadas.

Quanto à concentração de ^{32}P (Tabela 14), observou-se que plantas de ‘Ocepar 4’ apresentaram valores significativamente mais elevados que as de ‘BR 16’, para os dois nematóides, e que plantas infectadas com *M. javanica* ou inoculadas com 9.000 ou 27.000 ovos de *M. incognita* raça 3 apresentaram significativamente menos ^{32}P que plantas não inoculadas. Em relação à concentração na parte aérea (Tabela 12), não se verificou efeito de cultivar, para os dois nematóides; entretanto, houve efeito de nível de inóculo, sendo que plantas inoculadas com 9.000 ou 27.000 ovos de *M. incognita* raça 3 ou de *M. javanica* apresentaram valores significativamente menores de radioatividade que plantas não inoculadas. Nas raízes (Tabela 13), ‘Ocepar 4’ apresentou valores significativamente mais elevados que ‘BR 16’, para os dois nematóides; houve, também, tendência de redução das concentrações com o aumento do nível de inóculo, sendo que plantas infectadas com *M. javanica* ou inoculadas com 9.000 ou 27.000 ovos de *M. incognita* raça 3 apresentaram valores significativamente menores que plantas não inoculadas.

3.4.3.1 Discussão dos resultados do experimento com ^{32}P

De modo mais evidente que o observado no experimento com N, observou-se o mesmo efeito dos nematóides sobre a massa seca da parte aérea das plantas (Tabela 9), causando menor desenvolvimento. Esse efeito foi mais pronunciado para *M. incognita* raça 3 e, embora não tenham ocorrido diferenças estatisticamente significativas para *M. javanica*, a tendência observada permite supor que, se o experimento tivesse se prolongado, as diferenças teriam sido maiores e poderiam se tornar significativas.

Como visto para o N, esse menor desenvolvimento da parte aérea pode ser devido ao efeito de dreno de fotoassimilados exercido pelos nematóides. Também como observado com N, os nematóides causaram aumento de massa seca do sistema radicular (Tabela 9), o que ocorreu, ao que tudo indica, em função da formação das galhas e pela emissão de novas raízes. Como já comentado antes, deve ter ocorrido realocação preferencial de fotoassimilados nas raízes, uma vez que houve redução da massa da parte aérea das plantas. Quanto à reação das cultivares, observou-se visualmente que, como no experimento anterior, ‘BR 16’ formou mais galhas que ‘Ocepar 4’ (embora não se tenha quantificado com exatidão), quando infectada com *M. incognita* raça 3 ou *M. javanica*. Também aqui observou-se coalescência de galhas em ‘BR 16’ e não em ‘Ocepar 4’, aumentando a quantidade de galhas com o incremento do nível de inóculo, para os dois nematóides, nas duas cultivares.

Os dados de conteúdo de P endógeno nas plantas (Tabela 10) em conjunto com os de P na parte aérea e nas raízes (Tabela 11) evidenciam que as duas espécies de nematóide aparentemente estimularam a absorção do nutriente pelas plantas na fase inicial de desenvolvimento. Verificou-se que houve a tendência de maior alocação nas raízes em detrimento da alocação na parte aérea (Tabela 11). Diversos fatores tornam compreensível que plantas infectadas com *Meloidogyne* tenham absorvido mais fósforo: esse nutriente é fundamental no desdobramento respiratório dos açúcares (Mengel & Kirkby, 1987), e a taxa respiratória pode aumentar em raízes infectadas (Hussey, 1985); é um componente de fosfolipídeos, por sua vez componente de membranas, e a quantidade de membranas muito provavelmente aumentou nas raízes infectadas em função do aumento de massa nelas observado; é componente de nucleotídeos; e, finalmente, é fundamental no armazenamento de energia na forma de ATP (Mengel & Kirkby, 1987).

O exame dos dados de concentração do nutriente na parte aérea (Tabela 12) mostra que plantas inoculadas não diferiram de não inoculadas, ou seja, a maior quantidade de P endógeno na planta toda (Tabela 10) foi principalmente devida à maior alocação do nutriente nas raízes (Tabela 11). A realocação preferencial para as raízes foi confirmada pelos dados de concentração no sistema radicular (Tabela 13), que aumentou

com o incremento do nível de inóculo, a despeito do aumento de massa das raízes infectadas. Pelos dados de conteúdo e de concentração na parte aérea verifica-se, ainda, que até o momento da avaliação do experimento, os nematóides não haviam causado deficiência do nutriente na planta.

As presentes considerações estão de acordo com as conclusões de outros autores, como Dropkin & King (1956), que, 25 dias após inocularem plantas de tomate com *M. incognita*, forneceram $H_3^{32}PO_4$ e observaram grande acúmulo de radioatividade principalmente em fêmeas adultas, quando comparadas com outros estádios de desenvolvimento do nematóide; verificaram que a infecção em uma parte do sistema radicular não prejudicava a capacidade de raízes não infectadas de absorver P, e que a condição patológica das plantas infectadas não era devida ao desvio de P pelo parasito. Também Hunter (1958) estudou a absorção e a translocação de P e outros nutrientes em plantas de tomate infectadas com *M. incognita acrita*, por 35 dias. Forneceu $H_3^{32}PO_4$ por 4 horas. O teor total de P endógeno determinado na parte aérea das plantas não diferiu entre os tratamentos, mas raízes de plantas infectadas tinham significativamente mais P que raízes de plantas não infectadas.

Os dados de radioatividade obtidos levam a supor que, 40 dias após a inoculação, os efeitos dos nematóides sobre a absorção e translocação do nutriente assumiram aspectos diferentes: plantas infectadas com qualquer uma das espécies absorveram menores quantidades de P (Tabela 14), com menores alocações tanto na parte aérea (Tabela 15) como nas raízes (Tabela 15). Isso confirma a suposição, feita anteriormente, de que se o experimento tivesse sido avaliado mais tarde teriam sido observadas diferenças significativas entre os conteúdos de P endógeno em plantas inoculadas e não inoculadas.

As diferenças entre os dados de P endógeno e os de ^{32}P poderiam ser explicadas da seguinte maneira: durante o estágio inicial da infecção tanto a absorção como a translocação de P não foram afetadas, mas com o progresso da infecção houve maior crescimento das raízes, parcialmente devido à emissão de novas raízes secundárias. Como consequência, houve maior absorção pelo sistema radicular de plantas infectadas. A partir

de determinado estágio da infecção começou a haver o comprometimento da funcionalidade das raízes e também o menor crescimento da parte aérea, devido ao dreno de fotoassimilados para as galhas. Com isso, não só a absorção diminuiu, mas também a translocação. A redução da parte aérea provavelmente afetou o fluxo transpiratório, diminuindo a absorção de água, e consequentemente de íons, e a translocação para a parte aérea. A menor disponibilidade de energia pode ter contribuído, também, para a redução na absorção de P em plantas infectadas, uma vez que as galhas, atuando como drenos de fotoassimilados, podem ter reduzido a disponibilidade de ATP. Bloqueios do xilema também devem ter reduzido a translocação de água e P para a parte aérea, e os níveis endógenos semelhantes na parte aérea de plantas infectadas e de não infectadas seria ainda um reflexo do estágio em que absorção e translocação eram normais.

Oteifa & Elgindi (1962) estudaram o desenvolvimento e taxa de absorção de ^{32}P em tomate infectado com *M. javanica*. Em plantas infectadas, houve maior acúmulo de ^{32}P nas raízes aos 30 dias, observando-se redução aos 60 e 90 dias; quantidades menores foram transportadas para a parte aérea de plantas infectadas em todas as épocas de avaliação. Embora o P total das plantas tivesse aumentado após um mês de infecção quando comparadas com plantas não infectadas, nos períodos maiores ocorreu o inverso, ou seja, aos 30 dias da infecção as plantas absorveram mais ^{32}P e, aos 60 e 90 dias após a infecção, absorveram menos. Segundo os autores, nos estágios iniciais da infecção houve um estímulo para a planta produzir novas raízes, o que aumentou a superfície de absorção de nutrientes. Posteriormente, as raízes novas também teriam sido infectadas, o que teria levado à formação de muitas galhas no sistema radicular, prejudicando a translocação do P. Como os autores forneceram o ^{32}P nos mesmos locais em que os nematóides infectavam as raízes, essas argumentações vem reforçar a suposição ora apresentada de efeito negativo das galhas na distribuição de P nas raízes infectadas.

Também Hunter (1958), em trabalho já mencionado nesta discussão, observou grande redução na absorção de ^{32}P em plantas infectadas por *M. incognita acrita*, aos 35 dias após a infecção.

Os dados de concentração de ^{32}P na planta (Tabela 14) evidenciam que, aos 40 dias após a infecção, as duas espécies de nematóide induziram deficiência do nutriente. Essa deficiência foi confirmada pelos dados de radioatividade específica na parte aérea (Tabela 12), pois mesmo com a redução da massa da parte aérea observada em plantas infectadas, houve redução na concentração do nutriente. A redução na concentração de ^{32}P nas raízes de plantas infectadas (Tabela 13) possivelmente ocorreu em razão da associação entre o aumento de massa dessas raízes e a menor quantidade do nutriente radioativo nelas detectada.

Em relação às duas cultivares utilizadas, embora para alguns parâmetros tenham diferido na intensidade de efeito do patógeno, não se encontrou nenhuma diferença que pudesse ser significativa na interpretação dos dados, ou seja, ainda que revelassem diferentes graus de suscetibilidade às duas espécies de nematóides, apresentaram as mesmas tendências em relação à distribuição do P na planta quando parasitadas por *Meloidogyne incognita* raça 3 ou *M. javanica*.

Tabela 9. Massas secas da parte aérea e do sistema radicular, em gramas, de plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de *M. incognita* raça 3 ou *M. javanica*.

Nematóide	Nível inóculo	'OCEPAR 4'	'BR 16'	Médias
Massa seca da parte aérea (g)				
<i>M. incognita</i> ^a	0	0,837	1,120	0,978 A
	3.000	0,750	1,102	0,926 AB
	9.000	0,730	1,050	0,890 AB
	27.000	0,690	0,817	0,753 B
	Médias	0,751 B	1,022 A	
<i>M. javanica</i>	0	0,767	1,060	0,913
	3.000	0,742	1,085	0,903
	9.000	0,715	0,895	0,805
	27.000	0,712	0,852	0,782
	Médias	0,734 B	0,973 A	
Massa seca do sistema radicular (g)				
<i>M. incognita</i>	0	0,362	0,477	0,420 B
	3.000	0,380	0,600	0,490 AB
	9.000	0,475	0,680	0,577 A
	27.000	0,502	0,705	0,603 A
	Médias	0,430 B	0,615 A	
<i>M. javanica</i>	0	0,407	0,500	0,453 B
	3.000	0,502	0,652	0,577 AB
	9.000	0,547	0,720	0,633 A
	27.000	0,562	0,807	0,685 A
	Médias	0,505 B	0,670 A	

a - Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre as médias de cultivar ou de nível de inóculo, e letras minúsculas ($p \leq 0,05$) entre tratamentos na interação cultivar x nível de inóculo. Os dados são médias de quatro repetições.

Tabela 10. Conteúdo (mg de P) e concentração (mg P/g de massa seca) de P endógeno em plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de *M. incognita* raça 3 ou *M. javanica*.

Nematóide	Nível inóculo	'OCEPAR 4'	'BR 16'	Médias
Conteúdo de P endógeno na planta (mg P)				
<i>M. incognita</i> ^a	0	0,698	0,920	0,809 B
	3.000	0,716	0,975	0,846 B
	9.000	0,827	1,115	0,971 AB
	27.000	0,957	1,180	1,068 A
	Médias	0,800 B	1,048 A	
<i>M. javanica</i>	0	0,682	0,919	0,801 B
	3.000	0,752	1,024	0,888 AB
	9.000	0,778	1,135	0,957 AB
	27.000	0,956	1,221	1,089 A
	Médias	0,792 B	1,075 A	
Concentração de P endógeno na planta (mg P/g m.s.)				
<i>M. incognita</i>	0	0,581	0,580	0,581 C
	3.000	0,635	0,571	0,603 BC
	9.000	0,688	0,645	0,666 B
	27.000	0,816	0,791	0,804 A
	Médias	0,680	0,647	
<i>M. javanica</i>	0	0,579	0,596	0,588 B
	3.000	0,605	0,589	0,597 B
	9.000	0,621	0,720	0,670 AB
	27.000	0,752	0,737	0,744 A
	Médias	0,639	0,661	

a - Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre as médias de cultivar ou de nível de inóculo, e letras minúsculas ($p \leq 0,05$) entre tratamentos na interação cultivar x nível de inóculo. Os dados são médias de quatro repetições.

Tabela 11. Conteúdo de P endógeno (mg de P) na parte aérea e nas raízes de plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de *M. incognita* raça 3 ou *M. javanica*.

Nematóide	Nível inóculo	'OCEPAR 4'	'BR 16'	Médias
Conteúdo de P endógeno na parte aérea (mg P)				
<i>M. incognita</i> ^a	0	0,471	0,638	0,544
	3.000	0,421	0,506	0,464
	9.000	0,398	0,548	0,473
	27.000	0,422	0,518	0,470
	Médias	0,428B	0,553 A	
<i>M. javanica</i>	0	0,412	0,635	0,523
	3.000	0,403	0,582	0,493
	9.000	0,386	0,512	0,449
	27.000	0,393	0,498	0,446
	Médias	0,399B	0,557 A	
Conteúdo de P endógeno nas raízes (mg P)				
<i>M. incognita</i>	0	0,227	0,281	0,254 C
	3.000	0,295	0,469	0,382 B
	9.000	0,428	0,567	0,497 A
	27.000	0,534	0,662	0,598 A
	Médias	0,371 B	0,495 A	
<i>M. javanica</i>	0	0,270	0,284	0,277 C
	3.000	0,348	0,441	0,395 BC
	9.000	0,391	0,623	0,507 B
	27.000	0,562	0,723	0,643 A
	Médias	0,393 B	0,518 A	

a - Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre as médias de cultivar ou de nível de inóculo, e letras minúsculas ($p \leq 0,05$) entre tratamentos na interação cultivar x nível de inóculo. Os dados são médias de quatro repetições.

Tabela 12. Concentração de P endógeno (mg de P/g massa seca) e de ^{32}P (cpm/g massa seca) da parte aérea de plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de *M. incognita* raça 3 ou *M. javanica*.

Nematóide	Nível inóculo	'OCEPAR 4'	'BR 16'	Médias
Concentração de P endógeno da parte aérea (mg P/g ms)				
<i>M. incognita</i> ^a	0	0,564	0,575	0,570 AB
	3.000	0,565	0,457	0,511 B
	9.000	0,548	0,522	0,535 B
	27.000	0,624	0,648	0,636 A
	Médias	0,575	0,551	
<i>M. javanica</i>	0	0,537	0,609	0,573
	3.000	0,547	0,537	0,542
	9.000	0,544	0,592	0,568
	27.000	0,558	0,594	0,576
	Médias	0,546	0,583	
Concentração de ^{32}P na parte aérea (cpm/g m.s.)				
<i>M. incognita</i>	0	89.185 a	84.342 a	86.764 A
	3.000	88.578 a	74.198 a	81.388 A
	9.000	39.755 b	67.358 a	53.556 B
	27.000	21.398 b	28.245 b	29.821 C
	Médias	59.729	66.036	
<i>M. javanica</i>	0	87.140	95.289	91.215 A
	3.000	79.605	84.250	81.927 AB
	9.000	76.376	56.850	66.613 BC
	27.000	71.611	55.143	63.377 C
	Médias	78.683	72.883	

a - Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre as médias de cultivar ou de nível de inóculo, e letras minúsculas ($p \leq 0,05$) entre tratamentos na interação cultivar x nível de inóculo. Os dados são médias de quatro repetições.

Tabela 13. Concentração de P endógeno (mg de P/g massa seca) e de ^{32}P (cpm/g massa seca) no sistema radicular de plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de *M. incognita* raça 3 ou *M. javanica*.

Nematóide	Nível inóculo	'OCEPAR 4'	'BR 16'	Médias
Concentração de P endógeno nas raízes (mg P/g ms)				
<i>M. incognita</i> ^a	0	0,620	0,591	0,606 C
	3.000	0,773	0,779	0,776 B
	9.000	0,904	0,835	0,869 B
	27.000	1,084	0,952	1,018 A
	Médias	0,845	0,789	
<i>M. javanica</i>	0	0,660	0,565	0,613 C
	3.000	0,694	0,677	0,685 BC
	9.000	0,724	0,870	0,797 B
	27.000	1,001	0,897	0,949 A
	Médias	0,770	0,752	
Concentração de ^{32}P nas raízes (cpm/g m.s.)				
<i>M. incognita</i>	0	346.068	222.387	284.228 A
	3.000	315.084	179.049	247.067 AB
	9.000	242.051	153.954	198.003 BC
	27.000	197.281	111.108	154.195 C
	Médias	275.121 A	166.625 B	
<i>M. javanica</i>	0	357.804	192.685	275.244 A
	3.000	230.047	174.204	202.125 B
	9.000	229.251	93.684	161.467 B
	27.000	186.038	79.961	132.999 B
	Médias	250.785 A	135.133 B	

a - Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre as médias de cultivar ou de nível de inóculo, e letras minúsculas ($p \leq 0,05$) entre tratamentos na interação cultivar x nível de inóculo. Os dados são médias de quatro repetições.

Tabela 14. Conteúdo (cpm) e concentração (cpm/g massa seca) de ^{32}P em plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de *M. incognita* raça 3 ou *M. javanica*.

Nematóide	Nível inóculo	'OCEPAR 4'	'BR 16'	Médias
Conteúdo de ^{32}P na planta (cpm)				
<i>M. incognita</i> ^a	0	197.174	194.782	195.978 A
	3.000	186.928	185.448	186.188 AB
	9.000	138.209	174.360	156.285 B
	27.000	110.942	107.185	109.063 C
	Médias	158.313	165.444	
<i>M. javanica</i>	0	214.324 a	193.532 a	203.928 A
	3.000	171.320 ab	201.676 a	186.498 AB
	9.000	175.623 ab	116.753 b	146.188 BC
	27.000	156.194 ab	110.294 b	133.244 C
	Médias	179.365 A	155.564 B	
Concentração de ^{32}P na planta (cpm/g m.s.)				
<i>M. incognita</i>	0	164.338	125.608	144.973 A
	3.000	164.534	110.948	137.741 A
	9.000	117.216	101.144	109.180 B
	27.000	93.552	71.994	82.773 B
	Médias	134.910 A	102.423 B	
<i>M. javanica</i>	0	180.319	125.719	153.019 A
	3.000	138.348	116.214	127.281 B
	9.000	140.792	74.497	107.645 BC
	27.000	122.499	66.979	94.739 C
	Médias	145.489 A	95.852 B	

a - Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre as médias de cultivar ou de nível de inóculo, e letras minúsculas ($p \leq 0,05$) entre tratamentos na interação cultivar x nível de inóculo. Os dados são médias de quatro repetições.

Tabela 15. Conteúdo de ^{32}P (cpm) na parte aérea e nas raízes de plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de *M. incognita* raça 3 ou *M. javanica*.

Nematóide	Nível inóculo	'OCEPAR 4'	'BR 16'	Médias
Conteúdo de ^{32}P na parte aérea (cpm)				
<i>M. incognita</i> ^a	0	75.579	92.312	83.446 A
	3.000	67.114	81.350	74.232 A
	9.000	28.633	70.758	49.695 B
	27.000	14.805	31.252	22.978 C
	Médias	46.258 B	68.918 A	
<i>M. javanica</i>	0	67.141 abc	100.785 a	83.963 A
	3.000	59.222 bc	91.056 ab	75.139 A
	9.000	54.840 bc	50.305 c	52.572 B
	27.000	51.623 c	45.874 c	48.748 B
	Médias	58.206 B	72.005 A	
Conteúdo de ^{32}P nas raízes (cpm)				
<i>M. incognita</i>	0	122.594	102.470	112.532 A
	3.000	119.814	104.098	111.956 A
	9.000	109.575	103.602	106.589 AB
	27.000	96.237	75.932	86.084 B
	Médias	112.055 A	96.525 B	
<i>M. javanica</i>	0	147.182	92.747	119.965 A
	3.000	112.098	110.620	111.359 AB
	9.000	120.782	66.448	93.615 AB
	27.000	104.570	64.420	84.495 B
	Médias	121.158 A	83.559 B	

a - Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre as médias de cultivar ou de nível de inóculo, e letras minúsculas ($p \leq 0,05$) entre tratamentos na interação cultivar x nível de inóculo. Os dados são médias de quatro repetições.

3.4.4 Resultados do experimento com ^{45}Ca

Quanto à massa seca da parte aérea (Tabela 16), para *M. incognita* raça 3 houve diferença significativa de efeito de cultivar, sendo que ‘BR 16’ apresentou maior valor que ‘Ocepar 4’. Para *M. javanica*, não se observou diferença significativa entre os valores obtidos para as cultivares. Quanto ao efeito de nível de inóculo, para *M. incognita* raça 3 não houve diferença significativa entre os diferentes níveis, mas plantas mais infectadas tenderam a apresentar os menores valores. Para *M. javanica*, os dois níveis mais altos de inóculo causaram reduções significativas relativamente à testemunha. Com referência à massa seca do sistema radicular (Tabela 16), ‘BR 16’ apresentou maior valor que ‘Ocepar 4’, para os dois nematóides. Plantas inoculadas com 27.000 ovos de *M. incognita* raça 3 diferiram significativamente de plantas não inoculadas, apresentando maiores valores. Para *M. javanica*, não ocorreram diferenças estatísticas entre os níveis de inóculo, mas observou-se tendência de plantas inoculadas apresentarem maiores valores que as não inoculadas.

Em relação ao conteúdo de Ca endógeno nas plantas (Tabela 17), houve efeito significativo de cultivar, sendo que plantas de ‘BR 16’ apresentaram maior conteúdo que as de ‘Ocepar 4’, quando inoculadas com *M. incognita* raça 3 ou com *M. javanica*. Não se verificou, entretanto, efeito significativo de nível de inóculo, ou seja, plantas inoculadas com *M. incognita* raça 3 ou com *M. javanica* não apresentaram valores diferentes de plantas não inoculadas. Houve, todavia, efeito significativo de nível de inóculo sobre a concentração de Ca endógeno na planta (Tabela 17), para os dois nematóides, observando-se que plantas inoculadas com 27.000 ovos de *M. incognita* raça 3 ou 9.000 e 27.000 ovos/planta de *M. javanica* apresentaram maiores concentrações do nutriente que plantas não inoculadas. Não se verificou efeito significativo de cultivar quanto a esse parâmetro, para os dois nematóides.

Em relação ao conteúdo de Ca endógeno na parte aérea (Tabela 18), ‘BR 16’ apresentou valores mais elevados que ‘Ocepar 4’, quando inoculada com *M. incognita* raça 3 ou com *M. javanica*. Não se verificou efeito significativo de nível de inóculo, mas

plantas inoculadas com 27.000 ovos de qualquer dos nematóides tenderam a apresentar menores valores que plantas não inoculadas, e essa tendência foi mais nítida para *M. javanica*. Em direção oposta, observou-se tendência de aumento na concentração de Ca na parte aérea (Tabela 19) conforme se aumentou o nível de inóculo; para *M. incognita* raça 3, essa tendência foi mais clara para os níveis de 9.000 e 27.000 ovos/planta, enquanto para *M. javanica* plantas inoculadas com esses níveis apresentaram valores significativamente maiores que os de plantas não inoculadas. Não se observou efeito significativo de cultivar, ou seja, plantas de ambas as cultivares, inoculadas com *M. incognita* raça 3 ou com *M. javanica*, apresentaram concentrações semelhantes do nutriente.

Contrariamente ao observado para a parte aérea, verificou-se que, nas raízes, houve maiores acúmulos de Ca nas plantas inoculadas (Tabela 18): sistemas radiculares de plantas inoculadas com 9.000 ou 27.000 ovos/planta de *M. incognita* raça 3 ou 27.000 ovos de *M. javanica* apresentaram significativamente mais Ca que plantas não inoculadas. Quanto ao efeito de cultivar, inoculadas com *M. incognita* raça 3 ou com *M. javanica*, plantas de ‘BR 16’ apresentaram maiores conteúdos de Ca nas raízes que as de ‘Ocepar 4’. Também verificou-se aumento da concentração de Ca endógeno nas raízes com o aumento do nível de inóculo (Tabela 20), sendo que plantas inoculadas com 27.000 ovos de *M. incognita* raça 3 ou 9.000 e 27.000 ovos de *M. javanica* apresentaram valores significativamente mais elevados que plantas não inoculadas. Quando inoculadas com *M. javanica*, as cultivares reagiram diferenciadamente, com ‘BR 16’ apresentando menor concentração que ‘Ocepar 4’; mas, quando inoculadas com *M. incognita* raça 3, as cultivares não diferiram entre si.

Quanto aos valores de conteúdo de ^{45}Ca absorvido (Tabela 21), as plantas das duas cultivares não diferiram quanto ao total absorvido, para os dois nematóides; entretanto, plantas inoculadas com 9.000 e 27.000 ovos, tanto de *M. incognita* raça 3 como de *M. javanica*, apresentaram menores valores de ^{45}Ca que plantas não inoculadas. De modo semelhante, não houve efeito de cultivares sobre a concentração de ^{45}Ca nas plantas (Tabela 21) para os dois nematóides, mas plantas inoculadas com 9.000 e 27.000

ovos de *M. incognita* raça 3 e 27.000 ovos de *M. javanica* apresentaram menores valores que plantas não inoculadas.

O conteúdo de radioatividade na parte aérea (Tabela 22) também não foi influenciado pela cultivar. No entanto, plantas infectadas com *M. javanica* e plantas inoculadas com 9.000 e 27.000 ovos de *M. incognita* raça 3 apresentaram valores significativamente menores que os verificados para plantas não inoculadas. Verificaram-se, para a concentração na parte aérea (Tabela 19), os mesmos efeitos dos nematóides observados para o conteúdo do nutriente radioativo (Tabela 22): ausência de significância entre os valores obtidos para as cultivares, tanto para *M. incognita* raça 3 como para *M. javanica*, e redução da concentração em plantas inoculadas com *M. incognita* raça 3 (9.000 e 27.000 ovos/planta) e com *M. javanica* (3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta).

Não se observou efeito significativo de cultivar sobre o conteúdo de ^{45}Ca nas raízes das plantas (Tabela 22), para os dois nematóides; entretanto, raízes de plantas inoculadas com 9.000 e 27.000 ovos de *M. javanica* apresentaram significativamente menos radioatividade que plantas não inoculadas; para *M. incognita* raça 3 não se observaram diferenças estatísticas entre os valores dos diferentes níveis de inóculo, mas houve clara tendência de redução do conteúdo nas raízes com o aumento do nível de inóculo.

Quanto à concentração de ^{45}Ca nas raízes (Tabela 20), não se observou efeito de cultivar quando se inoculou com *M. incognita* raça 3, mas 'BR 16' apresentou menor concentração que 'Ocepar 4' quando se inoculou com *M. javanica*. Plantas infectadas com *M. incognita* raça 3 e inoculadas com 9.000 e 27.000 ovos de *M. javanica* apresentaram concentrações de ^{45}Ca nas raízes significativamente menores que plantas não inoculadas.

3.4.4.1 Discussão dos resultados do experimento com ^{45}Ca

Os valores obtidos para as massas secas da parte aérea e das raízes são concordantes com os observados nos experimentos de N e P; assim, a infecção com os nematóides levou a um menor crescimento da parte aérea, ao que tudo indica porque o nematóide drenou fotoassimilados para se desenvolver e se reproduzir. Quanto à maior massa seca das raízes, como visto anteriormente, pode ser decorrente do aumento do número de raízes secundárias emitidas a partir das galhas como resposta à infecção (Hutangura et al., 1999), e/ou da formação das próprias galhas, conforme também observado por Wallace (1970, 1971). Como já comentado antes, deve ter ocorrido realocação preferencial de fotoassimilados nas raízes, uma vez que houve redução da massa da parte aérea das plantas. Quanto à reação das cultivares, observou-se visualmente que, como no experimento anterior, ‘BR 16’ formou mais galhas que ‘Ocepar 4’ (embora não se tenha quantificado com exatidão), quando infectada com *M. incognita* raça 3 ou *M. javanica*. Também aqui observou-se coalescência de galhas em ‘BR 16’ e não em ‘Ocepar 4’, aumentando a quantidade de galhas com o incremento do nível de inóculo, para os dois nematóides, nas duas cultivares.

Os dados de conteúdo de radioatividade (Tabelas 21, 22) evidenciam que, aos 40 dias após a inoculação, a infecção pelos nematóides reduziu a absorção de Ca : plantas inoculadas com 9.000 ou 27.000 ovos apresentaram significativamente menores quantidades de ^{45}Ca que plantas não inoculadas, para os dois nematóides (Tabela 21). Essa redução provavelmente ocorreu em decorrência de entupimento ou má formação de elementos do xilema, conforme já discutido anteriormente. Essa hipótese encontra respaldo em diversas publicações. Itay & Vaadia (1971) mostraram que estresse de água está associado com um decréscimo no transporte para a parte aérea de uma citoquinina sintetizada nas pontas das raízes. Menores quantidades desse hormônio nas folhas induzem ao fechamento dos estômatos, reduzindo a perda de água; desse modo, plantas infectadas com nematóides poderiam aproveitar melhor a água que plantas não infectadas. Assim, Meon et al. (1978b) consideraram possível que a desorganização no

xilema após a infecção com *M. javanica* em plantas de tomate causara redução na translocação de água e, portanto, de citoquininas para a parte aérea, induzindo o fechamento de estômatos para reduzir a perda de água. No caso do presente trabalho, o fechamento de estômatos induzido pelos nematóides poderia levar a uma maior redução no transporte de água para a parte aérea. Como Ca é absorvido em processo passivo via apoplasto de células de pontas de raízes e transportado por fluxo massal até a parte aérea (Mengel & Kirkby, 1987), a redução do fluxo massal levaria a menor absorção do nutriente do solo, e também a menor translocação para as folhas. Wilcox & Loria (1986) observaram que plantas de feijão inoculadas com *M. hapla* tinham a condutividade das raízes diminuída quando se aumentava o nível de infecção pelo nematóide. De modo similar, Meon et al. (1978b) necessitaram maior pressão para forçar a seiva pelo xilema de raízes de tomate infectadas com *M. javanica*, quando comparadas com raízes de plantas sadias. Estudando o efeito de *M. incognita* no transporte de água em plantas de tomate, Dorhout et al. (1991) verificaram que o fluxo total de água através de partes infectadas de raízes era significativamente menor que em partes não infectadas. Kirkpatrick et al. (1991) verificaram que a infecção de plantas de algodão com *M. incognita* reduzia o fluxo de água e de nutrientes das raízes para as folhas, considerando provável que isso ocorresse como consequência da desorganização de elementos do xilema nos locais de formação de células gigantes. Os dados de conteúdo de radioatividade na parte aérea das plantas (Tabela 22) confirmam essa hipótese, pois menos ^{45}Ca chegou às folhas de plantas infectadas quando comparado com plantas não infectadas. Como o Ca é um elemento que praticamente não é translocado via floema (Mengel & Kirkby, 1987), não existe a possibilidade de ter sido retranslocado para as raízes a partir das folhas; assim, os dados de conteúdo na parte aérea obtidos mostram que de fato menores quantidades de ^{45}Ca foram transportadas para as folhas em plantas infectadas. Portanto, aos 40 dias após a inoculação, os dois nematóides causaram redução na absorção e no transporte de Ca para a parte aérea.

O exame dos dados de radioatividade específica na planta (Tabela 21), nas raízes (Tabela 20) e na parte aérea (Tabela 19) evidencia que as células das plantas inoculadas

estavam recebendo, aos 40 dias após a inoculação, menos Ca que plantas sadias recebiam, ou seja, poderiam vir a sofrer deficiência do nutriente, caso o experimento tivesse sido avaliado mais tardiamente.

Se houve prejuízo à absorção e ao transporte do íon aos 40 dias após a inoculação, o mesmo não ocorreu em período anterior. Isso é mostrado pelos dados de Ca endógeno: plantas inoculadas e não inoculadas absorveram praticamente as mesmas quantidades do nutriente (Tabela 17), a infecção pelos parasitos pouco afetou o conteúdo de Ca na parte aérea (Tabela 18) e houve maior acúmulo do nutriente em raízes de plantas inoculadas, com qualquer um dos nematóides (Tabela 18).

Tem-se, portanto, que houve uma realocação diferenciada do Ca em plantas inoculadas e não inoculadas, o que ficou muito claro quando se confrontaram os dados de conteúdo de Ca na parte aérea e no sistema radicular. Enquanto na parte aérea houve a tendência de se manter inalterado o conteúdo desse íon nas plantas infectadas em relação à testemunha, com pequenas reduções nas plantas mais infectadas, observou-se tendência de essas plantas acumularem maiores quantidades no sistema radicular, ou seja, ocorreu correspondência entre redução na parte aérea e aumento nas raízes. Durante um período entre a inoculação e a avaliação do experimento, possivelmente foi pequeno o comprometimento do transporte do íon, permitindo que chegassem à parte aérea quantidades próximas às da testemunha, uma vez que foi necessário um período para que a planta respondesse à infecção produzindo compostos para bloquear vasos do xilema. A partir de determinado momento, provavelmente próximo ao fornecimento de ^{45}Ca , esse comprometimento da translocação do nutriente em plantas inoculadas tornou-se muito maior, como mostram os dados de radioatividade no sistema radicular. Tal efeito foi mais claro para plantas inoculadas com 27.000 ovos de qualquer um dos nematóides. Entretanto, houve aumento da concentração do nutriente na planta toda (Tabela 17), o que foi confirmado pelos dados de concentração na parte aérea (Tabela 19) e nas raízes (Tabela 20). O aumento da concentração na parte aérea de plantas inoculadas ocorreu, provavelmente, em consequência da redução da sua matéria seca com o aumento do nível de inóculo (Tabela 16), enquanto o conteúdo praticamente não sofreu alteração. Ao

mesmo tempo, o aumento da massa seca das raízes (Tabela 16) nas plantas inoculadas foi acompanhado por maior alocação de Ca no sistema radicular, o que garantiu, também aí, aumento de concentração do íon nos tecidos radiculares. Tais observações a respeito do efeito dos nematóides sobre a translocação de Ca são coerentes com as observações de Melakeberhan et al. (1985a). Esses autores avaliaram plantas de feijão infectadas com diferentes níveis de inóculo de *M. incognita* quanto à produção de massa seca e às capacidades de absorção e translocação de Ca. Observaram decréscimo da massa seca da parte aérea e que a concentração de Ca endógeno havia aumentado na parte aérea com o aumento do nível de inóculo, mas que essas plantas haviam absorvido menos Ca. Entretanto, plantas infectadas apresentavam mais Ca na parte aérea que nas raízes. Concluíram que o menor conteúdo em plantas infectadas fora decorrente do decréscimo da massa seca e que o nematóide não havia afetado a translocação para a parte aérea. Como o experimento foi avaliado aos 21 dias após a inoculação, essas informações confirmam a hipótese ora formulada de que os nematóides, no presente trabalho, só começaram a causar prejuízo à translocação de Ca próximo à data da avaliação.

O aumento do conteúdo de Ca nas raízes também é coerente. Plantas infectadas emitem raízes secundárias a partir das galhas (Hutangura et al., 1999), que, além de aumentar a massa seca, também absorvem o nutriente, uma vez que a absorção se dá por processo passivo via apoplasto de células das pontas das raízes, nos locais em que as estrias de Caspary ainda não fecharam o caminho apoplástico (Mengel & Kirkby, 1987). Muito provavelmente, o Ca absorvido por essas raízes permaneceu, em grande parte, nelas mesmas, uma vez que houve aumento da massa de raízes em consequência da infecção; esse aumento de alocação do Ca nas próprias raízes compensou a redução observada na parte aérea de plantas mais infectadas, o que levou a não se observar diferenças no conteúdo total de Ca quando se comparou plantas infectadas com plantas não infectadas. Confirmam também essa hipótese, os dados de concentração de Ca nas raízes (Tabela 20).

Assim, os dados obtidos permitiram constatar que a infecção pelos nematóides, nos níveis populacionais utilizados, não comprometeu a absorção e transporte de Ca no

período inicial de desenvolvimento das plantas, mas, próximo aos 40 dias após a inoculação, ambos os processos já se mostravam prejudicados pelos patógenos.

Aparentemente, o parasitismo dos nematóides levou primeiramente ao menor crescimento da parte aérea, por atuarem como importantes drenos de fotoassimilados, e a desorganização geral nas raízes, decorrente das más formações e entupimento de elementos do xilema próximo às células gigantes e/ou na região das galhas, foi um processo posterior.

Em relação às duas cultivares utilizadas, embora para alguns parâmetros tenham diferido na intensidade de efeito do patógeno, não se encontrou nenhuma diferença que pudesse ser significativa na interpretação dos dados, ou seja, não obstante revelassem diferentes graus de suscetibilidade às duas espécies de nematóide, apresentaram as mesmas tendências para distribuição do Ca na planta quando parasitadas por *M. incognita* raça 3 ou *M. javanica*.

Tabela 16. Massas secas da parte aérea e do sistema radicular, em gramas, de plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de *M. incognita* raça 3 ou *M. javanica*.

Nematóide	Nível inóculo	'OCEPAR 4'	'BR 16'	Médias
Massa seca da parte aérea (g)				
<i>M. incognita</i> ^a	0	0,910	1,032	0,971
	3.000	0,905	1,040	0,972
	9.000	0,712	1,002	0,857
	27.000	0,607	0,850	0,728
	Médias	0,783 B	0,981 A	
<i>M. javanica</i>	0	0,992	0,992	0,992 A
	3.000	0,707	0,937	0,822 AB
	9.000	0,625	0,772	0,698 B
	27.000	0,505	0,647	0,576 B
	Médias	0,707	0,837	
Massa seca do sistema radicular (g)				
<i>M. incognita</i>	0	0,275	0,417	0,346 B
	3.000	0,315	0,502	0,408 AB
	9.000	0,357	0,515	0,436 AB
	27.000	0,375	0,550	0,462 A
	Médias	0,330 B	0,496 A	
<i>M. javanica</i>	0	0,282	0,410	0,346
	3.000	0,307	0,460	0,383
	9.000	0,292	0,495	0,393
	27.000	0,350	0,550	0,450
	Médias	0,308 B	0,478 A	

a - Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre as médias de cultivar ou de nível de inóculo, e letras minúsculas ($p \leq 0,05$) entre tratamentos na interação cultivar x nível de inóculo. Os dados são médias de quatro repetições.

Tabela 17. Conteúdo endógeno de Ca (mg de Ca) e concentração de Ca (mg de Ca/g massa seca) em plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de *M. incognita* raça 3 ou *M. javanica*.

Nematóide	Nível inóculo	'Ocepar 4'	'BR 16'	Médias
Conteúdo de Ca na planta (mg)				
<i>M. incognita</i> ^a	0	6,645	8,552	7,598
	3.000	7,281	8,733	8,007
	9.000	6,892	9,312	8,102
	27.000	6,887	8,701	7,794
	Médias	6,926 B	8,825 A	
<i>M. javanica</i>	0	6,750	8,236	7,493
	3.000	6,064	8,592	7,328
	9.000	6,470	8,711	7,591
	27.000	6,440	8,210	7,325
	Médias	6,431 B	8,438 A	
Concentração de Ca na planta (mg Ca/g m.s.)				
<i>M. incognita</i>	0	3,742	3,507	3,625 B
	3.000	3,985	3,880	3,932 AB
	9.000	4,295	3,895	4,095 AB
	27.000	4,505	4,515	4,510 A
	Médias	4,131	3,949	
<i>M. javanica</i>	0	5,394	5,892	5,643 C
	3.000	6,080	6,188	6,134 BC
	9.000	7,100	6,904	7,002 AB
	27.000	7,557	6,976	7,266 A
	Médias	6,533	6,490	

a - Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre as médias de cultivar ou de nível de inóculo, e letras minúsculas ($p \leq 0,05$) entre tratamentos na interação cultivar x nível de inóculo. Os dados são médias de quatro repetições

Tabela 18. Conteúdo endógeno de Ca na parte aérea (mg de Ca) e nas raízes (mg de Ca) de plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de *M. incognita* raça 3 ou *M. javanica*.

Nematóide	Nível inóculo	'Ocepar 4'	'BR 16'	Médias
Conteúdo de Ca na parte aérea (mg)				
<i>M. incognita</i> ^a	0	5,622	7,089	6,355
	3.000	6,022	6,803	6,412
	9.000	5,384	7,330	6,357
	27.000	5,168	6,209	5,689
	Médias	5,549 B	6,858 A	
<i>M. javanica</i>	0	5,819	6,943	6,381
	3.000	5,014	7,052	6,033
	9.000	5,281	6,958	6,119
	27.000	4,800	5,979	5,389
	Médias	5,288 B	6,733 A	
Conteúdo de Ca nas raízes (mg)				
<i>M. incognita</i>	0	1,022	1,463	1,243 C
	3.000	1,258	1,930	1,594 BC
	9.000	1,507	1,982	1,745 AB
	27.000	1,719	2,491	2,105 A
	Médias	1,377 B	1,966 A	
<i>M. javanica</i>	0	0,930	1,293	1,111 B
	3.000	1,050	1,540	1,295 B
	9.000	1,189	1,753	1,471 B
	27.000	1,640	2,231	1,936 A
	Médias	1,202 B	1,704 A	

a - Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre as médias de cultivar ou de nível de inóculo, e letras minúsculas ($p \leq 0,05$) entre tratamentos na interação cultivar x nível de inóculo. Os dados são médias de quatro repetições

Tabela 19. Concentração endógena de Ca (mg de Ca/g massa seca) e de ^{45}Ca (cpm/g massa seca) da parte aérea de plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de *M. incognita* raça 3 ou *M. javanica*.

Nematóide	Nível inóculo	'OCEPAR 4'	'BR 16'	Médias
Ca endógeno na parte aérea (mg Ca/g m.s.)				
<i>M. incognita</i> ^a	0	6,335	6,869	6,602
	3.000	6,637	6,509	6,573
	9.000	7,597	7,772	7,685
	27.000	8,523	7,460	7,991
	Médias	7,273	7,153	
<i>M. javanica</i>	0	6,009	7,050	6,529 C
	3.000	7,262	7,659	7,461 BC
	9.000	8,535	9,115	8,825 AB
	27.000	9,622	9,570	9,596 A
	Médias	7,857	8,348	
^{45}Ca na parte aérea (cpm/g m.s.)				
<i>M. incognita</i>	0	1412	902	1157 A
	3.000	670	1272	971 AB
	9.000	163	365	264C
	27.000	452	501	476 BC
	Médias	674	760	
<i>M. javanica</i>	0	980	930	955 A
	3.000	153	427	290 B
	9.000	387	375	381 B
	27.000	180	440	310 B
	Médias	425	543	

a - Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre as médias de cultivar ou de nível de inóculo, e letras minúsculas ($p \leq 0,05$) entre tratamentos na interação cultivar x nível de inóculo. Os dados são médias de quatro repetições.

Tabela 20. Concentração endógena de Ca (mg de Ca/g massa seca) e de ^{45}Ca (cpm/g massa seca) nas raízes de plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de *M. incognita* raça 3 ou *M. javanica*.

Nematóide	Nível inóculo	'OCEPAR 4'	'BR 16'	Médias
Ca endógeno nas raízes (mg Ca/g m.s.)				
<i>M. incognita</i> ^a	0	3,742	3,507	3,625 B
	3.000	3,985	3,880	3,932 AB
	9.000	4,295	3,895	4,095 AB
	27.000	4,505	4,515	4,510 A
	Médias	4,131	3,949	
<i>M. javanica</i>	0	3,290	3,147	3,218 C
	3.000	3,337	3,340	3,358 BC
	9.000	4,020	3,560	3,790 B
	27.000	4,632	4,097	4,365 A
	Médias	3,830 A	3,536 B	
^{45}Ca nas raízes (cpm/g m.s.)				
<i>M. incognita</i>	0	15.032	10.124	12.578 A
	3.000	7.673	8.473	8.073 B
	9.000	5.682	5.456	5.569 B
	27.000	5.591	5.717	5.654 B
	Médias	8.494	7.443	
<i>M. javanica</i>	0	15.109	10.056	12.582 A
	3.000	8.652	6.721	7.687 AB
	9.000	8.581	2.513	5.547 B
	27.000	4.675	1.834	3.255 B
	Médias	9.254 A	5.281 B	

a - Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre as médias de cultivar ou de nível de inóculo, e letras minúsculas ($p \leq 0,05$) entre tratamentos na interação cultivar x nível de inóculo. Os dados são médias de quatro repetições.

Tabela 21. Conteúdo de ^{45}Ca (cpm) e concentração de ^{45}Ca (cpm/g massa seca) em plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de *M. incognita* raça 3 ou *M. javanica*.

Nematóide	Nível inóculo	'Ocepar 4'	'BR 16'	Médias
Conteúdo de ^{45}Ca na planta (cpm)				
<i>M. incognita</i> ^a	0	5451	5026	5238 A
	3.000	3144	5435	4289 AB
	9.000	2097	3349	2723 B
	27.000	2268	3648	2958 B
	Médias	3240	4364	
<i>M. javanica</i>	0	5176	5039	5108 A
	3.000	2935	3366	3151 AB
	9.000	2745	1479	2112 B
	27.000	1947	1306	1627 B
	Médias	3201	2798	
Concentração de ^{45}Ca na planta (cpm/g ms)				
<i>M. incognita</i>	0	4610	3516	4063 A
	3.000	2556	3692	3124 AB
	9.000	1993	2063	2028 B
	27.000	2366	2599	2482 B
	Médias	2881	2967	
<i>M. javanica</i>	0	4117	3653	3885 A
	3.000	2752	2543	2647 AB
	9.000	3075	1249	2162 AB
	27.000	2246	1077	1661 B
	Médias	3048	2130	

a - Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre as médias de cultivar ou de nível de inóculo, e letras minúsculas ($p \leq 0,05$) entre tratamentos na interação cultivar x nível de inóculo. Os dados são médias de quatro repetições.

Tabela 22. Conteúdo de ^{45}Ca na parte aérea (cpm) e nas raízes (cpm) de plantas de soja das cultivares Ocepar 4 e BR 16, inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de *M. incognita* raça 3 ou *M. javanica*.

Nematóide	Nível inóculo	Ocepar 4'	'BR 16'	Médias
Conteúdo de ^{45}Ca na parte aérea (cpm)				
<i>M. incognita</i> ^a	0	1313	907	1110 A
	3.000	602	1270	936 AB
	9.000	107	377	242 C
	27.000	272	595	434 BC
	Médias	573	787	
<i>M. javanica</i>	0	1107	914	1011 A
	3.000	114	414	264 B
	9.000	233	290	262 B
	27.000	87	321	204 B
	Médias	386	485	
Conteúdo de ^{45}Ca nas raízes (cpm)				
<i>M. incognita</i>	0	4137	4118	4128
	3.000	2541	4165	3353
	9.000	1990	2971	2480
	27.000	1995	3052	2524
	Médias	2666	3577	
<i>M. javanica</i>	0	4068	4125	4096 A
	3.000	2820	2952	2886 AB
	9.000	2511	1188	1850 B
	27.000	1860	985	1422 B
	Médias	2815	2312	

a - Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre as médias de cultivar ou de nível de inóculo, e letras minúsculas ($p \leq 0,05$) entre tratamentos na interação cultivar x nível de inóculo. Os dados são médias de quatro repetições.

4 PARTIÇÃO DE CARBONO ENTRE A PARTE AÉREA E O SISTEMA RADICULAR EM DUAS CULTIVARES DE SOJA INFECTADAS COM *Meloidogyne incognita* RAÇA 3 OU *M. javanica*

4.1 RESUMO

Plântulas de sete dias de idade de duas cultivares (Cristalina e UFV ITM 1) de soja foram inoculadas com 0, 3.000, 9.000 ou 27.000 ovos de *Meloidogyne incognita* raça 3 ou *M. javanica* e mantidas em casa de vegetação. Trinta dias depois, as plantas foram expostas a $^{14}\text{CO}_2$ por quatro horas. Vinte horas depois, avaliaram-se a massa fresca das raízes, a massa seca da parte aérea, o número de nematóides por grama de raiz, as radioatividades total e específica de carboidratos nas raízes e o conteúdo de carboidratos nas raízes. *M. javanica* produziu mais ovos que *M. incognita* raça 3 nas duas cultivares. Aumento geral da massa fresca de raízes e redução da massa seca da parte aérea foram observados com aumento do nível de inóculo. Os tecidos das galhas parecem ter sido os maiores responsáveis pelo aumento de massa das raízes em plantas infectadas com *M. javanica*. Para ambos os nematóides, houve aumento na radioatividade total no sistema radicular com o aumento do nível de inóculo, e tal fato mostrou-se positivamente relacionado com o número de ovos por grama de raízes e com a massa fresca das raízes,

mas negativamente com a massa seca da parte aérea. Para a maioria dos casos, as radioatividades específicas na sacarose e nos açúcares redutores também tiveram um acréscimo com o aumento do nível de inóculo do nematóide. As mais elevadas radioatividades específicas foram observadas nos açúcares redutores, porém, embora mudanças significativas não tenham sido observadas entre níveis endógenos de carboidratos, o conteúdo de sacarose foi maior que o de açúcares redutores. Os resultados mostraram que nematóides são fortes drenos e causam significativas alterações no padrão de partição de carbono em plantas de soja infectadas, que pode variar com o genótipo do nematóide.

4.2 INTRODUÇÃO

Após os juvenis de segundo estágio (J2) de *Meloidogyne* penetrarem as raízes, algumas células do parênquima vascular próximas à região anterior do nematóide tornam-se hipertrofiadas, e são então denominadas células gigantes (Huang, 1985). Essa hipertrofia parece ser uma resposta da planta à atividade de substâncias liberadas pelo nematóide, ligadas ao processo de alimentação.

Existem algumas divergências em relação à importância de nematóides como drenos metabólicos. Wallace (1974) submeteu plantas de tomate infectadas com *M. javanica* a $^{14}\text{CO}_2$ e concluiu que as galhas das raízes não haviam constituído um dreno metabólico. Bird & Loveys (1975), entretanto, observaram intensa incorporação de radioatividade nos nematóides e respectivas massas de ovos em tomate infectado com *M. javanica*. Verificaram que o pico de radioatividade era coincidente com o início da deposição de ovos, sugerindo a existência de uma alta demanda de nutrientes nesse estágio, presumivelmente translocados a partir das folhas para o sítio de alimentação, via floema. McClure (1977) expôs plantas de tomate infectadas com *M. incognita* a $^{14}\text{CO}_2$ e,

usando auto-radiografia, mostrou que existia mais radioatividade nos locais de infecção que em partes não infectadas das raízes.

Mais recentemente, novas evidências de que nematóides podem ser significativos drenos metabólicos foram obtidas por Böckenhoff et al. (1996), utilizando sondas radioativa e fluorescente para investigar o papel do sincício como células de transferência em plantas de *Arabidopsis thaliana* infectadas com nematóides de cisto. Conclusões similares foram obtidas para *M. incognita* infectando tomate (Dorhout et al., 1993).

Uma vez que energia e nutrientes orgânicos são requeridos da planta para suportar o desenvolvimento e produção de ovos (Meon et al., 1978a), é obvio que algum grau de competição por fotoassimilados deve existir entre hospedeiro e parasito. Entretanto, não está claro se o desvio de fotoassimilados para o parasito é importante para o desenvolvimento da planta quando comparado com os efeitos de disfunção das raízes na absorção de água e nutrientes, causados pelos nematóides.

Poskuta et al. (1986) avaliaram fotossíntese, fotorrespiração e respiração de plantas de soja infectadas com *H. glycines* e concluíram que a redução de crescimento de plantas infectadas estava diretamente relacionada com redução de fotossíntese por unidade de área foliar, redução de área foliar e alteração na partição de matéria seca.

Considerando que o crescimento em tamanho de fêmeas adultas de *M. incognita* em uma cultivar moderadamente resistente de *Vitis vinifera* era comparável com o crescimento em cultivar suscetível, Melakeberhan & Ferris (1988) e Melakeberhan et al. (1990) investigaram a possibilidade de cultivares resistentes e suscetíveis promoverem a partição de energia diferentemente, seja em seus mecanismos de defesa contra o patógeno, seja para reparar os danos causados pela infecção pelo nematóide. Observaram que cultivares moderadamente resistentes e suscetíveis despendiam quantidades similares (15% e 10%, respectivamente) da energia assimilada e concluíram que os mecanismos de defesa em cultivares resistentes podem ter um alto preço em energia, e que a diferença em crescimento entre plantas suscetíveis inoculadas e não inoculadas pode ser explicada pela alta demanda de energia para o crescimento e reprodução do nematóide.

Neste estudo objetivou-se comparar a partição de carbono em plantas inoculadas e não inoculadas de duas cultivares de soja com diferentes graus de suscetibilidade a *M. incognita* raça 3 e a *M. javanica*.

4.3 MATERIAL E MÉTODOS

4.3.1 Desenvolvimento e inoculação das plantas

Sementes das cultivares Cristalina e UFV ITM 1 foram germinadas em copos plásticos de 500 mL contendo uma mistura de solo e areia (1:1) previamente autoclavada (120^o C, 60 minutos), seguida de tratamento com brometo de metila. Sete dias após a germinação, as plântulas, com duas folhas expandidas, foram inoculadas com 0, 3.000, 9.000 ou 27.000 ovos de *M. incognita* raça 3 ou *M. javanica*. Os ovos foram obtidos a partir de raízes infectadas de tomate ‘Rutgers’ processadas de acordo com a técnica de Hussey & Barker (1973), modificada por Boneti & Ferraz (1981). Até o tratamento com ¹⁴CO₂, as plantas foram mantidas em casa de vegetação e receberam, semanalmente, solução nutritiva completa (Hoagland & Arnon, 1950). Durante o período de crescimento, a temperatura no interior da casa de vegetação variou entre 18 e 28^o C. Não houve controle de luz. O estudo foi conduzido como dois ensaios, cada um deles determinado pela espécie de nematóide envolvida. O delineamento estatístico adotado para cada ensaio foi inteiramente casualizado, com cinco repetições, em esquema fatorial 2 x 4.

4.3.2 Tratamento com $^{14}\text{CO}_2$

O fornecimento de $^{14}\text{CO}_2$ foi realizado 30 dias após a inoculação das plântulas. Cada copo, contendo uma planta, foi colocado dentro de um vaso plástico maior, que havia recebido água (Figura 3). O nível de água atingiu o meio do copo. Uma camada de óleo de cozinha foi colocada na superfície da água para evitar a difusão de $^{14}\text{CO}_2$ para a água. Um pequeno béquer, contendo solução aquosa de 85 kBq de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$, foi colocado sobre o substrato de cada copo, e um vasilhame plástico transparente foi invertido e abaixado sobre os copos, de forma que a extremidade aberta ficasse imersa na água e apoiada no fundo do vaso. Com uma agulha, fixa a uma seringa, o vasilhame plástico foi perfurado e 200 μL de 4N HCl foi adicionado à solução de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ do béquer. Imediatamente após a retirada da agulha, o orifício foi fechado com fita adesiva plástica. Esse sistema foi montado no dia do fornecimento do $^{14}\text{CO}_2$. A liberação de $^{14}\text{CO}_2$ foi iniciada às 8:00 horas de um dia ensolarado. As plantas foram deixadas sob essas condições por quatro horas, quando os vasilhames plásticos foram removidos e os copos transferidos para a mesa. As plantas que receberam o $^{14}\text{CO}_2$ foram colhidas às 8:00 horas do dia seguinte.

4.3.3 Colheita das plantas e análises químicas

A parte aérea das plantas foi cortada a 1 cm acima do colo e colocada para secar em estufa a 80° C, para determinação da massa seca. As raízes foram lavadas em água de torneira e, após rápida secagem em papel de filtro, foram cortadas em pequenos pedaços, que foram misturados e divididos em duas porções, cujas massas frescas foram determinadas. Uma porção foi utilizada para a estimativa do número de ovos do nematóide e a outra para as análises químicas. Os ovos foram extraídos das raízes e avaliados de acordo com Hussey & Barker (1973), modificado por Boneti e Ferraz (1981). A porção reservada para análises químicas foi congelada em N líquido e a

extração feita com 12 mL de metanol em disruptor de células Politron (Kinematika AG Littau, Switzerland). O extrato foi centrifugado a 4° C e o sobrenadante coletado para as análises. Uma alíquota de 1 mL foi tomada do extrato, transferida para frasco de cintilação, e seca a 80° C. A radioatividade foi determinada após a adição de 1 mL de metanol e 5 mL de líquido orgânico de cintilação. Para determinar a eficiência da contagem, uma quantidade conhecida de radioatividade de uma solução aquosa marcada de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ foi adicionada aos frascos e a contagem foi, então, repetida. A concentração de açúcares redutores no extrato metanólico foi determinada com reagente de Nelson (Chaplin, 1986) e a de sacarose de acordo com Dubois et al. (1956). Extratos metanólicos correspondentes aos mesmos tratamentos foram misturados e o metanol foi parcialmente eliminado por adição de N_2 à amostra e secagem a vácuo. O resíduo foi solubilizado em 3 mL de água destilada e misturado com resinas trocadoras de íons - 0,5 g de Dowex 1 - HCOO^- e 0,5 g de Dowex 50 - H^+ (Sigma Chemical Co, St Louis, USA) com o objetivo de eliminar aminoácidos e ácidos orgânicos. Após agitação lenta a 4° C durante uma noite, as resinas Dowex foram eliminadas por centrifugação e os açúcares redutores e sacarose foram determinados como citado anteriormente. A uma alíquota de 500 μL do centrifugado seca a 80° C adicionou-se 1 mL de metanol e 5 mL de líquido orgânico de cintilação, e determinou-se a radioatividade.

Para a determinação da radioatividade específica deste extrato purificado em Dowex, amostras foram injetadas em HPLC seguindo as condições cromatográficas descritas por Khoshkhoo et al. (1994), com exceção ao fluxo de liberação do solvente, que foi de 0,2mL/minuto. Uma vez que utilizando-se detecção em ultra violeta em 210 nm não permitiu a clara separação de açúcares, adicionou-se sacarose, glicose e frutose às amostras, em quantidades que permitiram distinguir picos de eluição através do registro em integrador. Estes foram coletados em frascos de cintilação, secos a 80° C e, após adição de coquetel de cintilação, determinada a radioatividade em cintilômetro. Com estes dados e os de concentração de açúcares nas amostras, obtidos por método colorimétrico, calculou-se a radioatividade específica.

4.3.4 Análises estatísticas

As médias foram comparadas pelo teste de Tukey ($p=0,05$), quando o valor de F foi significativo, utilizando o programa STATISTICA (StatSoft, Tulsa, U.S.A.).

Figura 3. Diagrama esquemático do sistema utilizado para a exposição das plântulas de soja ao $^{14}\text{CO}_2$.

4.4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.4.1 Resultados

4.4.1.1 Desenvolvimento das plantas e produção de ovos.

Meloidogyne javanica aparentemente reproduziu-se melhor em ambas as cultivares que *M. incognita* raça 3. O número de ovos por grama de raízes foi maior para *M. javanica*, particularmente na cultivar Cristalina (Tabela 23).

Considerando que ovos são o dreno final de fotoassimilados, a produção mais precoce de ovos por *M. javanica* poderia levar a uma maior translocação de produtos marcados para as raízes infectadas com esse nematóide na época avaliada, como será visto posteriormente. Conseqüentemente, a comparação de plantas infectadas com *M. javanica* com as infectadas com *M. incognita* raça 3 poderia levar a conclusões enganosas. Devido a isso, os dados foram analisados como um fatorial duplo (2 cultivares x 4 níveis de inóculo) para cada nematóide.

4.4.1.2 Concentração de açúcares endógenos

Embora a interação cultivar x nível de inóculo não tenha sido estatisticamente significativa, para ambos os nematóides houve tendência de aumento da massa fresca das raízes e diminuição da massa seca da parte aérea com o aumento do nível de inóculo (Tabela 23). Essas variações associadas aos níveis de inóculo foram mais acentuadas para *M. javanica*. Em comparação com plantas não inoculadas, a redução da massa seca da parte aérea de ‘Cristalina’ infectada com *M. javanica* foi mais pronunciada que para

outros tratamentos. Por exemplo, no nível mais alto de inóculo (27.000), houve uma redução de 60 % , que é coincidente com o número mais elevado de ovos por grama de raízes. Entretanto, quando ‘UFV ITM 1’ infectada com *M. javanica* foi comparada com ‘Cristalina’ infectada com *M. incognita* raça 3, as duas cultivares mostraram reduções de massa seca da parte aérea similares (~30%) no nível de inóculo 27.000 ovos/planta, apesar de o número de ovos por grama de raízes ter sido muito menor para ‘Cristalina’, sugerindo que alterações no crescimento da planta poderiam não estar diretamente relacionadas com a capacidade reprodutiva do nematóide até aquele momento.

Os dados de concentrações endógenas de sacarose e de açúcares redutores (Tabela 24) não foram consistentes. Embora tenha havido um aumento de carboidratos em algumas interações, o oposto ocorreu em outras. Diferenças estatísticas significativas foram observadas somente com sacarose em plantas inoculadas com *M. javanica*, e ilustram bem essa inconsistência, uma vez que houve um aumento em ‘UFV ITM 1’ e um decréscimo em ‘Cristalina’. O conteúdo de sacarose foi três a quatro vezes maior que o de açúcares redutores.

4.4.1.3 Partição de carbono

Houve, de modo geral, incremento de radioatividade com o aumento do nível de inóculo (Tabela 25). Esse resultado foi mais evidente para radioatividade total no sistema radicular que para radioatividade específica nas raízes (radioatividade por grama de raízes). Embora sem diferença estatística, ficou clara uma tendência de associação entre valores altos de radioatividade com altos níveis de inóculo para a interação cultivar x nível de inóculo. A radioatividade total por sistema radicular mostrou-se positivamente relacionada com a massa fresca de raiz e com o número de ovos por grama de raízes, mas negativamente correlacionada com a massa seca da parte aérea, para os dois nematóides. Os valores mais elevados de radioatividade encontrados para *M. javanica* indicam que as

raízes das plantas infectadas com esse nematóide foram drenos mais fortes que aquelas infectadas com *M. incognita*.

A radioatividade específica em sacarose e em açúcares redutores foi calculada depois de purificação parcial com resinas Dowex (Tabela 26). Os valores mais altos de radioatividade foram encontradas em açúcares redutores, e na maioria dos casos diferenças estatisticamente significativas foram observadas para os níveis de inóculo. Tomados juntos, os dados de radioatividade em sacarose e em açúcares redutores estão em concordância com a radioatividade total detectada nas raízes, isto é, as mais altas radioatividades específicas foram observadas com o mais alto nível de inóculo. Isto foi mais evidente para plantas inoculadas com *M. javanica*. Comparando níveis de inóculo zero e 27.000 ovos por planta, os aumentos maiores de radioatividade específica foram observados com este nematóide.

4.4.2 Discussão

No presente estudo, as plantas foram expostas a $^{14}\text{CO}_2$ 30 dias após a inoculação, por que é nesse período que a oviposição começa. O início da deposição de ovos foi tomado como referência para a exposição das plantas ao $^{14}\text{CO}_2$ porque Bird & Loveys (1975) observaram que plantas de tomate nesse estágio tinham a mais alta demanda de nutrientes quando infectadas com *M. javanica*. As avaliações ora realizadas começaram antes da produção maciça de ovos e, portanto, os fatores de reprodução foram menores que os esperados, especialmente para plantas inoculadas com *M. javanica*, que apresentaram os sistemas radiculares repletos de galhas. Entretanto, o número de ovos por grama de raízes mostrou que a reprodução em plantas inoculadas com *M. javanica* foi maior que em plantas inoculadas com *M. incognita* raça 3. Uma vez que essa diferença de produção de ovos pode ser invertida com períodos maiores para a sua

determinação, os dados para cada nematóide foram analisados estatisticamente em separado.

Observou-se significativo aumento no desenvolvimento de raízes em resposta ao aumento do nível de inóculo. Apesar de algumas variações, principalmente com a ‘Cristalina’ infectada com *M. incognita*, ambas as cultivares apresentaram tendência de aumento do desenvolvimento do sistema radicular em resposta à inoculação com os nematóides. Esse fato não se mostrou, necessariamente, relacionado com o número de ovos produzidos por grama de raízes; por exemplo, plantas de ‘UFV ITM 1’ tiveram aumentos similares de massa fresca de raízes com ambos os nematóides, mas menores quantidades de ovos foram encontradas em plantas infectadas com *M. incognita* raça 3. Embora não se tenha quantificado as galhas presentes, observou-se que raízes de plantas inoculadas com *M. javanica* tiveram muito mais galhas que as inoculadas com *M. incognita* raça 3. Assim, dois componentes podem ser responsabilizados pelo aumento da massa fresca de raízes: formação de galhas e proliferação de raízes secundárias. As galhas constituíram, ao que tudo indica, o principal componente em plantas infectadas com *M. javanica*. Existem relatos anteriores de que baixos níveis de inóculo podem estimular o crescimento de raízes (Abrão & Mazzafera, 1998; Wallace, 1971), provavelmente por meio da proliferação de raízes secundárias (Lordello, 1986).

Supressão de fotossíntese por nematóides tem sido relatada em trabalhos nos quais foram utilizados níveis de inóculo mais elevados do que os empregados no presente estudo. Loveys & Bird (1973) observaram redução de fotossíntese em plantas de tomate inoculadas com 30.000 a 50.000 J2 de *M. javanica*, 22 dias após a inoculação. Schans (1991) realizou inoculações de duas cultivares de batata com *G. pallida* (260.000 juvenis para uma cultivar resistente e 60.000 para uma suscetível) e observou redução de fotossíntese três dias após a inoculação. As reduções foram de 43% e 28%, respectivamente, para as cultivares resistente e suscetível. Por outro lado, a fotossíntese foi pouco afetada em plantas de soja infectadas com *H. glycines*, mesmo em altos níveis de inóculo, sendo somente parte da redução na produção atribuída a alterações na fotossíntese induzidas pelo nematóide (Koenning & Barker, 1995).

Neste estudo, apesar da redução da massa seca da parte aérea, a quantidade de radioatividade incorporada no sistema radicular de plantas inoculadas com *M. javanica* sugere que a fotossíntese foi estimulada pela infecção com o nematóide. Entretanto, essa inferência pode não ser verdadeira. Poskuta et al. (1986) observaram que embora a área foliar tivesse sido reduzida em plantas de soja infectadas com *H. glycines*, parâmetros cinéticos “in vivo” da ribulose bifosfato carboxilase (Rubisco) não haviam sido afetados, sugerindo que as trocas de CO₂ não foram afetadas. Se a fotossíntese também não foi afetada neste trabalho, então a elevada radioatividade presente nas raízes de ‘Cristalina’ e ‘UFV ITM 1’ infectadas com *M. javanica* parece ser devida a um aumento da partição de fotoassimilados em favor das raízes, reduzindo a disponibilidade de assimilados para o crescimento da parte aérea.

A radioatividade específica mais elevada em açúcares redutores sugere que a sacarose foi prontamente reduzida a glicose e frutose após seu descarregamento do floema. Entretanto, comparado à sacarose, o baixo conteúdo endógeno de açúcares redutores indica que eles foram rapidamente metabolizados. A radioatividade específica significativamente mais alta em açúcares redutores no nível mais alto de inóculo (27.000 ovos), indicando uma alta demanda por energia, pode ser devida ao aumento na respiração das raízes. Aliás, aumento na respiração das raízes já foi observado em interações compatíveis e incompatíveis de plantas com nematóides, e foi maior nas compatíveis. (Poskuta et al., 1986).

Melakeberhan et al. (1990) observaram nível reduzido de sacarose em raízes de cultivar de uva resistente a *M. incognita* e nível aumentado em cultivar suscetível. Nenhuma alteração foi observada para açúcares redutores. Esses autores concluíram que na cultivar resistente ocorria uma redução na translocação de fotoassimilados para o sítio de alimentação do nematóide. Com base na produção de ovos determinada no presente estudo, não se tem suporte para essa generalização, uma vez que a concentração de sacarose não foi significativamente alterada em ‘Cristalina’, na qual houve menor reprodução. Por outro lado, aumento significativo foi observado com ‘UFV ITM 1’ infectada com *M. javanica*. Portanto, a variação de carboidratos em raízes infectadas

pelo nematóide parece ser dependente da planta e da espécie de nematóide. Redução nos carboidratos já foi verificada em tomate suscetível inoculado com *M. incognita*, *Paratrichodorus minor* (Colbran) Siddiqi e *Pratylenchus scribneri* Steiner, quando plantas inoculadas mostraram menores conteúdos de glicose, amido e sacarose (Anwar, 1995), bem como em outras espécies vegetais infectadas com nematóides (Nasr et al., 1980; Singh et al., 1978).

Em síntese, os resultados ora relatados suportam a interpretação de que nematóides são fortes drenos e que os seus efeitos sobre a partição de carbono nas plantas dependem das espécies de planta e de nematóide envolvidas. Também confirmam relatos anteriores de que a redução na parte aérea é fortemente influenciada pelo aumento da partição de carboidratos para as raízes. Sugerem, ainda, que a formação de novas raízes secundárias pode contribuir substancialmente ao maior desenvolvimento dos sistemas radiculares em plantas infectadas com nematóides de galhas. Entretanto, a participação relativa de raízes secundárias e galhas como drenos de fotoassimilados precisa ainda ser melhor investigada.

Tabela 23. Número de ovos por grama de massa fresca de raízes, massa fresca de raízes e massa seca da parte aérea de plantas de soja 'Cristalina' e 'UFV ITM 1' inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de *Meloidogyne incognita* raça 3 ou *M. javanica*.

Nematóide	Nível inóculo	'UFV ITM 1'	'Cristalina'	Médias
Número de ovos/g de raízes				
<i>M. incognita</i> ^a	0	0 d	0 d	0 C
	3.000	123 bc	22 d	73 B
	9.000	157 ab	35 cd	96 AB
	27.000	230 a	50 cd	140 A
	Médias	128 A	27 B	
<i>M. javanica</i>	0	0 c	0 c	0 C
	3.000	194 bc	243 bc	218 BC
	9.000	375 bc	667 b	521 B
	27.000	773 b	1719 a	1246 A
	Médias	335 B	657 A	
Massa fresca das raízes (g)				
<i>M. incognita</i>	0	3,29	3,53	3,41 B
	3.000	4,64	5,25	4,95 A
	9.000	4,92	4,61	4,77 A
	27.000	5,03	4,01	4,52 A
	Médias	4,47	4,35	
<i>M. javanica</i>	0	3,53	4,07	3,80 C
	3.000	3,88	4,60	4,24 BC
	9.000	5,02	5,19	5,11 AB
	27.000	5,58	5,26	5,42 A
	Médias	4,50	4,78	
Massa seca da parte aérea (mg)				
<i>M. incognita</i>	0	324	342	333 AB
	3.000	366	390	378 A
	9.000	363	310	336 AB
	27.000	321	244	282 B
	Médias	344	322	
<i>M. javanica</i>	0	349	316	332 A
	3.000	283	232	257 AB
	9.000	281	195	238 B
	27.000	243	127	185 B
	Médias	289 A	217 B	

a - Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre as médias de cultivar ou de nível de inóculo, e letras minúsculas ($p \leq 0,05$) entre tratamentos na interação cultivar x nível de inóculo. Os dados são médias de cinco repetições.

Tabela 24. Concentração endógena de açúcares redutores e de sacarose nas raízes de plantas de soja 'Cristalina' e 'UFV ITM 1' inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de *Meloidogyne incognita* raça 3 ou *M. javanica*.

Nematóide	Nível inóculo	'UFV ITM 1'	'Cristalina'	Médias
Açúcares redutores (mg/g massa fresca)				
<i>M. incognita</i> ^a	0	2,18	1,02	1,60
	3.000	2,13	1,12	1,63
	9.000	1,68	1,04	1,36
	27.000	1,82	0,98	1,40
	Médias	1,95 A	1,04 B	
<i>M. javanica</i>	0	1,09	1,09	1,09
	3.000	1,43	1,21	1,32
	9.000	1,34	1,17	1,27
	27.000	1,45	1,42	1,44
	Médias	1,33	1,22	
Sacarose (mg/g massa fresca)				
<i>M. incognita</i>	0	4,19	4,24	4,22
	3.000	4,60	4,28	4,44
	9.000	4,75	3,62	4,19
	27.000	4,11	3,13	3,62
	Médias	4,41	3,82	
<i>M. javanica</i>	0	3,03 c	3,64 abc	3,34
	3.000	3,24 bc	3,39 abc	3,32
	9.000	4,33 ab	3,37 abc	3,85
	27.000	4,42 a	2,65 c	3,54
	Médias	3,81 A	3,26 B	

a - Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre as médias de cultivar ou de nível de inóculo, e letras minúsculas ($p \leq 0,05$) entre tratamentos na interação cultivar x nível de inóculo. Os dados são médias de cinco repetições.

Tabela 25. Radioatividade específica das raízes e radioatividade total no sistema radicular de plantas de soja 'Cristalina' e 'UFV ITM 1' inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de *Meloidogyne incognita* raça 3 ou *M. javanica*.

Nematóide	Nível inóculo	'UFV ITM 1'	'Cristalina'	Médias
Radioatividade específica das raízes (kcpm/g raízes frescas)				
<i>M. incognita</i> ^a	0	155	137	146
	3.000	150	131	141
	9.000	188	162	175
	27.000	200	185	193
	Médias	173	154	
<i>M. javanica</i>	0	191	186	188 B
	3.000	306	227	266 AB
	9.000	300	244	272 AB
	27.000	354	396	375 A
	Médias	288	263	
Radioatividade total no sistema radicular (kcpm)				
<i>M. incognita</i>	0	195	202	198 B
	3.000	239	252	245 AB
	9.000	282	301	291 A
	27.000	314	280	297 A
	Médias	258	259	
<i>M. javanica</i>	0	319	257	288 C
	3.000	376	343	359 C
	9.000	564	417	490 B
	27.000	666	587	626 A
	Médias	481 A	401 B	

a - Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre as médias de cultivar ou de nível de inóculo, e letras minúsculas ($p \leq 0,05$) entre tratamentos na interação cultivar x nível de inóculo. Os dados são médias de cinco repetições.

Tabela 26. Radioatividade específica em açúcares redutores e em sacarose após a purificação dos extratos com resinas Dowex. Extratos obtidos de raízes de plantas de soja 'Cristalina' e 'UFV ITM 1' inoculadas com diferentes níveis populacionais (0, 3.000, 9.000 e 27.000 ovos/planta) de *Meloidogyne incognita* raça 3 ou *M. javanica*.

Nematóide	Nível inóculo	'UFV ITM 1'	'Cristalina'	Médias
Radioatividade em açúcares redutores após Dowex (kcpm/mg)				
<i>M. incognita</i> ^a	0	148	217	183 B
	3.000	146	240	194 B
	9.000	246	314	281 A
	27.000	248	438	343 A
	Médias	197 B	303 A	
<i>M. javanica</i>	0	402	176	289 B
	3.000	430	368	399 AB
	9.000	484	417	450 A
	27.000	493	430	462 A
	Médias	452 A	348 B	
Radioatividade em sacarose após o Dowex (kcpm/mg)				
<i>M. incognita</i>	0	82	89	86 B
	3.000	76	64	70 B
	9.000	84	84	84 B
	27.000	129	135	132 A
	Médias	93	93	
<i>M. javanica</i>	0	137	103	120
	3.000	149	127	138
	9.000	142	142	142
	27.000	161	204	183
	Médias	147	144	

a - Letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa ($p \leq 0,05$) entre as médias de cultivar ou de nível de inóculo, e letras minúsculas ($p \leq 0,05$) entre tratamentos na interação cultivar x nível de inóculo. Os dados são médias de cinco repetições.

5 CONCLUSÕES

- Plantas infectadas com *M. incognita* raça 3 ou *M. javanica* mostraram tendência de aumento da massa do sistema radicular e redução da massa da parte aérea quando comparadas com plantas não infectadas; o aumento em raízes provavelmente deveu-se à emissão de novas raízes secundárias, e a redução da parte aérea ao dreno de fotoassimilados que a infecção representa para a planta.
- No período de 40 dias após a inoculação, plantas infectadas e plantas não infectadas não diferiram quanto à absorção de N, mas plantas infectadas acumularam maior quantidade do nutriente nas raízes que na parte aérea. Aos 40 dias da inoculação, as mesmas tendências para absorção e translocação de N foram observadas em plantas infectadas e não infectadas.
- No período de 40 dias após a inoculação, plantas infectadas absorveram maiores quantidades de P que plantas não infectadas; plantas infectadas tenderam a acumular mais P nas raízes em detrimento da parte aérea. Aos 40 dias após a inoculação, plantas infectadas absorveram e translocaram menos P para a parte aérea que plantas não infectadas.
- No período de 40 dias após a inoculação, plantas inoculadas e não inoculadas não diferiram na absorção de Ca; houve pouco efeito da infecção sobre a translocação para a parte aérea, mas plantas fortemente infectadas acumularam mais Ca nas raízes. Aos 40 dias da inoculação, plantas inoculadas absorveram e translocaram menos Ca para a parte aérea que plantas não inoculadas.

- As cultivares Ocepar 4 e BR 16 apresentaram as mesmas tendências para distribuição dos nutrientes N , P e Ca quando infectadas com qualquer dos nematóides.
- As duas espécies de nematóides induziram efeitos semelhantes na absorção e translocação dos nutrientes N , P e Ca .
- *M. incognita* raça 3 e *M. javanica* foram fortes drenos de fotoassimilados.
- Os efeitos dos nematóides sobre a partição de carbono foram dependentes da cultivar de soja e da espécie de nematóide envolvidos.
- a partição de carboidratos aumentada em favor das raízes influenciou fortemente o desenvolvimento da parte aérea, causando sua redução.
- Os presentes dados mostram que a avaliação do efeito de nematóides na absorção de nutrientes deve ser feita com cautela. O fato de ter-se observado situações contrastantes entre o nível endógeno e a radioatividade mostra que existem transições ao longo do tempo. O progresso da doença parece causar efeitos cumulativos e interligados: a progressiva redução da parte aérea leva a menores taxas de fotossíntese, conseqüentemente, a menores produções de fotoassimilados, que, por sua vez, tem a demanda aumentada pelo incremento das galhas atuando como drenos na partição de carbono. Tem-se, assim, com o avanço da doença, menores disponibilidades de energia para o desenvolvimento da parte aérea e para outros processos, como a absorção ativa de nutrientes. A redução no desenvolvimento da parte aérea pode levar, também, a redução na transpiração, com conseqüente menor fluxo de água no xilema e menores absorção e transporte de água e íons. E o progresso da doença também leva à resposta da planta bloqueando vasos do xilema, que também afeta o transporte para a parte aérea.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABRÃO, M.M.; MAZZAFERA, P. Alterações fisiológicas no algodoeiro causadas por *Meloidogyne incognita* raça 3: influência do nitrogênio. **Nematologia Brasileira**, v.22, p.66-79, 1998.
- ANWAR, S. Influence of *Meloidogyne incognita*, *Paratrichodorus minor*, and *Pratylenchus scribneri* on root/shoot growth and carbohydrate partitioning in tomato. **Pakistan Journal of Zoology**, v.27, p.105-113, 1995.
- AWERBUCH, T.; AVNIMELECH, Y. Counting ^{32}P in plant tissues using Cerenkov effect. **Plant and Soil**, v.33, p.260-264, 1970.
- BARRIE, A.; PROSSER, S.J. Automated analysis of light-element stable isotopes by isotope ratio mass spectrometry. In: BOUTTON, T.W.; YAMASAKI, S. (Ed.) **Mass spectrometry of soils**. San Diego: Academic Press, 1996. p.1-46.
- BEEN, T.H.; SCHOMAKER, C.H. Quantitative analyses of growth, mineral composition and ion balance of the potato cultivar Irene infested with *Globodera pallida* (Stone). **Nematologica**, v.32, p.339-355, 1986.

BERGESON, G.B. Mobilization of minerals to the infection site of root knot nematodes.

Phytopatology, v.56, p.1287-1289, 1966.

BIRD, A.F.; LOVEYS, B.R. The incorporation of photosynthates by *Meloidogyne javanica*. **Journal of Nematology**, v.7, p.111-113, 1975.

BLEVINS, D.G.; DROPKIN, V.H.; LUEDDERS, V.D. Macronutrient uptake, translocation, and tissue concentration of soybeans infested with the soybean cyst nematode and elemental composition of cysts isolated from root. **Journal of Plant Nutrition**, v.18, p.579-591, 1995.

BÖCKENHOFF, A.; PRIOR, D.A.M.; GRUNDLER, F.M.W.; OPARKA, K.J. Induction of phloem unloading in *Arabidopsis thaliana* roots by the parasitic nematode *Heterodera schachtii*. **Plant Physiology**, v.112, p.1421-1427, 1996.

BONETI, J.I.S.; FERRAZ, S. Modificação do método de Hussey & Barker para extração de ovos de *Meloidogyne exigua* de raízes de cafeeiro. **Fitopatologia Brasileira**, v.6, p.553, 1981.

BONETI, J.I.S.; FERRAZ, S.; BRAGA, J.M.; OLIVEIRA, L.M. Influência do parasitismo de *Meloidogyne exigua* sobre a absorção de micronutrientes (Zn, Fe, Cu, Mn e B) e sobre o vigor de mudas de cafeeiro. **Fitopatologia Brasileira**, v.7, p.197-207, 1982.

BYRNE, J.M.; PESACRETA, T.C.; FOX, J.A. Vascular pattern change caused by a nematode, *Meloidogyne incognita*, in the lateral roots of glycine max (L.) Merr. **American Journal of Botany**, v.64, p.960-965, 1977.

- CHAPLIN, M.F. Monosaccharides. In:CHAPLIN, M.F.; KENNEDY, J.F. (Eds.) **Carbohidrate analysis: a pratical approach**. Oxford: IRL Press, 1986.p.1-36.
- DE RUIJTER, F.J.; HAVERKORT, A.J. Effects of potato-cyst nematodes (*Globodera pallida*) and soil pH on root growth, nutrient uptake and crop growth of potato. **European Journal of Plant Pathology**, v.105, p.61-76, 1999.
- DORHOUT, R.; GOMMERS, F.J.; KOLLOFFEL, C. Water transport through tomato roots infected with *Meloidogyne incognita*. **Phytopathology**, v.81, p.379-385, 1991.
- DORHOUT, R.; GOMMERS, F.J.; KOLLOFFEL, C. Phloem transport of carboxyfluorescein through tomato roots infected with *Meloidogne incognita*. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, v.43, p.1-10, 1993.
- DORHOUT, R.; KOLLOFFEL, C.; GOMMERS, F.J. Transport of an apoplastic fluorescent dye to feeding sites induced in tomato roots by *Meloidogyne incognita*. **Phytopathology**, v.78, p.1421-1424, 1988.
- DROPKIN, V.H.; KING, R.C. Studies on plant parasitic nematodes homogeneously labeled with radiophosphorus. **Experimental Parasitology**, v.5, p.469-480, 1956.
- DUBOIS, M.K.; GILLER, K.A.; HAMILTON, J.K.; RIBERS, P.A.; SMITH, T. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. **Analytical Chemistry**, v.28, p.360-356, 1956.
- EMPRESA BRASILEIRA DE PESQUISA AGROPECUÁRIA. Centro Nacional de Pesquisa de Soja. **Recomendações técnicas para a cultura da soja na região central do Brasil 1996/97**. Londrina, 1996. 164p. (EMBRAPA. CNPSO. Documentos, 96).

FATEMY, F.; EVANS, K. Effects of *Globodera rostochiensis* and water stress on shoot and root growth and nutrient uptake of potatoes. **Revue de Nématologie**, v.9, p.181-184, 1986.

FNP CONSULTORIA & COMÉRCIO. **Agrianual 99**. São Paulo, 1999. 521p.

FREIRE, F.C.O.; BRIDGE, J. Biochemical changes induced in roots and xilema sap of black pepper by *Meloidogyne incognita*. **Fitopatologia Brasileira**, v.10, p.483-497, 1985.

GONÇALVES, W.; MAZZAFERA, P.; FERRAZ, L.C.C.B.; SILVAROLLA, M.B.; LIMA, M.M.A. Biochemical basis of coffee tree resistance to *Meloidogyne incognita*. **Plantations, Recherche, Développement**, v.2, p.54-58, 1995.

HAMID, G.A.; VAN GUNDY, S.D.; LOVATT, C.J. Citrus nematode alters carbohydrate partitioning in the 'Washington' navel orange. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v.110, p.642-646, 1985.

HOAGLAND, D.R.; ARNON, D.I. **The water-culture method for growing plants without soil**. Berkley: California Agriculture Experimental Station, 1950. 39p. (Circular, 347)

HUANG, C.S. Formation, anatomy and physiology of giant cells induced by root-knot nematodes. In: SASSER, J.N.; CARTER, C.C. (Ed.) **An advanced treatise on *Meloidogyne*: biology and control**. Raleigh: North Carolina State University, 1985. p.155-164.

- HUNTER, A.H. Nutrient absorption and translocation of phosphorus as influenced by the root knot nematode (*Meloidogyne incognita acrita*). **Soil Science**, v.86, p.245-250, 1958.
- HUSSEY, R.S. Host-parasite relationships and associated physiological changes. In: SASSER, J.N.; CARTER, C.C. (Ed.) **An advanced treatise on *Meloidogyne*: biology and control**. Raleigh: North Carolina State University, 1985. p.143-153.
- HUTANGURA, P.; MATHESIUS, U.; JONES, M.G.K.; ROLFE, B.G. Auxin induction is a trigger for root gall formation caused by root-knot nematodes in white clover and is associated with the activation of the flavonoid pathway. **Australian Journal of Plant Physiology**, v.26, p.221-231, 1999.
- ITAL, C.; VAADIA, Y. Cytokinin activity in water-stressed shoots. **Plant Pathology**, v.47, p.87-90, 1971.
- JENKINS, W.R.; MALEK, R.B. Influence of nematodes on absorption and accumulation of nutrients in vetch. **Soil Science**, v.101, p.46-49, 1966.
- JONES, M.G.K.; NORTHCOTE, D.H. Multinucleate transfer cells induced in *Coleus* roots by the root-knot nematode, *Meloidogyne arenaria*. **Protoplasma**, v.75, p.381-395, 1972.
- KINLOCH, R.A. Soybean. In: BARKER, K.R.; PEDERSON, G.A.; WINDHAM, G.L. (Ed.) **Plant and nematode interactions**. Madison: American Society of Agronomy.; 1998. p.317-333.

- KIRKPATRICK, T.L.; OOSTERHUIS, D.M.; WULLSCHLEGER, S.D. Interaction of *Meloidogyne incognita* and water stress in two cotton cultivars. **Journal of Nematology**, v.23, p.462-467, 1991.
- KHOSHKHOO, N.; HEDIN, P.A.; MC CARTHY, J.C. Free sugars in root-knot nematode susceptible and resistant cotton plant roots and leaves. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v.42, p.366-368, 1994.
- KOENNING, S.R.; BARKER, K.R. Soybean photosynthesis and yield as influenced by *Heterodera glycines*, soil type and irrigation. **Journal of Nematology**, v.27, p.51-62, 1995.
- LORDELLO, L.G.E. **Nematóides das plantas cultivadas**. 8.ed. São Paulo: Nobel, 1986. 314p.
- LOVEYS, B.R.; BIRD, A.F. The influence of nematodes on photosynthesis in tomato plants. **Physiological Plant Pathology**, v.3, p.525-529, 1973.
- MACEDO, M.C.M.; HAAG, H.P.; LORDELLO, L.G.E. Influência do nematóide *Meloidogyne exigua* na absorção de nutrientes em plantas jovens de cafeeiro. **Anais da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"**, v.31, p.91-104, 1974.
- MAGISTAD, O.C.; OLIVEIRA, J.M. Changes in plant-food intake caused by a population of *Heterodera marioni* (Cornu) Goodey on *Ananas comosus*. **Phytopathology**, v.24, p.276-283, 1934.
- MC CLURE, M.A. *Meloidogyne incognita*: a metabolic sink. **Journal of Nematology**, v.9, p.88-90, 1977.

MELAKEBERHAN, H.; FERRIS, H. Growth and energy demand of *Meloidogyne incognita* on susceptible and resistant *Vitis vinifera* cultivars. **Journal of Nematology**, v.20, p.545-554, 1988.

MELAKEBERHAN, H.; FERRIS, H.; DIAS, J.M. Physiological response of resistant and susceptible *Vitis vinifera* cultivars to *Meloidogyne incognita*. **Journal of Nematology**, v.22, p.224-230, 1990.

MELAKEBERHAN, H.; WEBSTER, J.M.; BROOKE, R.C. Response of *Phaseolus vulgaris* to a single generation of *Meloidogyne incognita*. **Nematologica**, v.31, p.191-202, 1985a.

MELAKEBERHAN, H.; BROOKE, R.C.; WEBSTER, J.M.; D'AURIA, J.M. The influence of *Meloidogyne incognita* on the growth, physiology and nutrient content of *Phaseolus vulgaris*. **Physiological Plant Pathology**, v.26, p.259-268, 1985b.

MELAKEBERHAN, H.; WEBSTER, J.M.; BROOKE, R.C.; D'AURIA, J.M.; CACKETTE, M. Effect of *Meloidogyne incognita* on plant nutrient concentration and its influence on the physiology of beans. **Journal of Nematology**, v.19, p.324-330, 1987.

MENGEL, K.; KIRKBY, E.A. **Principles of plant nutrition**. 4.ed. Bern: International Potash Institute, 1987. 687p.

MEON, S.; FISHER, J.M.; WALLACE, H.R. Changes in free proline following infection of plants with either *Meloidogyne javanica* or *Agrobacterium tumefaciens*. **Physiological Plant Pathology**, v.12, p.251-256, 1978a.

- MEON, S.; WALLACE, H.R.; FISHER, J.M. Water relations of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill. cv. Dwarf Red) infected with *Meloidogyne javanica* (Treub), Chitwood. **Physiological Plant Pathology**, v.13, p.275-281, 1978b.
- NASCIMENTO FILHO, U.F.; LOBÃO, A.O. **Detecção de P-32 em amostras de origem animal e vegetal por efeito Cerenkov, cintilação líquida e detector GM**. Piracicaba: CENA, 1977. 25p. (CENA. Boletim Científico, 48).
- NASR, T.A.; IBRAHIM, I.K.A.; EL-AZAB, E.M.; HASSAN, M.W.A. Effect of root-knot nematodes on the mineral, amino acid and carbohydrate concentrations of almond and peach rootstocks. **Nematologica**, v.26, p.133-138, 1980.
- NIBLACK, T.L.; HUSSEY, R.S.; BOERMA, H.R. Effects of *Heterodera glycines* and *Meloidogyne incognita* on early growth of soybean. **Journal of Nematology**, v.18, p.444-450, 1986.
- NOEL, G.R.; EDWARDS, D.I. Nematode Diseases. In: SINCLAIR, J.B.; BACKMAN, P.A. (Ed.) **Compendium of soybean diseases**. St. Paul: APS Press, 1993.p.63-65.
- OTEIFA, B.A. Nitrogen source of the host nutrition in relation to infection by a root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*. **Plant Disease Reporter**, v.39, p.902-903, 1955.
- OTEIFA, B.A.; ELGINDI, D.M. Influence of parasitic duration of *Meloidogyne javanica* (Treub) on host nutrient uptake. **Nematologica**, v.8, p.216-220, 1962.
- PARIS, G.K.; JEHLE, R.A. Root knot nematode on lima beans in Maryland. **Plant Disease Reporter**, v.27, p.235, 1943.

- PATEL, D.J.; DESAI, M.V.; PATEL, D.B. Effect of *Rotylenchulus reniformis* on tobacco seed germination and seedling development. **International Nematology Network Newsletter**, v.3, p.6-7, 1986.
- POSKUTA, J.W.; DROPKIN, V.H.; NELSON, C.J. Photosynthesis, photorespiration, and respiration of soybean after infection with root-knot nematodes. **Photosynthetica**, v.20, p.405-410, 1986.
- PRICE, N.S.; SANDERSON, J. The translocation of calcium from oat roots infected by the cereal cyst nematode *Heterodera avenae* (Woll.). **Revue de Nématologie**, v.7, p.239-243, 1984.
- PRICE, N.S.; CLARKSON, D.T.; HAGUE, G.M. The uptake of potassium and phosphorus in oats infested with the cereal cyst nematode, *Heterodera avenae* Woll. **Revue de Nématologie**, v.5, p.321-325, 1982.
- RAIJ, B. van; CANTARELLA, H.; QUAGGIO, J.A.; FURLANI, A.M.C. (Ed.) **Recomendações de adubação e calagem para o Estado de São Paulo**. 2. ed. Campinas: Fundação IAC, 1996. 289p. (IAC. Boletim Técnico, 100).
- SANTOS, J.M.; FERRAZ, S.; OLIVEIRA, L.M. Efeitos do parasitismo de *Meloidogyne exigua* sobre a absorção e translocação de nutrientes em mudas de café. **Fitopatologia Brasileira**, v.6, p.333-340, 1981.
- SARRUGE, J.R.; HAAG, H.P. **Análises químicas em plantas**. Piracicaba: ESALQ, 1974. 57p.
- SCHANS, J. Reduction of leaf photosynthesis and transpiration rates of potato plants by second-stage juveniles of *Globodera pallida*. **Plant, Cell and Environment**, v.14, p.707-712, 1991.

- SHAFIEE, M.F.; JENKINS, W.R. Host-parasite relationships of *Capsicum frutescens* and *Pratylenchus penetrans*, *Meloidogyne incognita acrita*, and *M. hapla*. **Phytopathology**, v.53, p.325-328, 1963.
- SINGH, I.; SHARMA, J.; SHARMA, R. Biochemical alterations induced by *Meloidogyne incognita* in BRinjal. **Indian Journal of Nematology**, v.8, p.122-126, 1978.
- WALLACE, H.R. Some factors influencing nematode reproduction and the growth of tomatoes infected with *Meloidogyne javanica*. **Nematologica**, v.16, p.387-397, 1970.
- WALLACE, H.R. The influence of density of nematode populations on plants. **Nematologica**, v.17, p.154-166, 1971.
- WALLACE, H.R. The influence of root-knot nematode, *Meloidogyne javanica*, on photosynthesis and on nutrient demand by roots of tomato plants. **Nematologica**, v.20, p.27-33, 1974.
- WILCOX, D.A.; LORIA, R. Water relations, growth, and yield in two snap bean cultivars infected with root-knot nematode *Meloidogyne hapla* (Chitwood). **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v.111, p.34-38, 1986.
- WILCOX-LEE, D.; LORIA, R. Effects of nematode parasitism on plant-water relations. In: VEECH, J.A.; DICKSON, D.W. (Ed.) **Vistas on nematology: a commemoration of the twenty-fifth anniversary of the Society of Nematologists**. Hyattsville: Society of Nematologists, 1987. p.260-266.