



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE
PERNAMBUCO**
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO



**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO
EM FITOPATOLOGIA**

Dissertação de Mestrado

**OÍDIO DO TOMATEIRO NO BRASIL: AGENTES CAUSAIS,
DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA E FONTES DE RESISTÊNCIA
EM *Solanum (Lycopersicon)***

Stéfani dos Santos Leite

Recife-PE
2023

STÉFANI DOS SANTOS LEITE

**OÍDIO DO TOMATEIRO NO BRASIL: AGENTES CAUSAIS,
DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA E FONTES DE
RESISTÊNCIA EM *Solanum (Lycopersicon)***

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Fitopatologia da Universidade Federal Rural de Pernambuco, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Fitopatologia.

COMITÊ DE ORIENTAÇÃO:

Orientador: Prof. Dr. Leonardo Silva Boiteux (UFRPE/EMBRAPA)

Coorientador: Prof. Dr. Ailton Reis (UFRPE/EMBRAPA)

**RECIFE-PE
ABRIL-2023**

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal Rural de Pernambuco
Sistema Integrado de Bibliotecas
Gerada automaticamente, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

L533o

Leite, Stéfani dos Santos

Oídio do tomateiro no Brasil: agentes causais, distribuição geográfica e fontes de resistência em *Solanum lycopersicon* / Stéfani dos Santos Leite. - 2023.
140 f. : il.

Orientador: Leonardo Silva Boiteux.

Coorientador: Ailton Reis.

Inclui referências.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Fitopatologia, Recife, 2023.

1. *Erysiphe neolycopersici*. 2. *Leveillula taurica*. 3. resistência genética. 4. filogenia. 5. caracterização morfológica. I. Boiteux, Leonardo Silva, orient. II. Reis, Ailton, coorient. III. Título

CDD 632

**OÍDIO DO TOMATEIRO NO BRASIL: AGENTES CAUSAIS,
DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA E FONTES DE RESISTÊNCIA EM
*Solanum (Lycopersicon)***

STÉFANI DOS SANTOS LEITE

Dissertação defendida e aprovada pela Banca Examinadora em: 03 de abril de 2023

ORIENTADOR: Prof. Dr. Leonardo Silva Boiteux (UFRPE/EMBRAPA)

EXAMINADORES:

Dr. Jadir Borges Pinheiro (EMBRAPA)

Dr. Alexandre Reis Machado (UFPE)

**RECIFE-PE
ABRIL-2023**

“Sem Mim (Deus), nada podeis fazer”
(João 15.5)

*Ao meu amado Deus, e ao meu saudoso pai
Marcus Leite. Os maiores incentivadores
deste trabalho.*

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus, que contra todas as possibilidades me presenteou com o desejo do meu coração (fazer mestrado em Fitopatologia e morar em Brasília).

Agradeço ao meu pai, Marcus Leite (*in memoriam*), que infelizmente não pôde ver sendo concluído o que: Era um sonho dele se realizando através de mim (palavras dele). Ele foi meu maior incentivador, e mesmo após sua partida, suas palavras permaneceram em minha mente não me deixando desistir.

Agradeço a minha mãe, Márcia Leite, que me cobriu com suas orações, me fazendo ficar de pé, em meio às dificuldades dessa jornada.

Agradeço às minhas irmãs, Amanda Leite e Jéssica Leite que não me perturbaram nesse período e com isso me ajudaram muito, além disso sempre torceram pelo meu sucesso.

Agradeço ao meu noivo, Fabrício Siqueira, que foi meu porto seguro nos momentos bons e principalmente nos mais difíceis dessa jornada.

Aos meus futuros sogros Abadia e Lino por sempre me apoiarem e torcerem por mim.

Agradeço aos meus irmãos: Leandro Shibutani que foi quem fez eu me inscrever no mestrado e acreditou que eu seria aprovada, quando eu mesma não acreditava; e Vitor Schwade que no momento mais difícil da minha vida, mostrou ser o amigo de Provérbios 17.17.

Agradeço a minha Tia Nilda e minha prima Sara que me acolheram em sua casa quando cheguei em Brasília e sempre me deram todo apoio em tudo o que precisei.

Agradeço os meus orientadores, Leonardo Boiteux, Ailton Reis e Maria Esther de Noronha Fonseca, que com muito empenho, disponibilidade, acessibilidade, empatia, humanidade, compreensão e leveza me mostraram que o desenvolvimento de um bom trabalho não precisa vir carregado de pressão, abdicação da vida social, e problemas psicológicos.

Agradeço aos meus amigos técnicos: Antonio Francisco (Chico), Maria, Ronan, e Claudemir que foram essenciais em todas as etapas desse trabalho, não só na execução, mas também pelo companheirismo e amizade.

Agradeço aos amigos que a UFRPE e a EMBRAPA Hortaliças me deram: José Vitorino, Luciana, Amanda Medrado, Alzira Neta, Tiago Bezerra, David Perdomo, Cleberly Santos, Atháise, Debora Gonçalves, Tiago Jorge, Lídia Nascimento, Guilherme Mateus, Ellen Canedo, Brando, Iran, João Marcos e Ian Boiteux. Todos foram muito especiais em minha vida.

Agradeço à Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE) pelo apoio institucional; à EMBRAPA Hortaliças por disponibilizar toda a infraestrutura para o desenvolvimento deste trabalho e à CAPES pela concessão da bolsa de estudos.

SUMÁRIO

RESUMO GERAL.....	10
CAPÍTULO I.....	12
INTRODUÇÃO GERAL.....	13
Origem, classificação botânica e morfologia do tomateiro.....	13
Clima e Solo.....	14
Importância econômica do tomateiro.....	15
Principais problemas de origem biótica do tomateiro.....	16
Identificação e filogenia de fungos fitopatogênicos.....	17
Oídios.....	18
Oídios do tomateiro e outras solanáceas.....	19
<i>Erysiphe neolycopersici</i> (L. Kiss) HY Hsiao & YM Shen.....	20
<i>Golovinomyces lycopersici</i> (Cooke & Masee) L. Kiss.....	21
<i>Leveillula taurica</i> (Lév.) Arn. (= <i>Oidiopsis haplophylli</i> Rulamort = <i>Oidiopsis sicula</i> Scalia = <i>Oidiopsis taurica</i> Salmon).....	21
Gama de plantas hospedeiras de <i>E. neolycopersici</i> e <i>L. taurica</i>	23
Resistência genética.....	23
Espécies selvagens de tomateiro utilizadas no melhoramento.....	24
Fontes de resistência aos oídios do tomateiro.....	25
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	26
CAPÍTULO II.....	36
Oídio adaxial do tomateiro no Brasil: Agentes causais, distribuição geográfica, novas hospedeiras e rede de haplótipos para a região rDNA ITS.....	36
RESUMO.....	38
ABSTRACT.....	39
INTRODUÇÃO.....	40
MATERIAL & MÉTODOS.....	43
Local.....	43
Levantamento da ocorrência, conservação dos isolados e expressão dos sintomas em cultivares de tomateiro suscetíveis.....	43
Caracterização morfológica dos isolados causadores de oídio adaxial.....	44
Caracterização molecular via análise de sequência da região rDNA ITS (nuclear ribosomal DNA <i>internal transcribed spacer</i>).....	44
Alinhamento e análise de sequências da região rDNA ITS dos isolados de agentes causais de oídio adaxial.....	46
Análise filogenética.....	46

Definição de uma rede de haplótipos usando informação de sequência da região rDNA ITS de isolados brasileiros e mundiais de <i>E. neolycopersici</i>	47
Gama de hospedeiras experimentais da família Solanaceae	48
RESULTADOS & DISCUSSÃO	48
Sintomas.....	48
Características morfológicas e morfométricas dos agentes causais do oídio adaxial do tomateiro.....	49
Caracterização molecular via sequenciamento da região rDNA ITS e análise filogenética....	49
Distribuição geográfica do “oídio adaxial” do tomateiro no Brasil.....	50
Novas hospedeiras naturais de <i>E. neolycopersici</i>	51
Identificação de hospedeiras experimentais e de espécies não hospedeiras dos isolados brasileiros do oídio abaxial do tomateiro	51
Rede de haplótipos para a região rDNA ITS de isolados brasileiros e mundiais de <i>E. neolycopersici</i>	54
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	55
CAPÍTULO III	73
Identificação de novas fontes de resistência a isolados Neotropicais de <i>Erysiphe neolycopersici</i> em germoplasma de <i>Solanum (Lycopersicon)</i>	73
RESUMO	75
ABSTRACT	76
INTRODUÇÃO	77
Local das avaliações de acessos de <i>Solanum (Lycopersicon)</i> contra isolados de <i>Erysiphe neolycopersici</i>	80
Acessos de <i>Solanum (Lycopersicon)</i> avaliados para reação a isolados de <i>Erysiphe neolycopersici</i>	80
Isolados de <i>Erysiphe neolycopersici</i> e manutenção do inóculo	80
Ensaio preliminares para avaliação da reação de acessos de tomateiros a diferentes isolados de <i>E. neolycopersici</i>	81
Metodologia de inoculação	81
Avaliação empregando escala de notas e índice de doença.....	82
Ensaio para análise da estabilidade fenotípica da resistência de acessos promissores de <i>Solanum (Lycopersicon)</i>	83
RESULTADOS	83
DISCUSSÃO	86
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	90
CAPÍTULO IV	108
Confirmação morfológica e molecular de <i>Leveillula taurica</i> subclado 1a como o agente causal do oídio abaxial do tomateiro e outras espécies de Solanaceae no Brasil	108

RESUMO	110
ABSTRACT	111
INTRODUÇÃO	112
MATERIAL & MÉTODOS	114
Local.....	114
Isolados de agentes causais do oídio abaxial do tomateiro, <i>Capsicum</i> e jiló.....	114
Caracterização morfológica e morfométrica do patógeno	114
Extração de DNA dos isolados de agentes causais do “oídio abaxial” do tomateiro, <i>Capsicum</i> e jiló.....	115
Amplificação via PCR da região rDNA ITS (<i>internal transcribed spacer</i>) usando primers universais para membros da ordem Erysiphales.....	116
Análise filogenética	117
RESULTADOS	118
Sintomatologia na folhagem de tomateiro, espécies de <i>Capsicum</i> e jiló.....	118
Caracterização morfológica.....	118
Amplificação via PCR da região rDNA ITS	119
DISCUSSÃO	119
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	122
CAPÍTULO V.....	135
CONCLUSÕES GERAIS	135

RESUMO GERAL

Os oídios ou míldios pulverulentos são importantes doenças de plantas induzidas por fungos biotróficos altamente evoluídos (Ascomycota: *Erysiphales*). Os oídios podem causar severas perdas de produtividade na cultura do tomateiro (*Solanum lycopersicum* L.), sendo facilmente reconhecidos pelas colônias brancas presentes em todas as partes aéreas das plantas, exceto nos frutos. Os oídios são amplamente distribuídos, induzindo danos mais severos em cultivos protegidos e em áreas irrigadas por gotejamento. A nível mundial, um complexo de três patógenos tem sido associado aos oídios do tomateiro e outras Solanaceae: *Erysiphe neolycopersici*, *Golovinomyces lycopersici* (ambos induzindo oídio adaxial) e *Leveillula taurica* (causando oídio abaxial). Embora fungicidas possam ser utilizados, o uso de cultivares resistentes é a estratégia mais eficiente e sustentável para o controle desses patógenos. Esta dissertação teve como objetivo identificar e caracterizar morfológica e molecularmente isolados de patógenos indutores de oídio do tomateiro no Brasil e avaliar a reação de acessos do gênero *Solanum* (secção *Lycopersicon*) a isolados classificados como *E. neolycopersici*. No **Capítulo II**, 73 isolados foram obtidos de plantas de tomateiro com sintomas/sinais de oídio, de diferentes áreas de produção em quatro regiões geográficas do Brasil. Destes, 14 foram selecionados para caracterização molecular via sequenciamento de DNA de amplicons da região ITS-5.8S rDNA obtidos com um par de primers (PMITS1/PMITS2) específicos para identificação de *Erysiphales*. A combinação de análises morfológicas e moleculares confirmou a predominância de isolados de *E. neolycopersici* causadores do oídio adaxial no Brasil. Os levantamentos indicaram o jiló (*S. aethiopicum* var. *gilo*), batata (*S. tuberosum*) e *Nicandra physaloides* como hospedeiros naturais de isolados de *E. neolycopersici*. *Solanum acanthodes* foi relatado pela primeira vez como hospedeiro experimental desse patógeno. No **Capítulo III**, avaliou-se a reação de 174 acessos e oito híbridos interespecíficos experimentais do gênero *Solanum* (*Lycopersicon*) a isolados de *E. neolycopersici*. Altos níveis de resistência foram detectados em um número restrito de acessos de espécies silvestres. A maioria dos acessos de *S. habrochaites* apresentou resposta do tipo imunidade ao patógeno. *Solanum chilense* ‘CNPH 0410’ e *S. peruvianum* ‘CNPH 0201’ também foram imunes, correspondendo ao primeiro registro desses acessos como novas fontes de resistência a esse fungo. *Solanum pennellii* ‘CNPH 0409’ mostrou-se altamente resistente a isolados de *E. neolycopersici*. O acesso *S. arcanum* ‘LA-2172’ (fonte original do gene *Ol-4*) apresentou significativa recuperação dos sintomas e se comportou como resistente. Plantas de híbridos experimentais interespecíficos envolvendo acessos de *S. lycopersicum* suscetíveis e acessos de *S. habrochaites* resistentes não apresentaram sintomas, indicando a presença de fatores de resistência dominantes nesses acessos silvestres. No **Capítulo IV**, oito isolados de *L. taurica* (três de tomateiro, três de *Capsicum* e dois de jiló) foram obtidos de áreas de cultivo nas regiões nordeste e centro-oeste do Brasil. Todas as plantas apresentaram sinais e sintomas abaxiais característicos do patógeno. Os isolados foram caracterizados morfológica e molecularmente por meio do sequenciamento de segmentos da região ITS-5.8S rDNA utilizando o par de iniciadores PMITS1/PMITS2. As estruturas fúngicas observadas e a caracterização molecular dos oito isolados corresponderam àquelas descritas na literatura como *L. taurica*. Em conclusão, os resultados obtidos no presente trabalho indicam que as espécies *E. neolycopersici* (causando oídio adaxial) e *L. taurica* (causando oídio abaxial) estão amplamente distribuídas na cultura do tomateiro no Brasil. Acessos de germoplasma identificados e caracterizados com altos níveis de resistência a isolados de *E. neolycopersici* podem ser empregados em programas de melhoramento de tomateiro visando o desenvolvimento de cultivares mais adaptadas às regiões tropicais e subtropicais do Brasil.

Palavras-chaves: *Erysiphe neolycopersici*; *Leveillula taurica*; resistência genética; espécies selvagens; filogenia; caracterização morfológica

GENERAL ABSTRACT

Powdery mildews (PMs) are important plant diseases induced by highly evolved, biotrophic fungi (Ascomycota: Erysiphales). PMs can cause severe yield losses in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) crops, being easily recognized by the white colonies on the aerial plant parts, except fruits. PMs are widely distributed, inducing severe damages to protected crops and in drip-irrigated areas. A complex of three pathogens has been associated with the PMs on tomato and other Solanaceae worldwide: *Erysiphe neolycopersici*, *Golovinomyces lycopersici* (both inducing adaxial PM) and *Leveillula taurica* (abaxial PM). Although fungicides can be used, the use of resistant cultivars is the most efficient and sustainable strategy to control these pathogens. This dissertation aimed to identify and characterize morphologically and molecularly isolates of tomato PM-inducing pathogens in Brazil and to evaluate the reaction of accessions of the genus *Solanum* (section *Lycopersicon*) to isolates classified as *E. neolycopersici*. In **Chapter II**, 73 isolates were obtained from tomato plants showing PM symptoms/signs, from different areas in four geographic regions of Brazil. Of these, 14 were selected for molecular characterization via DNA sequencing of amplicons of the ITS-5.8S rDNA region obtained with a pair of primers (PMITS1/PMITS2) specific for identification of Erysiphales. A combination of morphological and molecular analyzes confirmed the predominance of *E. neolycopersici* isolates causing the adaxial PM in Brazil. Nationwide surveys indicated scarlet eggplant (*S. aethiopicum* var. *gilo*), potato (*S. tuberosum*) and *Nicandra physaloides* as natural hosts of *E. neolycopersici* isolates. *Solanum acanthodes* was reported for the first time as an experimental host of this pathogen. In **Chapter III**, the reaction of 174 accessions and eight experimental interspecific hybrids of the genus *Solanum* (*Lycopersicon*) was evaluated to *E. neolycopersici* isolates. High levels of resistance were detected in a restricted number of wild species accessions. Most of the *S. habrochaites* accessions showed an immunity-like response to the pathogen. *Solanum chilense* ‘CNPH 0410’ and *S. peruvianum* ‘CNPH 0201’ were also immune, corresponding to the first record of these accessions as new sources of PM resistance. *Solanum pennellii* ‘CNPH 0409’ proved to be highly resistant to *E. neolycopersici* isolates. The *S. arcanum* accession ‘LA-2172’ (original source of the *Ol-4* gene) showed a significant recovery of symptoms and behaved as resistant. Plants of interspecific experimental hybrids involving susceptible *S. lycopersicum* accessions and resistant *S. habrochaites* accessions showed no symptoms, indicating the presence of dominant resistance factors in these wild accessions. In **Chapter IV**, eight *L. taurica* isolates (three from tomato, three from *Capsicum* and two from scarlet eggplant) were obtained from growing areas in the northeast and central-west regions of Brazil. All plants showed characteristic abaxial symptoms and signs of the pathogen. The isolates were characterized morphologically and molecularly by sequencing segments of the ITS-5.8S rDNA region using the PMITS1/PMITS2 primer pair. The fungal structures observed and the molecular characterization of the eight isolates corresponded to those described in literature as *L. taurica*. In conclusion, the results obtained in the present work indicated that *E. neolycopersici* (inducing adaxial PM) and *L. taurica* (inducing abaxial PM) are widely distributed in tomato crops in Brazil. Germplasm accessions identified and characterized with high levels of resistance to *E. neolycopersici* isolates can be employed in tomato breeding programs aimed at developing cultivars more adapted to tropical and subtropical regions of Brazil.

Keywords: *Erysiphe neolycopersici*; *Leveillula taurica*; genetic resistance; wild tomato species; phylogeny; morphological characterization

CAPÍTULO I

Introdução Geral

INTRODUÇÃO GERAL

Origem, classificação botânica e morfologia do tomateiro

O tomateiro cultivado (*Solanum lycopersicum* L. = *Lycopersicon esculentum* Mill.) juntamente com seus 12 parentais selvagens, tem sua origem na parte ocidental da América do Sul, abrangendo regiões pertencentes ao Peru, Chile, Equador e Ilhas Galápagos, sendo cultivado em várias zonas geográficas, em condições de campo aberto ou em cultivo protegido (BOITEUX et al., 2012; MORALES-PALACIO et al., 2016; MARÍN, 2017). O tomateiro é uma espécie diploide contendo 12 conjuntos (pares) de cromossomos ($2n = 2x = 24$), seu genoma é composto por aproximadamente 950 Mb de DNA, sendo composto por $\approx 75\%$ de heterocromatina que são regiões, em grande parte, desprovidas de genes (DÍEZ; NUEZ, 2008).

O tomateiro é membro do gênero *Solanum* dentro da família Solanaceae, fazendo parte de um grupo de 13 espécies intimamente relacionadas, contendo grande diversidade de tomateiros silvestres, com número acima de 3.000 acessos coletados e conservados em diferentes instituições de pesquisa (KNAPP; PERALTA, 2016). A família Solanaceae é composta por aproximadamente 100 gêneros e 2.500 espécies que se desenvolvem nos mais diversos habitats. Muitas espécies comercialmente importantes compõem essa família, incluído o pimentão e as pimentas, a batata, a berinjela e o fumo, além do tomateiro (KNAPP, 2002).

A classificação taxonômica do tomateiro tem sido amplamente revisitada ao longo dos anos. A espécie domesticada de tomateiro foi inicialmente classificada por Miller (1754) como *Lycopersicon esculentum*. Trabalho posteriores (CHILD 1990; PERALTA; SPOONER, 2006) restabeleceram a nomenclatura originalmente proposta por Lineu (1756) como *Solanum lycopersicum* L. (DÍEZ; NUEZ, 2008). O fruto comestível do tomateiro se originou, muito provavelmente, após anos de seleção e cruzamentos de seus ancestrais selvagens: *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*, *S. pimpinelifollum* e *S. cheesmaniae*, resultando em frutos até 100X maiores que seus ancestrais. A variedade *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*, que produz frutos tipo “cereja”, é a forma mais primitiva de tomateiro cultivado, sendo considerado o progenitor selvagem de *S. lycopersicum* (LIN et al., 2014; MORALES-PALACIO et al., 2016; KUMAR et al., 2020).

No ponto de vista morfológico, o tomateiro apresenta um caule principal com ramificação que inicia na base da planta de maneira monopodial tornando-se posteriormente em simpodial. Possui folhas com textura levemente ásperas e felpudas, imparipinadas com margens recortadas ou lobuladas e comprimento de 10 a 30 cm (GRANDILLO et al., 2011; KUMAR et al., 2020). As flores possuem geralmente cinco sépalas, cinco pétalas, cinco

estames e dois carpelos (lóculos) (MONFORTE et al., 2014). São amarelas, predominantemente autógamas, porém possibilitam a emasculação, permitindo que se realize polinização cruzada com relativa facilidade (GRANDILLO et al., 2011; KUMAR et al., 2020). Os frutos do tomateiro são bagas carnudas de coloração verde quando imaturos e quando maduros, geralmente se tornam vermelhos devido à formação e a acumulação do carotenoide licopeno. No entanto, uma ampla variedade de tomates se encontra disponível, diferindo significativamente em forma, coloração e tamanho. Além das frutas vermelhas existem variedades de coloração laranja, amarela, roxa, marrom e verde. Em relação ao tamanho podem variar de muito pequenos até tomates muito graúdos e, em termos de formato, podem variar de redondo, periforme e alongado (RANC et al., 2012; ALVARENGA, 2013; MONFORTE et al., 2014).

As diferentes formas e tamanhos definem os diferentes grupos varietais. No mercado brasileiro, as cultivares de tomate estão divididas em seis grandes grupos varietais, conforme as características dos frutos e da planta (FILGUEIRA, 2013), sendo eles: Grupo ‘Santa Cruz’: resistente ao manuseio, elevada produtividade, presença de dois ou três lóculos, polpa espessa, peso entre 160 e 200 g e planta com hábito de crescimento indeterminado; Grupo ‘Longa-Vida’ (‘Carmem’) apresenta frutos redondo-achatados, grandes (150 a 200 g) com polpa rígida com excelente conservação pós-colheita. Esse segmento é atualmente o líder de mercado no Brasil. Grupo ‘Salada’ (maçã, caquizão, gaúcho ou tomatão): apresenta frutos grandes, pesando entre 200 e 400 g, contendo de 4 a 10 lóculos. Possui menor resistência ao transporte, sendo mais consumido em forma de saladas. Os grupos ‘Cereja’ (globular) e ‘Grape’ (alongado): apresentam frutos pequenos de 15 a 25 g, biloculares, cor vermelho-brilhante e excelente sabor. As plantas desses grupos apresentam hábito de crescimento indeterminando. Grupo ‘Italiano’ ou ‘Saladette’: cultivar de mesa (consumo *in natura*), apresenta característica “longa vida”, com formato tipicamente alongado, bilocular, coloração vermelha, alto teor de licopeno e sabor adocicado. Muito consumido em saladas, molhos e como tomate seco (FILGUEIRA, 2013).

Clima e Solo

O tomateiro possui ampla adaptabilidade, podendo ser cultivado em diferentes regiões geográficas. Atualmente, essa hortaliça tem sido cultivada em todo o mundo, nos mais variados climas e condições, que vão desde os trópicos até regiões temperadas (PERALTA; SPOONER, 2006). Devido sua origem natural, em regiões de elevadas altitudes, o tomateiro adapta-se melhor a regiões serranas ou de planalto, secas e com alta luminosidade. O cultivo,

no entanto, é prejudicado por regiões de clima tropicais úmidos que favorece a incidência de pragas e doenças (FILGUEIRA, 2013).

A temperatura ótima para o desenvolvimento da cultura está entre 21 e 28 °C durante o dia, e 15 e 20 °C durante a noite. Temperaturas elevadas afetam a qualidade dos frutos, principalmente no que diz respeito à coloração, pois inibem a formação do licopeno (FILGUEIRA, 2013; LOPES, 2021). O tomateiro pode ser cultivado em uma ampla variedade de solos, mas são preferíveis os de textura argilosa e bem drenados com pH de 5 a 7, que apresentem boa disponibilidade de nutrientes e isentos de salinidade. Áreas com encharcamento e topografias irregulares devem ser evitadas, além daquelas com histórico de doenças causadas por patógenos de solo (LOPES, 2021).

Importância econômica do tomateiro

O tomate está amplamente distribuído pelo mundo, sendo consumido *in natura* ou na forma de produtos processados. A cultura alcançou em 2021 uma produção mundial de ≈190 milhões de toneladas em 5.167.388 hectares (FAO, 2022). Ocupa a segunda posição entre as hortaliças em importância econômica no Brasil, tendo alcançado a produção estimada em 3.679.160 milhões de toneladas em 51.907 ha em 2021. O Brasil ocupa a 9ª posição no ranking mundial de produção, sendo o Centro-Oeste a maior região produtora do país (FAOSTAT, 2022; IBGE, 2022) (**Figura 1**). O valor de mercado do tomate é determinado principalmente pela forma, tamanho e coloração dos frutos. Vários produtos processados são preparados em escala industrial a partir de variedades de tomate desenvolvidas especificamente para esse segmento (KUMAR et al., 2020).

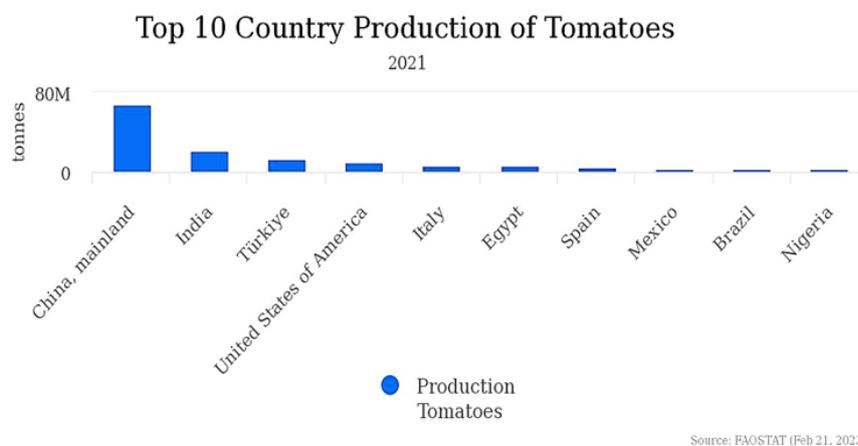


Figura 1 – Ranking mundial de produção de tomate.

Segundo o ANUÁRIO BRASILEIRO DE HORTI & FRUTI (2022), o cultivo do tomate de mesa tutorado representa 50% do total da produção da cultura no País, seguido do tomate para processamento industrial (de porte rasteiro) com 37%. O segmento de tomate do tipo mesa rasteiro (de porte semi-determinado) corresponde a $\approx 13\%$ da produção.

No Brasil, a maior parte da produção é destinada ao consumo *in natura* (CONAB, 2019). Entretanto, a indústria de processamento oferece maior diversificação de itens derivados do tomate, incluindo os concentrados, sucos, sopas, molhos, tomate pelado, tomate esmagado ou cubeteado, entre outros. Em função do alto nível de consumo mundial, o tomate é responsável por parte significativa na ingestão de vitaminas e minerais na dieta humana (KUMAR et al., 2020). O benefício do tomate e seus derivados à saúde humana, atribui-se, principalmente à presença de compostos fenólicos, minerais, vitamina C, carotenoides e sobretudo ao seu potencial antioxidante devido ao alto teor de licopeno (SAHLIN et al., 2004).

Principais problemas de origem biótica do tomateiro

O cultivo do tomate é suscetível a uma ampla gama de pragas e patógenos que podem ocasionar perdas econômicas significativas (BAI; LINDHOUT, 2007). Nas condições brasileiras, o tomateiro é uma cultura muito sensível a limitações de produção de origem bióticas e/ou abióticas, podendo gerar perdas de produção acima de 30% em determinadas épocas do ano (LOPES, 2021). Segundo Lopes e Ávila (2005), no mundo já foram relatadas cerca de 200 doenças bióticas e abióticas causando prejuízos à tomaticultura. Estes patógenos e as doenças que eles induzem podem afetar o desenvolvimento e a produtividade devido à falta de métodos de controle eficazes. Os danos das doenças e os custos associados com as estratégias de controle resultam na elevação do custo de produção (LOPES, 2021). Além disso, muitas doenças demandam a aplicação de produtos fitossanitários em determinadas épocas e regiões onerando o custo e causando potenciais danos ambientais (LOPES, 2021).

As doenças de origem biótica são causadas por bactérias, vírus, nematoides, oomicetos e fungos. Algumas das doenças induzidas por membros desses grupos de patógenos são mais importantes nas condições brasileiras, incluindo a mancha bacteriana causada por espécies de *Xantomonas* (LOPES et al., 2015), as geminiviroses ou os mosaicos dourados, causado por um complexo de espécies de vírus da família *Geminiviridae* (REIS et al., 2020), o vira-cabeça também causado por um complexo de espécies do gênero *Orthospovirus* (JORGE et al., 2023), as galhas radiculares causada por distintas espécies do gênero *Meloidogyne* (PINHEIRO et al., 2014), a requeima causada por *Phytophthora*

infestans (REIS et al., 2006), a Septoriose causada por *Septoria lycopersici* (SATELIS et al., 2010), entre outras.

Entre os grupos de doenças, os fungos se destacam como maiores causadores de doenças no tomateiro, atribuindo-se cerca de 30% dos custos de produção ao uso de fungicidas (REIS et al., 2021). Este grupo de patógenos descritos causando doenças, radiculares e foliares pode ser dividido em biotróficos (sobrevivem parasitando exclusivamente o tecido vivo), necrotróficos (que se nutrem a partir de tecido morto) e os hemibiotróficos que ingressam na planta como biotróficos e, atingindo a fase de desenvolvimento e colonização, agem como necrotróficos (AMORIM; PASCHOLATI, 2018).

Identificação e filogenia de fungos fitopatogênicos

A grande maioria das doenças em plantas é induzida por fungos (REIS et al. 2021). Estima-se que existam mais de 2,2 a 3,8 milhões de espécies fúngicas, e até o momento apenas 150.000 foram descritas (CROUS et al. 2021). Por muito tempo a identificação de fungos foi baseada principalmente em caracterizações morfológicas, e em associações de hospedeiros, o que, em muitos episódios, ocasionou erros na identificação, devido à plasticidade fenotípica desses organismos (BHUNJUN et al. 2021).

Atualmente atreladas à caracterização morfológica, estão sendo utilizados métodos mais específicos para identificação de fungos. Entre eles a identificação molecular utilizando a Região ITS (*Internal Transcribed Spacer*) do DNA ribossômico. Os genes altamente conservados 18S, 5,8S e 28S são separados por regiões não codificantes denominadas ITS1 e ITS2 (**Figura 2**). Esta região, que consiste em ITS1, 5.8S rDNA e ITS2 é sujeita a uma série de mutações ao longo da evolução, tornado-as adequadas para caracterizar espécies estreitamente relacionadas bem como determinar variabilidade intraespecífica (JANSA et al. 2002). Nesse sentido, a região ITS tem sido aceita como um código de barras universal para fungos, por estarem localizadas nas bordas de genes altamente conservados, e terem elevado número de cópias no genoma fúngico, facilitando sua amplificação e sequenciamento (MICHAELSEN et al.2006; BHUNJUN et al. 2021; KUSCH et al. 2023).

A informação das sequências de nucleotídeos das regiões ITS fornece uma grande quantidade de dados para identificação de espécies de oídio. A análise comparativa dessa região tem sido feita com *primers* exclusivos para espécies causadoras de oídios que são capazes de anelarem de maneira mais eficiente nas bordas das regiões 18S e 28S (KISS, 2001; KUSCH et al. 2023)



Figura 2 – Representação esquemática da região ITS. ITS1 e ITS4 representam os iniciadores universais. Figura: Stéfani dos Santos Leite.

Oídios

Dentre as doenças foliares, causadas por fungos biotróficos, destacam-se os oídios. A relevância destas doenças tem aumentado nas condições brasileiras principalmente em cultivos protegidos e em condições de campo aberto em épocas secas ou durante “veranicos” com irrigação via gotejamento. Estas são doenças causadas por fungos altamente evoluídos (Ascomycota: *Erysiphales*) que estabelecem interações duradouras com os tecidos vivos das plantas hospedeiras. Esses patógenos produzem haustórios que são estruturas que permitem uma eficiente exploração das células vegetais (SEIFI et al., 2014). Os oídios estão amplamente distribuídos, com ocorrência na grande maioria das espécies cultivadas (STADNIK, 2001).

Já foram relatadas, em todo o mundo, cerca de 900 espécies em 19 gêneros de fungos causadores de oídios, porém estima-se que a sua diversidade seja ainda muito maior (GLAWE, 2008; TAKAMATSU, 2013; KUSCH et al. 2023). Este grupo de fungos pode afetar cerca de 10.000 espécies de plantas, incluindo muitas de importância econômica, tais como cereais, hortaliças, frutas e plantas ornamentais. Publicações sobre a origem geográfica dos oídios são muito raras e divergentes, no entanto acredita-se que a doença tenha se originado no período Cretáceo, levando em consideração a origem das angiospermas (TAKAMATSU, 2013; KUSCH et al. 2023).

De forma geral, as plantas quando infectadas pelos agentes causais dos oídios, apresentam lesões isoladas, brancas ou acinzentadas pulverulentas na face adaxial. Dependendo da espécie fúngica ou da severidade da doença, a face abaxial das folhas também pode ser afetada. É comum observar a infecção dos pecíolos, cálice, caule e, mais raramente, frutos. Infecções severas podem levar à clorose e posterior necrose foliar, senescência prematura, subdesenvolvimento, queda de flores e frutos, redução do ciclo da cultura, entre outros (BEDENDO, 2018). Os oídios raramente causam morte da planta, porém podem causar perdas na produtividade entre 20–40 % (JONES et al., 2001; BEDENDO, 2018). Essas doenças são favorecidas por plantios adensados, baixa incidência luminosa, ausência de

molhamento foliar, temperaturas entre 20–27 °C e umidade do ar $\geq 50\%$ (BEDENDO, 2018). A ausência de chuva ou de irrigação por aspersão favorece o desenvolvimento da doença, pois evita que as estruturas do patógeno sejam danificadas e/ou simplesmente lavadas dos órgãos afetados (JONES et al., 2001; BAPTISTA, 2009; HSIAO et al., 2022).

Entre as principais estratégias adotadas para o controle do oídio, estão: Manejo da irrigação (molhamento foliar), evitar plantio adensado, controle de hospedeiras alternativas, evitar sucessão com culturas da mesma família (REIS; LOPES, 2009; BEDENDO, 2018; REIS et al., 2021). A aplicação foliar de enxofre se mostra eficiente como estratégia de controle preventivo e curativo do oídio em tomateiro (BEDENDO, 2018). Conforme demonstraram Llorens et al. (2017), a aplicação desse mineral reduz os níveis de infecção, melhora os parâmetros fisiológicos da planta, aumenta o nível de clorofila, induz mecanismos de resposta imune das plantas, aumentando significativamente a deposição de calose.

O controle químico é o método de controle mais utilizado pelos produtores. Entretanto, esta estratégia aumenta o custo de produção, além de expor os produtores, consumidores e o meio ambiente à produtos fitossanitários potencialmente tóxicos. No Brasil, estão registrados no Ministério da Agricultura diversos fungicidas do grupo dos triazóis, das estrobilurinas e da carboxamida para controle de várias espécies de oídio em diferentes culturas (AGROFIT, 2023). Embora existam fungicidas registrados para o controle do oídio, o emprego de cultivares resistentes tem sido a estratégia mais adequada para o controle da doença (JONES et al., 2001; BEDENDO, 2018). Através do melhoramento genético, tem se obtido cultivares que possuem resistência vertical e/ou horizontal, desenvolvidas através de estudos de herança, seleção de fontes de resistência mais adequadas para incorporação em materiais genéticos superiores, uso de marcadores moleculares e de recursos genômicos (JONES et al., 2001; KISS et al., 2001; REIS et al., 2021).

Oídios do tomateiro e outras solanáceas

A nível mundial, um complexo de três patógenos tem sido associado aos oídios do tomateiro e de outras espécies Solanaceae: *Erysiphe neolycopersici* L. Kiss, *Golovinomyces lycopersici* (Cooke & Masee) L. Kiss, (ambos induzindo oídio adaxial) e *Leveillula taurica* (= *Oidiopsis haplophylli* Rulamort = *Oidiopsis sicula* Scalia = *Oidiopsis taurica* Salmon), induzindo oídio abaxial (**Tabela 1**).

***Erysiphe neolycopersici* (L. Kiss) HY Hsiao & YM Shen**

A espécie *Erysiphe neolycopersici* (anteriormente descrita como *Oidium neolycopersici*) foi relatada pela primeira vez na Europa Ocidental em 1986 (PATERNOTTE, 1988). Depois disso, o patógeno se espalhou rapidamente pelo mundo (JONES et al., 2001; KISS et al., 2001). Esse agente causal está classificado dentro do gênero *Erysiphe* (filo Ascomycota, ordem Erysiphales, e família Erysiphaceae). O gênero *Erysiphe* abrange aproximadamente metade de todas as espécies de oídio no mundo (≈ 500 espécies) todas as quais são obrigatoriamente patógenos biotróficos de plantas (WEBSTER; WEBER, 2007; TAKAMATSU, 2018; HSIAO et al., 2022). Anamorfos com conidiogênese do tipo *Pseudoidium* (conídios formados isoladamente) e teleomorfos com a presença de casmotécios poliascais são as características básicas do gênero (TAKAMATSU, 2018; HSIAO et al., 2022).

A espécie *E. neolycopersici* foi relatada pela primeira vez no final da década de 1980 no Reino Unido (JONES et al., 2001). Em seguida, relatos desse patógeno indicaram a sua presença em diversos países do continente europeu bem como Canadá, Estados Unidos (JANKOVICS et al., 2008). A correta identificação do patógeno foi inicialmente problemática, resultando em sua atribuição a diferentes e incorretas nomenclaturas incluindo: *Oidium lycopersicum*, *E. orontii*, *E. cichoracearum* ou ainda descrito apenas como *Erysiphe* sp. *Erysiphe neolycopersici* só foi distinguido de *O. lycopersici* no início da década de 2000 em um trabalho comparativo usando isolados das duas espécies (KISS et al., 2001).

E. neolycopersici se caracteriza por causar lesões pulverulentas brancas na face adaxial das folhas do tomateiro, começando pelas mais velhas, podendo, ocasionalmente, infectar a face abaxial. Além disso, o fungo também afeta hastes, caules, pecíolos e cálices, sem, contudo, infectar os frutos. Infecções mais severas podem levar à clorose foliar, senescência prematura e redução acentuada no tamanho e qualidade dos frutos (JONES et al., 2001; KISS et al., 2001; SEIFI et al., 2013).

Como estruturas somáticas, *E. neolycopersici* produz um micélio branco, fino, hifas hialinas; conidióforos eretos perpendiculares à superfície do hospedeiro. Os conídios apresentam forma elipsoidal ($30 \times 15 \mu\text{m}$), destituídos de corpos de fibrosina, sendo formados isoladamente. Pseudo-cadeias podem ser eventualmente observadas em condições de alta umidade relativa. As células-pé são predominantemente cilíndricas ou às vezes infladas no meio e contraídas na base. Os apressórios são distintos, lobados e multilobados opostos ou dispersos. Até o presente momento, não estão disponíveis relatos da presença de casmotécio

nessa espécie (JONES et al., 2000; KISS et al., 2001; KASHIMOTO et al. 2003; HSIAO et al., 2022).

A disseminação do fungo ocorre principalmente por meio do vento e tratos culturais (BEDENDO, 2018). Uma vez que os conídios entram em contato com o hospedeiro, havendo condições ambientais favoráveis, e superfície livre de água, eles germinam dentro 3 e 6 horas após a inoculação (hpi) ou antes de 17 hpi (LEBEDA et al. 2002; MIESLEROVÁ et al. 2004; BEDENDO, 2018). Os apressórios, ao penetrarem diretamente nas células epidérmicas, desenvolvem haustórios, permitindo ao fungo a absorção de elementos necessários para o seu crescimento, sem matar as células. Dentro de 7 a 10 dias após a infecção, surgem os conidióforos curtos na superfície da folha e a produção dos conídios (KISS et al., 2001; BEDENDO, 2018).

***Golovinomyces lycopersici* (Cooke & Masee) L. Kiss**

O fungo *Golovinomyces lycopersici* (anteriormente descrito como *Oidium lycopersici*) teve seu primeiro registro de ocorrência na Austrália em 1888 (LEBEDA; MIESLEROVA, 2000). Esta espécie já foi descrita causando doença em batata (*S. tuberosum*) e berinjela (*S. melongena*) (WHIPPS et al., 1998). Esta espécie produz colônias brancas pulverulentas, predominantemente adaxiais no tecido foliar, podendo afetar toda a parte aérea da planta, com exceção dos frutos. Nas superfícies afetadas produz micélio banco esparsos com hifas retas. Conidióforo consistindo em uma única célula longa medindo de 95–180 µm contendo conídios produzidos em cadeias. A presença de conídios catenulados (cadeias de 3–5 conídios) é a principal critério morfológico para separação da espécie *E. neolycopersici*. Os conídios são desprovidos de corpos de fibrosina, apresentando formatos variando de elípticos a cilíndricos com dimensões variando de 14–16 µm; 25–45 µm. Tubos germinativos clavados emergem do meio e das extremidades dos conídios. Os apressórios dessa espécie são majoritariamente em forma de mamilo (LEBEDA; MIESLEROVA, 2000; KISS et al., 2001).

***Leveillula taurica* (Lév.) Arn. (= *Oidiopsis haplophylli* Rulamort = *Oidiopsis sicula* Scalia = *Oidiopsis taurica* Salmon)**

Leveillula taurica (fase sexuada) pertence ao filo Ascomycota, ordem Erysiphales e família Erysiphaceae (PALTI, 1988). *Leveillula taurica* é um parasita obrigatório, que apresenta micélio endofítico e epifítico, que infecta uma ampla gama de hospedeiros, incluindo a família das Solanáceas, causando doença principalmente no tomateiro e em espécies do gênero *Capsicum*. Ainda não há relatos da forma perfeita do patógeno no Brasil

(PALTI, 1988; JONES et al., 1991; CAFÉ-FILHO et al., 2001). É um fungo, que embora encontrado em zonas quentes e secas, é amplamente distribuído no mundo, sendo relatado em mais de 750 espécies de plantas, tendo sua dinâmica fortemente dependente das condições ambientais (PALTI, 1988; LAGE, 2019). No Brasil, o primeiro registro formal do oídio abaxial do tomateiro foi feito no Estado de São Paulo (KUROZAWA; UENO, 1987). Acredita-se que o patógeno tenha sido introduzido no país por meio de plantas ornamentais importadas, uma vez que não há relatos de sua transmissão via semente (REIS et al., 2005). Essa espécie causa sintomas nas folhas, apresentando lesões amarelas de formato eventualmente angulares na face adaxial e crescimento pulverulento branco ou acinzentado na face abaxial destas lesões, que constitui as estruturas do fungo. Essas a depender da severidade da doença e condições ambientais não são facilmente observadas. Com o tempo, as áreas afetadas transformam-se em lesões necróticas. Em ataques muito severos, as lesões podem coalescer, podendo ocasionar seca e/ou senescência prematura das folhas (STADNIK, 2001; REIS et al. 2005; REIS; LOPES, 2012).

O fungo produz micélio subepidérmico, atacando o mesofilo foliar. Os conidióforos são longos, hialinos, alguns subdivididos em três ramos, que emergem principalmente dos estômatos na face abaxial das folhas. Os conídios, também hialinos, medem cerca 40–80 μm \times 12–16 μm e são produzidos terminalmente com dois formatos: piriformes (primários) ou lanceolados com a ponta aguda; e cilíndricos (secundários) elipsoides com a ponta arredondada. A forma sexuada, onde é produzido um casmotécio medindo 140-250 μm em diâmetro, raramente é observada na natureza (REIS et al., 2005; BEDENDO, 2018).

A dispersão dos conídios do fitopatógeno em campo se dá principalmente pelo vento, e manejo da cultura, e em cultivo protegido, podem ser dispersos através de correntes de ar, e pelos tratos culturais, sendo que a penetração ocorre especialmente via estômatos. As condições de temperatura ótimas para o desenvolvimento do patógeno estão em torno de 26°C e umidade relativa de 70–80%, porém a infecção ainda pode ocorrer em temperaturas entre 10 e 33°C com umidade relativa sendo maior ou inferior. Dias quentes e secos com noites frias e úmidas favorecem o progresso da doença (CLEMENTE; BOITEUX, 2012).

Esta espécie pode causar perdas à produção que podem chegar a 31% durante a estação seca em plantações em campo aberto, com umidade relativa entre 50 e 70% e temperaturas entre 20 e 25 °C (JONES; THOMSON, 1987; PALTI, 1988; GUZMÁN-PLAZOLA et al., 2003), onde o sistema de irrigação é via gotejamento. Em casa de vegetação (telado), as perdas podem ocorrer durante todas as safras, sendo considerada uma das doenças fúngicas

de casa de vegetação, mais importantes nas regiões produtoras do Brasil (CAFÉ-FILHO et al., 2001).

Gama de plantas hospedeiras de *E. neolycopersici* e *L. taurica*

É sabido que o oídio depende de seu hospedeiro vivo para sua sobrevivência, e nesse sentido é indispensável discutir a gama de hospedeiras desses fitopatógenos, uma vez que a evolução do oídio é influenciada direta ou indiretamente pelo ambiente, por meio dos efeitos nas plantas hospedeiras (SEIFI et al., 2014). Além do tomateiro, *E. neolycopersici* foi relatado causando doença em fumo (*Nicotiana xanthi* L.); *Petunia* sp.; Arabidopsis (*Arabidopsis thaliana* L.) (JANKOVICS et al. 2008); *Datura stramonium* L. (MIESLEROVÁ et al., 2004).

A espécie *L. taurica* é cosmopolita e apresenta uma ampla gama de hospedeiras, incluindo várias espécies do gênero *Capsicum* (KUSCH et al., 2020; REIS et al., 2005; SOUZA; CAFÉ-FILHO, 2003); espécies do gênero *Allium* (REIS et al., 2004a) espécies de plantas ornamentais (REIS et al., 2007); grão-de-bico (*Cicer arietinum* L.) (BORGES et al., 2023) e várias solanáceas tais como jiló (*Solanum aethiopicum* var. *gilo* L.); fumo (*Nicotiana rustica* L. e *N. tabacum* L.); berinjela (*S. melongena* L.), batata (*S. tuberosum* L.) e batata silvestre (*S. chacoense* Bitt.) (REIS et al., 2004b).

Resistência genética

A resistência é definida como a capacidade de uma planta (hospedeira) suprimir, reduzir ou retardar as injúrias e danos causados por patógenos em seus tecidos através de reações morfológicas ou bioquímicas. A resistência pode ser também caracterizada pela quantidade de genes (ex. monogênica, oligogênica e poligênica) que controlam as reações de defesa das plantas ao ataque de patógenos, podendo se expressar em diferentes níveis, não apenas 100% ou imunidade (PARLEVLIET, 1997; AGRIOS, 2005). A resistência apresenta um sistema multicomponente, onde o nível de resistência resulta da somatória das contribuições de diferentes mecanismos de resistência (PASCHOLATI; DALIO, 2018).

Diversos mecanismos estão envolvidos na resistência de plantas a doenças, sendo eles: Mecanismos passivos (pré-existentes e não ativados pela presença do patógeno), por exemplo: a cutícula (SILVA et al., 2005); parede celular (BARROS et al., 2010); pilosidade e tricomas (PARON; LARA, 2005), entre outros (AGRIOS, 2005). Mecanismos ativos (modificações acionadas no tecido vegetal em resposta ao ataque do patógeno) por exemplo: A resposta hipersensível (HR) que é qualquer modificação no tecido do hospedeiro, induzida pelo patógeno, podendo ocasionar necrose local, impedindo o acesso do patógeno às células vizinhas

e limitando a infecção. A HR ocorre, geralmente, quando uma molécula do hospedeiro reconhece uma molécula específica do patógeno (HEATH, 2000; DICKMAN; FLUHR, 2013).

Van der Plank (1966), classificou a resistência do hospedeiro em dois tipos básicos: vertical e horizontal. Na resistência vertical, as variedades do hospedeiro interagem de forma específica com as raças/variantes do patógeno, sendo efetiva contra uma variante, mas ineficiente contra outras. Esta resistência é majoritariamente monogênica ou oligogênica, tendo como expressão a HR, sendo conferida pelos genes-R da hospedeira. A resistência vertical pode ser superada por uma mudança de raça. A resistência vertical reduz o inoculo inicial a partir do qual a epidemia começa (BURBANO-FIGUEROA, 2020).

Na resistência horizontal a interação ocorre entre as raças do patógeno e o hospedeiro e não é específica, atuando contra todas as raças do fitopatógeno, podendo ser mais expressiva para algumas e menos para outras. Esta resistência é poligênica, raramente causa imunidade na planta, se expressando de forma quantitativa, reduzindo o progresso da doença (BURBANO-FIGUEROA, 2020).

Espécies selvagens de tomateiro utilizadas no melhoramento

O germoplasma do tomateiro cultivado possui baixa variação genética, o que é indesejável para o melhoramento genético. Por outro lado, as espécies silvestres de tomateiro, possuem alta variabilidade genética, se constituindo em fontes promissoras para o melhoramento de características economicamente importantes. Muitos estudos têm sido realizados utilizando essas espécies, principalmente no que diz respeito a busca de novas fontes de resistência a doenças de plantas (BAI et al., 2003; GRANDILLO et al., 2011; LI et al., 2011).

O gênero *Solanum* (sect. *Lycopersicon*) consiste em 13 espécies estreitamente relacionadas e intercruzáveis, embora com vários graus de dificuldade, sendo elas: o tomateiro cultivado, *Solanum lycopersicum* (anteriormente *Lycopersicon esculentum*) que inclui o tomateiro semidomesticado do tipo cereja (*S. lycopersicum* var. *cerasiforme*); bem como formas selvagens incluindo *S. arcanum*; *S. cheesmaniae*; *S. galapagense*; *S. chilense*; *S. chmielewskii*; *S. neorickii*; *S. corneliomulleri*; *S. habrochaites*; *S. huaylasense*; *S. pennellii*; *S. peruvianum* e *S. pimpinellifolium* (GRANDILLO et al., 2011). Todas as espécies são diploides ($2n = 2x = 24$), intimamente relacionadas e, até certo ponto, intercruzáveis. Além disso, são adaptadas a uma grande variedade de condições ambientais, correspondendo a uma gama de variações em termos de características ecológicas, botânicas e reprodutivas (**Tabela 2**). Numerosos genes de resistência a doenças são derivados dessas espécies que constituem o foco da triagem no que diz respeito à resistência ao oídio do tomateiro, com o objetivo de reduzir os

prejuízos, incorporando cultivares de elite ao mercado (GRANDILLO et al., 2011; CLEMENTE; BOITEUX, 2012; FONSECA; BOITEUX, 2021; REIS et al., 2021).

Fontes de resistência aos oídios do tomateiro

Foram identificadas, em um subgrupo de espécies silvestres de *Solanum* (sect. *Lycopersicon*) regiões genômicas e genes que conferem resistência ao oídio do tomateiro, são eles: Gene *Ol-1*, que foi identificado na espécie selvagem *S. habrochaites* G1.1560, mapeado no braço longo do cromossomo 6 do tomate. Gene *ol-2* é um gene de resistência recessivo que foi encontrado em *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* LA1230 (tomate cereja), localizado no cromossomo 4. A clonagem desse gene revelou que ele é um homólogo do gene *Mlo* da cevada, conferindo resistência monogênica e apresentando como mecanismo de defesa a formação de papila (**Figura 3A**) (BAI et al., 2008). Gene *Ol-3*, que é uma introgressão de *S. habrochaites* G1.1290, está localizado na mesma região cromossômica que *Ol-1*. Há evidências que *Ol-1* e *Ol-3* são variantes alélicas do mesmo gene. Gene *Ol-4*, que tem origem na espécie selvagem *S. peruvianum* LA2172, estando localizado no braço curto do cromossomo, apresenta HR como mecanismo de defesa (**Figura 3B**). O gene *Ol-5* foi introgridido de *S. habrochaites* PI 247087, este gene está intimamente ligado a *Ol-1* e *Ol-3* no braço longo do cromossomo 6. E o Gene *Ol-6*, que foi encontrado em uma linha de reprodução, não tendo sido encontrada sua origem, e foi mapeado na mesma posição que *Ol-4*. Estudos indicam que *Ol-4* e *Ol-6* sejam variantes alélicas do gene *Mi-1.2*, isto se evidenciou, quando ao se silenciar esse gene (que confere resistência a nematoides do gênero *Meloidogyne*) a resistência ao fungo *E. neolycopersici* foi comprometida (FAINO et al., 2012) (**Figura 4**). Os genes (*Ol-1*, *Ol-3* até *Ol-6*), são dominantes e apresentam como mecanismo de defesa uma resposta de hipersensibilidade (HR) (BAI et al., 2005; LI et al., 2007). As regiões *Ol-qt11*, *Ol-qt12* e *Ol-qt13* são loci de resistência quantitativa (QRLs), mapeados em *S. neorickii* G1.1601 e apresentam uma resistência de caráter poligênico apresentando como mecanismos de defesa tanto HR quanto a formação de papila. O QTL *Ol-qt11* foi mapeado na mesma região do gene *Ol-1* no cromossomo 6, enquanto os QTLs *Ol-qt12* e *Ol-qt13* que foram mapeados no cromossomo 12, próximos ao gene *Lv*, que também está localizado no cromossomo 12, e confere resistência dominante contra *Leveillula taurica* (espécie causadora do oídio abaxial) (CHUNWONGSE et al., 1994; BAI et al., 2003; LI et al., 2011) (**Tabela 3**). Além desses fatores de resistência, Nonomura et al. (2009), observaram que os exsudatos de tricomas de *S. pennellii* apresentam atividade antifúngica contra *E. neolycopersici*, inibindo completamente a germinação dos conídios.

Neste contexto, a presente dissertação teve como objetivo identificar e caracterizar morfológica e molecularmente isolados de patógenos indutores de oídio do tomateiro no Brasil e avaliar a reação de acessos do gênero *Solanum* (secção *Lycopersicon*) a isolados classificados como *E. neolycopersici*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGRIOS, G. N. **Plant Pathology**. Amsterdam: Elsevier Academic Press, 2005, ed. 5, 922 p.
- AGROFIT, Sistema de Agrotóxicos Fitossanitários. Disponível em: https://agrofit.agricultura.gov.br/agrofit_cons/principal_agrofit_cons. Acesso em: 13 de março de 2023.
- ALVARENGA, M. A. R. **Tomate: produção em campo, em casa-de-vegetação e em hidroponia**. Lavras: Editora UFLA, 2013, 455 p.
- AMORIM, L. PASCHOLATI, S. F., Ciclo das relações Patógeno-Hospedeiro, In: AMORIM, L.; REZENDE, J.A.M.; BERGAMIN FILHO, A. (ed.). **Manual de Fitopatologia. Princípios e conceitos**. 5. ed. São Paulo: Agronômica Ceres, 2018. v.1, 62–63 p.
- ANUÁRIO BRASILEIRO DE HORTI&FRUTI 2022 / Benno Bernardo Kist. Editora Gazeta, Santa Cruz, p.50–53, 2022.
- BAI, Y. The genetics and mechanisms of resistance to tomato powdery mildew (*Oidium neolycopersici*) in *Lycopersicon* species. **Wageningen University and Research**, 2004.
- BAI, Y., HUANG, C.-C., VAN DER HULST, R., MEIJER-DEKENS, F., BONNEMA, G., & LINDHOUT, P. QTLs for tomato powdery mildew resistance (*Oidium lycopersici*) in *Lycopersicon parviflorum* G1. 1601 co-localize with two qualitative powdery mildew resistance genes. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v. 16, p. 169–176. 2003.
- BAI, Y., PAVAN, S., ZHENG, Z., ZAPPEL, N. F., REINSTÄDLER, A., LOTTI, C., ET AL. Naturally occurring broad-spectrum powdery mildew resistance in a Central American tomato accession is caused by loss of *mlo* function. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, v. 21, p. 30–39, 2008.
- BAI, Y.; LINDHOUT, P. Domestication and breeding of tomatoes: what have we gained and what can we gain in the future? **Annals of Botany**, v. 100, p. 1085–1094, 2007.

- BAPTISTA, M. J.; MAROUELLI, W. A.; VILELA, F.; Influência dos sistemas de irrigação por aspersão e gotejamento na ocorrência de oídio em tomateiro cultivado em sistema orgânico de produção, **Revista Brasileira de Agroecologia**, Curitiba, v. 4, p. 189–193, 2009.
- BARROS, F. C.; SAGATA, E.; FERREIRA, L. D. C.; JULIATTI, F. C. Induction of resistance in plants against phytopathogens. **Bioscience Journal**, v. 26, p. 231–239, 2010.
- BEDENDO, I. P. Oídios In: AMORIM, L.; REZENDE, J.A.M.; BERGAMIN FILHO, A. (ed.). **Manual de Fitopatologia. Princípios e conceitos**. 5ª ed. São Paulo: Agronômica Ceres, 2018. v.1, p. 351–354.
- BHUNJUN, C. S., PHILLIPS, A. J., JAYAWARDENA, R. S., PROMPUTTHA, I., & HYDE, K. D. Importance of molecular data to identify fungal plant pathogens and guidelines for pathogenicity testing based on Koch's Postulates. **Pathogens**, v.10, p. 1096, 2021.
- BORGES, R. C., SANTOS, M. D., VELOSO, J. S., FONSECA, M. E. N., BOITEUX, L. S., NASCIMENTO, W. M., & REIS, A. (2023). *Leveillula taurica* causing powdery mildew of chickpea in Brazil. **Journal of Phytopathology**, v.171, p. 63–66, 2023.
- BRUNT, A. A. Tomato mosaic virus. **The Plant Viruses: The Rod-Shaped Plant Viruses**, p. 181–204. 1986.
- BURBANO-FIGUEROA, O. Resistencia de plantas a patógenos: Una revisión sobre los conceptos de resistencia vertical y horizontal. **Revista Argentina de Microbiología**, v. 52, n. 3, p. 245–255, 2020.
- CAFÉ-FILHO, A. C.; COELHO, M. V. S.; SOUZA, V. L. Oídios de hortaliças. In: STADNIK, M. J.; RIVERA M. C. (Ed.). **Oídios**. Jaguariúna: Embrapa Meio Ambiente, p. 285–302. 2001.
- CHUNWONGSE, J.; BUNN, T.B.; CROSSMAN, C.; JIANG, J.; TANKSLEY, SD. Chromosomal localization and molecular-marker tagging of the powdery mildew resistance gene (*Lv*) in tomato. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 89, p. 76–79, 1994.
- CLEMENTE, F. M. V. T.; BOITEUX, L.S. **Produção de tomate para processamento industrial**, Embrapa, Brasília, DF, 2012. p 31–49 p.
- COMPANHIA NACIONAL DE ABASTECIMENTO (CONAB) **Compêndio de estudos Conab, Tomate: Análise dos Indicadores da Produção e Comercialização no Mercado Mundial, Brasileiro e Catarinense**. Brasília. 2019. p. 21.

CROUS, P. W.; ROSSMAN, A. Y.; AIME, M. C.; ALLEN, W. C.; BURGESS, T.; GROENEWALD, J. Z.; CASTLEBURY, L. A. Names of phytopathogenic fungi: A practical guide. **Phytopathology**, v.111(9), p.1500–1508, 2021.

DICKMAN, M. B.; FLUHR, R. Centrality of host cell death in plant-microbe interactions. **Annual Review of Phytopathology**, v. 51, p. 543–570, 2013.

DÍEZ, M. J.; NUEZ, F. Tomato. In: PROHENS, J., NUEZ, F. (eds) **Legumes II. Handbook of Plant Breeding**, New York, Springer, 2008, v. 2. 249–323 p.

FAINO, L.; AZIZINIA, S.; HASSANZADEH, B. H.; VERZAUX, E.; ERCOLANO, M. R.; VISSER, R. G. F.; BAI, Y. Fine mapping of two major QTLs conferring resistance to powdery mildew in tomato, **Euphytica**, v.184, p. 223–234, 2012.

FILGUEIRA, F. A. R. **Novo manual de olericultura: Agrotecnologia moderna na produção e comercialização de hortaliças**. Universidade Federal de Viçosa, 3rd ed. rev. ampl. Viçosa, 2013. 421 p.

FLETCHER, J. T.; SMEWIN, BELINDA J.; COOK, R. T. A. Tomato powdery mildew. **Plant Pathology**, v. 37, n. 4, p. 594–598, 1988.

FONSECA, M.E.N.; BOITEUX, L.S. Biotecnologia no melhoramento genético de plantas para resistência a patógenos: Exemplos da aplicação de sistemas de seleção assistida por marcadores moleculares (SAM) no tomateiro. In: RIOS JA; ALMEIDA LC; SOUZA EB. (Org.). **Resistência de plantas a patógenos**. 1st Ed., Recife: Universidade Federal Rural de Pernambuco, 2021, v. 1, p. 121–167.

FAO (Food and Agriculture Organization) **Crops**. 2021. Disponível em: <https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL/visualize>. Acesso em: 27 de dezembro de 2022.

FAO (Food and Agriculture Organization) 2022. Disponível em: <https://www.fao.org/land-water/databases-and-software/crop-information/tomato/en/>. Acesso em: 6 de novembro de 2022.

GLAWE, D. A. The powdery mildews: A review of the world's most familiar (yet poorly known) plant pathogens. **Annual Review of Phytopathology**, 46, 27–51, 2008.

GRANDILLO, S.; CHETELAT, R.; KNAPP, S.; SPOONER, D.; PERALTA, I.; CAMMARERI, M.; PÉREZ, O.; TERMOLINO, P.; TRIPODI, P.; CHIUSANO, M. L.; ERCOLANO, M. R.; FRUSCIANTE, L.; MONTI, L.; PIGNONE, D. *Solanum* sect.

Lycopersicon. **Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources: Vegetables**, p. 129–215, 2011.

GUZMAN-PLAZOLA, R. A.; DAVIS, R. M.; MAROIS, J. J. Effects of relative humidity and high temperature on spore germination and development of tomato powdery mildew (*Leveillula taurica*). **Crop Protection**, v. 22, n. 10, p. 1157–1168, 2003.

HEATH, M.C. Hypersensitive response-related death. In: LAM, E., FUKUDA, H., GREENBERG, J. (eds) **Programmed Cell Death in Higher Plants**. 2000, Springer, Dordrecht.

HSIAO, H. Y.; ARIYAWANSA, H. A.; HSU, C. C.; WANG, C. J.; SHEN, Y. M. New records of powdery mildews from Taiwan: *Erysiphe ipomoeae* comb. nov., *E. aff. betae* on buckwheat, and *E. neolycopersici* comb. nov. on *Cardiospermum halicacabum*. **Diversity**, v.14, p. 204, 2022.

IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística), Indicadores IBGE: Levantamento Sistemático da Produção Agrícola, Estatística da Produção Agrícola. Disponível em: <<https://www.ibge.gov.br/explica/producao-agropecuaria/tomate/br>> Acesso em 27 de dezembro de 2022).

JANKOVICS, T.; BAI, Y.; KOVÁCS, G. M.; BARDIN, M.; NICOT, P. C.; TOYODA, H.; MATSUDA, Y.; NIKS, R. E.; KISS, L. *Oidium neolycopersici*: intraspecific variability inferred from amplified fragment length polymorphism analysis and relationship with closely related powdery mildew fungi infecting various plant species. **Phytopathology**, v. 98, p. 529–540, 2008.

JANSA, J.; MOZAFAR, A.; BANKE, S.; MCDONALD, B. A.; FROSSARD, E. Intra- and intersporal diversity of ITS rDNA sequences in *Glomus* intraradices assessed by cloning and sequencing, and by SSCP analysis. **Mycological Research**, v. 106, p. 670–681, 2002.

JONES, H.; WHIPPS, J. M.; GURR, S. J. Pathogen profile the tomato powdery mildew fungus *Oidium neolycopersici*. **Molecular Plant Pathology**, v. 2, p.303–309, 2001

JONES, J. B.; JONES, J. P.; STALL, R. E.; ZITTER, T. A. Compendium of tomato diseases. **APS Press**, St. Paul 73 p. 1991

JONES, W. B.; THOMSON, S. V. Source of inoculum, yield, and quality of tomato as affected by *Leveillula taurica*. **Plant Disease**, v.71, p. 266–268, 1987.

JORGE, TS; QUEIROZ, LN; LIMA, MF; FONSECA, MEN; FONTES, MG; PEREIRA-CARVALHO, RC; KITAJIMA, EW; ARAGÃO, FJL; BOITEUX, LS. Classical and biotechnological breeding of tomato, *Capsicum*, and lettuce for resistance to orthotospoviruses in Brazil. In: SILVA HR; ALMEIDA LC, RIOS JA, MICHEREFF SJ. (Org.). **Manejo de doenças de plantas: Controle genético, químico e biológico, nas perspectivas acadêmica e empresarial**. 1ª ed. Recife-PE: Universidade Federal Rural de Pernambuco, v. 1, p. 7–26. 2023. Promoção

KASHIMOTO, K.; MATSUDA, Y.; MATSUTANI, K.; SAMESHIMA, T.; KAKUTANI, K.; NONOMURA, T.; OKADA, K.; KUSAKARI S.; NAKATA, K.; TAKAMATSU, TOYODA, S. Morphological and molecular characterization for a Japanese isolate of tomato powdery mildew *Oidium neolycopersici* and its host range. **Journal of General Plant Pathology**, v.69, p.176–185, 2003.

KISS, L.; COOK, R.T.A.; SAENZ, G.S.; CUNNINGTON, J.H.; TAKAMATSU, S.; PASCOE, I.; BARDIN, M.; NICOT, P.C.; SATO, Y.; ROSSMAN, A.Y. Identification of two powdery mildew fungi, *Oidium neolycopersici* sp. nov. and *O. lycopersici*, infecting tomato in different parts of the world. **Mycological Research**, v. 105, p. 684–697, 2001.

KISS, L.; COOK, R. T. A.; SAENZ, G. S.; CUNNINGTON, J. H.; TAKAMATSU, S.; PASCOE, I.; BARDIN, M.; NICOT, F. C.; SATO, Y.; ROSSMAN, A. Y. Identification of two powdery mildew fungi, *Oidium neolycopersici* sp. nov. and *O. lycopersici*, infecting tomato in different parts of the world. **Mycological Research**, v. 105, p. 684–697, 2001.

KNAPP, S.; PERALTA, I. The tomato (*Solanum lycopersicum* L., Solanaceae) and its botanical relatives. In: The tomato genome. **Springer**, Berlin, Heidelberg, p. 7–21, 2016.

KNAPP, S. Tobacco to tomatoes: a phylogenetic perspective on fruit diversity in the Solanaceae. **Journal of Experimental Botany**, v. 53, n. 377, p. 2001–2022, 2002.

KUMAR, A., KUMAR, V., GULL, A., NAYIK, G.A. Tomato (*Solanum Lycopersicon*). In: NAYIK, G.A., GULL, A. (eds) **Antioxidants in Vegetables and Nuts – Properties and Health Benefits**, 2020, Springer, Singapore.

KUROZAWA, C.; UENO, B. Ocorrência de *Oidiopsis taurica* (Lev.) em tomateiro. **Summa Phytopathologica**, v.13, n.1, p.20, 1987.

KUSCH, S.; PANSTRUGA, R. *Mlo*-based resistance: An apparently universal “weapon” to defeat powdery mildew disease, **Unit of Plant Molecular Cell Biology**, v. 30 p. 179–189, 2017.

- KUSCH, S., QIAN, J., LOOS, A., KÜMMEL, F., SPANU, P. D., PANSTRUGA, R. Long-term and rapid evolution in powdery mildew fungi. **Molecular Ecology**. 2023 (on-line).
- LAGE, D. A.; MAROUELLI, W. A.; CAFE-FILHO, A. C. Management of powdery mildew and behaviour of late blight under different irrigation configurations in organic tomato. **Crop Protection**, v.125, p. 104886, 2019.
- LEBEDA, A.; MIESLEROVA, B. Case study of host-pathogen interaction: Tomato (*Lycopersicon* spp.)-tomato powdery mildew (*Oidium lycopersici*). **Plant Protection Science**, v. 36, p. 156–162, 2000.
- LEBEDA, A.; MIESLEROVÁ, B.; LUHOVÁ, L.; MLÍČKOVÁ, K. Resistance mechanisms in *Lycopersicon* spp. to tomato powdery mildew (*Oidium neolycopersici*). **Plant Protection Science**, v. 38, p. 141-144, 2002.
- LI, C.W.; PEI, D. L.; WANG, W. J.; MA, Y. S; WANG, L.; WANG, F. First report of powdery mildew caused by *Oidium neolycopersici* on tomato in China, **Plant Disease**, v. 92 p. 1370, 2008.
- LIAN, Q.; HE, X.; ZHANG, B.; WANG, Y.; MA, Q. Identification and characterization of WRKY41, a gene conferring resistance to powdery mildew in wild tomato (*Solanum habrochaites*) LA1777. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 23, p.1267, 2022.
- LIN, T.; ZHU, G.; ZHANG, J.; XU X.; YU, Q.; ZHENG, Z.; ZHANG, Z.; LUN, Y.; LI, S.; WANG, X.; HUANG, Z.; LI, J.; ZHANG, C.; WANG, T.; ZHANG, Y.; WANG, A.; ZHANG, Y.; LIN, K.; LI, C.; XIONG G.; XUE, Y.; MAZZUCATO, A.; CAUSSE, M.; FEI, Z.; GIOVANNONI, J. J.; CHETELAT, R.; ZAMIR, D.; STÄDLER, T.; LI, J., YE, Z.; DU, Y.; HUANG, S. Genomic analyses provide insights into the history of tomato breeding. **Nature Genetics**, v. 46, p. 1220–1226, 2014.
- LLORENS, E.; AGUSTÍ-BRISACH, C.; GONZÁLEZ-HERNÁNDEZ, A. I.; TRONCHO, P.; VICEDO, B.; YUSTE, T.; ORERO, M.; LEDÓ, C.; GARCÍA-AGUSTÍN, P.; LAPEÑA, L. Bioassimilable sulphur provides effective control of *Oidium neolycopersici* in tomato, enhancing the plant immune system. **Pest Management Science**, v.73, p.1017–1023, 2017.
- LOPES, C. A. **Doenças do tomateiro**, Embrapa, Brasília–DF, 2021. p. 210
- LOPES, C. A., BOITEUX, L. S., ESCHEMBACK, V. Eficácia relativa de porta-enxertos comerciais de tomateiro no controle da murcha-bacteriana. **Horticultura Brasileira**, v. 33, p.125–130, 2015.

- LOPES, C. A.; ÁVILA, A. C. (Ed.). **Doenças do Tomateiro**. EMBRAPA Hortaliças, Brasília-DF, 2005. p.17–51.
- MARIM, B. G.; SILVA, D. J. H.; GUIMARÃES, M. A.; BELFORT, G. Sistemas de tutoramento e condução do tomateiro visando produção de frutos para consumo in natura. **Horticultura Brasileira**, v. 23, n.4, p. 951–955, 2005.
- MICHAELSEN, A.; PINZARI, F.; RIPKA, K.; LUBITZ, W.; PINAR, G. Application of molecular techniques for identification of fungal communities colonizing paper material, **International Biodeterioration & Biodegradation**, v. 5, p. 133–141, 2006.
- MIESLEROVÁ, B.; LEBEDA, A.; KENNEDY, R. Variation in *Oidium neolycopersici* development on host and non-host plant species and their tissue defence responses. **Annals of Applied Biology**, v. 144, n. 2, p. 237–248, 2004.
- MONFORTE, A. J.; DIAZ, A.; CAÑO-DELGADO, A.; VAN DER KNAAP, E. The genetic basis of fruit morphology in horticultural crops: lessons from tomato and melon. **Journal of Experimental Botany**, v.65, p. 4625–4637. 2013
- MORALES-PALACIO, M. N.; MORALES-ASTUDILLO, Á. R.; ARTILES-VALOR, A.; MILIÁN-GARCÍA, Y.; ESPINOSA-LÓPEZ, G. Caracterización fenotípica y genética de cuatro especies silvestres del género *Solanum*, sección *Lycopersicon*. **Cultivos Tropicales**, v. 37, p.109–119, 2016.
- PALTI, J. The *Leveillula* mildews. **The Botanical Review**, v. 54, p. 423–535, 1988
- PARON, M. J. F. D. O.; LARA, F. M. Relação entre tricomas foliares de genótipos de feijoeiro comum, *Phaseolus vulgaris* L. e resistência a *Diabrotica speciosa* Germar, 1824 (*Coleoptera: Chrysomelidae*). **Ciência e Agrotecnologia**, v. 29, p.894–898, 2005
- PASCHOLATTI, S. F., DALIO, R. J. D. Fisiologia do parasitismo: como os patógenos atacam as plantas. In: AMORIN, L; REZENDE, J. A. M; BERGAMIN FILHO, A. **Manual de Fitopatologia: Princípios e conceitos**. 5^a ed. São Paulo: Agronômica Ceres, 2018. Cap. 34, p. 423–424.
- PATERNOTTE, S. J. Occurrence and chemical control of powdery mildew (*Oidium* sp.) in tomatoes. **Med. Fac. Landbouwwet Rijksuniv**, v. 53, p. 657–661, 1988.
- PERALTA, I. E.; KNAPP, S.; SPOONER, D. M. Nomenclature for wild and cultivated tomatoes. **Tomato Genetics Cooperative Report**, v. 56, p. 6–12, 2006.

- PIFFANELLI, P., ZHOU, F., CASAIS C, ORME, J., JAROSCH, B., SCHAFFRATH, U.; COLLINS, N. C.; PANSTRUGA R.; SCHULZE-LEFERT, P. The barley *mlo* modulator of defense and cell death is responsive to biotic and abiotic stress stimuli. **Plant Physiology**, v. 129, p.1076–1085, 2002.
- PINHEIRO, J. B.; BOITEUX, L. S.; PEREIRA, R. B.; ALMEIDA, M. R. A.; CARNEIRO, R. M. G. **Identificação de espécies de *Meloidogyne* em tomateiro no Brasil**. Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento 102), Embrapa Hortaliças, Brasília-DF. 2014. 16 pp.
- RANC, N.; MUNOS, S.; XU, J.; LE PASLIER, M. C.; CHAUVEAU, A.; BOUNON, R.; ROLLAND, S.; BOUCHET, J.; BRUNEL, D.; CAUSSE, M. Genome-wide association mapping in tomato (*Solanum lycopersicum*) is possible using genome admixture of *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*. **G3: Genes| Genomes| Genetics**, v. 2(8), p. 853–864, 2012.
- REIS, A., BOITEUX L. S., PAZ-LIMA, M. L., SILVA, P. P.; LOPES, C. A. New hosts of *Oidiopsis haplophylli* in the Solanaceae family in Brazil. **Fitopatologia Brasileira**, v. 30, p.195–198, 2005.
- REIS, A., RIBEIRO, F. H., & MIZUBUTI, E. S. Caracterização de isolados de *Phytophthora infestans* do Distrito Federal e de Goiás. **Fitopatologia Brasileira**, v. 31, p. 270–276, 2006.
- REIS, A.; BOITEUX, L. S.; LOPES, C. A.; HENZ, G. P. *Oidiopsis haplophylli* (*Leveillula taurica*): **Um patógeno polífago e amplamente distribuído no Brasil**. Embrapa, Brasília–DF, 2005. (Comunicado Técnico, 26).
- REIS, A.; LOPES, C. A. Doenças causadas por fungos e distúrbios fisiológicos *in*: CLEMENTE, F. M. V. T.; BOITEUX, L.S. **Produção de tomate para processamento industrial**, Embrapa, Brasília, DF, 2012, 31–49 p.
- REIS, A.; LOURENÇO JR, V.; LOPES, C. A. Doenças causadas por fungos e oomicetos *in*: LOPES, C. A. **Doenças do tomateiro**, Brasília–DF, Embrapa, 2021. 25–71 p.
- REIS, L. N. A.; FONSECA, M. E. N.; RIBEIRO, S. G.; NAITO, F. Y. B.; BOITEUX, L. S.; PEREIRA-CARVALHO, R. C. Metagenomics of neotropical single-stranded DNA viruses in tomato cultivars with and without the *Ty-1* gene. **Viruses**, v. 12, p. 819, 2020.
- SAHLIN, E.; SAVAGE, G. P.; LISTER, C. E. Investigation of the antioxidant properties of tomatoes after processing. **Journal of Food Composition and Analysis**, v. 17, n. 5, p. 635–647, 2004.

- SEIFI, A.; GAO, D.; ZHENG, Z.; PAVAN, S.; FAINO, L.; VISSER, R. G. F.; WOLTERS, A. A.; BAI, Y. Genetics, and molecular mechanisms of resistance to powdery mildews in tomato (*Solanum lycopersicum*) and its wild relatives, **European Journal of Plant Pathology**, v.138, p. 641–665, 2013.
- SILVA, L. M.; ALQUINI, Y.; CAVALLET, V. J. Inter-relações entre a anatomia vegetal e a produção vegetal. **Acta Botanica Brasilica**, v. 19, p. 183–194, 2005
- STADNIK, M. J. História e taxonomia de oídios, *In*: STADNIK, M. J. & RIVERA, M. C. **Oídios**. 1. Ed, São Paulo: Embrapa Meio Ambiente, 2001. p. 3–26.
- TAKAMATSU, S. Origin and evolution of the powdery mildews (Ascomycota, Erysiphales). **Mycoscience**, v. 54, n. 1, p. 75–86, 2013.
- TAKAMATSU, S. Studies on the evolution and systematics of powdery mildew fungi. **Journal of General Plant Pathology**, v. 84, n. 6, p. 422–426, 2018.
- VAN DER PLANK, J. E. Horizontal (polygenic) and vertical (oligogenic) resistance against blight. **American Potato Journal**, v. 43, p. 43–52, 1966
- VERMUË, J. **Resistance to *Oidium neolycopersici* in modern tomato cultivars is not only mediated by *Ol-1* to *Ol-6***. MSc Thesis in Plant Sciences, 2018. Wageningen University & Research, Netherlands.
- WEBSTER, J.; WEBER, R. W. S. Introduction to Fungi, **Cambridge University Press**, New York, 2007, 390 p.
- WHIPPS, J. M., BUDGE, S. P.; FENLON, J. S. Characteristics and host range of tomato powdery mildew. **Plant Pathology**, v. 47, p. 36–48, 1998.

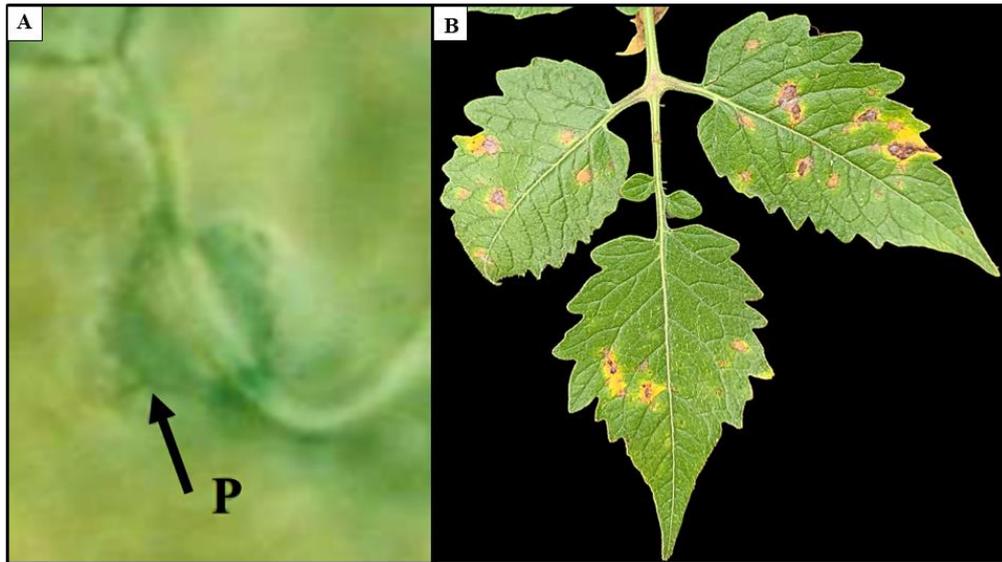


Figura 3 – Reações de espécies de *Solanum* (*Lycopersicon*) resistentes ao fungo *Erysiphe neolycopersici*. **(A)** Formação de papilas (indicada como P) em *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*, abaixo do apressório de *E. neolycopersici* (Foto: BAI, 2004); **(B)** *S. habrochaites* apresentando reação hipersensível (HR) à infecção de *E. neolycopersici* (Foto: Stéfani dos Santos Leite).

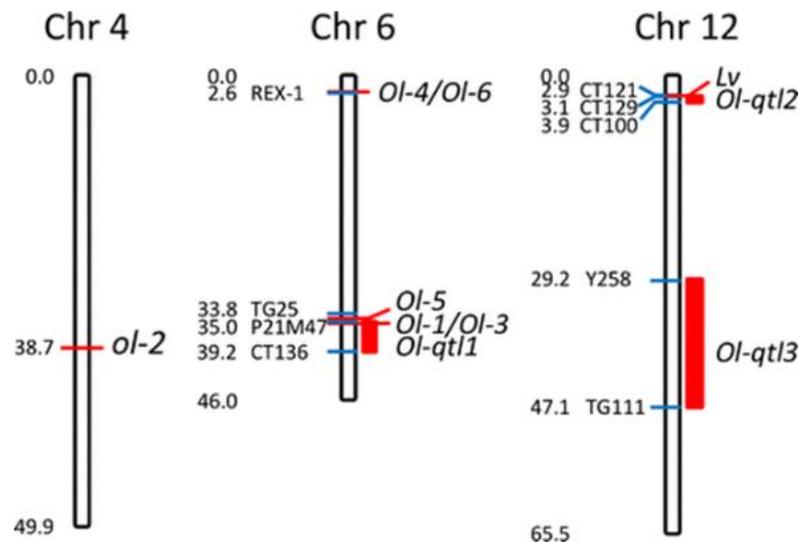


Figura 4 – Mapa físico com base na sequência do genoma do tomate Heinz SL2.40, dos cromossomos 4, 6 e 12 do tomate. Linhas azuis = posições dos marcadores e genes de resistência ao oídio; Linhas e caixas vermelhas = regiões QTL (SEIFI et al., 2013).

Tabela 1 – Principais espécies causadoras de oídio do tomateiro.

Espécie	1º relato	Fase sexuada	Conidióforos	Conídios	Miscélio	Tubo germinativo	Apressórios	Gama de Hospedeiras	Principais Sintomas
<i>Golovinomyces lycopersici</i> (Cooke & Massee) L. Kiss	Austrália	Não relatada	Hialinos; eretos (95 × 180 µm)	Elípticos a cilíndricos, sem corpos de fibrosina, catenulados. (14 × 45 µm)	Banco, esparso	Clavado, emergindo do meio e extremidade dos conídios	Forma de mamilo	<i>S. lycopersicum</i> ; <i>S. tuberosum</i> ; <i>S. melongena</i> .	Lesões pulverulentas brancas subretudo na face adaxial das folhas.
<i>Erysiphe neolycopersici</i> (L. Kiss) H.Y. Hsiao & Y.M. Shen	Europa Ocidental	Não relatada	Hialinos; curtos; eretos.	Elipsoidal, sem corpos de fibrosina, isolados raramente em pseudo-cadeias curtas. (30 × 15 µm)	Hialino, fino	Liso, emergindo do meio e extremidade dos conídios	Lobados e multilobados, opostos ou dispersos	<i>S. capsicoides</i> , <i>S. jamaicense</i> , <i>S. laciniatum</i> , <i>S. lycopersicoides</i> ; <i>S. sysimbriifolium</i> ; <i>S. ptycanthum</i> ; <i>Physalis pubescens</i>	Lesões pulverulentas brancas subretudo na face adaxial das folhas.
<i>Leveillula taurica</i> (Lév.) Arn.	Ásia central e ocidental e na região do Mediterrâneo	<i>Leveillula taurica</i> ; casnotécio (140–250 µm)	Longos, hialinos, alguns subdivididos em três ramos	Dois formatos: piriformes (primários) elipsoides (secundários). Produzidos terminalmente (40–80 µm × 12–16 µm).	Subepidérmico, atacando o mesófilo foliar	Curto, emergindo das extremidades dos conídios	Multilobados	<i>S. lycopersicum</i> ; <i>S. tuberosum</i> ; <i>S. melongena</i> ; <i>S. gilo</i> ; <i>N. tabacum</i> ; <i>S. chacoense</i> ; Gênero <i>Capsicum</i> ; Gênero <i>Allium</i> ; <i>Cicer arietinum</i>	Lesões amarelas na face adaxial e crescimento pulverulento branco ou cinza na face abaxial das lesões

Tabela 2 – Principais características ecológicas, botânicas e reprodutivas das espécies de tomateiros selvagens ou silvestres (*Solanum* sect. *Lycopersicon*). (GRANDILLO et al., 2011).

Espécies	Locais de ocorrência natural	Habitat	Sistema reprodutivo	Compatibilidade	Características morfológicas distintas
<i>S. lycopersicum</i> “ <i>cerasiforme</i> ”	Distribuído em todo o mundo nos trópicos e sub-trópicos, talvez nativo da região andina (perto do nível do mar - 2.400 m)	Geralmente locais mésicos, muitas vezes selvagens ou de ervas daninhas	SC – Autógama	BC	Plantas semi-eretas em expansão; frutas vermelhas, 1.5-2.5 cm
<i>S. cheesmaniae</i>	Endêmica das Ilhas Galápagos (nível do mar – 1.500 m)	Encostas áridas e rochosas, prefere locais sombreados e mais frios	SC – Autógama	BC	Plantas semi-eretas para espalhadas, flores muito pequeno, pálido; fruta roxa, amarelo esverdeado ou laranja, 0,5-1,5 cm
<i>S. galapagense</i>	Endêmico às Ilhas Galápagos (nível do mar – 650 m)	Afloramentos e encostas áridos e rochosos, às vezes perto da costa	SC – Autógama	BC	Plantas eretas; folhas altamente subdivididas; entrenós curtos; flores pequenas, pálidas, frutas laranja (0,5–1 cm)
<i>S. pimpinellifolium</i>	Terras baixas do Equador e costa do Peru (Nível do mar – 500 m)	Lugares áridos e arenosos, muitas vezes perto de fontes de água ou nas bordas de campos agrícolas	SC – Facultativo	BC	Plantas semi-eretas a extensas, flores pequenas a grandes; fruta vermelha (0,5–1 cm)
<i>S. chmielewskii</i>	Vales inter-andinos do centro e sul do Peru (1.600 – 3.100 m)	Encostas rochosas e bem úmidas, bem drenadas	SC – Facultativo	UI	Planta espalhada ou arrastada; flores pequenas, pálidas; fruta verde (1-1,5 cm)
<i>S. neorickii</i>	Vales inter-andinos de Cusco ao centro do Equador (1.500 – 2.500 m)	Encostas rochosas e bem úmidas, bem drenadas	SC – Autógama	UI	Plantas espalhadas ou arrastadas; flores minúsculas, pálidas; fruta verde; sementes minúsculas
<i>S. arcanum</i>	Norte do Peru, vales costeiros e inter-andinos, bacia hidrográfica média do rio Marañón (500 – 3.000 m)	Encostas rochosas variadas, mas geralmente secas	Principalmente SI, raramente SC – facultativo	UI, EL	Plantas eretas a prostradas, número reduzido de folíolos; flores principalmente tubos de antera retos e inflorescências não divididas; fruta verde-esbranquiçada com faixa escura
<i>S. chilense</i>	Sul do Peru, norte do Chile (50 – 3.500 m)	Muito árido e às vezes salina, encostas rochosas	SI	UI, EL	Plantas eretas; folhas finamente pubescentes; anteras retas; composto de inflorescências; pedúnculos longos; fruta verde-arroxeadas

<i>S. peruvianum</i>	Principalmente costa centro/sul do Peru e norte do Chile (nível do mar – 2.500 m)	Áreas secas áridas, arenosas ou rochosas, às vezes perto de campos agrícolas	Principalmente SI, raramente SC – facultativo	UI, EL	Plantas rasteiras; anteras dobradas; inflorescência simples; fruta verde-arroxeadada
<i>S. corneliomulleri</i>	Andes Ocidentais do centro/sul do Peru (1.000 – 3.000 m)	Encostas rochosas ou arenosas	SI	UI, EL	Ereto a decumbente; folhas pubescentes glandulares; fruta verde-arroxeadada
<i>S. huaylasense</i>	Limitado a Callejon de Huaylas e Rio Fortaleza, Peru (1.000 – 2.900 m)	Encostas rochosas e lugares de resíduos	SI	UI, EL	Espalhando, anteras retas, composto de inflorescência; fruta verde-arroxeadado.
<i>S. habrochaites</i>	Noroeste e oeste do centro do Peru, oeste e sul do Equador (40 – 3.300 m)	Declives variados, mas geralmente mésicos ou margens de riachos	Principalmente SI, alguns SC – facultativo	UI	Arbustos ou trepadeiras em expansão; densamente pubescente; flores grandes; anteras retas; verde fruto com listra escura, com pelos.
<i>S. pennellii</i>	Vales costeiros de centro a sul Peru (nível do mar – 1.920 m)	Lages muito áridas, arenosas ou rochosas	Principalmente SI, alguns SC – facultativo	UI	Arbusto espalhado; 2 folhas por simpósio; folhetos largos, redondos; folhagem pegajosa; anteras poricidas; pedicelo geralmente articulado na base.

SC= auto-compatível; SI = auto-incompatível; autógama = autopolinização; alógama= cruzamento; facultativo = pode autopolinizar ou cruzar; BC = bilateralmente compatível (ou seja, sem barreira em qualquer direção); UI = incompatibilidade unilateral (cruzamentos bem-sucedidos apenas quando o tomateiro cultivado é usado como progenitor feminino); EL = letalidade do embrião (geralmente pode ser superada pela cultura do embrião).

Tabela 3 – Descrição dos genes da série *Ol*, do gene *Lv* e de regiões contendo fatores do tipo QTL (*Quantitative trait loci*) que conferem resistência aos oídios (*Erysiphe neolycopersici* e *Leveillula taurica*) em espécies de tomateiro do gênero *Solanum* (*Lycopersicon*) (BAI et al., 2003, 2008; SEIFI et al., 2013; VERMUE, 2018).

Gene/locus	Origem	Localização genômica	Base genética	Mecanismo de defesa
<i>Ol-1</i>	<i>S. habrochaites</i> G1.1560	Braço longo/Cromossomo 6	Dominante	HR
<i>Ol-3</i>	<i>S. habrochaites</i> G1.1290	Braço longo/ Cromossomo 6	Dominante	HR
<i>Ol-5</i>	<i>S. habrochaites</i> PI247087	Braço longo/ Cromossomo 6	Dominante	HR
<i>ol-2</i>	<i>S. lycopersicum</i> var. <i>cerasiforme</i> LA1230	Cromossomo 4	Recessivo	Formação de papila
<i>Ol-4</i>	<i>S. peruvianum</i> LA2172	Braço curto/ Cromossomo 6	Dominante	HR
<i>Ol-6</i>	Desconhecida	Braço curto/ Cromossomo 6	Dominante	HR
<i>Lv</i>	<i>S. chilense</i>	Cromossomo 12	Dominante	Desconhecido
<i>Ol-qt11</i>	<i>S. neorickii</i> G1.1601	Cromossomo 6	QTL	HR e formação de papila
<i>Ol-qt12</i>	<i>S. neorickii</i> G1.1602	Cromossomo 12	QTL	HR e formação de papila
<i>Ol-qt13</i>	<i>S. neorickii</i> G1.1603	Cromossomo 12	QTL	HR e formação de papila

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18

CAPÍTULO II

Oídio adaxial do tomateiro no Brasil: Agentes causais, distribuição geográfica, novas hospedeiras e rede de haplótipos para a região rDNA ITS

Formatado para – Journal of Applied Microbiology

19 **Oídio adaxial do tomateiro no Brasil: Agentes causais, distribuição geográfica, novas**
20 **hospedeiras e rede de haplótipos para a região rDNA ITS**

21

22 **Stéfani dos Santos Leite¹; Tiago Bezerra Torres¹; João Marcos Teixeira Martins²; Josiene Silva**
23 **Veloso¹; Leonardo Silva Boiteux^{1,3}; Ailton Reis^{1,3}; Maria Esther de Noronha Fonseca³**

24

25 ¹Programa de Pós-Graduação em Fitopatologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), CEP:
26 52171-900 Recife–PE, Brazil.

27 ²Programa de Pós-Graduação em Biologia Microbiana, Universidade de Brasília (UnB), Campus Universitário
28 Darcy Ribeiro, CEP: 70910-900, Brasília–DF, Brazil;

29 ³National Center for Vegetable Crops Research (CNPH), Embrapa Vegetable Crops (Embrapa Hortaliças), 70275-
30 970, Brasília–DF, Brazil.

31 **Correspondence:** leonardo.boiteux@embrapa.br.

32 **ORCID:** 0000-0002-5791-8002

33 **RESUMO**

34 O “oídio adaxial” (OA) é uma das principais doenças do tomateiro (*Solanum lycopersicum* L.)
35 no Brasil. Esta doença apresenta distribuição cosmopolita, sendo atribuída a um complexo
36 envolvendo isolados de duas espécies da família *Erysiphaceae*: *Erysiphe neolycopersici* (=
37 *Oidium neolycopersici*) e *Golovinomyces lycopersici* (= *Oidium lycopersici*). No entanto,
38 levantamentos extensivos dos agentes causais do OA do tomateiro e outras espécies de família
39 Solanaceae não foram ainda conduzidos no Brasil. Nesse estudo, 74 isolados associados com o
40 OA foram coletados no tomateiro e em outras solanáceas em quatro macrorregiões geográficas
41 do Brasil. Estes isolados foram caracterizados morfológicamente e/ou molecularmente visando
42 determinar a etiologia da doença e a gama de hospedeiras naturais e experimentais. Para
43 confirmar a identificação morfológica, um subgrupo de sete isolados foi também caracterizado
44 molecularmente através de sequenciamento de um segmento da região rDNA ITS. Análises
45 morfológicas e filogenéticas confirmaram *E. neolycopersici* (haplotipo 1) como o principal
46 agente causal do OA no Brasil, não sendo detectado nenhum isolado de *G. lycopersici*. Novas
47 hospedeiras de *E. neolycopersici* incluíram, batata, *S. commersonii*, *S. melongena*, *S.*
48 *aethiopicum* var. *gilo*, *Nicandra physalodes* e *S. acanthodes*. Essas informações serão úteis para
49 o estabelecimento de estratégias efetivas de manejo cultural e genético do OA no Brasil.

50

51 **Palavras-chaves:** *Erysiphe neolycopersici*; caracterização; morfologia; filogenia; etiologia.

52 **ABSTRACT**

53 The “adaxial powdery mildew” (APM) is a very important tomato (*Solanum lycopersicum* L.)
54 disease in Brazil. APM has a cosmopolitan distribution, being attributed worldwide to a
55 complex involving two *Erysiphaceae* species: *Erysiphe neolycopersici* (= *Oidium*
56 *neolycopersici*) and *Golovinomyces lycopersici* (= *Oidium lycopersici*). However, more
57 extensive surveys of the causal agents of the APM in tomato and other Solanaceae species have
58 not yet been conducted in Brazil. Here, 74 isolates associated with APM on tomato and other
59 Solanaceae species were collected across four geographic regions of Brazil. These isolates were
60 characterized in order to determine the etiology of the disease as well as the range of natural
61 and experimental hosts. To confirm the morphological identification, a subgroup of seven
62 isolates was also molecularly characterized by sequencing a segment of the rDNA ITS region.
63 Morphological and phylogenetic analyzes confirmed *E. neolycopersici* (haplotype 1) as the
64 main causal agent of the APM in Brazil, with no isolate of *G. lycopersici* being detected. Novel
65 hosts of *E. neolycopersici* included potato, *S. commersonii*, *S. melongena*, *S. aethiopicum* var.
66 *gilo*, *Nicandra physalodes*, and *S. acanthodes*. Our information will be useful towards the
67 establishment of effective cultural and genetic strategies of APM management.

68

69 **Keywords:** *Erysiphe neolycopersici*; characterization; morphology; phylogeny; etiology.

INTRODUÇÃO

70
71 Os oídios são doenças causadas por fungos fitopatogênicos biotróficos (ordem
72 *Erysiphales*, família *Erysiphaceae*) altamente evoluídos que estabelecem complexas interações
73 com os tecidos vivos das plantas hospedeiras (Stadnik 2001; Seifi et al. 2014). Esse grupo de
74 doenças está amplamente distribuído, afetando ≈10.000 espécies de angiospermas, incluindo
75 uma ampla gama de plantas economicamente importantes dentro dos grupos dos cereais,
76 hortaliças, fruteiras e plantas ornamentais (Hsiao et al. 2022). Dezenove gêneros englobando ≈
77 900 espécies de fungos causadores de oídios foram relatadas, porém estima-se que a diversidade
78 destes patógenos seja ainda mais ampla (Takamatsu 2018; Kusch et al. 2023).

79 No tomateiro (*Solanum lycopersicum* L.), as doenças do tipo oídio são muito
80 importantes especialmente em cultivos protegidos e em condições de campo aberto durante o
81 período seco bem como em áreas com irrigação via gotejamento (Café-Filho et al. 2001).
82 Doenças do tipo oídio no tomateiro também são favorecidas por plantios adensados, baixa
83 incidência luminosa, umidade relativa do ar acima de 50% e temperatura na faixa de 20–27 °C
84 (Jones et al. 2001; Kiss et al. 2001). O “oídio abaxial” do tomateiro tem sido reportado como
85 sendo induzido por isolados do fungo *Leveillula taurica* (Lev.) Arnaud e suas sinonímias
86 anamórficas (= *Oidiopsis sicula* = *O. haplophylli* = *O. taurica*). *Leveillula taurica* se tornou um
87 problema na produção de tomate e de pimentão (*Capsicum annuum* L.) em muitas partes do
88 mundo, sendo relatado inicialmente na Europa e posteriormente na África, América do Norte,
89 Ásia (Seifi et al. 2014) e Brasil (Kurozawa & Ueno 1987; Boiteux et al. 1994; Liberato et al.
90 1998; Café-Filho et al. 2001).

91 No entanto, a partir do final da década de 1980 e início da década de 1990, novas
92 doenças do tipo oídio eclodiram, inicialmente na Europa, afetando tomateiros cultivados tanto
93 em telados quanto em campo aberto (Neshev 1993; Kiss 1996; Whipps et al. 1998; Mieslerova
94 & Lebeda 1999; Kiss et al. 2001; Jankovics et al. 2008). Os agentes causais destes oídios

95 emergentes se caracterizavam por infectar predominantemente a lâmina foliar adaxial, sendo
96 ainda facilmente distinguidos de *L. taurica* devido a presença de conidiogêneses do tipo *Oidium*
97 (Whipps et al. 1998; Mieslerova & Lebeda 1999; Kiss et al. 2001). Análises de amostras do
98 “oídio adaxial” do tomateiro de diferentes partes do mundo indicaram que essa doença
99 englobava isolados de dois fungos com tipos distintos de conidiogênese, sendo alguns com
100 conídios produzidos isoladamente (tipo *Pseudoidium*) e outros produzindo esporos catenulados
101 do tipo *Euoidium* (Kiss et al. 2001).

102 A natureza da conidiogênese é uma das características de maior estabilidade entre
103 espécies da família *Erysiphaceae* (Kiss et al. 2001). Desta forma, estes distintos aspectos
104 morfológicos dos agentes causais do “oídio adaxial” indicaram a presença de um potencial
105 complexo patogênico envolvendo pelo menos duas espécies de *Erysiphaceae*. De fato, análises
106 filogenéticas subsequentes utilizando informação de sequencias derivadas da região rDNA ITS
107 (*nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer*) permitiram a identificação de um
108 complexo de dois agentes causais causando o “oídio adaxial” do tomateiro a nível mundial:
109 *Erysiphe neolycopersici* (= *Oidium neolycopersici*) e *Golovinomyces lycopersici* (= *Oidium*
110 *lycopersici*) (Jones et al. 2001; Kiss et al. 2001; Seifi et al. 2013; Kiss et al. 2020; Bradshaw et
111 al. 2022a). Esses dois grupos de fungos foram relatados ocorrendo simultaneamente em
112 algumas regiões geográficas (Jones et al. 2001; Kiss et al. 2001).

113 A espécie *G. lycopersici* foi reportada, até o presente momento, apenas na Austrália e
114 nos Estados Unidos (Kiss et al. 2001; Salvucci et al. 2016; Kiss et al. 2020). Por sua vez, a
115 espécie *E. neolycopersici* apresenta uma distribuição mais cosmopolita e um círculo de
116 hospedeiras mais amplo, sendo detectada inicialmente em tomateiros na Bulgária (Neshev
117 1993); Hungria (Kiss 1996); Reino Unido (Whipps et al. 1998) e em vários outros países da
118 Europa continental (Mieslerova et al. 1999; Lebeda & Mieslerová 1999; Kiss et al. 2001;
119 Jankovics et al. 2008). A espécie *E. neolycopersici* foi posteriormente detectada em países de

120 outros continentes incluindo: Estados Unidos (Marois et al. 2001); Japão (Kashimoto et al.
121 2003); Canadá (Kiss et al. 2005); China (Li et al. 2008); Turquia (Yolageldi et al. 2008);
122 Croácia (Ivic et al. 2009); Indonésia (Hidayat et al. 2014); Irã (Davari et al. 2015) e África do
123 Sul (Lebeda et al. 2015).

124 Embora os hospedeiros primários de *E. neolycopersici* sejam o tomateiro e espécies
125 silvestres relacionadas do gênero *Solanum* (sect. *Lycopersicon*), vários estudos envolvendo a
126 avaliação de múltiplas espécies da família Solanaceae têm demonstrado que isolados desse
127 fungo podem infectar naturalmente e/ou artificialmente diferentes acessos dos gêneros
128 *Solanum*, *Datura*, *Nicotiana*, *Physalis*, *Petunia* e *Schizanthus* (Lamondia et al. 1999; Utkhede
129 et al. 2001; Mieslerová et al. 2005; Lebeda et al. 2016). Além disso, foram identificadas
130 múltiplas espécies de *Solanum* como hospedeiras experimentais altamente suscetíveis
131 incluindo: *S. capsicoides*, *S. jamaicense*, *S. laciniatum*, *S. lycopersicoides*, *S. sysimbriifolium*
132 (Lebeda & Mieslerová 1999; Lebeda et al. 2016) e *S. ptycanthum* (Lamondia et al. 1999).
133 Acessos de *Physalis pubescens* na China (Fu et al. 2015); *Physalis ixocarpa* e *S. nigrum*
134 também se mostraram suscetíveis a *E. neolycopersici* (erroneamente classificado como *E.*
135 *orontii*) do Canadá (Utkhede et al. 2001). Por outro lado, acessos imunes, resistentes e
136 moderadamente resistentes também têm sido detectados em solanáceas dos gêneros *Capsicum*,
137 *Ancistus*, *Atropa*, *Browalia* e *Hyoscyamus* (Whipps et al. 1998; Utkhede et al. 2001; Kashimoto
138 et al. 2003a; Kashimoto et al. 2003b) bem como em um subgrupo de espécies de *Solanum*
139 (Lebeda et al. 2016) e espécies silvestres de *Solanum* (*Lycopersicon*) relacionadas como o
140 tomateiro (Seifi et al. 2014).

141 Além disso, diversos registros têm confirmado que *E. neolycopersici* apresenta
142 compatibilidade experimental (Whipps et al. 1998; Lebeda & Mieslerová 1999; Lebeda et al.
143 2016) e natural com hospedeiras de famílias botânicas não relacionadas com as solanáceas
144 incluindo: *Arabidopsis thaliana* e *Sedum alboroseum* (Jankovics et al. 2008); *Codiaeum*

145 *variegatum* var. *pictum* (Liu et al. 2015); *Carica papaya* (Mukhtar & Van Peer, 2018); *Moringa*
146 *olerifera* (Liu et al. 2019); *Senna bicapsularis* (Mukhtar et al. 2019) e espécies de *Eucalyptus*
147 (Zhu et al. 2023).

148 Nas condições brasileiras, o “oídio adaxial” do tomateiro tem sido provisoriamente
149 atribuído a isolados de *E. neolycopersici* (Reis & Lopes 2009; Balbi-Peña et al. 2012). No
150 entanto, estes trabalhos carecem de uma adequada caracterização do patógeno. Além disso,
151 ainda não existem registros formais da ocorrência de *G. lycopersici* (= *O. lycopersici*) no Brasil.
152 De fato, existe uma enorme lacuna de informação sobre os agentes causais do “oídio adaxial”
153 do tomateiro e sua distribuição geográfica devido à ausência de levantamentos extensivos
154 conduzidos no Brasil. Da mesma forma, pouco se conhece sobre a gama de hospedeiras dos
155 isolados brasileiros deste grupo de patógenos. Neste contexto, os objetivos do presente trabalho
156 foram: (1) caracterizar morfológica e molecularmente isolados de fungos associados com o
157 “oídio adaxial” do tomateiro no Brasil e (2) determinar a gama de hospedeiras naturais e
158 experimentais destes isolados dentro de espécies da família Solanaceae.

159

MATERIAL & MÉTODOS

160 **Local** – Os trabalhos foram conduzidos nos Laboratórios de Melhoramento Genético, Análise
161 Genômica e Fitopatologia bem como na estrutura de casas de vegetação da Embrapa Hortaliças,
162 localizada na zona rural da Ponte Alta, Cidade Satélite do Gama em Brasília–DF, a 15°56’00”
163 latitude sul, 48°08’00” longitude oeste e altitude 997,6 metros. As preparações microscópicas
164 e imagens sob lupa estereoscópica foram feitas no Laboratório de Micologia da Universidade
165 de Brasília – UnB.

166 **Levantamento da ocorrência, conservação dos isolados e expressão dos sintomas em**
167 **cultivares de tomateiro suscetíveis** – As amostras de plantas, com sintomas de “oídio adaxial”
168 (**Figura 1**) foram coletados em levantamentos conduzidos em cultivos comerciais (em campo

169 aberto e em telados) e partir de plantas de tomateiro (*S. lycopersicum* L.), jiló (*S. aethiopicum*
170 var. *gilo* L.), batata (*S. tuberosum* L.), batata silvestre (*S. commersonii* L.) e joá de capote
171 (*Nicandra physalodes* L.) em quatro macrorregiões do Brasil (**Tabela 1**). O inóculo de um
172 subgrupo de isolados foi transferido e mantido em duas cultivares de *S. lycopersicum*
173 suscetíveis ao oídio: ‘Ponderosa’ e ‘Viradoro’ (Giordano et al. 2000). Plantas foram inoculadas
174 manualmente utilizando-se o método “leaf-to-leaf” que consiste em tocar uma folha contendo
175 colônias esporulantes em uma sadia (Reifschneider & Boiteux 1988), bem como agitando
176 ramos infectados sobre as plantas sadias, a fim que os esporos caíssem sobre as folhas de plantas
177 em teste (Fletcher et al. 1988). Essas plantas serviram como fonte de inóculo para os ensaios
178 subsequentes (**Figura 2**).

179 **Caracterização morfológica dos isolados causadores de oídio adaxial** – Para determinar as
180 características morfológicas dos isolados fúngicos, colônias intimamente associadas às lesões
181 foram examinadas e fotografadas em estereomicroscópio Leica (M205C) com câmera acoplada
182 (Leica DFC 295). Em seguida, com o auxílio de agulha histológica e fita adesiva transparente,
183 foram feitas preparações microscópicas coletando as estruturas e acondicionando em água sobre
184 lâmina/lamínula que foram imediatamente visualizadas e fotografadas em microscópio de luz
185 Leica 2500 acoplado com câmera digital (Leica DFC 490). Determinou-se as seguintes
186 características morfológicas: formato dos apressórios das hifas, dimensões e formato dos
187 conídios e conidióforos. As estruturas observadas foram comparadas com a disponível na
188 literatura especializada (Jones et al. 2000; Kiss et al. 2001; Kashimoto et al. 2003; Hsiao et al.
189 2022). Para cada característica, 10 a 30 medições foram obtidas e os resultados foram relatados
190 como média \pm SD (desvio padrão).

191 **Caracterização molecular via análise de sequência da região rDNA ITS (nuclear**
192 **ribossomal DNA *internal transcribed spacer*)** – O DNA dos isolados dos fungos associados
193 com o “oídio abaxial” foi extraído de um subgrupo de sete isolados (resultante de coletas mais

194 recentes) identificados pelos códigos iniciando por ‘OD’ (**Tabelas 1 & 2**), empregando a
195 metodologia proposta por Boiteux et al. (1999) com modificações. Em micro tubos (2 mL)
196 esterilizados contendo seis esferas de zircônio (Bertin Technologies, France), foi adicionado
197 750 µL de tampão de extração CTAB [500 mM Tris pH 8.0, 1.4 M NaCl, 2% (w/v) CTAB,
198 0.2% sulfito de sódio, 20 mM ethylenediamine tetraacetic acid (EDTA)]. Uma porção de
199 estruturas do patógeno foi “raspada” diretamente do tecido foliar e transferido para os tubos.
200 Em seguida as amostras foram homogeneizadas no aparelho Precellys® (Precellys® 24 Control
201 Device, Bertin Technologies, France) a 5000 rpm em dois ciclos de 30 segundos. As amostras
202 foram levadas ao banho-maria (65 °C) por 10 minutos e em seguida deixadas em resfriamento
203 (a temperatura ambiente) por 3 minutos. Após esse período foi adicionado 750 µL de clorofil
204 [24 clorofórmio: 1 álcool isoamílico (v/v)], sendo a solução homogeneizada vigorosamente em
205 agitador (vórtex) por 30 segundos. As amostras foram centrifugadas a 9.000 rpm por 5 minutos.
206 Posteriormente foi coletada 600 µL do sobrenadante e este foi transferido para micro tubos (2
207 mL) e adicionado 300 µL de isopropanol gelado. As amostras foram homogeneizadas
208 lentamente com a mão e novamente levadas para centrifuga a 12.000 rpm por 13 minutos. Por
209 fim, foi descartado o sobrenadante e o *pellet* foi cuidadosamente lavado com etanol a 70%. Em
210 seguida as amostras foram mantidas em estufa a 37 °C por 15 minutos para secagem do DNA.
211 Para a ressuspensão do DNA, 50 µL de tampão TE (Tris 10mM, EDTA, 1mM) foi adicionado
212 às amostras, sendo posteriormente mantidas a 4 °C por duas horas e depois armazenadas em
213 freezer (-12 °C).

214 Na reação de PCR foi usado o par de *primers* PM ITS 1 (5’-TCG GAC TGG CCY AGG GAG
215 A-3’) e PM ITS 2 (5’-TCA CTC GCC GTT ACT GAG GT-3’) que são específicos para
216 amplificar a região genômica rDNA ITS em isolados de patógenos da ordem *Erysiphales* (Kiss
217 et al. 2001, Takamatsu & Kano 2001; Cunnington et al. 2003; Takamatsu 2018). Antes da
218 realização dos ensaios de PCR, a qualidade e concentração do DNA extraído foi estimada em

219 gel de agarose 1,5% em tampão TAE (TRIS-Acetato-EDTA). Os géis foram corados com
220 UniSafe[®] Dye Nucleic Acid Stain Solution (20.000X) e observadas em fotodocumentador
221 BioRad[®] Gel Doc XR. Os ensaios de PCR foram realizados em um volume total de 25 µL,
222 contendo 30 ng de DNA, tampão 1X, MgCl₂ 2 mM, 1 µM de cada dNTP, 12 µM de cada primer,
223 0,25U de *Taq* polimerase recombinante (Invitrogen) em água milliQ. As condições de
224 amplificação da região rDNA ITS, incluíram um ciclo inicial de desnaturação a 94 °C por 5
225 minutos; seguida por 35 ciclos de 94 °C por 30 segundos, anelamento a 55 °C por 45 segundos,
226 extensão a 72 °C por 2 minutos, extensão final a 72 °C por 7 minutos. O tamanho dos amplicons
227 foi estimado por análise em gel de agarose a 1,5%. Os amplicons foram purificados de acordo
228 com o protocolo do kit Wizard SV Gel and PCR Clean-Up System[®] (Promega) e sequenciados
229 pelo método de Sanger em ambas as direções em um sequenciador ABI 3100 da Embrapa
230 Hortaliças e no Instituto Ludwig (Alvorada-RS).

231 **Alinhamento e análise de sequências da região rDNA ITS dos isolados de agentes causais**
232 **de oídio adaxial** – Sete isolados com alta qualidade de sequência (isto é, nucleotídeos bem
233 definidos e qualidade acima de 50), de acordo com o software Seqman (Lasergene[®], Madison,
234 WI), foram selecionados para análises moleculares. O *contig* de cada isolado foi construído
235 combinando as sequências obtidas com os *primers* PMITS 1 e PMITS 2 empregando o software
236 SeqMan (Lasergene[®], Madison, WI). Sequências da região rDNA ITS (utilizadas para
237 comparação com os isolados caracterizados no presente trabalho) foram obtidas a partir dos
238 isolados de dois agentes causais de “oídio adaxial” do tomateiro no mundo (**Tabela 2**), – *E.*
239 *neolycopersici* (= *O. neolycopersici*) e *G. lycopersici* (= *O. lycopersici*) – disponíveis no
240 GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>).

241 **Análise filogenética** – As sequências dos isolados fungicos utilizados no presente trabalho
242 (**Tabela 2**) foram alinhadas com o programa Megalign Pro (Lasergene[®], Madison, WI) usando
243 o algoritmo ClustalW. As análises filogenéticas foram realizadas por Máxima Verossimilhança

244 (ML) e Inferência Bayesiana (BI). As análises foram realizadas usando as ferramentas
245 RAXML-HCP2 v.7.0.4 (RAxML-BS; Stamatakis 2014) e MrBayes v 3.2.1 (BI-PP; Ronquist
246 et al. 2012), implementadas no portal CIPRES cluster
247 (<https://www.phylo.org/portal2/home.action>). Clados foram considerados com bom suporte
248 quando RAxML-BS foi ≥ 60 , SH-aLRT ≥ 80 e BI-PP ≥ 0.95 (Bootstrap). Para Máxima
249 Verossimilhança (ML), os parâmetros utilizados foram: 1000 pseudoreplicatas (-m
250 GTRGAMMA -p 12345 -k -f a -N 1000 -x 12,345), modelo GTR GAMMA (Guindon et al.
251 2010) foi acessado utilizando IQ-TREE v. 2.1.2 (Nguyen et al. 2015) e o modelo de substituição
252 evolutiva foi estimado pelo programa ModelFinder (Kalyaanamoorthy et al. 2017). Para
253 Inferência Bayesiana (BI), o melhor modelo evolutivo de substituição foi estimado pelo
254 “Akaike Information Criteria” (AIC) pelo programa MrModeltest 2.3 (Nylander 2004). Quatro
255 cadeias “Markov Chain Monte Carlo” (MCMC) foram conduzidas para 5×10^7 gerações, com
256 amostragens a cada 1.000 gerações. A convergência de todos os parâmetros foi verificada
257 usando o Tracer versão 1.5 (Rambaut & Drummond 2010) e as primeiras 25% das gerações
258 foram descartadas como *burn-in*. Para visualização das árvores foi utilizado o programa
259 FigTree versão 1.4.3 (Rambaut 2012), que foram editadas no software Adobe Illustrator CS6
260 (Adobe Systems, EUA).

261 **Definição de uma rede de haplótipos usando informação de sequência da região rDNA**
262 **ITS de isolados brasileiros e mundiais de *E. neolycopersici*** – O número de haplótipos
263 referentes a mutações observadas na sequência da região rDNA ITS compreendida entre os
264 primers PMITS 1 e PMITS 2 também foram determinadas entre os diferentes isolados
265 brasileiros de *E. neolycopersici* bem como com isolados de diferentes partes do mundo. Para
266 tal, foi empregado o software DnaSP v.5 (Librado & Rozas 2009). Uma rede de haplótipos foi
267 reconstruída com PopART (Leigh & Bryant 2015) usando o algoritmo TCS (Clement et al.
268 2000; Clement et al. 2002) com exclusão de lacunas.

269 **Gama de hospedeiras experimentais da família Solanaceae** – Dois isolados classificados
270 como *E. neolycopersici* (OD-46 e OD-47) foram mantidos nas cultivares de tomateiro
271 suscetíveis ‘Ponderosa’ e ‘Viradoro’ em casas de vegetação isoladas para posterior utilização
272 como fonte de inóculo. Para estes bioensaios foram selecionadas as seguintes espécies/aceessos:
273 *Datura stramonium*; joá de capote (*Nicandra physaloides*); jurubeba-de-conserva (*S. scuticum*
274 Nee) acessos ‘CNPH 0419’ e ‘CNPH 0068’; jurubebão (*S. acanthodes* Hook) acesso ‘CNPH
275 0151’; cajuçara ou jurubeba do Norte (*S. subinerme* Jacq) acesso ‘CNPH 0127’; fumo
276 (*Nicotiana tabacum* cv. TNN) e berinjela branca (*S. melongena*) acesso ‘CNPH 0443’. Plantas
277 selecionadas para avaliação foram semeadas em bandejas de isopor, preenchidas com substrato
278 esterilizado. Aos 30 dias após semeadura, as mudas foram transplantadas para vasos de 5L
279 contendo uma mistura de argila, esterco bovino, areia e palha de arroz carbonizada esterilizada.
280 Os experimentos foram conduzidos duas vezes com seis plantas por tratamento (três vasos com
281 duas plantas por vaso de 5L). Plantas não inoculadas de cada espécie e acesso serviram como
282 controle negativos. As cultivares e acessos testados no experimento foram transplantadas e
283 inoculadas via ‘leaf-to-leaf’ (Reifschneider & Boiteux 1988). Os sintomas de oídio foram
284 avaliados 15 dias após a inoculação (Whipps et al. 1998).

285 **RESULTADOS & DISCUSSÃO**

286 **Sintomas** – A expressão de sintomas característicos do “oídio adaxial” (Kashimoto et al. 2003a)
287 se manifestou, em média, sete (7) dias após a inoculação do fungo nos tomateiros suscetíveis
288 ‘Ponderosa’ e ‘Viradoro’. Foi observado que a doença se manifestou a partir das folhas mais
289 velhas das plantas (**Figura 3A**), apresentando os sintomas sinais conspícuos, tais como:
290 colônias pulverulentas brancas principalmente na face adaxial das folhas, com formato
291 inicialmente circulares (**Figura 3B**) que posteriormente coalesciam, podendo recobrir todo o
292 tecido foliar (**Figura 3C**). Eventual colonização e esporulação na face abaxial também foi
293 observada (**Figura 3D e 3E**). Sinais de colonização do fungo foram também visualizados em

294 hastes, caules, pecíolos e cálices (**Figura 3F**). Os frutos, contudo, permaneceram livres de
295 lesões mesmo em cultivares de tomateiro altamente suscetíveis (**Figura 3G**). Todos os sintomas
296 analisados nos ensaios de inoculação de cultivares suscetíveis de tomateiro corresponderam aos
297 previamente observados em isolados europeus de *E. neolycopersici* (Jones et al. 2001; Kiss et
298 al. 2001).

299 **Características morfológicas e morfométricas dos agentes causais do oídio adaxial do**
300 **tomateiro** – Em todos os ensaios, apenas estruturas correspondentes ao ciclo assexual do
301 patógeno foram observadas, sem detecção de estruturas da fase sexuada. Na fase assexual, os
302 conidióforos se mostraram eretos, não ramificados, com tamanho médio de aproximadamente
303 $57 \mu\text{m} \times 10 \mu\text{m}$ (**Figura 4A e 4B**). Conídios predominantemente isolados, ou, muito raramente,
304 formando pseudo-cadeias curtas de 2–5 conídios. Esporos se mostraram de formato
305 principalmente elipsoide-ovoide, com dimensões médias de $35 \mu\text{m} \times 16 \mu\text{m}$ (**Figura 4C**). O
306 tubo germinativo de superfície lisa, emergindo do corpo do conídio (**Figura 4D**). Os apressórios
307 secundários são lobulados e se desenvolvem a partir das hifas que se ramificam sobre a
308 superfície dos tecidos (**Figura 4E**). As características observadas corresponderam as
309 previamente descritas para *E. neolycopersici*, nenhuma característica morfológica
310 correspondeu *G. lycopersici* (Jones et al. 2001, Kiss et al. 2001; Kiss et al. 2005).

311 **Caracterização molecular via sequenciamento da região rDNA ITS e análise filogenética**
312 – O fragmento de DNA correspondente à região rDNA ITS foi amplificado por PCR para os 16
313 isolados de agentes causais do oídio adaxial do tomateiro (**Tabela 1**). Desses, 14 foram obtidos
314 de tomateiro, um de berinjela e um de *S. acanthodes*. Os *primers* utilizados geraram amplicons
315 de ≈ 750 bp. Hirata & Takamatsu (1996) a partir de vários espécimes de oídio, analisaram a
316 região rDNA ITS e observaram mais de 99% de similaridade dentro de isolados de uma mesma
317 espécie, sendo esta região de extrema importância na identificação de fungos em nível de
318 espécie. De fato, a região delimitada pelos *primers* PM ITS1 e PM ITS2 tem sido amplamente

319 empregada como *barcoding* primário em estudos filogenéticos envolvendo agentes causais de
320 oídio (Bradshaw et al. 2022b).

321 Como mencionado, sete isolados foram selecionados para análise via sequenciamento. Com
322 base na análise com o algoritmo BLASTn, esses sete isolados apresentaram identidades para a
323 região rDNA ITS com valores variando entre 99,6 e 100% entre si bem como com inúmeros
324 isolados de *E. neolycopersici* disponíveis no GenBank. Isolados produziram amplicons com
325 elevada identidade de sequência com um subgrupo de isolados denominados na base de dados
326 do GenBank como *E. begoniae* e *Pseudoidium hortensiae* (99,6 a 100%). No entanto, a análise
327 filogenética indicou que esses isolados representam, na verdade, membros do complexo
328 *Erysiphe aquilegiae*, que é o mais estreitamente relacionado com *E. neolycopersici* (**Figura 5**).
329 Esse resultado reforça a importância dos métodos moleculares de diagnose em relação aos
330 métodos tradicionais de identificação, ainda mais que os agentes causais dos oídios, com raras
331 exceções, não são facilmente distinguíveis em condições de campo. Desta forma, sistemas de
332 diagnose baseados exclusivamente em aspectos sintomatológicos podem levar a erros de
333 identificação (Cunnington et al. 2003). Nenhum isolado de *G. lycopersici* (= *O. lycopersici*) foi
334 detectado no presente levantamento.

335 **Distribuição geográfica do “oídio adaxial” do tomateiro no Brasil** – Apenas isolados de *E.*
336 *neolycopersici* foram detectados em condições naturais em nossos levantamentos conduzidos
337 em diferentes regiões produtoras do Brasil. Ao todo, dos 74 isolados obtidos de *E.*
338 *neolycopersici*, 64 foram coletados em folhas de tomateiro. Os isolados do tomateiro foram
339 provenientes de diferentes áreas de cultivo das regiões, Nordeste, Centro-Oeste, Sudeste e Sul
340 do Brasil, sendo a região Norte a única onde não foram coletados isolados do patógeno (**Tabela**
341 **1**).

342 **Novas hospedeiras naturais de *E. neolycopersici*** – Além do tomateiro, foram detectados
343 isolados de *E. neolycopersici* infectando naturalmente plantas de batata (3 isolados), jiló (*S.*
344 *aethiopicum* var. *gilo*) (2), joá de capote (*N. physalodes*) (2) uma da espécie de batata silvestre
345 (*S. commersonii*) (1), berinjela (1) e *S. acanthodes* (1 isolado). Excetuando o tomateiro, todas
346 as demais representam os primeiros relatos formais dessas espécies vegetais como hospedeiras
347 naturais de *E. neolycopersici* nas condições brasileiras. A nível mundial, representa o primeiro
348 relato das solanáceas *S. aethiopicum* var. *gilo*, *S. commersonii* e *N. physalodes* como
349 hospedeiras naturais desse patógeno. Embora os principais hospedeiros de *E. neolycopersici*
350 sejam o tomateiro e espécies silvestres relacionadas do gênero *Solanum* (sect. *Lycopersicon*),
351 vários registros têm confirmado que isolados desse fungo podem apresentar compatibilidade
352 natural com outras hospedeiras incluindo: *Datura stramonium* e *Petunia hybrida* (Mieslerová
353 et al. 2005); *Arabidopsis thaliana* e *Sedum alboroseum* (Jankovics et al. 2008); *Physalis*
354 *pubescens* (Fu et al. 2015); *Codiaeum variegatum* var. *pictum* (Liu et al. 2015); *Carica papaya*
355 (Mukhtar & Van Peer, 2018); *Moringa olerifera* (Liu et al. 2019); *Senna bicapsularis* (Mukhtar
356 et al. 2019) e *Eucalyptus* (Zhu et al. 2023).

357 **Identificação de hospedeiras experimentais e de espécies não hospedeiras dos isolados**
358 **brasileiros do oídio abaxial do tomateiro** – Em inoculações controladas (‘leaf-to-leaf’)
359 empregando um isolado de *E. neolycopersici*, apenas *S. acanthodes* ‘CNPH 151’ apresentou
360 sintomas. No entanto, esse acesso quando exposto a inoculação espontânea, permaneceu com
361 sintomas suaves da doença (**Figura 6**), sugerindo que esta hospedeira pode ter em seu genoma
362 fatores de resistência do tipo horizontal ou redutora de taxa de progresso da doença (Robinson
363 1976). Esse é o primeiro relato mundial de *S. acanthodes* como hospedeira de *E. neolycopersici*.
364 O isolado não foi patogênico às demais espécies, incluindo *N. physaloides*; *S. scuticum* (‘CNPH
365 0419’ e ‘CNPH 0068’); *S. subinerme* ‘CNPH 0127’; *N. tabacum* ‘TNN’ e *S. melongena* ‘CNPH
366 0443’. Na avaliação aos 15 dias após a segunda inoculação, nenhuma dessas espécies

367 apresentaram sintomas de oídio. Excetuando *S. melongena* ‘CNPH 0443’, esses resultados se
368 mostraram em desacordo com bioensaios prévios em que todas estas espécies de plantas se
369 mostraram suscetíveis a isolados desse fungo (Reis et al. 2004, Mieslerová et al. 2005, Reis et
370 al. 2005).

371 Estudos sobre a gama de plantas hospedeiras experimentais de isolados de *E. neolycopersici*
372 envolvendo espécies de Solanaceae têm demonstrado que isolados desse fungo podem infectar
373 acessos de 20 gêneros incluindo *Solanum*, *Datura*, *Nicotiana*, *Petunia* e *Schizanthus* (Lamondia
374 et al. 1999, Lebeda et al. 2016). Das espécies e acessos inoculados artificialmente apenas o
375 jurubebão (*S. acanthodes*) acesso ‘CNPH 0151’ se mostrou compatível. Acessos de *D.*
376 *stramonium*; *N. physaloides*; *S. scuticum*, *S. subinerme*, *N. tabacum* e *S. melongena*
377 apresentaram resposta de incompatibilidade, podendo representar ou uma reação do tipo
378 imunidade ou uma resposta do tipo resistência de não-hospedeira (Lee et al. 2017). Os isolados
379 de *E. neolycopersici* empregados no ensaio de círculo de hospedeiras não infectaram *D.*
380 *stramonium* e *N. physaloides* (que foi identificada como hospedeira natural desse fungo em
381 nossos levantamentos de campo). De fato, respostas diferenciadas para *E. neolycopersici* foram
382 observadas em vários ensaios com espécies de Solanaceae. Em batata (*S. tuberosum*), um grupo
383 de cultivares se mostrou altamente suscetível (Fletcher et al. 1988, Whipps et al. 1998,
384 Lamondia et al. 1999) enquanto cultivares como ‘Pontiac’, ‘Yukon Gold’, ‘Binjte’ e ‘Epicure’
385 não foram infectadas ou apresentaram sintomas suaves (Lamondia et al. 1999, Utkhede et al.
386 2001). Diversos fatores podem estar envolvidos nesta divergência de resultados, desde fatores
387 ambientais, variação em populações naturais dessas espécies, bem como variação no perfil de
388 virulência desse fitopatógeno.

389 Inoculações artificiais (em condições de telado) também resultaram em não infecção do acesso
390 de berinjela branca (*S. melongena*) ‘CNPH 0443’. Da mesma forma, resposta similar foi
391 observada em acessos de *S. melongena* após a inoculação com isolados europeus, norte-

392 americanos e canadenses de *E. neolyopersici*. Algumas cultivares (ex. ‘Black Pride’ e ‘Early
393 Long Purple’) se mostraram altamente suscetíveis (Fletcher et al. 1988, Whipps et al. 1998,
394 Lamondia et al. 1999) enquanto outras cultivares se mostraram imunes, indicando a potencial
395 presença de genes de resistência nessa hospedeira. Acessos resistentes e/ou moderadamente
396 resistentes têm sido detectados em solanáceas dos gêneros *Ancistus*, *Atropa*, *Browalia* e
397 *Hyoscyamus* (Whipps et al. 1998, Utkhede et al. 2001) e em um subgrupo de espécies de
398 *Solanum* (Lebeda et al. 2016). É importante destacar que acessos resistentes e moderadamente
399 resistentes têm sido detectados na maioria das espécies de *Capsicum* (Kashimoto et al. 2003a;
400 Kashimoto et al. 2003b, Lebeda et al. 2016). Nenhum isolado de *E. neolyopersici* foi
401 recuperado em espécies de *Capsicum*. De fato, em condições de campo, apenas *L. taurica*
402 encontrada causando oídio em *Capsicum* (**ver Capítulo IV**).

403 Em experimentos com isolados europeus de *E. neolyopersici* foi observado o desenvolvimento
404 de sintomas de oídio e esporulação em plantas representantes da família Cucurbitaceae,
405 incluindo *Cucumis melo*, *C. sativus* e espécies do gênero *Cucurbita* (Whipps et al. 1998, Lebeda
406 & Mieslerová, 1999, Lebeda et al. 2016). No entanto, esta observação não foi confirmada em
407 trabalhos conduzidos no Japão, indicando a potencial variabilidade no perfil de virulência de
408 isolados de *E. neolyopersici* (Kashimoto et al. 2003a, Kashimoto et al. 2003b). Desta forma,
409 a presença de isolados brasileiros com distintos perfis de virulência pode também explicar
410 resultados inconsistentes em termos de gama de plantas hospedeiras.

411 Foram também identificadas outras espécies do gênero *Solanum* como hospedeiras
412 experimentais com alto nível de suscetibilidade para isolados europeus e norte-americanos de
413 *E. neolyopersici*, incluindo espécies do complexo *Solanum* subgênero *Leptostemonum* (=
414 grupo das solanáceas providas de espinhos ou das jurubebas), incluindo *S. capsicoides*, *S.*
415 *jamaicense*, *S. laciniatum*, *S. lycopersicoides*, *S. sysimbriifolium* (Lebeda & Mieslerová 1999,
416 Lebeda et al. 2016) e *S. ptycanthum* (Lamondia et al. 1999). *Solanum nigrum* e *Physalis*

417 *ixocarpa* (tomatillo) também se mostraram suscetíveis a um isolado de *E. neolycopersici*
418 (erroneamente classificado como *E. orontii*) do Canadá (Utkhede et al. 2001). No presente
419 trabalho, duas espécies relacionadas ao complexo de *Solanum* subgênero *Leptostemonum* se
420 mostraram como hospedeiras naturais e/ou experimentais: *S. acanthodes* e *S. aethiopicum* var.
421 *gilo*.

422 Nenhum acesso fora da família Solanaceae foi avaliado para reação ao *E. neolycopersici* no
423 presente trabalho. No entanto, vários acessos suscetíveis a isolados europeus desse fungo
424 também foram detectados em famílias botânicas filogeneticamente distantes da Solanaceae,
425 incluindo membros das famílias Apocynaceae, Asteraceae, Campanulaceae, Crassulaceae,
426 Cistaceae, Dipsacaceae, Linaceae, Malvaceae, Papaveraceae, Pedaliaceae, Scrophulariaceae,
427 Valerianaceae e Violaceae (Whipps et al. 1998). Por outro lado, nenhum acesso suscetível ao
428 *E. neolycopersici* foi detectado nas famílias Brassicaceae, Asteraceae, Fabaceae e Poaceae
429 (Whipps et al. 1998). Nenhum acesso foi infectado em Poaceae (milho), Rosaceae (morango e
430 framboesa), Polygonaceae, Asteraceae (*Chrysanthemum* spp.; *Gazania splendens* e *Zinnia*
431 *elegans*) Balsaminaceae (*Impatiens balsamina*); Boraginaceae; Ranunculaceae (*Delphinium*
432 sp.); Fabaceae (*Phaseolus vulgaris* cv. Pinto) e *Ipomoea purpurea* (Utkhede et al. 2001). Estas
433 informações sobre plantas não hospedeiras ou resistentes servem como guias para a seleção de
434 sistemas de rotação eficientes visando reduzir a pressão de inoculo de *E. neolycopersici*.

435 **Rede de haplótipos para a região rDNA ITS de isolados brasileiros e mundiais de *E.***
436 ***neolycopersici*** – Um total de oito (8) haplótipos foram identificados nas sequências da região
437 rDNA ITS entre diferentes isolados brasileiros de *E. neolycopersici* bem como com isolados de
438 diferentes partes do mundo (**Figura 7**). O haplótipo 1 foi a variante predominante no Brasil e
439 no mundo. Foi também detectado nesta pequena amostra de isolados brasileiros, um segundo
440 haplotipo (denominado de haplótipo 2) que se mostrou exclusivo do Brasil (**Figura 7**). França,
441 Estados Unidos e Japão apresentaram uma diversidade mais ampla de haplótipos. De qualquer

442 forma, não é possível identificar as potenciais rotas de invasão e/ou origem geográfica dos
443 isolados de *E. neolycopersici* no Brasil com base na informação disponível para os haplótipos
444 da região rDNA ITS.

445 Em resumo, tanto as análises morfológicas quanto as análises filogenéticas confirmaram *E.*
446 *neolycopersici* (haplótipo 1) como o principal agente causal do “oidio adaxial” no Brasil, não
447 sendo detectado nenhum isolado de *G. lycopersici*. Novas hospedeiras de *E. neolycopersici*
448 incluíram, batata, *S. commersonii*, *S. melongena*, *S. aethiopicum* var. *gilo*, *Nicandra physalodes*
449 e *S. acanthodes*. Essas informações serão úteis para o estabelecimento de estratégias efetivas
450 de manejo cultural e genético do OA no Brasil.

451

452

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

453 BALBI-PEÑA MI, SCHWAN-ESTRADA KR, STANGARLIN JR (2012) Differential
454 occurrence of the oxidative burst and the activity of defence-related enzymes in compatible and
455 incompatible tomato-*Oidium neolycopersici* interactions. **Australasian Plant Pathology**, 41:
456 573–586.

457 BOITEUX LS, SANTOS JRM, LOPES CA (1994) First record of powdery mildew of sweet-
458 pepper (*Capsicum annuum*) incited by *Leveillula taurica* in Brazil. **Fitopatologia Brasileira**,
459 19: 304.

460 BOITEUX LS; FONSECA MEN; SIMON, PW (1999) Effects of plant tissue and DNA
461 purification method on randomly amplified polymorphic DNA-based genetic fingerprinting
462 analysis in carrot, **Journal of the American Society for Horticultural Science**, 124: 32–36.

463 BRADSHAW MJ, BRAUN U, PFISTER DH (2022a) Phylogeny and taxonomy of the genera
464 of *Erysiphaceae*, part 1: *Golovinomyces*. **Mycologia**, 114: 964–993.

465 BRADSHAW MJ, GUAN GX, NOKES L, BRAUN U, LIU SY, PFISTER DH (2022b)
466 Secondary DNA barcodes (CAM, GAPDH, GS, and RpB2) to characterize species complexes
467 and strengthen the powdery mildew phylogeny. **Frontiers in Ecology and Evolution**, 10:
468 918908.

- 469 BRUNS TD, WHITE TJ, TAYLOR JW (1991) Fungal molecular systematics. **Annual Review**
470 **of Ecology and Systematics**, 22: 525–564.
- 471 CAFÉ-FILHO AC, COELHO MVS, SOUZA VL (2001) Oídios de hortaliças. *In*: STADNIK
472 MJ, RIVERA MC (Ed.). **Oídios**. Jaguariúna-SP: Embrapa Meio Ambiente, 2001. p. 285–302.
- 473 CLEMENT M, POSADA D, CRANDALL K (2000) TCS: A computer program to estimate
474 gene genealogies. **Molecular Ecology**, 9: 1657–1659.
- 475 CLEMENT M, SNELL Q, WALKER P, POSADA D, CRANDALL K (2002) TCS: Estimating
476 gene genealogies. **Parallel and Distributed Processing Symposium, International**
477 **Proceedings 2**: 184.
- 478 CUNNINGTON JH; TAKAMATSU S; LAWRIE AC; PASCOE IG (2003) Molecular
479 identification of anamorphic powdery mildews (*Erysiphales*). **Australasian Plant Pathology**,
480 32: 421–428.
- 481 DAVARI M, SHARIFI K, KHODAPARAST SA, BAGHERI-KHEIRABADI M, 2015. First
482 report of powdery mildew caused by *Pseudoidium neolycopersicion* in *Lycopersicon*
483 *esculentum* based on morphological and molecular identification in Iran. Iranian **Journal of**
484 **Plant Pathology**, 51: 385–390.
- 485 FLETCHER JT; SMEWIN BJ; COOK RTA (1988) Tomato powdery mildew. **Plant**
486 **Pathology**, 37: 594–598
- 487 FU XY, LIU SHY, JIANG WT, LI Y (2015) First report of powdery mildew caused by
488 *Pseudoidium cf. neolycopersici* on *Physalis pubescens* in China. **Plant Disease**, 99: 1862.
- 489 GIORDANO LB, ÁVILA AC, CHARCHAR JM, BOITEUX LS, FERRAZ E (2000)
490 ‘Viradoro’: A *Tospovirus*-resistant processing tomato cultivar adapted to tropical
491 environments. **HortScience**, 35: 1368–1370.
- 492 GUINDON S, DUFAYARD JF, LEFORT V, ANISIMOVA M, HORDIJK W, GASCUEL O
493 (2010). New algorithms and methods to estimate maximum-likelihood phylogenies: Assessing
494 the performance of PhyML 3.0. **Systematic Biology**, 59: 307–321.
- 495 HIDAYAT I, MEEBOON J, TAKAMATSU S (2014) First report of *Pseudoidium* aff.
496 *neolycopersici* in Indonesia. **Australasian Plant Disease Notes**, 9: 139.

- 497 HIRATA T; TAKAMATSU S (1996) Nucleotide sequence diversity of rDNA internal
498 transcribed spacers extracted from conidia and cleistothecia from several powdery mildew
499 fungi. **Mycoscience**, 37: 283–288,
- 500 HSIAO HY; ARIYAWANSA HA; HSU CC; WANG CJ; SHEN YM (2022) New Records of
501 powdery mildews from Taiwan: *Erysiphe ipomoeae* comb. nov., *E. aff. betae* on Buckwheat,
502 and *E. neolycopersici* comb. nov. on *Cardiospermum halicacabum*. **Diversity**, 14: 204.
- 503 HUANG CC, BIESHEUVEL J, LINDHOUT P, NIKS RE (2000) Host range of *Oidium*
504 *lycopersici* occurring in the Netherlands. **European Journal of Plant Pathology**, 106: 465–
505 473.
- 506 IVIC D, MILICEVIC T, CVJETKOVIC B, 2009. First Croatian report of powdery mildew on
507 tomato caused by *Oidium neolycopersici*. **Plant Pathology**, 58: 802.
- 508 JANKOVICS T; BAI Y; KOVÁCS GM; BARDIN M; NICOT PC; TOYODA H; MATSUDA
509 Y; NIKS RE; KISS L (2008) *Oidium neolycopersici*: Intraspecific variability inferred from
510 amplified fragment length polymorphism analysis and relationship with closely related
511 powdery mildew fungi infecting various plant species. **Phytopathology**, 98: 529–540.
- 512 JONES H, WHIPPS JM, GURR SJ (2001) Pathogen profile the tomato powdery mildew fungus
513 *Oidium neolycopersici*. **Molecular Plant Pathology**, 2: 303–309.
- 514 KALYAANAMOORTHY S, MINH B, WONG T, HAESELER AV, JERMIIN LS (2017)
515 ModelFinder: Fast model selection for accurate phylogenetic estimates. **Nature Methods**, 14:
516 587–589.
- 517 KASHIMOTO K, MATSUDA Y, MATSUTANI K, SAMESHIMA T, KAKUTANI K,
518 NONOMURA T, OKADA K, KUSAKARI S, NAKATA K, TAKAMATSU S, TOYODA, H
519 (2003a) Morphological and molecular characterization for a Japanese isolate of tomato
520 powdery mildew *Oidium neolycopersici* and its host range. **Journal of General Plant**
521 **Pathology**, 69: 176–185.
- 522 KASHIMOTO K, SAMESHIMA T, MATSUDA Y, NONOMURA T, OICHI W, KAKUTANI
523 K, NAKATA K, KUSAKARI SI & TOYODA H (2003b) Infectivity of a Japanese isolate of
524 *Oidium neolycopersici* KTP-01 to a European tomato cultivar resistant to *O.*
525 *lycopersici*. **Journal of General Plant Pathology** 69: 406–408.

- 526 KATOH K, ROZEWICKI J, YAMADA KD (2019) MAFFT online service: multiple sequence
527 alignment, interactive sequence choice and visualization. **Briefings in Bioinformatics**, 20:
528 1160–1166.
- 529 KATOH K, TOH H (2013) MAFFT multiple sequence alignment software version 7:
530 Improvements in performance and usability. **Molecular Biology and Evolution**, 30: 772–780.
- 531 KISS L (1996) Occurrence of a new powdery mildew fungus (*Erysiphe* sp.) on tomatoes in
532 Hungary. **Plant Disease**, 80: 224.
- 533 KISS L, JANKOVICS T, KOVACS GM, DAUGHTREY ML (2008b) *Oidium longipes*, A new
534 powdery mildew fungus on Petunia in the USA: A potential threat to ornamental and vegetable
535 solanaceous crops. **Plant Disease**, 92: 818–825.
- 536 KISS L, TAKAMATSU S, CUNNINGTON JH. (2008a) Molecular identification of *Oidium*
537 *neolycopersici* as the causal agent of the recent tomato powdery mildew epidemics in North
538 America. **Plant Disease**, 89: 491–496.
- 539 KISS L, VAGHEFI N, BRANSGROVE K, DEARNALEY JDW, TAKAMATSU S, TAN YP,
540 MARSTON C, LIU SY, JIN DN, ADORADA DL, BAILEY J, CABRERA DE ÁLVAREZ
541 MG, DALY A, DIRCHWOLF PM, JONES L, NGUYEN TD, EDWARDS J, HO W, KELLY
542 L, MINTOFF SJL, MORRISON J, NÉMETH MZ, PERKINS S, SHIVAS RG, SMITH R,
543 STUART K, SOUTHWELL R, TURAGANIVALU U, VÁCZY KZ, VAN BLOMMESTEIN
544 A, DOMINIE W, YOUNG A, BRAUN U (2020) Australia: A continent without native
545 powdery mildews? The first comprehensive catalog indicates recent introductions and multiple
546 host range expansion events, and leads to the re-discovery of *Salmonomyces* as a new lineage
547 of the *Erysiphales*. **Frontiers in Microbiology**, 11: 1571.
- 548 KISS L; TA COOK R; SAENZ GS; CUNNINGTON JH; TAKAMATSU S; PASCOE I;
549 BARDIN M; NICOT PC; SATO Y; ROSSMAN AY (2001) Identification of two powdery
550 mildew fungi, *Oidium neolycopersici* sp. nov. and *O. lycopersici*, infecting tomato in different
551 parts of the world. **Mycological Research**, 105: 684–697.
- 552 KOVÁCS GM, JANKOVICS T, KISS L (2011) Variation in the nrDNA ITS sequences of some
553 powdery mildew species: do routine molecular identification procedures hide valuable
554 information? **European Journal of Plant Pathology**, 131: 135–141.

- 555 KUROZAWA C, UENO B (1987) Ocorrência de *Oidiopsis taurica* (Lev.) em tomateiro.
556 **Summa Phytopathologica**, 13(1): 20 (Abstract).
- 557 KUSCH S, QIAN J, LOOS A, KÜMMEL F, SPANU PD, PANSTRUGA R (2023) Long-term
558 and rapid evolution in powdery mildew fungi. **Molecular Ecology**, 22 (on-line) DOI:
559 10.1111/mec.16909
- 560 LAMONDIA JA, SMITH VL, DOUGLAS SM (1999) Host range of *Oidium lycopersicum* on
561 selected Solanaceous species in Connecticut. **Plant Disease**, 83: 341–344.
- 562 LEBEDA A, MIESLEROVÁ B (1999) Identification, occurrence and host range of tomato
563 powdery mildew (*Oidium lycopersici*) in the Czech Republic. **Acta Phytopathologica et**
564 **Entomologica Hungarica**, 34: 13–25.
- 565 LEBEDA A; MIESLEROVÁ B; JANKOVICS T; KISS L; VAN DER LINDE EJ (2015) First
566 detection of tomato powdery mildew caused by *Oidium neolycopersici* in South Africa. **South**
567 **African Journal of Botany**, 99: 153–157.
- 568 LEBEDA A; MIESLEROVA B; PETRIVALSKY M; LUHOVÁ L; SPUNDOVA M.;
569 SEDLAROVA M; NOŽKOVÁ V; PINK D (2017) Review of tomato powdery mildew – A
570 challenging problem for researchers, breeders and growers. **Acta Horticulturae**, 1159: 107–
571 116.
- 572 LEE HA, LEE HY, SEO E, LEE J, KIM SB, OH S, CHOI E, CHOI E, LEE SE, CHOI D (2017)
573 Current understandings of plant nonhost resistance. **Molecular Plant-Microbe**
574 **Interactions**, 30: 5–15.
- 575 LEIGH JW, BRYANT D (2015) POPART: Full-feature software for haplotype network
576 construction. **Methods in Ecology and Evolution**, 6: 1110–1116.
- 577 LI CW, PEI DL, WANG WJ, MA YS, WANG L, WANG F, LIU JL, ZHU WM (2008) First
578 report of powdery mildew caused by *Oidium neolycopersici* on tomato in China. **Plant**
579 **Disease**, 92: 1370.
- 580 LIBERATO JR, LOURO RP, SUZUKI MS, BARRETO RW (1998) Ocorrência de oídio do
581 tomateiro causado por *Oidiopsis* no estado do Rio de Janeiro. **Fitopatologia Brasileira**, 23: 81.
- 582 LIBRADO P, ROZAS J (2009) DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA
583 polymorphism data. **Bioinformatics**, 25(11): 1451–1452.

- 584 LIU XM, WEI YX, ZHANG H, ZHOU FX, PU JJ (2015) First report of powdery mildew
585 (*Pseudoidium neolycopersici*) on croton (*Codiaeum variegatum* var. *pictum*) in China. **Plant**
586 **Disease**, 99: 288.
- 587 LIU YX, CAI ZY, YANG Y, LONG JM, LI HQ, ZHANG ZB (2019) First report of powdery
588 mildew caused by *Pseudoidium neolycopersici* on *Moringa oleifera* in China. **Plant**
589 **Disease**, 103: 1768.
- 590 MAROIS JJ, MOMOL MT, KIMBROUGH JW, HOCHMUTH RC, DANKERS W (2001)
591 First report of powdery mildew on greenhouse tomatoes caused by *Oidium neolycopersici* in
592 Florida. **Plant Disease**, 85:1292
- 593 MIESLEROVÁ B; LEBEDA A; KENNEDY R (2004) Variation in *Oidium neolycopersici*
594 development on host and non-host plant species and their tissue defence responses. **Annals of**
595 **Applied Biology**, 144: 237–248.
- 596 MUKHTAR I, ASHRAF HJ, KHOKHAR I, VAN PEER AF, HUANG Q, CHEN B, YAN J,
597 ASHRAF A, CHOU T, JIANG S, XIE B (2019) First report of powdery mildew caused by
598 *Pseudoidium neolycopersici* (*Erysiphe aquilegiae* complex) on *Senna bicapsularis* in
599 China. **Plant Disease**, 103: 2479.
- 600 MUKHTAR I, VAN PEER AF (2018). Occurrence of powdery mildew caused by *Pseudoidium*
601 *neolycopersici* on papaya (*Carica papaya*) in China. **Plant Disease**, 102: 2645.
- 602 NESHEV G (1993) Powdery mildew (*Oidium* sp.) on tomatoes in Bulgaria. **Phytoparasitica**,
603 21: 339–343.
- 604 NGUYEN LT, SCHMIDT HA, VON HAESLER A, MINH BQ (2015) IQ-TREE: A fast and
605 effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies. **Molecular**
606 **Biology and Evolution**, 32: 268–274.
- 607 NYLANDER JAA (2004) MrModeltest v2. Program distributed by the author. **Evolutionary**
608 **Biology Centre**, Uppsala University.
- 609 RAMBAUT A (2012) FigTree v1.4.0: Tree figure drawing tool. Retrieved March 15, 2020,
610 from <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>.
- 611 RAMBAUT A, DRUMMOND A, (2010) Tracer v. 1.4 Available at:
612 <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>. Accessed 15 march, 2019.

- 613 REIFSCHNEIDER FJB; BOITEUX LS (1988) A vacuum-operated settling tower for
614 inoculation of powdery mildew fungi. **Phytopathology**, 78: 1463–1465.
- 615 REIS A, BOITEUX LS, PAZ-LIMA ML, SILVA PP; LOPES CA (2004a) Powdery mildew of
616 *Allium* species caused by *Oidiopsis taurica* in Brazil. **Horticultura Brasileira**, 22: 758–760.
- 617 REIS A; LOPES CA, BOITEUX LS; PAZ-LIMA ML (2004b) *Eryngium foetidum*,
618 *Petroselinum crispum* and *Coriandrum sativum*: New Apiaceae hosts of *Oidiopsis taurica* in
619 Brazil. **Fitopatologia Brasileira**, 29: 339.
- 620 REIS A, BOITEUX LS, PAZ-LIMA ML (2007) Powdery mildew of ornamental species caused
621 by *Oidiopsis haplophylli* in Brazil. **Summa Phytopathologica**, 33: 405–408.
- 622 REIS A; BOITEUX LS; PAZ-LIMA ML; SILVA PP; LOPES CA (2005) New hosts of
623 *Oidiopsis haplophylli* in the Solanaceae family in Brazil. **Fitopatologia Brasileira**, 30: 195–
624 198.
- 625 REIS A; LOPES CA (2009) **Oídios do tomateiro**. Comunicado Técnico N° 66. Brasília–DF:
626 **Embrapa Hortaliças**, 4 pp.
- 627 REIS A; LOPES CA (2012) Doenças causadas por fungos e distúrbios fisiológicos *In*:
628 CLEMENTE, FMVT; BOITEUX LS. **Produção de tomate para processamento industrial**,
629 Embrapa, Brasília–DF, p. 31-49,
- 630 ROBINSON RA (1976) Plant Pathosystems. *In*: **Plant Pathosystems**. Advanced Series in
631 Agricultural Sciences, Springer, Berlin, Heidelberg. v. 3, p. 15–31.
- 632 RONQUIST F, TESLENKO M, VAN DER MARK P, AYRES DL, DARLING A, HOHNA S,
633 LARGET B, LIU L, SUCHARD MA, HUELSENBECK JP (2012) MrBayes 3.2: Efficient
634 Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. **Systematic**
635 **Biology**, 61:539–542.
- 636 SALVUCCI A, AEGERTER BJ, MIYAO EM, STERGIOPOULOS I (2016) First report of
637 powdery mildew disease caused by *Oidium lycopersici* in field-grown tomatoes in California.
638 **Plant Disease**, 100: 1497.
- 639 SAMUELS GJ, SEIFERT KA (1995) The impact of molecular characters on systematics of
640 filamentous ascomycetes. **Annual Review of Phytopathology**, 33: 37–67.

- 641 SEIFI A; GAO D; ZHENG Z; PAVAN S; FAINO L; VISSER RGF; WOLTERS AA; BAI Y
642 (2014) Genetics, and molecular mechanisms of resistance to powdery mildews in tomato
643 (*Solanum lycopersicum*) and its wild relatives. **European Journal of Plant Pathology**, 138:
644 641–665.
- 645 STADNIK MJ (2001) História e taxonomia de oídios, *In*: STADNIK, M. J. & RIVERA, M. C.
646 **Oídios**. 1ª Ed, São Paulo-SP: Embrapa Meio Ambiente, v.1., p. 3–26.
- 647 STAMATAKIS A (2014) RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis
648 of 597 large phylogenies. **Bioinformatics**, 30: 1312–1313.
- 649 TAKAMATSU S (2013) Origin and evolution of the powdery mildews (Ascomycota,
650 Erysiphales). **Mycoscience**, 54: 75–86.
- 651 TAKAMATSU, S. (2018) Studies on the evolution and systematics of powdery mildew fungi.
652 **Journal of General Plant Pathology**, 84: 422–426.
- 653 TAKAMATSU S, KANO Y (2001) PCR primers useful for nucleotide sequencing of rDNA of
654 the powdery mildew fungi. **Mycoscience**, 42: 135–139.
- 655 TSAY JG, CHEN RS, WANG HL, WANG WL; WENG BC (2011) First report of powdery
656 mildew caused by *Erysiphe diffusa*, *Oidium neolycopersici*, and *Podosphaera xanthii* on papaya
657 in Taiwan. **Plant Disease**, 95: 1188.
- 658 UTKHEDE RS, KOCH CA, MENZIES JG, EHRET DL (2001) Host range of a powdery
659 mildew (*Erysiphe orontii*) on tomato. **Canadian Journal of Plant Science**, 81: 179–182.
- 660 WHIPPS JM; BUDGE SP; FENLON JS (1998) Characteristics and host range of tomato
661 powdery mildew. **Plant Pathology**, 47: 36–48.
- 662 YOLAGELDI L, SIN B, ONOGUR E (2008) First report of *Oidium neolycopersici* on tomatoes
663 in Turkey. **Plant Pathology**, 57: 373.
- 664 ZHU L, WANG J, WU W, QIU B, HU H, XU J, LI L, CHEN X, XU ZF, NI J (2023) First
665 report of powdery mildew in *Eucalyptus* caused by *Erysiphe neolycopersici* in China. **Plant**
666 **Disease**, 107: 574.

667 **Tabela 1** – Isolados de oídio adaxial do tomateiro (*Solanum lycopersicum* L.) e outras espécies de Solanaceae
 668 utilizados no presente estudo, código do isolado, identificação da espécie, planta hospedeira original, região,
 669 cidade/estado e ano de coleta. O campo em verde na tabela engloba os isolados que foram caracterizados via
 670 morfologia e análise molecular via sequenciamento da região rDNA ITS (*nuclear ribosomal DNA internal*
 671 *transcribed spacer*) delimitada pelos *primers* PMITS 1 e PMITS 2, que foram desenhados para anelar
 672 especificamente nessa região genômica de membros da ordem *Erysiphales*.

Código do isolado	Agente causal	Hospedeira original	Coleta ¹	Cidade/Estado	Ano coleta
AR-001	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	CO	Itaberaí–GO	2004
AR-002	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	CO	Vargem Bonita–DF	2005
AR-003	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	NE	Mucugê–BA	2005
AR-004	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	CO	Gama–DF	2005
AR-005	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	SE	Nova Lima–MG	2005
AR-012	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	CO	Gama–DF	2005
AR-013	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	CO	Gama–DF	2005
AR-014	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	CO	Gama–DF	2005
AR-006	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	CO	Gama–DF	2006
AR-007	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	CO	Gama–DF	2006
AR-008	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	S	Maringá–PR	2006
AR-009	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	SE	Sumaré–SP	2006
AR-010	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	SE	Viçosa/MG	2006
OBa-01	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Batata	CO	Gama–DF	2006
OBa-02	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	<i>S. commersonii</i>	CO	Gama–DF	2006
AR-011	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	CO	Brazlândia–DF	2007
OJ-001	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Jiló	CO	Gama–DF	2007
AR-015	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	S	São Francisco do Sul–SC	2008
AR-016	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	CO	Gama–DF	2008
AR-017	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	CO	Guará–DF	2008
AR-018	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	CO	Gama–DF	2008
AR-019	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	SE	São José de Ubá–RJ	2008
AR-020	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	S	Rolândia–PR	2008
AR-021	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	SE	São Sebastião do Alto–RJ	2008
AR-022	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	SE	São Sebastião do Alto–RJ	2008
AR-023	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	SE	Nova Friburgo–RJ	2008
AR-024	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	SE	Jaguariúna–SP	2008
OJ-002	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Jiló	CO	Gama–DF	2008
OBa-03	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Batata	CO	Gama–DF	2008
ON-001	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Nicandra	CO	Gama–DF	2008
ON-002	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Nicandra	CO	Brazlândia–DF	2008
AR-025	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	SE	Venda Nova–ES	2009
AR-026	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	S	Faxinal–PR	2009
AR-027	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	S	Faxinal–PR	2009
AR-028	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	SE	Domingos Martins–ES	2009
AR-029	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	CO	Taquara–DF	2009
AR-030	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	CO	Taquara–DF	2009
AR-032	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	CO	Gama–DF	2009
AR-033	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	S	Santo Amaro–SC	2009
AR-034	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	S	Santo Amaro–SC	2009
AR-035	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	CO	Cristalina/GO	2009
AR-036	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	SE	Venda Nova–ES	2010
AR-037	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	CO	Gama–DF	2010
AR-038	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	CO	Gama–DF	2010
AR-039	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	S	Faxinal–PR	2010
AR-040	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	S	Marilândia do Sul–PR	2010
AR-041	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	SE	Domingos Martins–ES	2010
AR-042	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	NE	São S. Umbuzeiro–PB	2010
AR-043	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	NE	São S. Umbuzeiro–PB	2010
AR-044	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	SE	Paulínea–SP	2010
AR-045	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	CO	Luziânia–GO	2011

AR-046	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	NE	Mucugê-BA	2011
AR-047	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	NE	Mucugê-BA	2011
AR-048	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	S	Caxias do Sul-RS	2011
AR-049	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	NE	Jaguaquara-BA	2011
AR-050	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	NE	Itaquara-BA	2011
AR-051	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	SE	Mogi Guaçu-SP	2011
Oba-04	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Batata	CO	Gama-DF	2014
OD-024	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	CO	Águas Claras-DF	2020
OD-030	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Berinjela	CO	Águas Claras-DF	2021
OD-037	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	CO	Lago Norte-DF	2021
OD-042	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	CO	Águas Claras-DF	2022
OD-043	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	CO	Ponte Alta-DF	2022
OD-045	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	S	Tijucas-SC	2022
OD-046	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	CO	Ponte Alta-DF	2022
OD-047	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	CO	Ponte Alta-DF	2022
OD-052	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	CO	Ponte Alta-DF	2022
OD-055	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	CO	Ponte Alta-DF	2022
OD-080	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	SE	Mario Campos-MG	2022
OD-082	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	CO	Ponte Alta-DF	2022
OD-084	<i>Leveillula taurica</i>	Tomateiro	CO	Ponte Alta-DF	2022
OD-085	<i>Leveillula taurica</i>	Pimentão	CO	Ponte Alta-DF	2022
OD-096	<i>Leveillula taurica</i>	Jiló	CO	Ceilândia-DF	2022
OD-097	<i>Leveillula taurica</i>	Berinjela	CO	Ceilândia-DF	2022
OD-106	<i>Leveillula taurica</i>	Tomateiro	CO	Ponte Alta-DF	2022
OD-108	<i>Leveillula taurica</i>	Tomateiro	CO	Ponte Alta-DF	2022
OD-152	<i>Leveillula taurica</i>	Pimentão	CO	Ponte Alta-DF	2022
OD-125	<i>Leveillula taurica</i>	Pimentão	CO	Chã Grande-PE	2023
OD-127	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	SE	São Paulo-SP	2023
OD-128	<i>Leveillula taurica</i>	Pimenta	SE	São Paulo-SP	2023
OD-134	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	SE	Grupiara-MG	2023
OD-139	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Tomateiro	CO	Taguatinga-DF	2023
OD-143	<i>Leveillula taurica</i>	Jiló	CO	Brazlândia-DF	2023
OD-144	<i>Erysiphe neolycopersici</i>	<i>S. acanthodes</i>	CO	Ponte Alta-DF	2023

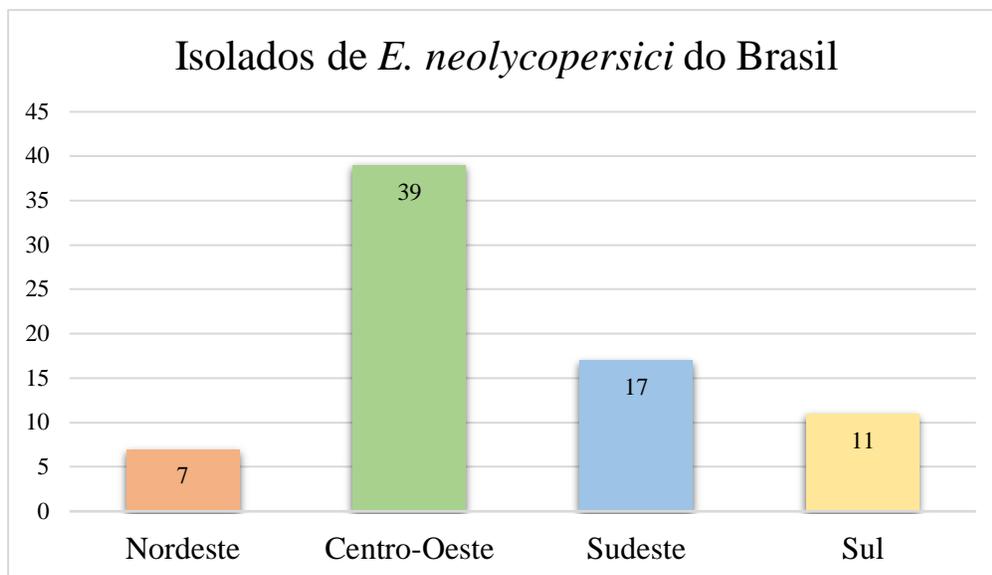
673 ¹Macrorregiões de coleta: **CO**= Centro-Oeste; **NE**= Nordeste; **SE**= Sudeste; **S**= Sul.

674

675

676 **Tabela 2** – Lista de isolados de agentes causais de oídios adaxial do tomateiro (*Solanum lycopersicum* L.) e
 677 outras hospedeiras empregados nas análises filogenéticas.

Espécie do fungo	Código do isolado	País	Código do GenBank
<i>Erysiphe neolycopersici</i>	OD-30	Brazil	---
<i>Erysiphe neolycopersici</i>	OD-37	Brazil	---
<i>Erysiphe neolycopersici</i>	OD-42	Brazil	---
<i>Erysiphe neolycopersici</i>	OD-43	Brazil	---
<i>Erysiphe neolycopersici</i>	OD-46	Brazil	---
<i>Erysiphe neolycopersici</i>	OD-47	Brazil	---
<i>Erysiphe neolycopersici</i>	OD-55	Brazil	---
<i>Erysiphe neolycopersici</i>	On-Ca-1	Canada	EU047568
<i>Erysiphe neolycopersici</i>	CAN	Canada	AB163914
<i>Erysiphe neolycopersici</i>	MRC003	China	KY887788
<i>Erysiphe neolycopersici</i>	Cz-2	Czech Republic	EU047565
<i>Erysiphe neolycopersici</i>	On-04 clone 2	France	HQ286686
<i>Erysiphe neolycopersici</i>	On-04 clone 3	France	HQ286687
<i>Erysiphe neolycopersici</i>	On-04 clone 4	France	Q286688
<i>Erysiphe neolycopersici</i>	On-04 clone 1	France	HQ286685
<i>Erysiphe neolycopersici</i>	BP-P5	Hungary	EU047563
<i>Erysiphe neolycopersici</i>	DNA23	Japan	AB032484
<i>Erysiphe neolycopersici</i>	KTP-01 clone 1	Japan	HQ286670
<i>Erysiphe neolycopersici</i>	KTP-01 clone 2	Japan	HQ286671
<i>Erysiphe neolycopersici</i>	KTP-01 clone 3	Japan	HQ286672
<i>Erysiphe neolycopersici</i>	On-Ne-2	Netherlands	EU047564
<i>Erysiphe neolycopersici</i>	---	South Africa	KJ700474
<i>Erysiphe neolycopersici</i>	SYM00248	Taiwan	OM368490
<i>Erysiphe neolycopersici</i>	UK2	UK	AB163916
<i>Erysiphe neolycopersici</i>	UMSG2	USA	KX776199
<i>Erysiphe neolycopersici</i>	On-USA-1	USA	EU047567
<i>Erysiphe neolycopersici</i>	On-USA1 clone 1	USA	HQ286681
<i>Erysiphe neolycopersici</i>	On-USA1 clone 4	USA	HQ286684
<i>Erysiphe begoniae</i>	HMJAU PM91929	China	MZ958710
<i>Erysiphe hommae</i>	MUMH0167	Japan	LC009926
<i>Erysiphe aquilegiae</i>	MUMH0277	Japan	LC009938
<i>Erysiphe macleayae</i>	KUS F244597	Poland	JQ681217
<i>Pseudoidium hortensiae</i>	KUS F30146	South Korea	MG654731
<i>Erysiphe knautiae</i>	MUMH2571	Ukraine	LC010042
<i>Erysiphe catalpae</i>	K M 127267	UK	DQ359695
<i>Erysiphe aquilegiae</i>	OE2014PM147CS	UK	KY653191
<i>Erysiphe quercicola</i>	MUMH124	Japan	AB193591
<i>Erysiphe quercicola</i>	MUMH6769	Thailand	MN081591
<i>Oidium lycopersici</i>	OI-2 clone 1	Australia	HQ286674
<i>Oidium lycopersici</i>	OI-1 clone 1	Australia	HQ286673



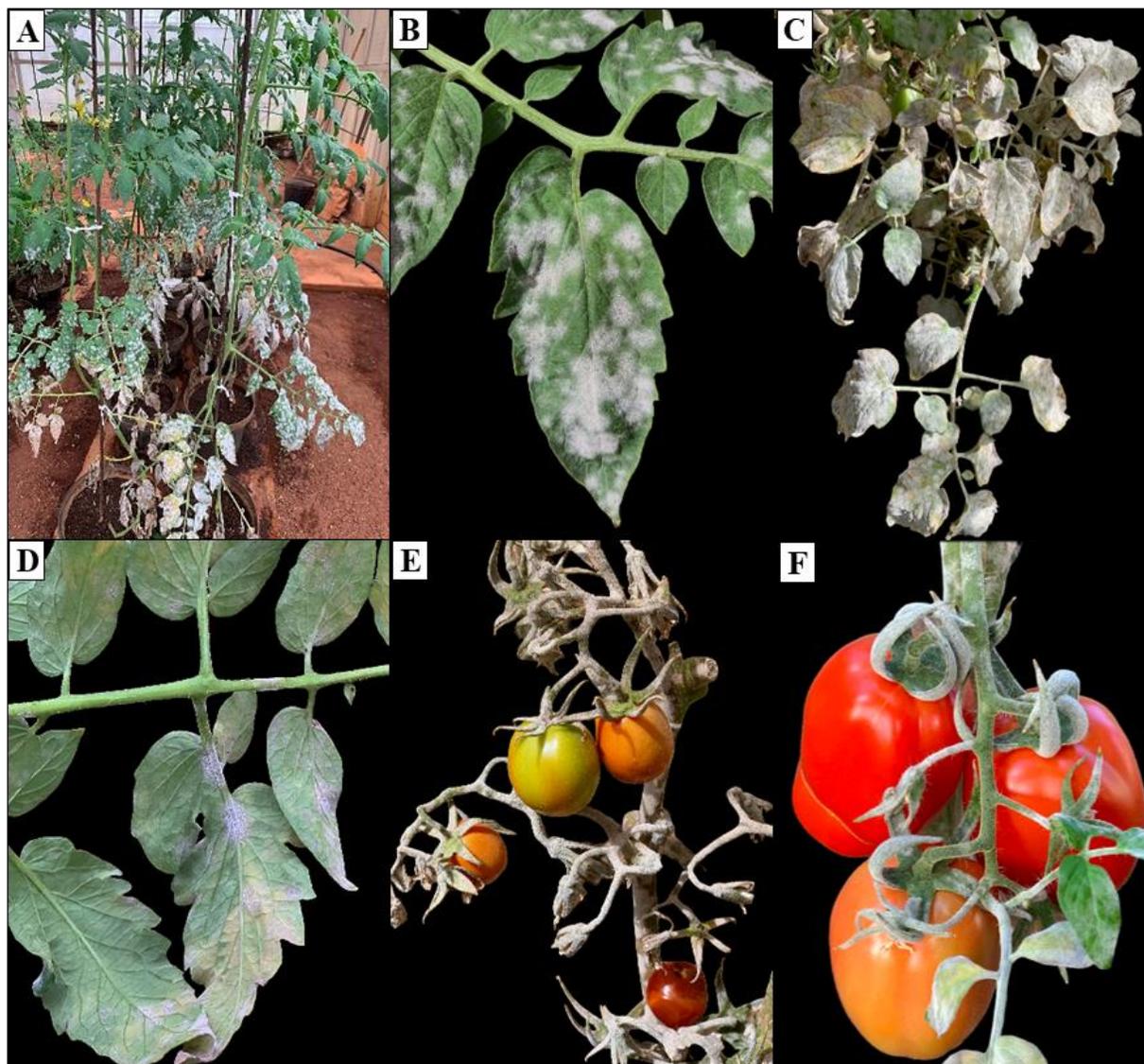
679

680 **Figura 1** – Gráfico apresentando as macrorregiões geográficas de onde foram obtidos os 74
681 isolados de *Erysiphe neolycopersici* no Brasil.



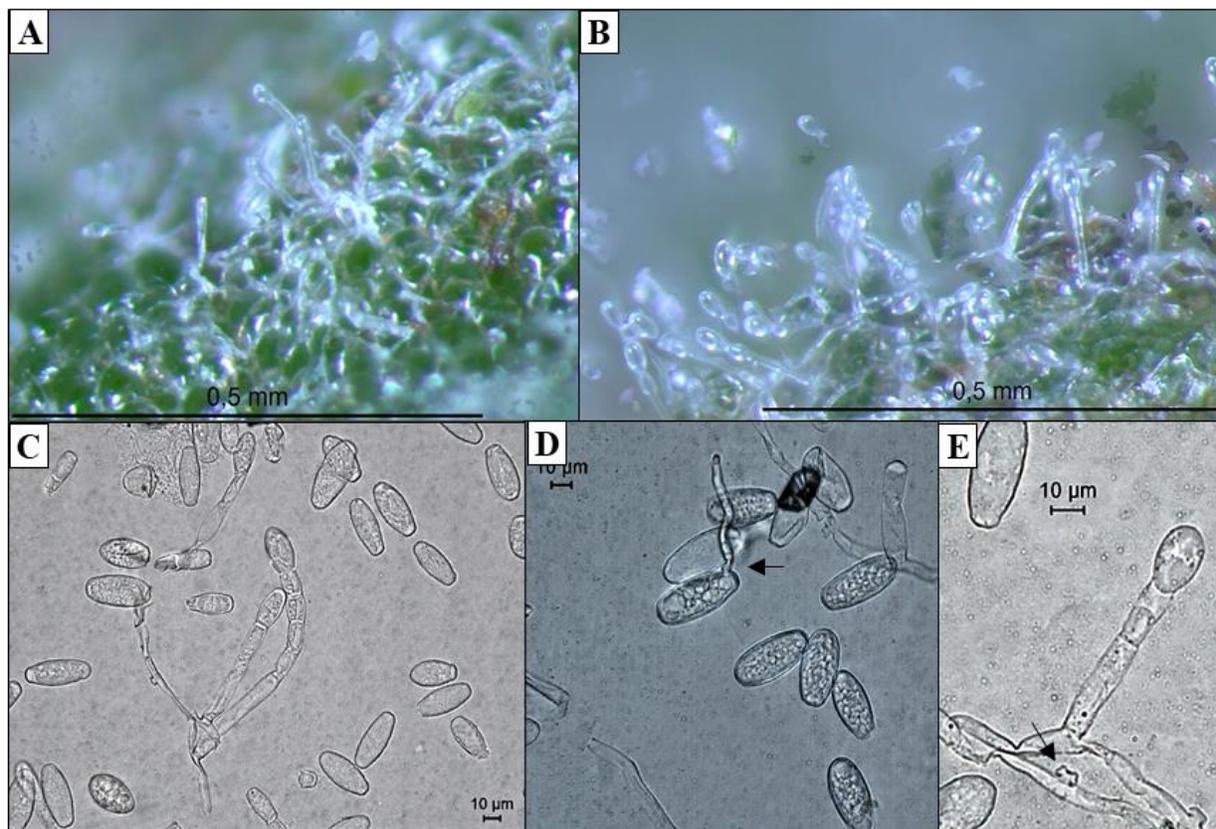
682

683 **Figura 2** – Inoculação de oídio adaxial (*Erysiphe neolycopersici*) utilizando o método ‘leaf-to-
684 leaf’; 1 = planta sadia; 2 = ramo contendo colônias esporulantes de oídio. **Fotos:** Stéfani dos Santos
685 Leite



686

687 **Figura 3** – Sintomas de *Erysiphe neolycopersici* em diferentes tecidos e órgãos do tomateiro: (A)
 688 Sintomas de oídio começando a partir das folhas mais velhas; (B) lesões circulares de oídio na face
 689 adaxial das folhas; (C) lesões recobrendo toda a superfície foliar; (D) lesões na face abaxial; (E)
 690 sintomas nas hastes, pecíolos, caule e cálices; (F) frutos livres de lesões. Brasília–DF, 2022. **Fotos:**
 691 Stéfani dos Santos Leite



692

693 **Figura 4** – Morfologia de *Erysiphe neolycopersici* em tecido foliar de tomateiro (*Solanum*
 694 *lycopersicum*): (A & B) Conidióforos eretos, não ramificados; (C) Conídios isolados e em cadeias
 695 curtas de 2–5 conídios, com formato principalmente elipsoide–ovoide; (D) tubo germinativo (seta)
 696 emergindo do corpo do conídio; (E) presença de apressórios secundários lobulados (seta). Brasília–
 697 DF, 2022. **Fotos:** João Marcos Teixeira Martins e Stéfani dos Santos Leite.



698

699 **Figura 5** – Árvore de máxima verossimilhança (RAxML) de isolados de espécies de *Erysiphe* associados com o oídio adaxial do
700 tomateiro e outras espécies de Solanaceae inferida a partir do alinhamento da região rDNA ITS. Os números nas ramificações
701 indicam valores de suporte (RAxML-BS (≥ 70) / SH-aLRT (≥ 80) / BI-PP (≥ 95)). “-” indica suporte não significativo ou ausência
702 do nó. Isolados obtidos no presente estudo estão destacados em negrito. As origens geográficas dos isolados de *Erysiphe*
703 *neolycopersici* (= *Oidium neolycopersici*) são fornecidas após os códigos dos isolados seguido dos números de acesso do GenBank
704 são mostrados entre parênteses. *Golovinomyces lycopersici* (= *Oidium lycopersici*) foi usado como grupo externo. A barra de escala
705 indica o número estimado de substituições por site.



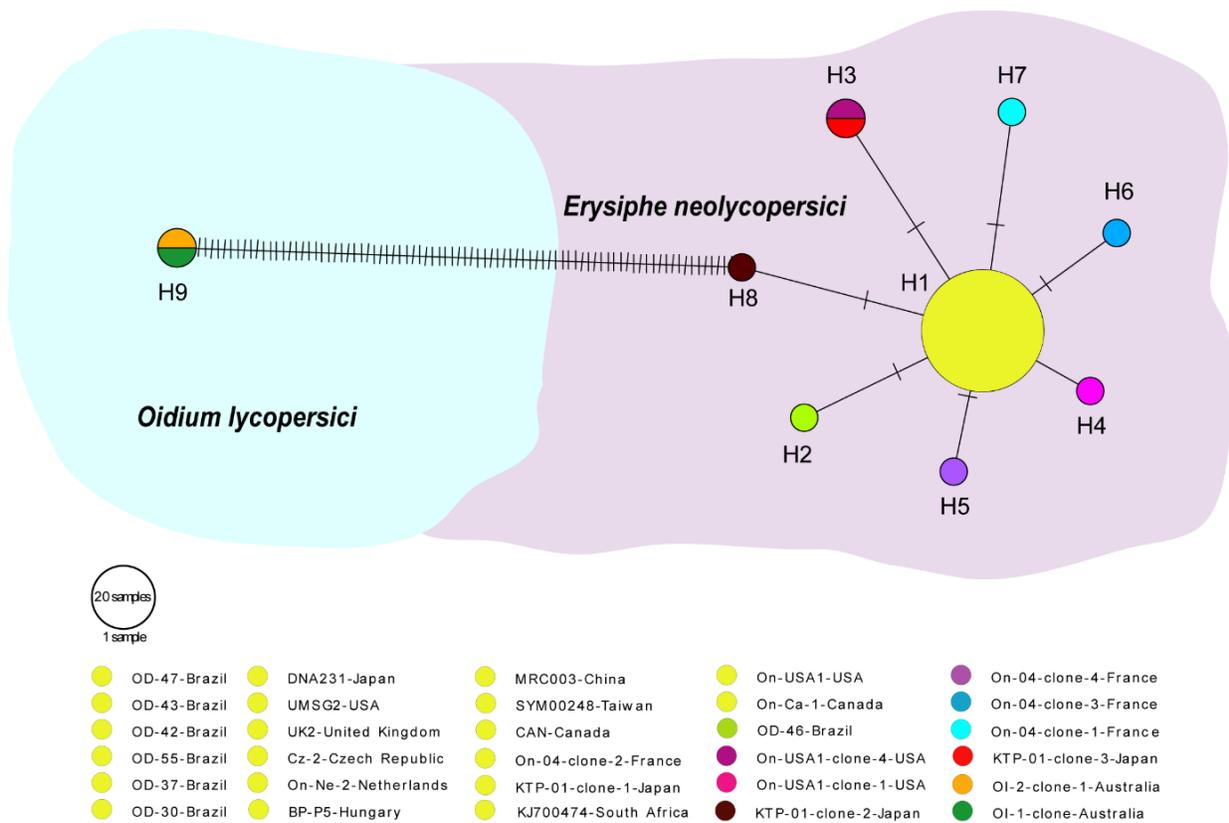
706

707 **Figura 6** – Planta de jurubebão (*Solanum acanthodes*) inoculada artificialmente apresentando
708 sintomas e sinais de oídio adaxial (seta) induzidos por um isolado de *Erysiphe neolycopersici*.

709 **Fotos:** Stéfani dos Santos Leite.

710

711



712

713

714 **Figura 7** – Redes de haplótipos TCS geradas (usando o programa PopArt) com o alinhamento das
 715 sequências da região rDNA ITS representando isolados de *Erysiphe neolycopersici* (= *Oidium*
 716 *neolycopersici*) e *Golovinomyces lycopersici* (= *Oidium lycopersici*) disponíveis no GenBank (ver **Figura**
 717 **5**) bem como isolados caracterizados no presente estudo. As áreas das fatias são proporcionais ao número
 718 de isolados em cada haplótipo e as cores dos círculos correspondem aos diferentes isolados de *E.*
 719 *neolycopersici* de acordo com a legenda. Isolados correspondendo a haplótipos idênticos são representados
 720 pela mesma cor. Os traços nas linhas de conexão representam o número de mutações que separam os
 721 diferentes haplótipos.

722

723

724

725

726

727

728

729

CAPÍTULO III

730

731 **Identificação de novas fontes de resistência a isolados Neotropicais de *Erysiphe***
732 ***neolycopersici* em germoplasma de *Solanum (Lycopersicon)***

733

734

735

736

737

738

Formatado para – Tropical Plant Pathology

739 **Identificação de novas fontes de resistência a isolados Neotropicais de *Erysiphe***
740 ***neolycopersici* em germoplasma de *Solanum (Lycopersicon)***

741

742 **Stéfani dos Santos Leite¹; Tiago Bezerra Torres¹; Cleberly Evangelista dos Santos²; Matías**
743 **González-Arcos³; Ailton Reis⁴; Maria Esther de Noronha Fonseca⁴; Leonardo Silva**
744 **Boiteux^{1,2,4}**

745

746 ¹Programa de Pós-Graduação em Fitopatologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), CEP:
747 52171-900 Recife–PE, Brazil.

748 ²Departamento de Fitopatologia, Universidade de Brasília (UnB), Campus Universitário Darcy Ribeiro, CEP:
749 70910-900, Brasília–DF, Brazil;

750 ³Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA), Estación Experimental INIA Salto Grande, CP
751 50000, Salto, Uruguay

752 ⁴National Center for Vegetable Crops Research (CNPH), Embrapa Vegetable Crops (Embrapa Hortaliças),
753 70275-970, Brasília–DF, Brazil.

754

755 **Correspondence:** leonardo.boiteux@embrapa.br.

756 **ORCID:** 0000-0002-5791-8002

757

RESUMO

758 O oídio do tomateiro (causado por *Erysiphe neolycopersici*) vem ganhando importância no Brasil
759 em cultivos protegidos e em condições de campo aberto com irrigação via gotejamento. No entanto,
760 ainda são poucas as cultivares comerciais resistentes a esse patógeno. O objetivo do presente
761 trabalho foi avaliar (em condições de telado) a reação de 182 acessos de *Solanum (Lycopersicon)*
762 a isolados de *E. neolycopersici*. Três ensaios preliminares foram conduzidos visando a
763 identificação de acessos com níveis promissores de resistência. Quarenta e sete acessos
764 identificados com performance superior foram incluídos em um quarto ensaio visando confirmar a
765 estabilidade da resistência. O método “leaf-to-leaf” foi utilizado para as inoculações. As avaliações
766 foram conduzidas aos 15 e 30 dias após a inoculação. Índices de doença foram calculados
767 utilizando-se uma escala de notas da severidade dos sintomas. Todos os acessos de *S. lycopersicum*
768 foram suscetíveis. Catorze (14) acessos da espécie selvagem *S. habrochaites* apresentaram resposta
769 do tipo imunidade ao patógeno. Oito híbridos experimentais interespecíficos [*S. lycopersicum* x *S.*
770 *habrochaites*] apresentaram reação de resistência ao patógeno, sugerindo a presença de fatores de
771 dominantes para essa característica. Acessos de *S. corneliomulleri* (5), *S. arcanum* (4), *S.*
772 *peruvianum* (4), *S. chilense* (1), *S. huaylasense* (1) e *S. pennellii* (1) também apresentaram respostas
773 do tipo imunidade ou hipersensibilidade ao *E. neolycopersici*. Muitos acessos representam o
774 primeiro registro como fontes de resistência a esse patógeno. Esses acessos poderão ser utilizados
775 em programas de melhoramento visando o desenvolvimento de cultivares com ampla resistência
776 contra isolados Neotropicais de *E. neolycopersici*.

777 **Palavras-chaves:** tomateiro; espécies selvagens; oídio; resistência genética; avaliação
778 germoplasma.

779

ABSTRACT

780 The tomato powdery mildew (caused by *Erysiphe neolycopersici*) has been gaining importance in
781 Brazil in protected crops and under open-field conditions with drip irrigation. However, there are
782 still few commercial cultivars with resistance against this pathogen. The objective of the present
783 work was to evaluate (under greenhouse conditions) the reaction of 182 *Solanum (Lycopersicon)*
784 accessions to isolates of *E. neolycopersici*. Three preliminary trials were conducted to identify
785 accessions with promising resistance levels. Forty-seven accessions/hybrids with superior
786 performance were included in a fourth trial to confirm stability of the resistance. The “leaf-to-leaf”
787 method was used for inoculation. Evaluations were conducted at 15 and 30 days after inoculation.
788 Disease scores were calculated using a symptom severity rating scale. All *S. lycopersicum*
789 accessions were susceptible. Fourteen (14) accessions of the wild species *S. habrochaites* displayed
790 an immunity-like response to the pathogen. Eight experimental interspecific [*S. lycopersicum* x *S.*
791 *habrochaites*] hybrids showed resistant responses to the pathogen, suggesting the presence of
792 dominant factors for this trait. Accessions of *S. corneliomulleri* (6), *S. arcanum* (4), *S. peruvianum*
793 (4), *S. chilense* (1), *S. huaylasense* (1), and *S. pennellii* (1) also showed either immunity-type or
794 hypersensitivity responses to *E. neolycopersici*. Many accessions represent the first record as
795 sources of resistance to this pathogen. These accessions may be used in genetic improvement
796 programs aimed at developing cultivars with broad resistance against Neotropical isolates of *E.*
797 *neolycopersici*.

798 **Keywords:** tomato; wild species; powdery mildew; genetic resistance; germplasm screening.

INTRODUÇÃO

799
800 O tomateiro (*Solanum lycopersicum* L.) é uma das hortaliças com maior potencial produtivo
801 por área cultivada, sendo economicamente uma das mais importantes em escala mundial (Kimura
802 e Kinha 2008; FAO 2022). O tomateiro é uma hortaliça amplamente cultivada para consumo *in*
803 *natura* e para processamento industrial devido a riqueza de seus constituintes nutricionais, tais
804 como vitaminas, fibras dietéticas, antioxidantes e pigmentos carotenoides (Liu et al. 2022). O
805 Brasil ocupa a 9ª posição mundial, produzindo 3.6 milhões de toneladas em 51.907 ha na safra de
806 2021 (FAO 2022; IBGE 2022). No entanto, diversos fatores de origem fitossanitária podem
807 contribuir para a redução dos níveis de produtividade nas condições brasileiras. Dados da ANVISA
808 (2019), apontam o cultivo do tomate ocupando a 3ª posição no ranking do uso de agrotóxicos no
809 Brasil. Esse fato é decorrente, principalmente, das diversas doenças que afetam o desenvolvimento
810 do tomateiro durante todo seu ciclo nas condições brasileiras (Lopes et al. 2021; Reis et al. 2021).

811 O oídio do tomateiro vem gradativamente ganhando importância em cultivos protegidos e
812 em campo aberto conduzido com sistema de irrigação via gotejamento, que são condições
813 extremamente favoráveis ao desenvolvimento da doença/patógeno. A doença raramente causa a
814 morte da planta, mas pode resultar em perdas expressivas na produtividade (entre 20 e 50%) em
815 cultivos severamente afetados (Jones et al. 2001; Lian et al. 2022). A doença é favorecida por
816 plantios adensados, baixa luminosidade, ausência de molhamento foliar, temperaturas entre 20–
817 27°C e umidade do ar acima de 50% (Bedendo 2018). O oídio ocorre de forma generalizada e, nas
818 condições brasileiras, tem sido atribuída a dois ascomicetos biotróficos obrigatórios (*Erysiphales*:
819 *Erysiphaceae*): *Erysiphe neolycopersici* (L. Kiss) HY Hsiao; YM Shen (agente causal do oídio
820 adaxial) e *Leveillula taurica* (Lév.) G. Arnaud (sinônimos: *Oidiopsis haplophylli* Rulamort = *O.*
821 *sicula* Scalia = *O. taurica* Salmon), que é o agente causal do oídio abaxial (Reis et al. 2021). No
822 entanto, levantamentos recentes indicam que *E. neolycopersici* é o patógeno mais comumente

823 observado causando oídio em tomateiro no Brasil (Leite et al. 2023 em preparação – ver capítulos
824 II e IV).

825 Os primeiros sintomas causados por *E. neolycopersici* são observados predominantemente
826 nas folhas mais velhas, sendo caracterizados por lesões brancas ou acinzentadas pulverulentas na
827 face adaxial, podendo infectar pecíolos, cálice, caule, sem infectar, contudo, os frutos (Jones et al.
828 2001; Kiss et al. 2001). Infecções severas podem levar à clorose e posterior necrose foliar,
829 senescência prematura, subdesenvolvimento das plantas, redução do ciclo da cultura e queda de
830 flores e frutos. As lesões (colônias) brancas são os principais sinais da doença e correspondem ao
831 micélio com hifas e conídios hialinos com a disseminação ocorrendo principalmente pelo vento
832 (Jones et al. 2000; Kiss et al. 2001; Kashimoto et al. 2003; Hsiao et al. 2022). A sobrevivência e
833 persistência do patógeno de um ciclo de cultivo para o outro ocorre em plantas de tomateiro
834 espontâneas (= tigueras) originárias de sementes deixadas no campo em safras anteriores
835 (Clemente e Boiteux 2012) ou em hospedeiras alternativas (Leite et al. 2023 em preparação – ver
836 capítulo II).

837 O controle químico tem sido uma das poucas estratégias eficientes e economicamente viáveis
838 para manejo do oídio adaxial no tomateiro (Reis et al. 2021). Sob condições e épocas favoráveis, a
839 doença se espalha rapidamente, demandando o uso mais intensivo do controle químico (Reis et al.
840 2021). Embora existam fungicidas registrados para o controle do oídio, o emprego de cultivares
841 resistentes é a estratégia de controle que confere maior eficiência, praticidade, sustentabilidade
842 ambiental e econômica (Bai et al. 2005). Nesse sentido, os diferentes programas de melhoramento
843 genético têm obtido significativos avanços via identificação de fontes de resistência (Jones et al.
844 2001; Kiss et al. 2001; Seifi et al. 2014). No entanto, ainda são poucas as cultivares comerciais de
845 tomateiro resistentes a esse patógeno.

846 De acordo com recentes enquadramentos taxonômicos, o tomateiro pertence ao gênero
847 *Solanum* (secção *Lycopersicon*) que engloba cerca de uma dezena de espécies semi-domesticadas
848 e silvestres (Knapp e Peralta 2016). Esse germoplama de espécies silvestres vem contribuindo com
849 inúmeros genes/loci de interesse para o melhoramento genético visando resistência a doenças,
850 incluindo os oídios (Bai et al. 2005). Até o presente momento foram mapeados nove loci que
851 conferem resistência ao *E. neolycopersici*: O gene dominante *Ol-1* (Van der Beek et al. 1994) e o
852 gene dominante *Ol-3* (localizado na mesma região cromossômica do gene *Ol-1*) foram
853 introgrididos da espécie silvestre *S. habrochaites* (Huang et al. 2000; Bai et al. 2005). O gene *Ol-*
854 *5* (ligado aos genes/alelos *Ol-1* e *Ol-3*) também foi introgridido de um acesso de *S. habrochaites*
855 (Bai et al. 2005). Por sua vez, o gene recessivo *ol-2* (homólogo do gene *Mlo* de cevada) foi
856 identificado em um acesso semi-domesticado de *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* (Bai et al. 2008).
857 O gene *Ol-6* não tem origem genética definida, sendo mapeado na mesma posição do gene *Ol-4*
858 que foi introgridido de *S. arcanum* ‘LA2172’ (Bai et al. 2005). O fenótipo de resistência
859 predominante contra isolados de *E. neolycopersici* envolve uma resposta do tipo hipersensibilidade
860 (Nimchuk et al. 2003), excetuando a reação do gene recessivo *ol-2* que confere um fenótipo do tipo
861 imunidade. Três loci controlando características quantitativas (QTLs) também foram
862 caracterizados em um acesso de *S. peruvianum*, sendo denominados como *Ol-qt1*, *Ol-qt2* e *Ol-*
863 *qt3* (Bai et al. 2003).

864 No entanto, a maioria destas fontes de resistência ainda não foi desafiada visando demonstrar
865 suas eficiências contra isolados brasileiros de *E. neolycopersici*. Nesse contexto, o principal
866 objetivo do presente estudo foi avaliar, em casa de vegetação, a reação de 182 acessos do gênero
867 *Solanum* (*Lycopersicon*) (incluindo oito híbridos interespecíficos experimentais) a isolados de *E.*
868 *neolycopersici*, buscando identificar novas fontes de resistência/tolerância a isolados brasileiros
869 causadores do oídio adaxial do tomateiro.

MATERIAL & MÉTODOS

870
871 **Local das avaliações de acessos de *Solanum (Lycopersicon)* contra isolados de *Erysiphe***
872 ***neolycopersici*** – Os trabalhos foram conduzidos no Laboratório de Melhoramento Genético e nas
873 casas de vegetação da Embrapa Hortaliças, localizada na zona rural da Ponte Alta, cidade satélite
874 do Gama, em Brasília–DF, a 15°56'00" latitude sul, 48°08'00" longitude oeste e altitude de 997,6
875 metros.

876 **Acessos de *Solanum (Lycopersicon)* avaliados para reação a isolados de *Erysiphe***
877 ***neolycopersici*** – As mudas dos materiais vegetais foram produzidas em bandejas de isopor com
878 128 células, contendo substrato esterilizado e transplantadas após 30 dias em vasos plásticos de 5L
879 (2 plantas por vaso) contendo uma mistura de argila, esterco bovino, areia e palha de arroz
880 carbonizada esterilizada e mantidos em casa de vegetação. Entre os 174 acessos de *Solanum*
881 (*Lycopersicon*) do banco de germoplasma da Embrapa Hortaliças incluídos nas avaliações foram
882 classificados como pertencentes as seguintes espécies: 96 acessos de *S. lycopersicum* (incluindo os
883 controles suscetíveis ‘Ponderosa’ e ‘Viradoro’); 24 *S. peruvianum*; 17 *S. habrochaites*; 13 *S.*
884 *corneliomulleri*; 11 *S. arcanum*; seis *S. pimpinellifolium*; quatro *S. huaylasense*; dois *S. chilense* e
885 um acesso de *S. pennellii* (**Tabela 1**). Foram também incluídos oito acessos correspondendo a
886 híbridos experimentais interespecíficos entre quatro acessos de *S. habrochaites* (resistentes) e dois
887 acessos (suscetíveis) de *S. lycopersicum* (**Tabela 1**), perfazendo um total de 182 acessos em
888 avaliação.

889 **Isolados de *Erysiphe neolycopersici* e manutenção do inóculo** – A identidade dos isolados dos
890 agentes causais do oídio adaxial foi confirmada via sequenciamento da região genômica rDNA ITS
891 – *internal transcribed spacer region*). Três isolados foram obtidos a partir de tomateiros (*S.*
892 *lycopersicum*) apresentando colônias esporulantes provenientes de três regiões do Distrito Federal

893 (ver detalhamento abaixo). O inóculo foi mantido em plantas de dois acessos de *S. lycopersicum*
894 altamente suscetíveis: ‘Ponderosa’ e *S. lycopersicum* ‘Viradoro’ (Giordano et al. 2000). Plantas
895 dessas duas cultivares também foram utilizadas como controles suscetíveis em todos os bioensaios.

896 **Ensaio preliminares para avaliação da reação de acessos de tomateiros a diferentes isolados**

897 **de *E. neolycopersici*** – As avaliações dos acessos de *Solanum (Lycopersicon)* foram subdivididas

898 em três ensaios preliminares, conduzidos entre março e setembro de 2022. No mês de março 2022

899 foi realizado o **ensaio #1** englobando 79 acessos de *Solanum (Lycopersicon)* incluindo os oito

900 híbridos experimentais, que foram avaliados quanto à reação a um isolado de *E. neolycopersici*

901 proveniente de Águas Claras, Brasília–DF denominado OD-042. O delineamento experimental foi

902 inteiramente casualizado, em arranjo fatorial 79 (acessos) \times um isolado do patógeno, com três

903 repetições. Cada repetição foi constituída de um vaso com duas plantas. Um segundo experimento

904 para avaliação de germoplasma (**ensaio #2**) foi conduzido no final de março de 2022, englobando

905 uma coleção de acessos de *S. habrochaites* em um arranjo fatorial 17 (acessos) \times um isolado do

906 patógeno. No ensaio #2 foi utilizado um isolado proveniente da Ponte Alta–DF (isolado OD-046).

907 Um terceiro experimento (**ensaio #3**) de avaliação de germoplasma de *Solanum (Lycopersicon)* foi

908 conduzido em junho 2022, sendo constituído de 78 acessos de diferentes espécies mais oito acessos

909 correspondendo a híbridos interespecíficos experimentais em arranjo fatorial 86 (acessos) \times um

910 isolado do patógeno, proveniente de Ponte Alta, Brasília–DF (isolado OD-055).

911 **Metodologia de inoculação** – A inoculação foi realizada aproximadamente dez dias após o

912 transplântio utilizando o método ‘leaf-to-leaf’, friccionando nas mudas saudáveis, colônias

913 esporulantes de *E. neolycopersici* a partir de folhas frescas de tomateiro altamente infectadas

914 (Lindhout et al. 1994). O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, com plantas dos

915 acessos altamente suscetíveis (‘Ponderosa’ e ‘Viradoro’) distribuídos entre as fileiras do

916 experimento. Esses acessos foram previamente inoculados artificialmente atuando como fontes
 917 adicionais de inóculo natural para cada ensaio de seleção. Esses com três repetições, representada
 918 por três vasos com duas plantas. Os dados de Índice de doença foram submetidos à análise de
 919 variância e agrupadas pelo teste de Scott-Knott ($P \leq 0,05$) com auxílio do programa estatístico
 920 SISVAR (Ferreira 2011).

921 **Avaliação empregando escala de notas e índice de doença** – A avaliação foi realizada aos 15 e
 922 30 dias após a inoculação, e para quantificação da severidade da doença adotou-se uma escala de
 923 notas, adaptada de Bohn e Whitaker (1964), variando de 0 a 4 sendo: **0** = ausência de sintomas; **1**
 924 = Crescimento do fungo esparso, colônias esporulantes presentes; **2** = Crescimento do fungo
 925 esparso, baixo nível de esporulação; **3** = Crescimento intermediário do fungo, colônias esporulantes
 926 presentes e **4** = Sintomas severos, apresentando folhas com muita esporulação e crestamento foliar.
 927 Com as notas obtidas foram calculados os índices de doença (ID) através da fórmula de McKinney
 928 (McKinney 1923): $ID (\%) = 100 \cdot \sum [(f.v)/(n.x)]$, tal que f = número de plantas com notas idênticas;
 929 v = nota observada; n = número total de plantas avaliadas e x = nota máxima da escala.

930

$$931 \quad ID (\%) = \frac{\sum(\text{valor da nota} \times N^\circ \text{ de plantas com esta nota})}{(N^\circ \text{ total de plantas} \times \text{valor máximo da escala de notas})} \times 100$$

932

933 Esses índices foram agrupados em classes de reação da doença, utilizando-se a média geral para
 934 cada acesso: 0 % = semelhante a uma resposta do tipo imunidade (**SI**); 0,01–25 % = altamente
 935 resistente (**AR**); 25,01–50 % = medianamente resistente (**MR**); 50,01–75% = medianamente
 936 suscetível (**MS**); 75,01–100 % = altamente suscetível (**AS**) (Reis et al. 2004). Os dados de ID foram
 937 submetidos à análise de variância e as médias agrupadas pelo teste de Scott-Knott ($P \leq 0,05$) com
 938 auxílio do Programa estatístico SISVAR (Ferreira 2011).

939 **Ensaio para análise da estabilidade fenotípica da resistência de acessos promissores de**
940 *Solanum (Lycopersicon)* – Os acessos que apresentaram resposta do tipo imunidade ou se
941 mostraram altamente resistentes nos ensaios #1, #2 ou #3 (avaliações preliminares) foram
942 selecionados para um novo ensaio com um isolado de *E. neolycopersici* proveniente da Ponte Alta–
943 DF visando confirmar a estabilidade destas respostas. Esse ensaio foi realizado com 39 acessos e
944 oito híbridos interespecíficos que foram selecionados nos ensaios preliminares como: SI e AR.
945 Alguns acessos com respostas da classe MR também foram avaliados. As cultivares ‘Viradoro’ e
946 ‘Ponderosa’ foram utilizadas como controles suscetíveis. A produção das mudas, o preparo do
947 inóculo e a inoculação seguiu a mesma metodologia anterior. O delineamento experimental foi
948 inteiramente casualizado, em arranjo fatorial 49 (39 acessos promissores + oito híbridos
949 experimentais + duas testemunhas suscetíveis) x um isolado do patógeno (isolado OD-082), com
950 três repetições (repetição = um vaso com duas plantas). Os dados de ID foram submetidos à análise
951 de variância e as médias agrupadas pelo teste de Scott-Knott ($P \leq 0,05$) com auxílio do Programa
952 estatístico SISVAR (Ferreira 2011).

953 **RESULTADOS**

954 Na análise conjunta dos 182 acessos de *Solanum (Lycopersicon)* avaliados nos ensaios
955 preliminares #1, #2 e #3, incluindo os controles suscetíveis (‘Ponderosa’ e ‘Viradoro’), 127 e 117
956 acessos foram classificados dentro do grupo **AS** aos 15 dias e aos 30 dias após inoculação,
957 respectivamente (**Tabela 1**). Os IDs apresentaram variação entre 79,16 e 100% nos dois períodos.
958 Sete e seis acessos foram classificados como **MS** aos 15 e 30 dias após inoculação, respectivamente
959 (IDs variando entre 54,17 e 75%). Treze e 12 acessos foram caracterizados dentro do grupo **MR**
960 aos 15 e 30 dias após inoculação, respectivamente (IDs variando entre 29,16 e 50%). Onze acessos
961 e nove foram caracterizados como **AR**, aos 15 e 30 dias após inoculação, respectivamente (IDs

962 variando entre 12,5 e 25%). Vinte e quatro e 38 acessos apresentaram reação do tipo imune, ou
963 seja, completa ausência de sintomas da doença, aos 15 e 30 dias após inoculação, respectivamente.
964 Entre os híbridos experimentais, quatro e três se mostraram altamente resistentes aos 15 e 30 dias
965 após inoculação, respectivamente (IDs variando entre 16,6 e 25%). Quatro híbridos experimentais
966 apresentaram resposta do tipo imunidade ao patógeno aos 15 dias, e cinco aos 30 dias (**Tabela 1**).

967 Nesses ensaios preliminares, as classes fenotípicas de resistência não apresentaram bom
968 ajuste (Scott-Knott; $P \leq 0,05$) aos agrupamentos obtidos, com acessos classificados como MR não
969 diferindo significativamente daqueles classificados como **AR** e/ou imunes. De acordo com as
970 médias obtidas para as avaliações dos dois períodos, 122 acessos foram classificados como **AS**,
971 sendo 95 deles pertencentes a espécie cultivada *S. lycopersicum*. Essa observação confirma os
972 elevados níveis de suscetibilidade ao patógeno de acessos de *S. lycopersicum* como indicado pela
973 avaliação de um conjunto de 45 cultivares comerciais onde todas foram classificadas como
974 altamente suscetíveis ao *E. neolycopersici* (Matsuda et al. 2001). Os acessos *S. lycopersicum*
975 ‘CNPH 1162’ e ‘CNPH 1163’ que contêm o gene *Lv* (Chunwongse et al. 1994) se mostraram
976 altamente suscetíveis (ID=100%) ao isolado de *E. neolycopersici*.

977 No quarto ensaio conduzido para demonstrar a estabilidade da resistência ao *E.*
978 *neolycopersici*, 30 dos 39 (excluindo as duas testemunhas e os oito híbridos) acessos reavaliados,
979 apresentaram reação de imunidade nas duas etapas de avaliação (aos 15 dias e 30 dias após
980 inoculação). Quinze acessos da espécie *S. habrochaites* expressaram novamente uma reação do
981 tipo imunidade, demonstrando a estabilidade dessa resistência nesse germoplasma. Cinco acessos
982 da espécie *S. corneliomulleri*, quatro da espécie *S. arcanum*, três da espécie *S. peruvianum*, um da
983 espécie *S. chilense*, um da espécie *S. huaylasense*, e um acesso de *S. pennellii* também apresentaram
984 uma resposta do tipo imunidade nas avaliações de 15 e 30 dias, confirmando a estabilidade dessa
985 resistência. Esses acessos constituem excelentes fontes de resistência a *E. neolycopersici*, pois não

986 apresentaram sintomas da doença, mesmo quando expostos a altos níveis de inóculo do patógeno,
987 não somente via inoculação ‘leaf-to-leaf’, mas também quando em parcelas posicionadas lado a
988 lado de acessos altamente suscetíveis (**Figura 1**).

989 Ainda dentre os 39 acessos promissores reavaliados quanto à estabilidade da resistência;
990 oito se mostraram altamente resistentes aos 15 dias após inoculação, e cinco aos 30 dias com ID
991 variando entre 16,67 e 25%. Um acesso de *S. pimpinellifolium* que aos 15 dias foi altamente
992 resistente, apresentou-se medianamente suscetível quando avaliado aos 30 dias com ID=58,33%,
993 o mesmo aconteceu com um acesso de *S. peruvianum* que aos 15 dias foi altamente resistente e aos
994 30 medianamente resistente (ID= 41,66%). Esses resultados sugerem a potencial presença de
995 resistência do tipo juvenil, cuja expressão se manifesta mais intensamente em plantas jovens como
996 observado em diferentes patossistemas (Reifschneider et al. 1992). Ainda na avaliação aos 30 dias,
997 cinco acessos, sendo eles três de *S. peruvianum*, um de *S. corneliomulleri* e um de *S. huaylasense*
998 foram classificados como **AR** (IDs variando entre 12,08 e 14,17%). Dois acessos (pertencentes as
999 espécies *S. corneliomulleri*, *S. huaylasense*) apresentou resposta do tipo imune apenas aos 30 dias,
1000 não exibindo sintomas da doença (ID=0). Nestes acessos, a maioria das plantas apresentava reação
1001 de hipersensibilidade após a inoculação com o patógeno (**Figura 2**). O mecanismo de
1002 hipersensibilidade é caracterizado por conferir altos níveis de resistência às plantas, pois inibe a
1003 formação das hifas ou apressórios secundários, não permitindo que o patógeno se estabeleça e
1004 explore as células hospedeiras (Bai et al. 2005). Algumas plantas com hipersensibilidade
1005 apresentaram uma visível recuperação da doença à medida que avançavam em seu
1006 desenvolvimento fenológico, não apresentando mais sintomas. Neste ensaio os acessos
1007 classificados como **AR** diferiram significativamente (Scott-Knott; $P \leq 0,05$) das testemunhas
1008 suscetíveis (**Tabela 2**).

1009 Plantas dos híbridos experimentais interespecíficos entre ‘Ponderosa’ (suscetível) x *S.*
1010 *habrochaites* (todos os acessos), se mostraram altamente resistentes ao patógeno, aos 15 e 30 dias
1011 após inoculação com ID variando entre 12,5 e 25%, com exceção do híbrido entre *S. lycopersicum*
1012 ‘Ponderosa’ x *S. habrochaites* ‘CNPH 0421’ que aos 30 dias se mostrou imune, com ID= 0. Por
1013 outro lado, independente do acesso de *S. habrochaites*, todos os híbridos utilizando ‘Santa Clara’
1014 como parental feminino, foram imunes ao isolado de *E. neolyopersici*, com ID = 0, aos 15 e 30
1015 dias após inoculação.

1016 DISCUSSÃO

1017 Neste estudo observou-se que todos os acessos avaliados da espécie *S. habrochaites* se
1018 comportaram como sendo altamente resistentes ou imunes ao patógeno nos ensaios preliminares,
1019 sendo a estabilidade da resistência confirmada em um ensaio subsequente, que ratificou essa
1020 espécie como uma das mais importantes fontes de resistência natural a isolados de *E.*
1021 *neolyopersici*. De fato, diferentes fatores de resistência já foram identificados nesse germoplasma,
1022 incluindo os genes dominantes *Ol-1*, *Ol-3* e *Ol-5*, todos agrupados no braço longo do cromossomo
1023 6 (Van Der Beek et al. 1994).

1024 Também foi observado que as plantas do acesso *S. pennellii* ‘CNPH 0409’ apresentavam
1025 uma reação peculiar ao fungo, produzindo lesões circunscritas apenas aos locais onde foram
1026 inoculadas artificialmente (**Figura 3**). Com o passar do tempo, essas lesões necrosavam, não sendo
1027 observada infecção fora dos sítios de inoculação nesse acesso. Esse resultado corrobora o que foi
1028 descrito por Nonomura et al. (2009), que observaram que os exsudatos de tricomas de *S. pennellii*
1029 apresentam atividade contra *E. neolyopersici*, inibindo completamente a germinação dos conídios.

1030 O acesso de *S. arcanum* ‘CNPH 1416’ (= ‘LA2172’) apresentou uma resposta do tipo imune
1031 ao patógeno nos dois períodos avaliados (15 e 30 dias), embora nos ensaios preliminares aos 15

1032 dias ele tenha se apresentado como medianamente resistente. No entanto, uma completa
1033 recuperação da doença foi observada aos 30 dias (ID=0,0) após a inoculação. Esse resultado difere
1034 em parte do observado por Bai et al. (2004), que caracterizaram *S. arcanum* ‘LA2172’
1035 (anteriormente classificado como *L. peruvianum*) como sendo altamente resistente ao *E.*
1036 *neolycopersici*, apresentando respostas do tipo imunidade em todos os ensaios. A resistência de *S.*
1037 *arcanum* ‘LA2172’ é governada por um gene dominante *Ol-4*. Esse resultado sugere potencial
1038 variabilidade dos isolados brasileiros em relação aos isolados europeus. No entanto, *S. arcanum*
1039 ‘LA2172’ ainda pode ser considerado uma excelente fonte de resistência ao patógeno, tendo em
1040 vista a completa recuperação dos sintomas da doença observada aos 30 dias (ID=0,0) no ensaio de
1041 verificação da estabilidade da resistência. Novas avaliações deverão ser conduzidas com esse
1042 acesso para confirmar esse padrão da resposta de resistência aos isolados de *E. neolycopersici*.

1043 Os acessos *S. lycopersicum* ‘CNPH 1162’ e ‘CNPH 1163’ são fontes do gene *Lv*
1044 (cromossomo 12) derivado de um acesso de *S. chilense* (Chunwongse et al. 1994). Esse gene
1045 confere resistência a isolados europeus de *L. taurica*, agente causal do oídio abaxial do tomateiro
1046 (Stamova e Yordanov 1990; Laterrot 2000). No entanto, nos ensaios preliminares esses dois
1047 acessos se mostraram altamente suscetíveis (ID=100%) ao *E. neolycopersici*, indicando que o gene
1048 *Lv* não apresenta nenhum efeito residual (*sensu* Martin e Ellingboe, 1976) sobre isolados desta
1049 espécie causadora do oídio adaxial.

1050 Alguns acessos de *S. pimpinellifolium*, *S. chilense*, *S. huaylasense*, *S. corneliomulleri* e *S.*
1051 *arcanum*, podem ser considerados tolerantes aos isolados de *E. neolycopersici* devido ao menor
1052 índice da doença e classes de severidade de sintomas mais baixas (**Tabela 2**). *Solanum chilense*
1053 ‘CNPH 0410’ e *S. peruvianum* ‘CNPH 0201’ apresentaram imunidade ao patógeno, tanto nos
1054 ensaios preliminares quanto no de estabilidade nos dois períodos avaliados (15 e 30 dias)
1055 correspondendo ao primeiro registro destes acessos como novas fontes de resistência a isolados de

1056 *E. neolycopersici*. Esses dados concordam com estudos que apontam essas espécies selvagens
1057 como fontes promissoras de resistência ao oídio do tomateiro (Jones et al. 2001; Lebeda et al.
1058 2014).

1059 Os híbridos interespecíficos entre *S. lycopersicum* ‘Ponderosa’ x *S. habrochaites* ‘CNPH
1060 0421’; *S. lycopersicum* ‘Ponderosa’ x *S. habrochaites* ‘CNPH 0929’; *S. lycopersicum* ‘Ponderosa’
1061 x *S. habrochaites* ‘CNPH 0417’ e *S. lycopersicum* ‘Ponderosa’ x *S. habrochaites* ‘CNPH 1772’
1062 apresentaram resposta hipersensível (HR) provenientes de infecção natural do patógeno (**Figura**
1063 **4A**), enquanto que os híbridos *S. lycopersicum* ‘Santa Clara’ x *S. habrochaites* ‘CNPH 0421’; *S.*
1064 *lycopersicum* ‘Santa Clara’ x *S. habrochaites* ‘CNPH 0929’; *S. lycopersicum* ‘Santa Clara’ x *S.*
1065 *habrochaites* ‘CNPH 0417’ e *S. lycopersicum* ‘Santa Clara’ x *S. habrochaites* ‘CNPH 1772’
1066 apresentaram resposta hipersensível (HR) ao patógeno, somente quando inoculados artificialmente
1067 (**Figura 4B**). Todos os híbridos interespecíficos experimentais demonstraram o elevado nível
1068 resistência dos acessos de *S. habrochaites*, sugerindo a presença de fatores de resistência
1069 dominantes da série de genes *Ol* (Seifi et al. 2014; Zhang et al. 2019) ou algum gene análogo ao
1070 WRKY41 um novo fator de resistência ao oídio recentemente caracterizado no acesso *S.*
1071 *habrochaites* ‘LA1777’ (Lian et al. 2022).

1072 De fato, a espécie silvestre *S. habrochaites* representa a mais relevante fonte de fatores de
1073 resistência uma vez que dos 17 acessos avaliados, 13 se mostraram imunes aos isolados de *E.*
1074 *neolycopersici* nos ensaios preliminares e 15 se mostraram imunes no ensaio de estabilidade da
1075 resistência nos dois períodos de avaliação. Essa ampla presença de fenótipos de resistência no
1076 germoplasma de *S. habrochaites* é, de certa maneira incomum. Seria de interesse investigar quais
1077 os fatores ambientais que levaram a esse grande número de acessos apresentar resistência a esse
1078 grupo de patógenos. A facilidade de obtenção de progênies férteis entre *S. habrochaites* e *S.*
1079 *lycopersicum* e a disponibilidade de técnicas de genômica avançada para isolamento de genes de

1080 resistência ao oídio em tomateiro (Park et al. 2022) otimizam o uso desta espécie selvagem como
1081 um promissor recurso genético para o melhoramento visando resistência ao *E. neolycopersici* (Lian
1082 et al. 2022).

1083 Neste trabalho, foram selecionadas novas e promissoras fontes de resistência ao *O.*
1084 *neolycopersici*, agente causal do oídio adaxial do tomateiro, em diferentes espécies de *Solanum*
1085 (*Lycopersicon*). Os acessos foram selecionados contra pelo menos dois diferentes isolados do
1086 patógeno. Acessos resistentes expressando distintos tipos de interação (imunidade e reação
1087 hipersensível) com o fungo *E. neolycopersici* foram detectados em diferentes espécies silvestres
1088 incluindo *S. habrochaites* (15), *S. corneliomulleri* (5), *S. arcanum* (4), *S. peruvianum* (3), *S.*
1089 *chilense* (1), *S. huaylasense* (1) e *S. pennellii* (1).

1090 A estabilidade da expressão fenotípica da resistência verificada nesses acessos, demonstra
1091 que eles são fontes promissoras de fatores de resistência com maior amplitude contra diferentes
1092 isolados de *E. neolycopersici*. Em contraste, algumas fontes de resistência detectadas em *Solanum*
1093 (*Lycopersicon*) apresentam respostas do tipo isolado-específicas (Bai et al. 2005), que são de menor
1094 interesse no ponto de vista do melhoramento genético. Os múltiplos acessos de diferentes espécies
1095 de *Solanum* (*Lycopersicon*) também sinaliza a potencial diversidade de genes/alelos controlando a
1096 resistência a esse patógeno. Neste contexto, os materiais genéticos identificados no presente estudo
1097 apresentando estabilidade fenotípica representam importantes fontes de resistência que poderão ser
1098 utilizados como parentais em programas de melhoramento genético visando o desenvolvimento de
1099 cultivares com ampla resistência contra isolados neotropicais de *E. neolycopersici*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- 1100
- 1101 ANVISA (Agência Nacional de Vigilância Sanitária). Programa de Análise de Resíduos de
1102 Agrotóxicos em Alimentos – PARA, Plano Plurianual 2017-2020, Ciclo 2017/2018. Brasília–DF,
1103 2019.
- 1104 Bai Y, Huang CC, van der Hulst R, Meijer-Dekens F, Bonnema G, Lindhout P (2003) QTLs for
1105 tomato powdery mildew resistance (*Oidium lycopersici*) in *Lycopersicon parviflorum* G1. 1601 co-
1106 localize with two qualitative powdery mildew resistance genes. **Molecular Plant-Microbe**
1107 **Interactions**, 16, 169–176.
- 1108 Bai Y, Pavan S, Zheng Z, Zappel NF, Reinstädler A, Lotti C, De Giovanni C, Ricciardi L, Lindhout
1109 P, Visser, R, Theres K, Panstruga R (2008). Naturally occurring broad-spectrum powdery mildew
1110 resistance in a Central American tomato accession is caused by loss of *Mlo* function. **Molecular**
1111 **Plant-Microbe Interactions**, 21, 30–39.
- 1112 Bai Y, van der Hulst R, Bonnema G, Marcel TC, Meijer-Dekens F, Niks RE, Lindhout P (2005).
1113 Tomato defense to *Oidium neolyopersici*: Dominant *Ol* genes confer isolate-dependent resistance
1114 via a different mechanism than recessive *ol-2*. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, 18, 354–
1115 362.
- 1116 Bai Y, van der Hulst R, Huang CC., Wei L, Stam P, Lindhout P (2004). Mapping *Ol-4*, a gene
1117 conferring resistance to *Oidium neolyopersici* and originating from *Lycopersicon peruvianum*
1118 LA2172, requires multi-allelic, single-locus markers. **Theoretical and Applied Genetics**, 109,
1119 1215–1223.

- 1120 Bedendo IP (2018) **Oídios**. In: Amorim L, Rezende, JAM; Bergamin Filho A (Eds.) Manual de
1121 Fitopatologia. Princípios e conceitos. 4 Ed. Ceres, São Paulo. pp. 351–354.
- 1122 Bohn GW, Whitaker TW (1964). Genetics of resistance to powdery mildew race 2 in
1123 muskmelon. **Phytopathology**, 54, 587–591.
- 1124 Chunwongse J, Bunn TB, Crossman C, Jiang J, Tanksley SD (1994). Chromosomal localization
1125 and molecular-marker tagging of the powdery mildew resistance gene (*Lv*) in tomato. **Theoretical**
1126 **and Applied Genetics**, 89, 76–79.
- 1127 Clemente FMVT, Boiteux LS (2012). Produção de tomate para processamento industrial. Brasília–
1128 DF, Embrapa, 344 p.
- 1129 Ferreira DF (2011) SISVAR: A computer statistical analysis system. **Ciência e Agrotecnologia**,
1130 35, 1039–1042.
- 1131 Food and Agriculture Organization (FAO) Crops. 2021. Disponível em:
1132 <https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL/visualize>. Acesso em: 27 de dezembro de 2022.
- 1133 Giordano LB, Ávila AC, Charchar JM, Boiteux LS, Ferraz E (2000). ‘Viradoro’: A Tospovirus-
1134 resistant processing tomato cultivar adapted to tropical environments. **HortScience**, 35, 1368–
1135 1370.
- 1136 Hsiao HY, Ariyawansa HA, Hsu CC, Wang CJ, Shen YM (2022). New Records of powdery
1137 mildews from Taiwan: *Erysiphe ipomoeae* comb. nov., E. aff. *betae* on buckwheat, and *E.*
1138 *neolycopersici* comb. nov. on *Cardiospermum halicacabum*. **Diversity**, 14, 204.
- 1139 Huang CC, Hoefs-Van De Putte PM, Haanstra-Van Der Meer JG, Meijer-Dekens F, Lindhout P
1140 (2000). Characterization and mapping of resistance to *Oidium lycopersicum* in two *Lycopersicon*

- 1141 *hirsutum* accessions: Evidence for close linkage of two *Ol*-genes on chromosome 6 of tomato.
1142 **Heredity**, 85, 511–520.
- 1143 IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística). Indicadores IBGE: Levantamento
1144 Sistemático da Produção Agrícola, Estatística da Produção Agrícola. Disponível em:
1145 <https://www.ibge.gov.br/explica/producao-agropecuaria/tomate/br>. Acesso em 27 de dezembro de
1146 2022).
- 1147 Jones H, Whipps JM, Gurr SJ (2001). The tomato powdery mildew fungus *Oidium neolyopersici*.
1148 **Molecular Plant Pathology**, 2, 303–309.
- 1149 Kashimoto K, Matsuda Y, Matsutani K, Sameshima T, Kakutani K, Nonomura T, Okada K,
1150 Kusakari S, Nakata K, Takamatsu, S, Toyoda, H. (2003). Morphological and molecular
1151 characterization for a Japanese isolate of tomato powdery mildew *Oidium neolyopersici* and its
1152 host range. **Journal of General Plant Pathology**, 69, 176–185.
- 1153 Kimura S, Sinha N (2008). Tomato (*Solanum lycopersicum*): A model fruit-bearing crop. **Cold**
1154 **Spring Harbor Protocols**, 11, pdb-emo105.
- 1155 Kiss L, Ta Cook R, Saenz GS, Cunnington JH, Takamatsu S, Pascoe I, Bardin M, Nicot PC, Sato
1156 Y, Rossman AY (2001) Identification of two powdery mildew fungi, *Oidium neolyopersici* sp.
1157 nov. and *O. lycopersici*, infecting tomato in different parts of the world. **Mycological Research**,
1158 105, 684–697.
- 1159 Laterrot H (2000). Disease resistance in tomato: Practical situation. **Acta Physiologiae**
1160 **Plantarum**, 22, 328–331.

- 1161 Lebeda A, Mieslerová B, Petřivalský M, Luhová L, Špundová M, Sedlářová M, Nožková-
1162 Hlaváčková V, Pink DAC (2014). Resistance mechanisms of wild tomato germplasm to infection
1163 of *Oidium neolyopersici*. **European Journal of Plant Pathology**, 138, 569–596.
- 1164 Lian Q, He X, Zhang B, Wang Y, Ma Q (2022). Identification and characterization of WRKY41,
1165 a gene conferring resistance to powdery mildew in wild tomato (*Solanum habrochaites*)
1166 LA1777. **International Journal of Molecular Sciences**, 23, 1267.
- 1167 Lindhout P, Pet G, van der Beek H (1993) Screening wild *Lycopersicon* species for resistance to
1168 powdery mildew (*Oidium lycopersicum*). **Euphytica**, 72, 43–49.
- 1169 Liu W, Liu K, Chen D, Zhang Z, Li B, El-Mogy MM., Tian S, Chen T (2022). *Solanum*
1170 *lyopersicum*, a model plant for the studies in developmental biology, stress biology and food
1171 science. **Foods**, 11, 2402.
- 1172 Lopes CA (2021) Doenças do tomateiro, Brasília–DF, Embrapa, p. 210.
- 1173 Martin TJ, Ellingboe AH (1976). Differences between compatible parasite/host genotypes
1174 involving the *Pm4* locus of wheat and the corresponding genes in *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici*.
1175 **Phytopathology**, 66, 1435–1438.
- 1176 Matsuda Y, Kashimoto K, Takikawa Y, Aikami R, Nonomura T, Toyoda H (2001). Occurrence of
1177 new powdery mildew on greenhouse tomato cultivars. **Journal of General Plant Pathology**, 67,
1178 294–298.
- 1179 McKinney H (1923). Influence of soil temperature and moisture on infection of wheat seedlings
1180 by *helminthosporium sativum*. **Journal of Agricultural Research**, 26, 195–217.

- 1181 Nimchuk Z, Eulgem T, Holt Iii BF, Dangl JL (2003). Recognition and response in the plant immune
1182 system. **Annual Review of Genetics**, 37, 579–609.
- 1183 Nonomura T, Xu L, Wada M, Kawamura S, Miyajima T, Nishitomi A, Kakutani K, Takikawa Y,
1184 Matsuda Y, Toyoda H (2009). Trichome exudates of *Lycopersicon pennellii* form a chemical
1185 barrier to suppress leaf-surface germination of *Oidium neolycopersici* conidia. **Plant Science**, 176,
1186 31–37.
- 1187 Park J, Lee S, Choi Y, Park G, Park S, Je B, Park Y (2022). Germplasm screening using DNA
1188 markers and genome-wide association study for the identification of powdery mildew resistance
1189 loci in tomato. **International Journal of Molecular Sciences**, 23, 13610.
- 1190 Reifschneider FJB, Boiteux LS, Della Vecchia PT, Poulos JM, Kuroda N (1992). Inheritance of
1191 adult-plant resistance to *Phytophthora capsici* in pepper. **Euphytica**, 62, 45–49.
- 1192 Reis A, Giordano LB, Lopes CA, Boiteux LS (2004). Novel sources of multiple resistance to three
1193 races of *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* in *Lycopersicon* germplasm. **Crop Breeding and**
1194 **Applied Biotechnology**, 4, 495–502.
- 1195 Reis A, Lourenço JR V, Lopes CA (2021) Doenças causadas por fungos e oomicetos In: Lopes,
1196 CA. Doenças do tomateiro, Brasília–DF, Embrapa, pp. 25–71.
- 1197 Seifi A, Gao D, Zheng Z, Pavan S, Faino L, Visser RGF, Wolters AA, Bai Y (2014). Genetics and
1198 molecular mechanisms of resistance to powdery mildews in tomato (*Solanum lycopersicum*) and
1199 its wild relatives. **European Journal of Plant Pathology**, 138, 641–665.
- 1200 Stamova L, Yordanov ML (1990). *Lv* as a symbol of the gene controlling resistance to *Leveillula*
1201 *taurica*. **Report of the Tomato Genetics Cooperative**, 40, 36.

- 1202 Van der Beek JG, Pet G, Lindhout P (1994) Resistance to powdery mildew (*Oidium lycopersicum*)
1203 in *Lycopersicon hirsutum* is controlled by an incompletely-dominant gene *Ol-1* on chromosome 6.
1204 **Theoretical and Applied Genetics**, 89, 467–473.
- 1205 Zhang Y, Xu K, Pei D, Yu D, Zhang J, Li X, Chen G, Yang H, Zhou W, Li C (2019). ShORR-1, a
1206 novel tomato gene, confers enhanced host resistance to *Oidium neolyopersici*. **Frontiers in Plant**
1207 **Science**, 10, 1400.



1208

1209

1210

1211

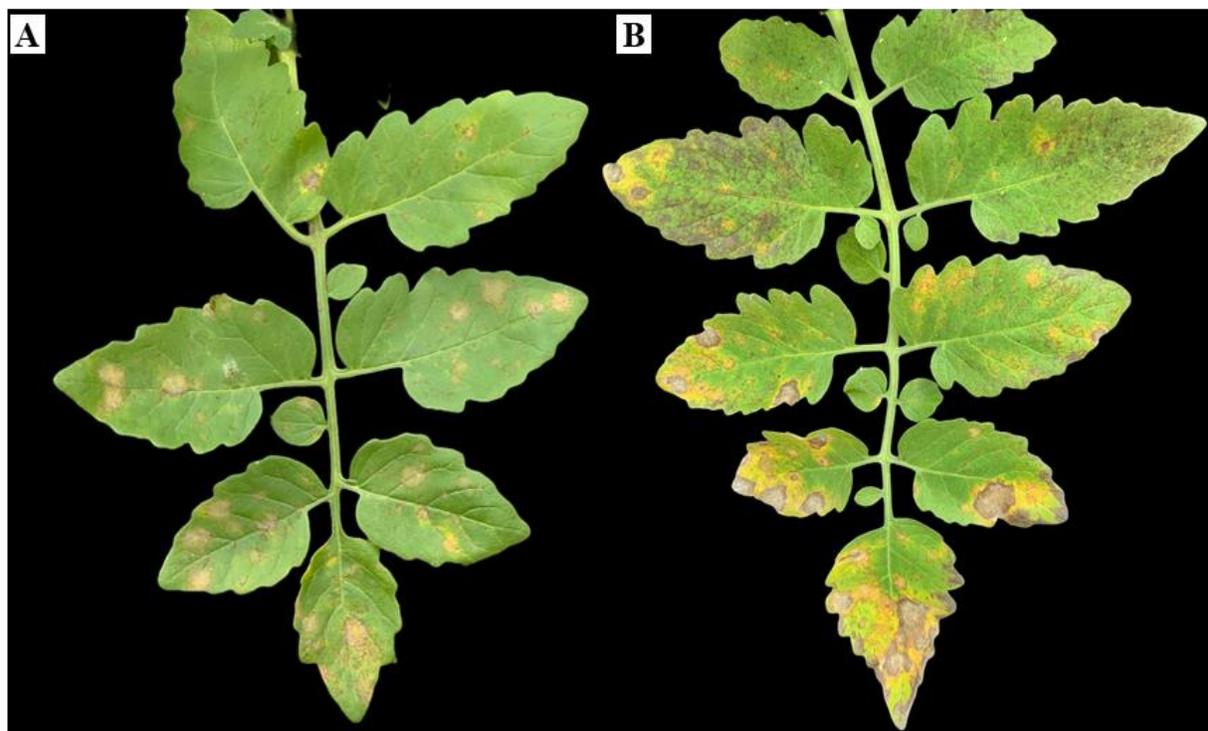
1212

1213

1214

1215

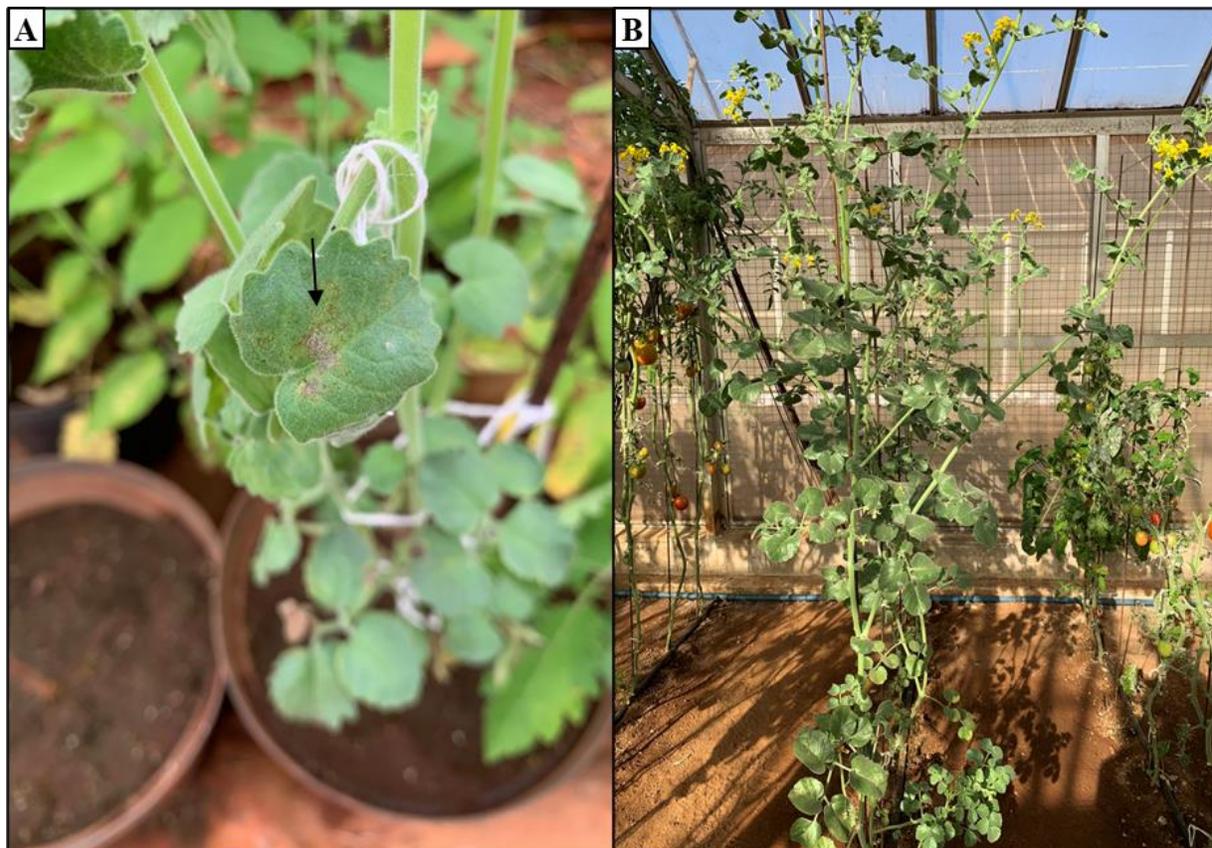
Figura 1 – Acesso de *Solanum habrochaites* lado-a-lado com acessos altamente suscetíveis ao fungo *Erysiphe neolycopersici*. (A) *Solanum lycopersicum* ‘Ponderosa’ (suscetível, a esquerda) ao lado *S. habrochaites* ‘CNPH 1112’, livre de doença (a direita); (B) *Solanum lycopersicum* ‘Ponderosa’ totalmente atacado pela doença (a esquerda) ao lado do híbrido interespecífico entre *S. lycopersicum* ‘Ponderosa’ x *S. habrochaites* ‘CNPH 1772’ (a direita) se mostrando altamente resistente. Fotos: Stéfani dos Santos Leite



1216

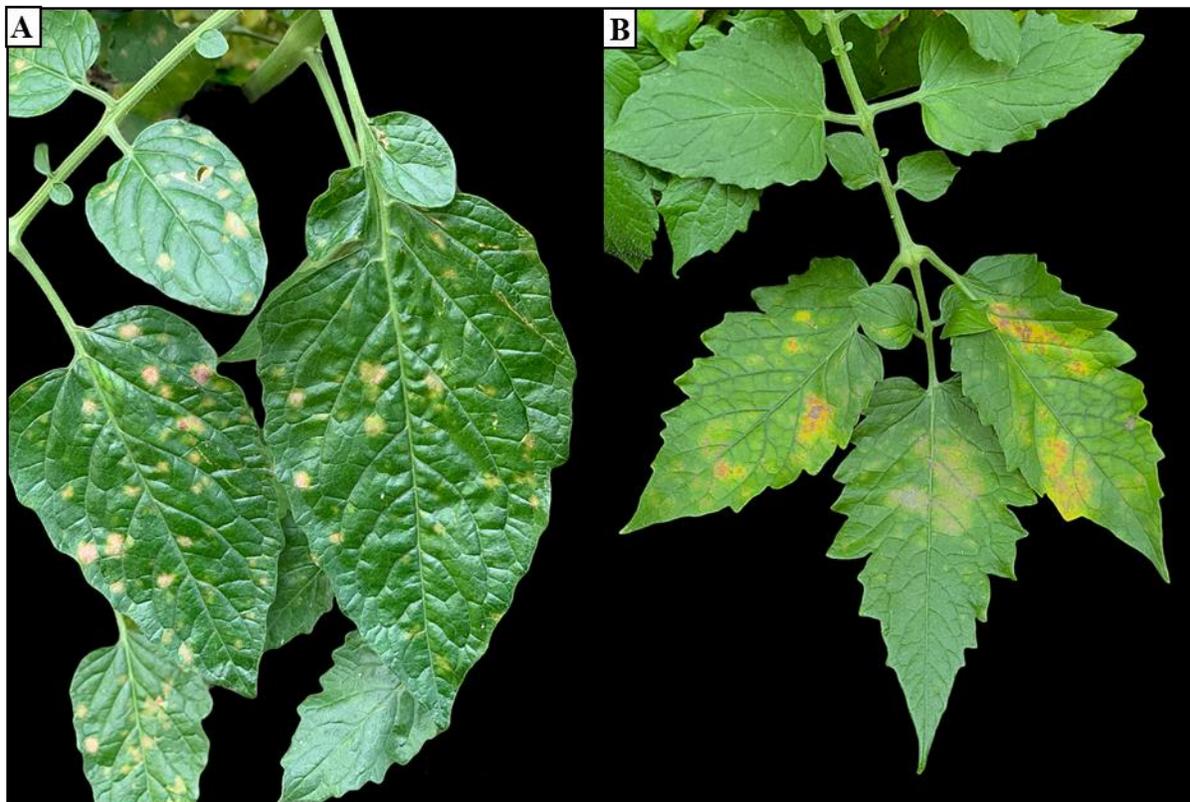
1217

1218 **Figura 2** – (A) Acesso de *Solanum peruvianum* ‘CNPH 1277’ apresentando reação de
1219 hipersensibilidade ao fungo *Erysiphe neolycopersici*. (B) Acesso de *S. peruvianum* apresentando
1220 lesões locais necróticas e com baixa evolução do patógeno na lâmina foliar. Fotos: Stéfani dos
1221 Santos Leite



1222

1223 **Figura 3** – Reação de *Solanum pennellii* ‘CNPH 0409’ ao fungo *Erysiphe neolycopersici* (A)
1224 Presença de lesão locais (seta) restritas aos sítios de inoculação artificial. (B) Parcela com plantas
1225 de *S. pennellii* ‘CNPH 0409’ totalmente recuperadas do patógeno 30 dias após inoculação. Fotos:
1226 Stéfani dos Santos Leite



1227

1228 **Figura 4** – Reação de híbridos interespecíficos (*Solanum lycopersicum* x *S. habrochaites*) ao fungo
1229 *Erysiphe neolycopersici* (A) lesões locais provenientes de infecção natural no híbrido *S.*
1230 *lycopersicum* ‘Ponderosa’ x *S. habrochaites* ‘CNPH 1772’; (B) Lesões locais e esparso crescimento
1231 micelial em folíolos do híbrido *S. lycopersicum* ‘Santa Clara’ x *S. habrochaites* ‘CNPH 0929’.
1232 Fotos: Stéfani dos Santos Leite

1233 **Tabela 1** – Análise conjunta de 174 acessos e oito híbridos interespecíficos experimentais do gênero *Solanum* (secção *Lycopersicon*)
 1234 avaliados em três ensaios contra isolados de *Erysiphe neolycopersici*. Avaliações foram conduzidas aos 15 e 30 dias após a inoculação
 1235 (DAI).

Códigos acessos	Espécie <i>Solanum</i> (<i>Lycopersicon</i>)	Origem / Pedigree	15 DAI ¹	Classe de reação ²	30 DAI ¹	Classe de reação ²
CNPH 0201	<i>S. peruvianum</i>	LA444-1	0,00 f	SI	0,00 f	SI
CNPH 0410	<i>S. chilense</i>	LA1967	0,00 f	SI	0,00 f	SI
CNPH 0417	<i>S. habrochaites</i>	PI 126449	0,00 f	SI	0,00 f	SI
CNPH 0420	<i>S. habrochaites</i>	PI 127826	0,00 f	SI	0,00 f	SI
CNPH 0421	<i>S. habrochaites</i>	PI 127827	0,00 f	SI	0,00 f	SI
CNPH 0423	<i>S. habrochaites</i>	PI 134417	0,00 f	SI	0,00 f	SI
CNPH 0424	<i>S. habrochaites</i>	PI 134418	0,00 f	SI	0,00 f	SI
CNPH 0933	<i>S. corneliomullerie</i>	LA1677	0,00 f	SI	0,00 f	SI
CNPH 1034	<i>S. habrochaites</i>	Hortus Botanicus (Holanda)	0,00 f	SI	0,00 f	SI
CNPH 1112	<i>S. habrochaites</i>	Origem desconhecida	0,00 f	SI	0,00 f	SI
CNPH 1121	<i>S. habrochaites</i>	L03683 (AVRDC)	0,00 f	SI	0,00 f	SI
CNPH 1122	<i>S. habrochaites</i>	L03684 (AVRDC)	0,00 f	SI	0,00 f	SI
CNPH 1146	<i>S. chilense</i>	LA1932	0,00 f	SI	0,00 f	SI
CNPH 1237	<i>S. corneliomulleri</i>	LA1292	0,00 f	SI	0,00 f	SI
CNPH 1286	<i>S. habrochaites</i>	PI 251304	0,00 f	SI	0,00 f	SI
CNPH 1287	<i>S. habrochaites</i>	PI 126445	0,00 f	SI	0,00 f	SI
CNPH 1290	<i>S. habrochaites</i>	PI 126449	0,00 f	SI	0,00 f	SI
CNPH 1450	<i>S. arcanum</i>	LA1395	0,00 f	SI	0,00 f	SI
CNPH 1473	<i>S. corneliomulleri</i>	LA2981	0,00 f	SI	0,00 f	SI
CNPH 1773	<i>S. habrochaites</i>	LA1353	0,00 f	SI	0,00 f	SI
Santa Clara x CNPH 0421	<i>S. lycopersicum</i> x <i>S. habrochaites</i>	Híbrido interespecífico	0,00 f	SI	0,00 f	SI
Santa Clara x CNPH 0417	<i>S. lycopersicum</i> x <i>S. habrochaites</i>	Híbrido interespecífico	0,00 f	SI	0,00 f	SI
Santa Clara x CNPH 0929	<i>S. lycopersicum</i> x <i>S. habrochaites</i>	Híbrido interespecífico	0,00 f	SI	0,00 f	SI
Santa Clara x CNPH 1772	<i>S. lycopersicum</i> x <i>S. habrochaites</i>	Híbrido interespecífico	0,00 f	SI	0,00 f	SI
CNPH 0409	<i>S. pennellii</i>	LA716	12,50 f	AR	0,00 f	SI
Ponderosa x CNPH 0421	<i>S. lycopersicum</i> x <i>S. habrochaites</i>	Híbrido interespecífico	16,67 e	AR	0,00 f	SI
Ponderosa x CNPH 0929	<i>S. lycopersicum</i> x <i>S. habrochaites</i>	Híbrido interespecífico	20,83 e	AR	25,00 e	AR
Ponderosa x CNPH 0417	<i>S. lycopersicum</i> x <i>S. habrochaites</i>	Híbrido interespecífico	20,83 e	AR	25,00 e	AR
CNPH 1288	<i>S. habrochaites</i>	PI 247087	20,83 e	AR	0,00 f	SI
CNPH 0605	<i>S. peruvianum</i>	WYR 3611	20,83 e	AR	16,67 f	AR
CNPH 0928	<i>S. habrochaites</i>	WYR 3951	20,83 e	AR	0,00 f	SI

CNPH 1277	<i>S. peruvianum</i>	PI 128660	20,83 e	AR	25,00 e	AR
Ponderosa x CNPH 1772	<i>S. lycopersicum</i> x <i>S. habrochaites</i>	Híbrido interespecífico	25,00 e	AR	25,00 e	AR
CNPH 1772	<i>S. habrochaites</i>	LA0407	25,00 e	AR	0,00 f	SI
CNPH 0929	<i>S. habrochaites</i>	WYR 7924	25,00 e	AR	0,00 f	SI
CNPH 1467	<i>S. arcanum</i>	LA2185	29,17 e	MR	0,00 f	SI
CNPH 1194	<i>S. peruvianum</i>	CGO 8200	29,17 e	MR	20,83 e	AR
CNPH 1461	<i>S. huaylasense</i>	LA1982	29,17 e	MR	0,00 f	SI
CNPH 1438	<i>S. corneliomulleri</i>	LA0444	29,17 e	MR	25,00 e	AR
CNPH 1443	<i>S. corneliomulleri</i>	LA1331	29,17 e	MR	29,16 e	MR
CNPH 0931	<i>S. peruvianum</i>	LA1270	29,17 e	MR	50,00 d	MR
CNPH 1435	<i>S. corneliomulleri</i>	LA0107	41,67 d	MR	50,00 d	MR
CNPH 0937	<i>S. peruvianum</i>	LA385	41,67 d	MR	41,66 d	MR
CNPH 1436	<i>S. peruvianum</i>	LA0153	45,83 d	MR	20,83 e	AR
CNPH 0935	<i>S. peruvianum</i>	WYR 3957	45,83 d	MR	29,16 e	MR
CNPH 0798	<i>S. peruvianum</i>	LA1616	45,83 d	MR	41,67 d	MR
CNPH 1466	<i>S. arcanum</i>	LA2172	50,00 d	MR	0,00 f	SI
CNPH 1439	<i>S. peruvianum</i>	LA0454	50,00 d	MR	54,16 c	MS
CNPH 0936	<i>S. peruvianum</i>	LA111	54,17 c	MS	70,83 c	MS
CNPH 1460	<i>S. corneliomulleri</i>	LA1973	66,67 c	MS	0,00 f	SI
CNPH 1459	<i>S. peruvianum</i>	LA1954	70,83 c	MS	29,17 e	MR
CNPH 0610	<i>S. peruvianum</i>	var. <i>dentatum</i>	70,83 c	MS	75,00 c	MS
CNPH 0940	<i>S. peruvianum</i>	LA1113-3	70,83 c	MS	75,00 c	MS
LT 05	<i>S. lycopersicum</i>	LT 05	70,83 c	MS	70,83 c	MS
CNPH 1468	<i>S. arcanum</i>	LA2328	75,00 c	MS	50,00 d	MR
CNPH 1017	<i>S. lycopersicum</i>	OHIO 12	79,17 b	AS	91,66 a	AS
CNPH 1036	<i>S. peruvianum</i>	Hortus Botanicus Holanda	79,17 b	AS	75,00 c	MS
CNPH 1010	<i>S. lycopersicum</i>	TX 443/RT	79,17 b	AS	87,50 a	AS
CNPH 0402	<i>S. peruvianum</i>	PI 128659/80	79,17 b	AS	100,00 a	AS
CNPH 1015	<i>S. lycopersicum</i>	IPA-5 x PU8105	79,17 b	AS	100,00 a	AS
CNPH 1046	<i>S. lycopersicum</i>	HAWAII 7998	83,33 a	AS	91,67 a	AS
CNPH 1448	<i>S. huaylasense</i>	LA1365	83,33 a	AS	0,00 f	SI
CNPH 0418	<i>S. pimpinellifolium</i>	PI 126925	83,33 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1528	<i>S. lycopersicum</i>	LA3342	83,33 a	AS	91,67 a	AS
CNPH 1379	<i>S. lycopersicum</i>	Longa Vida Gene <i>Rin</i>	87,50 a	AS	95,83 a	AS
CNPH 1281	<i>S. lycopersicum</i>	PR18-4	87,50 a	AS	95,83 a	AS
CNPH 1297	<i>S. lycopersicum</i>	LSM - H34 (JH - PCGP)01/00	87,50 a	AS	95,83 a	AS

LAM 374	<i>S. lycopersicum</i>	LAM 374	87,50 a	AS	100,00 a	AS
LT 06 SW	<i>S. lycopersicum</i>	LT 06 SW	87,50 a	AS	95,83 a	AS
CNPH 1465	<i>S. arcanum</i>	LA2163	87,50 a	AS	87,50 a	AS
CNPH 1187	<i>S. lycopersicum</i>	Linhagem "Jointless 1"	87,50 a	AS	95,83 a	AS
CNPH 0941	<i>S. peruvianum</i>	ID 8623	87,50 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1472	<i>S. peruvianum</i>	LA2964	91,67 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1525	<i>S. lycopersicum</i>	LA3122	91,67 a	AS	95,83 a	AS
CNPH 1464	<i>S. arcanum</i>	LA2157	91,67 a	AS	33,33 d	MR
CNPH 1013	<i>S. lycopersicum</i>	IPA-5 x PU 8105	91,67 a	AS	95,83 a	AS
CNPH 1520	<i>S. lycopersicum</i>	LA3038	91,67 a	AS	91,67 a	AS
CNPH 1453	<i>S. pimpinellifolium</i>	LA1626	91,67 a	AS	0,00 f	SI
CNPH 0881	<i>S. lycopersicum</i>	LS 3846	91,67 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1452	<i>S. pimpinellifolium</i>	LA1609	91,67 a	AS	45,83 d	MR
CNPH 1516	<i>S. lycopersicum</i>	LA3912	91,67 a	AS	91,67 a	AS
CNPH 1446	<i>S. huaylasense</i>	LA1360	91,67 a	AS	0,00 f	SI
CNPH 1456	<i>S. corneliomulleri</i>	LA1937	91,67 a	AS	95,83 a	AS
CNPH 1242	<i>S. lycopersicum</i>	Super Steak F1	91,67 a	AS	95,83 a	AS
CNPH 0782	<i>S. peruvianum</i>	CGO 6708	91,67 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 0785	<i>S. peruvianum</i>	CGO 6712	91,67 a	AS	95,33 a	AS
CNPH 1301	<i>S. lycopersicum</i>	LV 7154	91,67 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1018	<i>S. lycopersicum</i>	Ohio 12	91,67 a	AS	83,33 a	AS
CNPH 1197	<i>S. lycopersicum</i>	7268 Santa Rita	91,67 a	AS	91,67 a	AS
CNPH 1136	<i>S. lycopersicum</i>	Cherry SAB-LN	91,67 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1132	<i>S. lycopersicum</i>	Botu-13	91,67 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1102	<i>S. lycopersicum</i>	AF-875 F1	91,67 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1101	<i>S. lycopersicum</i>	AF-799 F1	91,67 a	AS	95,33 a	AS
CNPH 1159	<i>S. lycopersicum</i>	Oregon Star	91,67 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1553	<i>S. lycopersicum</i>	LA3030	91,67 a	AS	95,83 a	AS
CNPH 1545	<i>S. lycopersicum</i>	LA2448	91,67 a	AS	91,66 a	AS
CNPH 1540	<i>S. lycopersicum</i>	LA1800	91,67 a	AS	87,50 b	AS
CNPH 1556	<i>S. pimpinellifolium</i>	LA2934 = PI 126430	91,67 a	AS	91,67 a	AS
CNPH 1530	<i>S. lycopersicum</i>	LA3045	95,83 a	AS	91,67 a	AS
CNPH 1469	<i>S. arcanum</i>	LA2553	95,83 a	AS	95,83 a	AS
CNPH 0123	<i>S. lycopersicum</i>	UC 134	95,83 a	AS	100,00 a	AS
TY KING 71	<i>S. lycopersicum</i>	TY King F1	95,83 a	AS	100,00 a	AS
TIL 95-1	<i>S. lycopersicum</i>	TIL 95-1	95,83 a	AS	87,50 b	AS

CNPH 1536	<i>S. lycopersicum</i>	LA2531A	95,83 a	AS	95,83 a	AS
CNPH 1527	<i>S. lycopersicum</i>	LA3472	95,83 a	AS	95,83 a	AS
CNPH 0783	<i>S. peruvianum</i>	CGO 6707	95,83 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1524	<i>S. lycopersicum</i>	LA3119	95,83 a	AS	91,67 a	AS
CNPH 1544	<i>S. lycopersicum</i>	LA2449	95,83 a	AS	95,83 a	AS
CNPH 1517	<i>S. lycopersicum</i>	LA3841	95,83 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1552	<i>S. lycopersicum</i>	LA0516	95,83 a	AS	95,83 a	AS
CNPH 0925	<i>S. pimpinellifolium</i>	LA1614	95,83 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1434	<i>S. corneliomulleri</i>	LA0103	95,83 a	AS	20,83 e	AR
CNPH 1378	<i>S. lycopersicum</i>	TX 472	95,83 a	AS	95,83 a	AS
CNPH 1347	<i>S. lycopersicum</i>	TX 475	95,83 a	AS	95,83 a	AS
CNPH 1437	<i>S. arcanum</i>	LA0441	95,83 a	AS	95,83 a	AS
CNPH 1442	<i>S. corneliomulleri</i>	LA1305	95,83 a	AS	95,83 a	AS
CNPH 1440	<i>S. corneliomulleri</i>	LA1274	95,83 a	AS	45,83 d	MR
CNPH 1008	<i>S. lycopersicum</i>	BHRS 2,3	95,83 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1195	<i>S. pimpinellifolium</i>	CGO 7650	95,83 a	AS	79,16 c	AS
CNPH 1143	<i>S. lycopersicum</i>	Tetéia	95,83 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1107	<i>S. lycopersicum</i>	Irazu F1	95,83 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1198	<i>S. lycopersicum</i>	Landrace	95,83 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1264	<i>S. lycopersicum</i>	Cuore di Bue Grosso	95,83 a	AS	95,83 a	AS
CNPH 1250	<i>S. lycopersicum</i>	TY 198	95,83 a	AS	91,67 a	AS
CNPH 1233	<i>S. lycopersicum</i>	Americano	95,83 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1445	<i>S. arcanum</i>	LA1351	95,83 a	AS	0,00 f	SI
CNPH 1444	<i>S. corneliomulleri</i>	LA1339	95,83 a	AS	95,83 a	AS
CNPH 1457	<i>S. corneliomulleri</i>	LA1945	95,83 a	AS	95,83 a	AS
CNPH 1447	<i>S. huaylasense</i>	LA1364	95,83 a	AS	95,83 a	AS
CNPH 1463	<i>S. arcanum</i>	LA2152	95,83 a	AS	95,83 a	AS
CNPH 1462	<i>S. arcanum</i>	LA1984	95,83 a	AS	95,83 a	AS
CNPH 1324	<i>S. lycopersicum</i>	TX 401-08	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1084	<i>S. lycopersicum</i>	IPA-5	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1306	<i>S. lycopersicum</i>	Linhagem Montese F1	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 0786	<i>S. peruvianum</i>	CGO 6713	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1551	<i>S. lycopersicum</i>	LA2396	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1550	<i>S. lycopersicum</i>	LA2445	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1549	<i>S. lycopersicum</i>	LA2444	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1555	<i>S. lycopersicum</i>	LA1792	100,00 a	AS	100,00 a	AS

CNPH 1510	<i>S. lycopersicum</i>	LA2821	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1360	<i>S. lycopersicum</i>	TX475-55-02	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1470	<i>S. peruvianum</i>	LA2732	100,00 a	AS	50,00 d	MR
CNPH 0498	<i>S. lycopersicum</i>	UGA 1113	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1188	<i>S. lycopersicum</i>	Linhagem "Jointless2"	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1471	<i>S. peruvianum</i>	LA2744	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1487	<i>S. lycopersicum</i>	Linhagem Imigrante F1	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1108	<i>S. lycopersicum</i>	Mountain Spring F1	100,00 a	AS	95,83 a	AS
CNPH 1091	<i>S. lycopersicum</i>	Purdue 135 (Cf-4)	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1243	<i>S. lycopersicum</i>	San Marzano Nano	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1532	<i>S. lycopersicum</i>	LA3277	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1512	<i>S. lycopersicum</i>	LA1021	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1529	<i>S. lycopersicum</i>	LA3044	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1535	<i>S. lycopersicum</i>	LA2818	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1534	<i>S. lycopersicum</i>	LA3267	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1533	<i>S. lycopersicum</i>	LA3273	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1513	<i>S. lycopersicum</i>	LA3118	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1522	<i>S. lycopersicum</i>	LA3047	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1521	<i>S. lycopersicum</i>	LA3043	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1002	<i>S. lycopersicum</i>	Goul Burn	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1514	<i>S. lycopersicum</i>	LA2821	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1526	<i>S. lycopersicum</i>	LA3129	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1523	<i>S. lycopersicum</i>	LA3152	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1366	<i>S. lycopersicum</i>	TX475 -156-05	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1367	<i>S. lycopersicum</i>	TX475 -156-06	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1543	<i>S. lycopersicum</i>	LA4026	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1548	<i>S. lycopersicum</i>	LA2443	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1547	<i>S. lycopersicum</i>	LA2446	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1546	<i>S. lycopersicum</i>	LA2447	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1542	<i>S. lycopersicum</i>	LA4025	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1538	<i>S. lycopersicum</i>	LA2009	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1537	<i>S. lycopersicum</i>	LA2706	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1380	<i>S. lycopersicum</i>	Stevens (Mi-1.2)	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1541	<i>S. lycopersicum</i>	LA1802	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1511	<i>S. lycopersicum</i>	LA2838A	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1539	<i>S. lycopersicum</i>	LA1783	100,00 a	AS	100,00 a	AS

CNPH 1162	<i>S. lycopersicum</i>	Calev 1 (INRA)	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 1163	<i>S. lycopersicum</i>	Belev 1 (INRA)	100,00 a	AS	100,00 a	AS
LAM 375	<i>S. lycopersicum</i>	LAM 375	100,00 a	AS	100,00 a	AS
LT 34- TIM 11	<i>S. lycopersicum</i>	LT 34 (TIM 11)	100,00 a	AS	100,00 a	AS
LA 3473	<i>S. lycopersicum</i>	LA 3473	100,00 a	AS	100,00 a	AS
Viradoro	<i>S. lycopersicum</i>	Viradoro	100,00 a	AS	100,00 a	AS
CNPH 0878	<i>S. lycopersicum</i>	Ponderosa	100,00 a	AS	100,00 a	AS

1236

1237

1238

1239

1240

¹**Índices de doença (ID) de McKinney (1923):** Valores seguidos pela mesma letra minúscula na coluna não diferem estatisticamente entre si, pelo teste Scott-Knott (5% probabilidade). ²**Classes de reação da doença:** 0,00% = resposta do tipo imune (**SI**); 0,01–25% = altamente resistente (**AR**); 25,01–50% = medianamente resistente (**MR**); 50,01–75% = medianamente suscetível (**MS**); 75,01–100% = altamente suscetível (**AS**). Escala adaptada de Reis et al. (2004).

1241 **Tabela 2** – Estabilidade contra a um isolado de *Erysiphe neolycopersici* de 41 acessos (incluindo duas testemunhas suscetíveis:
 1242 ‘Viradoro’ e Ponderosa ‘CNPH 0878’) e de oito híbridos interespecíficos experimentais do gênero *Solanum* (secção *Lycopersicon*) que
 1243 se mostraram como promissoras fontes de resistência a esse patógenos em um ou mais ensaios preliminares. Avaliações foram
 1244 conduzidas aos 15 e 30 dias após a inoculação (DAI). Ensaio conduzido de setembro a dezembro de 2022.

Acessos	Espécie <i>Solanum</i> (<i>Lycopersicon</i>)	15 DAI ¹	Classe de reação ²	30 DAI ¹	Classe de reação ²
CNPH 1443	<i>S. corneliomulleri</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
CNPH 1438	<i>S. corneliomulleri</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
CNPH 1445	<i>S. arcanum</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
CNPH 1450	<i>S. arcanum</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
CNPH 1448	<i>S. huaylasense</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
CNPH 1288	<i>S. habrochaites</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
CNPH 1287	<i>S. habrochaites</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
CNPH 1290	<i>S. habrochaites</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
CNPH 1436	<i>S. peruvianum</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
CNPH 1434	<i>S. corneliomulleri</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
CNPH 1772	<i>S. habrochaites</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
Santa Clara x CNPH 0417	<i>S. lycopersicum</i> x <i>S. habrochaites</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
Santa Clara x CNPH 0421	<i>S. lycopersicum</i> x <i>S. habrochaites</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
Santa Clara x CNPH 1772	<i>S. lycopersicum</i> x <i>S. habrochaites</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
Santa Clara x CNPH 0929	<i>S. lycopersicum</i> x <i>S. habrochaites</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
CNPH 1460	<i>S. corneliomulleri</i>	0,00 d	SI	20,83 d	AR
CNPH 1459	<i>S. peruvianum</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
CNPH 1466	<i>S. arcanum</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
CNPH 1473	<i>S. corneliomulleri</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
CNPH 1467	<i>S. arcanum</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
CNPH 0409	<i>S. pennellii</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
CNPH 0410	<i>S. chilense</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
CNPH 0929	<i>S. habrochaites</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
CNPH 0928	<i>S. habrochaites</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
CNPH 0417	<i>S. habrochaites</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
CNPH 0421	<i>S. habrochaites</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
CNPH 0420	<i>S. habrochaites</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
CNPH 0424	<i>S. habrochaites</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
CNPH 0423	<i>S. habrochaites</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
CNPH 1121	<i>S. habrochaites</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
CNPH 1112	<i>S. habrochaites</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
CNPH 1237	<i>S. corneliomulleri</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
CNPH 1122	<i>S. habrochaites</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI

CNPH 0201	<i>S. peruvianum</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
CNPH 1034	<i>S. habrochaites</i>	0,00 d	SI	0,00 f	SI
Ponderosa x CNPH 0929	<i>S. lycopersicum x S. habrochaites</i>	12,50 c	AR	12,50 e	AR
Ponderosa x CNPH 0421	<i>S. lycopersicum x S. habrochaites</i>	12,50 c	AR	0,00 f	SI
Ponderosa x CNPH 0417	<i>S. lycopersicum x S. habrochaites</i>	12,50 c	AR	16,67 e	AR
Ponderosa x CNPH 1772	<i>S. lycopersicum x S. habrochaites</i>	16,67 c	AR	25,00 d	AR
CNPH 0933	<i>S. corneliomulleri</i>	16,67 c	AR	0,00 f	SI
CNPH 1194	<i>S. peruvianum</i>	20,83 b	AR	41,66 c	MR
CNPH 1461	<i>S. huaylasense</i>	20,83 b	AR	25,00 d	AR
CNPH 1277	<i>S. peruvianum</i>	20,83 b	AR	25,00 d	AR
CNPH 1447	<i>S. huaylasense</i>	20,83 b	AR	0,00 f	SI
CNPH 1453	<i>S. pimpinellifolium</i>	25,00 b	AR	58,33 b	MS
CNPH 0935	<i>S. peruvianum</i>	25,00 b	AR	25,00 d	AR
CNPH 0605	<i>S. peruvianum</i>	25,00 b	AR	25,00 d	AR
Viradoro	<i>S. lycopersicum</i>	91,67 a	AS	100,00 a	AS
Ponderosa 'CNPH 0878'	<i>S. lycopersicum</i>	95,83 a	AS	100,00 a	AS

1245

1246

1247

1248

¹Índices de doença (ID) de McKinney (1923): Valores seguidos pela mesma letra minúscula na coluna não diferem estatisticamente entre si, pelo teste Scott-Knott (5% probabilidade). ²Classes de reação da doença: 0,00% = resposta do tipo imune (SI); 0,01–25% = altamente resistente (AR); 25,01–50% = medianamente resistente (MR); 50,01–75% = medianamente suscetível (MS); 75,01–100% = altamente suscetível (AS). Escala adaptada de Reis et al. (2004).

1249

1250
1251
1252
1253
1254
1255
1256
1257
1258
1259
1260
1261
1262
1263
1264
1265
1266
1267
1268
1269
1270
1271

CAPÍTULO IV

Confirmação morfológica e molecular de *Leveillula taurica* subclado 1a como o agente causal do oídio abaxial do tomateiro e outras espécies de Solanaceae no Brasil

Formatado para – Journal of Plant Pathology

1272 **Confirmação morfológica e molecular de *Leveillula taurica* subclado 1a como o agente causal**
1273 **do oídio abaxial do tomateiro e outras espécies de Solanaceae no Brasil**

1274

1275 **Stéfani dos Santos Leite¹; Josiene Silva Veloso¹; Tiago Bezerra Torres¹; João Marcos Teixeira Martins²;**
1276 **Leonardo Silva Boiteux^{1,3}; Ailton Reis^{1,3}; Maria Esther de Noronha Fonseca³**

1277

1278 ¹Programa de Pós-Graduação em Fitopatologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE), CEP: 52171-900
1279 Recife–PE, Brazil.

1280 ²Programa de Pós-Graduação em Biologia Microbiana, Universidade de Brasília (UnB), Campus Universitário Darcy
1281 Ribeiro, CEP: 70910-900, Brasília–DF, Brazil;

1282 ³National Center for Vegetable Crops Research (CNPH), Embrapa Vegetable Crops (Embrapa Hortaliças), 70275-970,
1283 Brasília–DF, Brazil.

1284 **Correspondence:** leonardo.boiteux@embrapa.br.

1285 **ORCID:** 0000-0002-5791-8002

1286 **RESUMO**

1287 O “oídio abaxial” é uma doença que afeta o tomateiro (*Solanum lycopersicum*) e uma ampla gama de
1288 hospedeiras da família Solanaceae. Essa doença tem sido atribuída mundialmente ao fungo *Leveillula*
1289 *taurica*. A ocorrência de *L. taurica* (*sensu lato*) tem sido registrada no Brasil em tomateiro desde o
1290 final da década de 1980. No entanto, nenhuma caracterização molecular de oídio abaxial de
1291 Solanaceae no Brasil se encontra disponível no GenBank até o presente momento. O objetivo do
1292 presente trabalho foi conduzir avaliações morfológicas e morfométricas bem como análises
1293 moleculares para confirmar o(s) agente(s) causal/causais do “oídio abaxial” em espécies de
1294 Solanaceae no Brasil. Oito isolados associados com o “oídio abaxial” foram coletados em plantas de
1295 tomateiro, *Capsicum annuum*, *C. frutescens* e jiló, entre outubro de 2022 a janeiro de 2023. Todas as
1296 características e sintomas observados corresponderam ao *L. taurica* (*sensu lato*). Para confirmar a
1297 identificação e alocação taxonômica dos isolados brasileiros de Solanaceae, ensaios de PCR foram
1298 conduzidos com um par de iniciadores direcionados para à região rDNA ITS de membros da ordem
1299 *Erysiphales*. A análise filogenética indicou que todos os isolados pertencem a espécie *L. taurica*
1300 (subclado 1a). Os sintomas foram mais severos em condições de cultivo protegido. No entanto,
1301 mesmo durante a estação chuvosa e em condições campo aberto, todas as plantas hospedeiras
1302 apresentavam altos níveis da doença. Sabendo que este patógeno possui ampla gama de hospedeiras,
1303 o controle mais recomendado é a utilização de cultivares resistentes.

1304 **ABSTRACT**

1305 The “abaxial powdery mildew” is a disease that affects tomato (*Solanum lycopersicum*) and a wide
1306 range of hosts in the Solanaceae family. This disease is attributed worldwide to the fungus *Leveillula*
1307 *taurica* (*sensu lato*). The occurrence of *L. taurica* (*sensu lato*) has been recorded on Brazil in tomatoes
1308 plants since the late 1980s. However, no molecular characterization of the “abaxial powdery mildew”
1309 in Solanaceae in Brazil is currently available in GenBank. The objective of the present work was to
1310 conduct morphological and morphometrical evaluations and molecular analyzes to confirm the causal
1311 agent(s) of the “abaxial powdery mildew” in Solanaceae species. Eight fungal isolates associated with
1312 “abaxial powdery mildew” were collected from tomato plants, *Capsicum annuum*, *C. frutescens*, and
1313 scarlet eggplant, between October 2022 and January 2023. All observed symptoms as well as
1314 morphological and morphometrical characteristics corresponded to *L. taurica* (*sensu lato*). To
1315 confirm the identification and taxonomic allocation of the Brazilian Solanaceae isolates, PCR assays
1316 were conducted with a pair of primers targeting the rDNA ITS region of members of the order
1317 *Erysiphales*. Phylogenetic analysis indicated that all isolates belong to *L. taurica* (subclade 1a).
1318 Symptoms were more severe under protected cultivation conditions. However, even during the rainy
1319 season and under open-field conditions, all host plants displayed high disease levels. Knowing that
1320 this pathogen has a wide range of hosts, the most recommended control is the use of resistant cultivars.

1321 INTRODUÇÃO

1322 A família Solanaceae, contém cerca de 2.700 espécies, incluindo algumas com elevado valor
1323 econômico, como o tomateiro (*Solanum lycopersicum* L.), o jiló (*Solanum aethiopicum* var. *gilo* L.),
1324 o pimentão (*Capsicum annuum* L.) e as pimentas (*Capsicum* spp.) (Doganlar et al. 2002; Olmstead e
1325 Bohs 2006; Weese e Bohs 2007). Os genomas das espécies vegetais dessa família, são altamente
1326 conservados (Doganlar et al. 2002; Andolfo et al. 2021), e em consequência disso, diversas doenças
1327 causadas por bactérias, vírus, nematoides e fungos são comuns a diferentes espécies hospedeiras
1328 (Kurozawa e Pavan 2005; Andolfo et al. 2021).

1329 Dentre as doenças fúngicas, o “oídio abaxial” é uma das mais importantes afetando os cultivos
1330 do tomateiro, do jiló e de espécies do gênero *Capsicum* no Brasil. Essa doença ocorre nos cultivos a
1331 campo e principalmente em condições de cultivo protegido (Reis et al. 2005a). Os sintomas causados
1332 se manifestam principalmente nas folhas, onde são formadas lesões amarelas de formato
1333 eventualmente angulares na face adaxial com a presença de um crescimento pulverulento branco ou
1334 acinzentado na face abaxial. Dependendo da severidade da doença e condições ambientais essas
1335 lesões podem não ser facilmente detectadas (Stadnik 2001). Com o progresso da doença, as áreas
1336 foliares afetadas transformam-se em lesões necróticas e, em condições de ataques muito severos,
1337 podem coalescer e ocasionar seca e/ou senescência prematura das folhas (Stadnik 2001; Reis et al.
1338 2005a; Reis e Lopes 2012).

1339 O “oídio abaxial” pode ocasionar perdas à produção que podem chegar a 31% em cultivos do
1340 tomateiro durante a estação seca em plantações em campo aberto e 40% em *Capsicum* em cultivo
1341 protegido (Guzmán-Plazola et al. 2003; Blat et al. 2005). A disseminação da doença em campo aberto
1342 se dá principalmente pelo vento e, em cultivo protegido, pode ser disseminada através de correntes
1343 de ar e pelos tratos culturais (Stadnik, 2001). As condições de temperatura ótimas para o
1344 desenvolvimento da doença estão em torno de 26 °C e umidade relativa de 70-80%, porém a infecção

1345 ainda pode ocorrer em temperaturas entre 10 e 33 °C, mesmo não havendo filme de água na superfície
1346 da planta, desde que com alta umidade relativa do ar. Dias quentes e secos com noites frias e úmidas
1347 favorecem o desenvolvimento da doença (Agrios 2005; Clemente e Boiteux 2012).

1348 O “oídio abaxial” no Brasil e no mundo tem sido atribuído ao fungo biotrófico *Leveillula*
1349 *taurica* (Lèv.) Arn. (*sensu lato*) e as suas sinonímias anamórficas (*Oidiopsis haplophylli* Rulamort;
1350 *O. sicula* Scalia e *O. taurica* Salmon). Dos 17 gêneros da família *Erysiphaceae*, apenas *Leveillula* e
1351 outros três exibem características de endoparasitismo (Takamatsu 2013; Takamatsu et al. 2016).
1352 *Leveillula taurica* (*sensu lato*) foi considerado inicialmente como agente causal atípico devido a
1353 ampla gama de hospedeiras que se estende por 74 famílias, 390 gêneros e 1000 espécies (Braun,
1354 1980; Palti 1988), mais as hospedeiras agrícolas mais importantes pertencem à família Solanaceae
1355 (Palti 1988). No entanto, especializações hospedeiras têm sido observadas (Braun, 1980), sugerindo
1356 um complexo de espécies. De fato, mais recentemente, análises filogenéticas usando a diversidade de
1357 sequencias do rDNA ITS foi utilizada para a identificação de isolados de *L. taurica* (*lato sensu*). Estes
1358 estudos indicaram uma enorme diversidade intraespecífica, sugerindo que *L. taurica* (*lato sensu*)
1359 envolve um complexo de espécies que são dificilmente distinguíveis exclusivamente pela morfologia
1360 (Khodaparast et al. 2001; Khodaparast 2007; Takamatsu et al. 2016; Meeboon et al. 2018).

1361 *Leveillula taurica* (*sensu lato*) é um patógeno cosmopolita e seu primeiro registro formal no
1362 Brasil foi feito em tomateiro, no Estado de São Paulo (Kurozawa e Ueno, 1987) e em pimentão no
1363 Distrito Federal (Boiteux et al. 1994). No entanto, desde os primeiros relatos deste patógeno no Brasil,
1364 as novas abordagens taxonômicas que subdividiram o anteriormente monotípico gênero *Leveillula*
1365 em dez distintos clados/espécies (Khodaparast et al. 2001; Khodaparast 2007; Takamatsu et al. 2016;
1366 Meeboon et al. 2018) não foram aplicadas na caracterização de isolados brasileiros. De fato, até o
1367 presente momento, nenhuma caracterização molecular de isolados de agentes causais de “oídio
1368 abaxial” de Solanaceae no Brasil se encontra disponível no GenBank
1369 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>). Neste contexto, o objetivo do presente trabalho foi conduzir estudos

1370 de morfologia/morfometria em combinação com análises moleculares para confirmar os agentes
1371 etiológicos do “oídio abaxial” do tomateiro, de espécies do gênero *Capsicum* e do jiló (*S. aethiopicum*
1372 var. *gilo*) nas condições brasileiras.

1373

1374 **MATERIAL & MÉTODOS**

1375 **Local** – Os trabalhos foram conduzidos no Laboratório de Melhoramento Genético e nas casas de
1376 vegetação da Embrapa Hortaliças, localizada na zona rural da Ponte Alta, em Brasília–DF, a
1377 15°56'00” latitude sul, 48°08'00” longitude oeste e altitude 997,6 m. As preparações microscópicas
1378 foram feitas no Laboratório de Micologia da Universidade de Brasília – UnB.

1379 **Isolados de agentes causais do oídio abaxial do tomateiro, *Capsicum* e jiló** – No período de
1380 outubro de 2022 a janeiro de 2023, foram coletados oito isolados de plantas exibindo sintomas
1381 característicos de *L. taurica*: três de tomateiros (*S. lycopersicum*), dois de jiló (*S. aethiopicum* var.
1382 *gilo*), e três afetando espécies de *Capsicum*. A maioria dos isolados foi proveniente de regiões
1383 produtoras do Distrito Federal, sendo apenas um isolado de Pernambuco, Região Nordeste do Brasil
1384 (**Tabela 1**). A amostragem das folhas de tomateiros e jiló foi realizada em cultivos a campo aberto
1385 na estação chuvosa da região (outubro a março) (INPE 2023), e em *Capsicum* foi em casa de
1386 vegetação no mesmo período. Imediatamente após a coleta, os fungos foram concomitantemente
1387 processados em laboratório para caracterização morfológica/morfométrica e para purificação do
1388 DNA genômico dos isolados.

1389 **Caracterização morfológica e morfométrica do patógeno** – A caracterização morfológica do fungo
1390 foi feita a partir de colônias intimamente associadas às lesões. Essas foram examinadas e fotografadas
1391 sob lupa estereomicroscópica Leica (M205C) acoplada a uma câmera (Leica DFC 295). Com auxílio
1392 de agulha histológica e fita adesiva transparente, as estruturas do patógeno foram coletadas dos
1393 tecidos, depositados em água sobre lâmina/lamínula e imediatamente visualizadas e fotografadas em
1394 microscópio de luz Leica 2500 acoplado com câmera digital (Leica DFC 490). As observações foram

1395 feitas com relação ao tamanho, forma e cor dos conídios, além do comprimento e ramificação dos
1396 conidióforos. As estruturas observadas foram comparadas e discutidos com a literatura especializada
1397 (Stadnik 2001; Reis e Lopes 2012; Reis et al. 2005a). Para cada característica, 10 a 30 medições
1398 foram obtidas, e os resultados foram relatados como intervalo mínimo–máximo.

1399 **Extração de DNA dos isolados de agentes causais do “oídio abaxial” do tomateiro, *Capsicum* e**
1400 **jiló** – Para confirmar a identificação dos agentes causais, oito amostras dos isolados de agentes
1401 causais do oídio abaxial foram analisadas no presente trabalho (**Tabela 1**). O DNA dos isolados dos
1402 fungos associados com o oídio abaxial foi extraído de acordo com a metodologia proposta por Boiteux
1403 et al. (1999). Em tubos (2 mL) esterilizados contendo seis esferas de zircônio (Bertin Technologies,
1404 France), foi adicionado 750 µL de tampão de extração CTAB [500 mM Tris pH 8.0, 1.4 M NaCl, 2%
1405 (w/v) CTAB, 0.2% sulfito de sódio, 20 mM ethylenediamine tetraacetic acid (EDTA)]. Uma porção
1406 de estruturas do patógeno foi “raspada” diretamente do tecido foliar e transferido para os tubos. Em
1407 seguida as amostras foram homogeneizadas no Precellys® (Precellys™ 24 Control Device, Bertin
1408 Technologies, France) a 5000 rpm em dois ciclos de 30 segundos. As amostras foram levadas ao
1409 banho-maria (65 °C) por 10 minutos e em seguida deixadas em resfriamento (a temperatura ambiente)
1410 por 3 minutos. Após esse período foi adicionado 750 µL de clorofila [24 clorofórmio:1 álcool
1411 isoamílico (v/v)], sendo a solução homogeneizada vigorosamente agitador (vórtex) por 30 segundos.
1412 As amostras foram centrifugadas a 9.000 rpm por 5 minutos. Posteriormente foi coletada 600 µL do
1413 sobrenadante, este foi transferida para tubos de micro centrifuga (2 mL) e adicionado 300 µL de
1414 isopropanol gelado. As amostras foram homogeneizadas lentamente com a mão e novamente levadas
1415 para centrifuga a 12.000 rpm por 13 minutos. Por fim, foi descartado o sobrenadante e o *pellet* foi
1416 cuidadosamente lavado com etanol a 70%. Em seguida as amostras foram mantidas em câmaras de
1417 fluxo laminar para secagem por 20 minutos. Em seguida as amostras foram mantidas em estufa a
1418 37°C por 15 minutos para secagem do DNA. Para a ressuspensão do DNA, 50 µL de tampão TE (Tris

1419 10mM, EDTA, 1mM) foi adicionado às amostras, sendo posteriormente mantidas a 4⁰C por duas
1420 horas e depois armazenadas em freezer (-12 °C).

1421 **Amplificação via PCR da região rDNA ITS (*internal transcribed spacer*) usando primers**
1422 **universais para membros da ordem Erysiphales** – O DNA purificado foi usado como modelo em
1423 ensaios de PCR com um par de iniciadores direcionados à região do espaçador transcrito interno (ITS)
1424 dos isolados de *Erysiphales* PM ITS 1 (5'–TCG GAC TGG CCY AGG GAG A–3') e PM ITS 2 (5'–
1425 TCA CTC GCC GTT ACT GAG GT–3') (Takamatsu e Kano, 2001; Cunnington et al. 2003). Para a
1426 Reação de Cadeia Polimerase (PCR), foi avaliada a qualidade do DNA extraído, em gel de agarose
1427 1,5% em tampão TAE (Tris-Acetato-EDTA) 1m coradas com UniSafe[®] Dye Nucleic Acid Stain
1428 Solution (20.000x) e observadas em fotodocumentador BioRad[®] Gel Doc XR. Os ensaios de PCR
1429 foram realizados utilizando termociclador Veriti 96-Well Thermal Cycler, 0,2 mL. Todas as reações
1430 de PCR foram realizadas em um volume final de 50 µL, contendo 33,4 µL de água Milli-Q; 5 µL de
1431 Buffer 10 X; 6 µL de MgCl₂; 0,4 µL de dNTPs (10 mM); 1 µL de cada primer (10mM); 0.2 µL de
1432 *Taq* DNA polimerase e 3 µL de DNA. As condições de amplificação da região ITS, incluíram um
1433 ciclo de desnaturação inicial a 94 °C por 5 minutos; seguida por 35 ciclos de 94 °C por 30 segundos,
1434 anelamento a 55 °C por 45 segundos, extensão a 72 °C por 2 minutos, extensão final a 72 °C por 7
1435 minutos seguido por 10 °C (∞). Após a amplificação, os produtos da PCR foram visualizados
1436 novamente em gel de agarose a 1,5%, e tampão TAE para verificação da qualidade. As amostras de
1437 boa qualidade foram purificadas com o kit Wizard[®] SV Gel and PCR Clean-Up System, seguindo as
1438 instruções do fabricante e levados ao Laboratório de Melhoramento genético da Embrapa Hortaliças,
1439 para sequenciamento.

1440 Nesta primeira etapa, um subconjunto de três isolados brasileiros com alta qualidade de sequência
1441 (isto é, nucleotídeos bem definidos e qualidade acima de 50), de acordo com o software Seqman
1442 (Lasergene[®], Madison, WI), foi selecionado para análises moleculares. Os contigs de cada isolado
1443 foram construídos combinando as sequências obtidas com os primers PMITS 1 e PMITS 2 no

1444 software SeqMan (Lasergene[®], Madison, WI). As sequências da região ITS, utilizadas para
1445 comparação com os isolados deste trabalho, foram obtidas a partir de fungos representantes dos dez
1446 clados do gênero *Leveillula* disponíveis no GenBank. (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>). As
1447 sequências dos isolados foram alinhadas usando o programa Geneious[®] 8.1.9 usando o algoritmo
1448 ClustalW. Os contigs foram ajustados manualmente para garantir que os alinhamentos dos códons
1449 fossem mantidos de acordo com as sequências de referência.

1450 **Análise filogenética** – As sequências dos isolados dos fungos utilizados no presente trabalho (ver
1451 **Figura 5**) foram alinhadas com o programa Megalign Pro (Lasergene[®], Madison, WI) usando o
1452 algoritmo ClustalW. As análises filogenéticas foram realizadas por Máxima Verossimilhança (ML)
1453 e Inferência Bayesiana (BI). As análises foram realizadas usando as ferramentas RAXML-HCP2
1454 v.7.0.4 (RAXML-BS; Stamatakis 2014) e MrBayes v 3.2.1 (BI-PP; Ronquist et al. 2012),
1455 implementadas no portal CIPRES cluster (<https://www.phylo.org/portal2/home.action>). Clados
1456 foram considerados com bom suporte quando RAXML-BS foi ≥ 60 , SH-aLRT ≥ 80 e BI-PP ≥ 0.95
1457 (Bootstrap). Para Máxima Verossimilhança (ML), os parâmetros utilizados foram: 1000
1458 pseudoreplicatas (-m GTRGAMMA -p 12345 -k -f a -N 1000 -x 12,345), modelo GTR GAMMA
1459 (Guindon et al. 2010) foi acessado utilizando IQ-TREE v. 2.1.2 (Nguyen et al. 2015) e o modelo de
1460 substituição evolutiva foi estimado pelo programa ModelFinder (Kalyaanamoorthy et al. 2017). Para
1461 Inferência Bayesiana (BI), o melhor modelo evolutivo de substituição foi estimado pelo “Akaike
1462 Information Criteria” (AIC) pelo programa MrModeltest 2.3 (Nylander 2004). Quatro cadeias
1463 “Markov Chain Monte Carlo” (MCMC) foram conduzidas para 5×10^7 gerações, com amostragens
1464 a cada 1.000 gerações. A convergência de todos os parâmetros foi verificada usando o Tracer versão
1465 1.5 (Rambaut & Drummond 2010) e as primeiras 25% das gerações foram descartadas como *burn-*
1466 *in*. Para visualização das árvores foi utilizado o programa FigTree versão 1.4.3 (Rambaut 2012), que
1467 foram editadas no software Adobe Illustrator CS6 (Adobe Systems, EUA).

1468

1469 **RESULTADOS**

1470 **Sintomatologia na folhagem de tomateiro, espécies de *Capsicum* e jiló** – Em campo, as plantas de
1471 tomateiro apresentavam na face adaxial das folhas, lesões amarelas eventualmente angulares (**Fig.**
1472 **1a; 1b**), as plantas de jiló também a campo, apresentaram sintomas semelhantes aos de tomate (**Fig.**
1473 **2a; 2b**). Em casa de vegetação as plantas de *Capsicum* também apresentavam lesões amarelas na face
1474 adaxial, entretanto não eram angulares (**Fig. 3a; 3b**). Além disso, foi observado um enrolamento das
1475 folhas de *Capsicum* fortemente atacadas (**Fig. 3c**). Intimamente ligadas às lesões adaxiais, de todas
1476 as hospedeiras, foi observado um crescimento pulverulento, constituído de estruturas do fungo. Em
1477 jiló (**Fig. 2c**) e em *Capsicum* (**Fig. 3d; 3e**) esse crescimento era branco, e em tomateiro se apresentava
1478 acinzentado (**Fig. 1c; 1d**). Em algumas plantas de *Capsicum* se observou colônias do patógeno
1479 também na face adaxial (**Fig. 3f**), conforme relatado por Reis et al. (2005a). Diversos fatores podem
1480 interferir na infecção por *L. taurica*, produzindo uma variedade de reações em seus hospedeiros e,
1481 com isso, diferentes tipos de sintomas (Palti 1988). De modo geral, os sintomas observados
1482 confirmam os previamente relatados nas três culturas (Stadnik 2001; Reis e Lopes 2012; Reis et al.
1483 2005a).

1484 **Caracterização morfológica**– Nas três plantas hospedeiras se observou as seguintes características
1485 estruturais abundantes nos tecidos foliares (**Fig. 4a**): conidióforos longos medindo $138\text{--}411 \times 9\text{--}10$
1486 μm , hialinos, eretos a curvos, majoritariamente únicos, formando conídios isoladamente (**Fig. 4b;**
1487 **4c**), alguns conidióforos se apresentavam subdivididos em dois ramos, (**Fig. 4c; 4d**). Os conídios
1488 apresentaram dois formatos: primários e secundários (**Fig. 4e; 4f**), produzidos terminalmente,
1489 hialinos e marrom claro (**Fig. 4g**). Os conídios primários eram lanceolados com a ponta aguda (**Fig.**
1490 **4g**), medindo $58\text{--}93 \times 17\text{--}30 \mu\text{m}$. Os conídios secundários eram de formato cilíndrico a elipsoide
1491 (**Fig. 4g**), medindo $93\text{--}106 \times 19\text{--}23 \mu\text{m}$. Observou-se o tubo germinativo emergindo na extremidade
1492 de conídios primários (**Fig. h**). Não foi observado a presença de casmotécios (fase sexuada) do fungo
1493 (Braun, 1980) nas plantas estudadas.

1494 **Amplificação via PCR da região rDNA ITS** – O fragmento de DNA correspondente à região ITS
1495 foi amplificado por PCR para os oito isolados de oídio abaxial (**Tabela 1**). Os ensaios de PCR com
1496 primers específicos para *Erysiphales* (Kiss et al. 2001; Takamatsu 2012; Takamatsu e Kano 2001;
1497 Khodaparast et al. 2001) produziram amplicons de igual tamanho (\approx 630 bp) para todos os oito
1498 isolados (OD-084; OD-085; OD-096; OD-106; OD-108; OD-108-1; OD-125 e OD-144).

1499 **Análise filogenética da região rDNA ITS dos isolados de agentes causais de oídio abaxial** –
1500 Alinhamentos BLASTn das sequências da região rDNA ITS de isolados brasileiros de agentes causais
1501 do oídio abaxial obtidos das hospedeiras Solanaceae indicaram 100% de identidade entre si e com
1502 um grande número de isolados de *L. taurica* (subclado 1a). Análises de máxima verossimilhança
1503 foram realizadas com membros dos diferentes clados do gênero *Leveillula* (**Fig. 5**). Todos os isolados
1504 associados com o oídio abaxial do tomateiro, *Capsicum* e jiló foram agrupados com as sequências de
1505 referência de *L. taurica* (subclado 1a) (acesso GenBank AB667883, Meeboon et al. 2018) com
1506 elevados valores de suporte (**Fig. 5**).

1507

1508 **DISCUSSÃO**

1509 Os isolados de “oídio abaxial” foram obtidos em cultivos de tomate e jiló em condições de
1510 campo aberto e em espécies *Capsicum* sob cultivo protegido. Todos os sintomas observados nas
1511 plantas hospedeiras, bem como as características morfológicas e morfométricas dos isolados,
1512 corresponderam às relatadas para a espécie *L. taurica* (Clerk e Ayesu-Offei 1967; Palti 1988; Reis et
1513 al. 2005b; Khodaparast et al. 2007; Reis et al. 2021). Análises filogenéticas usando a diversidade de
1514 sequências da região englobando a região rDNA ITS desses isolados indicaram uma enorme
1515 diversidade intraespecífica, sugerindo a presença de um complexo de espécies que são dificilmente
1516 distinguíveis exclusivamente pela morfologia (Khodaparast et al. 2001; Khodaparast 2007;
1517 Takamatsu et al. 2016; Meeboon et al. 2018).

1518 No Brasil, a ocorrência de *L. taurica* (*sensu lato*) tem sido registrada no tomateiro e em
1519 pimentão desde o final da década de 1980 e início de 1990 (Kurozawa e Ueno, 1987; Boiteux et al.
1520 1994). No entanto, desde os primeiros relatos deste patógeno no Brasil, essas novas análises
1521 taxonômicas que subdividiram o anteriormente monotípico gênero *Leveillula* em dez distintos
1522 clados/espécies No entanto, essas novas análises taxonômicas que subdividiram o anteriormente
1523 monotípico gênero *Leveillula* em dez distintos clados/espécies (Khodaparast et al. 2001; Khodaparast
1524 2007; Takamatsu et al. 2016; Meeboon et al. 2018) não foram ainda aplicadas na caracterização de
1525 isolados brasileiros desses patógenos. De fato, nenhuma caracterização molecular de isolados de
1526 agentes causais de oídio abaxial de Solanaceae no Brasil se encontra disponível no GenBank até o
1527 presente momento. A análise filogenética usando informação de sequência da região rDNA ITS de
1528 três isolados do oídio abaxial em quatro espécies hospedeiras indicou que todos pertencem a espécie
1529 *L. taurica* (subclado 1a).

1530 Os cultivos das plantas hospedeiras amostradas no presente trabalho estavam sendo
1531 conduzidos em condições de forte influência dos fatores ambientais, tais como: vento, luz solar e
1532 chuva. Os conídios de *L. taurica* não germinam bem em água, e quando submersos, dificilmente
1533 conseguem emitir tubo germinativo, além de não sobreviverem por mais de 24 horas (Corner 1935).
1534 Ainda assim a doença se mostrou severa mesmo quando mesmo sob forte incidência de chuvas,
1535 apresentou altos níveis de esporulação (**Fig. 1d; 2c**). Isso ocorreu, possivelmente, em virtude da
1536 esporulação de *L. taurica* ocorrer na face abaxial das folhas, o que favoreceu a sobrevivência do
1537 patógeno, em campo, reduzindo o impacto direto das gotas de chuva sobre as colônias, impedindo
1538 assim, que o patógeno seja “lavado” dos tecidos e conseqüentemente diminuindo o seu controle (Reis
1539 et al. 2021). Esse efeito não é observado nos cultivos de *Capsicum* conduzidos em casa de vegetação
1540 com irrigação via gotejamento, sendo este um ambiente extremamente favorável para o
1541 desenvolvimento de *L. taurica* (Reis et al. 2005b; Wspanialy e Moussa 2016; Reis et al. 2021) pois
1542 além de haver baixa influência ambiental sobre o patógeno, oferece condições de umidade, luz e

1543 irrigação ideais para seu desenvolvimento. Isso é percebido nas plantas de espécies de *Capsicum*
1544 apresentam maior severidade de sintomas quando comparadas com as plantas de tomate e jiló a campo
1545 (**Fig. 1d; 2c; 3a**).

1546 Sabendo que *L. taurica* (subclado 1a) é uma espécie cosmopolita e com uma ampla gama de
1547 hospedeiras (Reis et al. 2005b; Kusch et al. 2020), os métodos de controle mais recomendados
1548 envolve um rigoroso controle cultural, efetuando o manejo de plantas daninhas e plantas voluntárias
1549 hospedeiras dentro e próximas às áreas de cultivo. Um método de controle alternativo e controverso
1550 envolve a utilização durante o período seco sistemas de irrigação por aspersão uma vez que a água
1551 desaloja os esporos das folhas (Reis et al. 2005b), mas pode favorecer outros patógenos. Atualmente
1552 o controle químico dessa doença é o método mais utilizado entre produtores, e no Brasil, alguns
1553 produtos à base de carboxamida, estrobilurina e triazol são registrados para a cultura do tomate,
1554 pimentão e jiló (AGROFIT 2023).

1555 No entanto, estratégias de controle baseadas exclusivamente no controle químico não é a
1556 melhor medida em termos de custo de produção e efeitos ambientais negativos. Em *Capsicum*, níveis
1557 de resistência adequados foram identificados em acessos de três espécies (*C. baccatum*, *C.*
1558 *chinense* e *C. frutescens*) (Souza e Café-Filho 2003). Embora cultivares resistentes a esse patógeno
1559 não estejam ainda disponíveis no mercado brasileiro, fontes de resistência genética já foram
1560 detectadas em acessos de tomateiro silvestres do gênero *Solanum* (sect. *Lycopersicon*) e podem ser
1561 mobilizadas via melhoramento genético convencional para cultivares elite de tomateiro. A fonte de
1562 resistência a *L. taurica* de maior interesse para o melhoramento genético foi relatada em um acesso
1563 da espécie silvestre *S. habrochaites*, sendo conferida pelo gene dominante *Lv* localizado no
1564 cromossomo 12 (Chunwongse et al. 1994). Por outro lado, buscas por cultivares resistentes de jiló
1565 ainda necessitam ser conduzidas.

1566

1567 **REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

- 1568 Adhikari MK, Meeboon J, Takamatsu S, Braun U (2018) *Leveillula buddlejae* sp. nov., a new species
1569 with an asexual morph resembling phylogenetically basal *Phyllactinia* species. *Mycoscience*, 59, 71–
1570 74.
- 1571 Agrios GN (2005) *Plant Pathology*. Amsterdam: Elsevier Academic Press, ed. 5, p. 448.
- 1572 AGROFIT, Sistema de Agrotóxicos Fitossanitários. Disponível em:
1573 https://agrofit.agricultura.gov.br/agrofit_cons/principal_agrofit_cons. Acesso em: 20 de fevereiro de
1574 2022.
- 1575 Andolfo G, D'Agostino N, Frusciante L, Ercolano MR (2021) The tomato interspecific NB-LRR
1576 gene arsenal and its impact on breeding strategies. *Genes*, 12, 184.
1577 <https://doi.org/10.3390/genes12020184>
- 1578 Bedendo IP (2018) Oídios *In*: Amorim L, Rezende JAM, Bergamin Filho A. (ed.). *Manual de*
1579 *Fitopatologia. Princípios e conceitos*. 5. ed. São Paulo: *Agronômica Ceres*. v.1, p. 351–354
- 1580 Blat SF, Costa CPD, Vencovsky R, Sala FC (2005) Reaction of sweet and hot pepper accesses to
1581 powdery mildew (*Oidiopsis taurica*). *Horticultura Brasileira*, 23, 72–75.
1582 <https://doi.org/10.1590/S0102-05362005000100015>
- 1583 Boiteux LS, Fonseca MEN, Simon PW (1999) Effects of plant tissue and DNA purification method
1584 on randomly amplified polymorphic DNA-based genetic fingerprinting analysis in carrot. *Journal of*
1585 *the American Society for Horticultural Science*, 124, 32–38.
1586 <https://doi.org/10.21273/JASHS.124.1.32>
- 1587 Boiteux LS, Santos JRM, Lopes CA (1994) Boiteux LS, Santos JRM, Lopes CA, 1994. First record
1588 of powdery mildew of sweet-pepper *Capsicum annuum* incited by *Leveillula taurica* in
1589 Brasil. *Fitopatologia Brasileira* 19, 304 (Abstract).

- 1590 Braun U (1980) The genus *Leveillula* – A preliminary study. *Nova Hedwigia*, 32, 565–583.
- 1591 Chunwongse J, Bunn TB, Crossman C, Jiang J, Tanksley SD (1994) Chromosomal localization and
1592 molecular-marker tagging of the powdery mildew resistance gene (*Lv*) in tomato. *Theoretical and*
1593 *Applied Genetics*, 89, 76–79. <https://doi.org/10.1007/BF00226986>
- 1594 Clemente FMVT, Boiteux LS (2012) Produção de tomate para processamento industrial, *Embrapa*,
1595 Brasília, DF, p. 31–49.
- 1596 Clerk GC, Ayesu-Offei EN (1967) Conidia and conidial germination in *Leveillula taurica* (Lèv.) Arn.
1597 *Annals of Botany*, 31, 749–754. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a084179>
- 1598 Corner, EJH (1935) Observations on resistance to powdery mildews. *The New Phytologist*, 34, 180–
1599 200. <https://www.jstor.org/stable/2428537>
- 1600 Doganlar S, Frary A, Daunay MC, Lester RN, Tanksley SD (2002) A comparative genetic linkage
1601 map of eggplant (*Solanum melongena*) and its implications for genome evolution in the Solanaceae.
1602 *Genetics*, 161, 1697–1711.
- 1603 Fayette J, Hendricks KE, Ozores-Hampton M, Di Gioia F, Roberts PD (2016) First report of powdery
1604 mildew caused by *Oidiopsis haplophylli* on garden nasturtium (*Tropaeolum majus* L.) in Florida.
1605 *Plant Disease*, 100, 646.
- 1606 García-Gaytán V, García-Morales S, Silva-Rojas HV, Trejo-Téllez LI, Gómez-Merino FC (2016)
1607 First report of powdery mildew in chilhuacle chili (*Capsicum annuum*) caused by *Leveillula taurica*
1608 in southern Mexico. *Plant Disease*, 100, 2325.
- 1609 Guindon S, Dufayard Jf, Lefort V, Anisimova M, Hordijk W, Gascuel O (2010) New algorithms and
1610 methods to estimate maximum-likelihood phylogenies: Assessing the performance of PhyML 3.0.
1611 *Systematic Biology*, 59, 307–321.

- 1612 Guzman-Plazola RA, Davis RM, Marois JJ (2003) Effects of relative humidity and high temperature
1613 on spore germination and development of tomato powdery mildew (*Leveillula taurica*). Crop
1614 Protection, 22, 1157–1168. [https://doi.org/10.1016/S0261-2194\(03\)00157-1](https://doi.org/10.1016/S0261-2194(03)00157-1)
- 1615 Katoh K, Rozewicki J, Yamada KD (2019) MAFFT online service: multiple sequence alignment,
1616 interactive sequence choice and visualization. Briefings in Bioinformatics, 20, 1160–1166.
- 1617 Katoh K, Toh H (2013) MAFFT multiple sequence alignment software version 7: Improvements in
1618 performance and usability. Molecular Biology and Evolution, 30, 772–780.
- 1619 Khodaparast SA, Takamatsu S, Hedjaroude GA (2001) Phylogenetic structure of the genus *Leveillula*
1620 (*Erysiphales: Erysiphaceae*) inferred from the nucleotide sequences of the rDNA ITS region with
1621 special reference to the *L. taurica* species complex. Mycological Research, 105, 909–918.
1622 [doi:10.1017/S0953756201004361](https://doi.org/10.1017/S0953756201004361)
- 1623 Khodaparast SA, Niinomi S, Takamatsu S (2007) Molecular and morphological characterization of
1624 *Leveillula* (Ascomycota: *Erysiphales*) on monocotyledonous plants. Mycological Research, 111,
1625 673–679. <https://doi.org/10.1016/j.mycres.2007.04.003>
- 1626 Khodaparast SA, Takamatsu S, Harada M, Abbasi M, Samadi S (2012) Additional rDNA ITS
1627 sequences and its phylogenetic consequences for the genus *Leveillula* with emphasis on conidium
1628 morphology. Mycological Progress, 11, 741–752.
- 1629 Khodaparast SA, Takamatsu S, Shadlou A, Damadi M, Pirnia M, Jahani M (2016) Notes on the genus
1630 *Leveillula* (Erysiphaceae): a new unrecorded species and notes on *Leveillula* infecting *Ficus*,
1631 *Cucurbita* and *Tropaeolum* in Iran. Phytotaxa, 260, 267–275.
- 1632 Kiss L, Cook RTA, Saenz GS, Cunnington JH, Takamatsu S, Pascoe I, Bardin M, Nicot PC, Sato Y,
1633 Rossman AY (2001) Identification of two powdery mildew fungi, *Oidium neolycopersici* sp. nov.

- 1634 and *O. lycopersici*, infecting tomato in different parts of the world. *Mycological Research*, 105, 684–
1635 697. [doi:10.1017/S0953756201004105](https://doi.org/10.1017/S0953756201004105)
- 1636 Kurozawa C, Pavan MA. (2005) Doenças das solanáceas In: Kimati, Hiroshi, et al. Manual de
1637 fitopatologia: Doenças das plantas cultivadas. São Paulo, *Agronômica Ceres*, v. 2, p. 618–627.
- 1638 Kurozawa C, Ueno B. (1987) Ocorrência de *Oidiopsis taurica* (Lev.) em tomateiro. *Summa*
1639 *Phytopathologica*, 13, 20 (Abstract).
- 1640 Kusch S, Panstruga R (2017) *mlo*-based resistance: An apparently universal “weapon” to defeat
1641 powdery mildew disease. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 30, 179–189.
1642 <https://doi.org/10.1094/MPMI-12-16-0255-CR>
- 1643 Lebeda A, Kitner M, Mieslerová B, Křístková E, Pavlíček T (2019) *Leveillula lactucae-serriolae* on
1644 *Lactuca serriola* in Jordan. *Phytopathologia Mediterranea*, 58, 359–367
- 1645 Leigh Jw, Bryant D (2015) POPART: Full-feature software for haplotype network construction.
1646 *Methods in Ecology and Evolution* 6, 1110–1116.
- 1647 Meeboon J, Kokaew J, Takamatsu S (2018) Notes on powdery mildews (*Erysiphales*) in Thailand
1648 VI. *Phyllactinia* and *Leveillula*. *Mycological Progress*, 17, 701–718. [https://doi.org/10.1007/s11557-](https://doi.org/10.1007/s11557-018-1383-8)
1649 [018-1383-8](https://doi.org/10.1007/s11557-018-1383-8)
- 1650 Nguyen LT, Schmidt HA, Von Haeseler A, Minh BQ (2015) IQ-TREE: A fast and effective stochastic
1651 algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 32,
1652 268–274.
- 1653 Nylander JAA (2004) MrModeltest v2. Program distributed by the author. Evolutionary Biology
1654 Centre, Uppsala University.

- 1655 Olmstead RG, Bohs L (2006) A summary of molecular systematic research in Solanaceae: 1982-
1656 2006. In VI International Solanaceae Conference: Genomics Meets Biodiversity 745 (pp. 255-268).
1657 <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2007.745.11>
- 1658 Palti J (1988) The *Leveillula* mildews. The Botanical Review, 54, 423–535.
1659 <https://doi.org/10.1007/BF02858418>
- 1660 Rambaut A (2012) FigTree v1.4.0: Tree figure drawing tool. Retrieved March 15, 2020, From
1661 <Http://Tree.Bio.Ed.Ac.Uk/Software/Figtree>.
- 1662 Rambaut A, Drummond A (2010) Tracer v. 1.4 Available at: <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.
1663 Accessed 15 march, 2019.
- 1664 Reis A, Boiteux LS, Lopes CA, Henz GP (2005b) *Oidiopsis haplophylli* (*Leveillula taurica*): Um
1665 patógeno polífago e amplamente distribuído no Brasil. Brasília: *Embrapa Hortaliças*, p. 13.
- 1666 Reis A, Boiteux, LS, Paz-Lima ML, Silva PP, Lopes CA (2005a) New hosts of *Oidiopsis haplophylli*
1667 in the Solanaceae family in Brazil. *Fitopatologia Brasileira*, 30, 195–
1668 198.<https://doi.org/10.1590/S0100-41582005000200017>
- 1669 Reis A, Lopes CA (2012) Doenças causadas por fungos e distúrbios fisiológicos *In*: Clemente FMVT,
1670 Boiteux LS. Produção de tomate para processamento industrial, *Embrapa*, Brasília, DF, p. 31–49.
- 1671 Reis A, Lourenço JR V, Lopes CA (2021) Doenças causadas por fungos e oomicetos *In*: Lopes CA.
1672 Doenças do tomateiro, Brasília-DF, *Embrapa*, p. 25–71.
- 1673 Ronquist F, Teslenko M, Van Der Mark P, Ayres DL, Darling A, Höhna S, Larget B, Liu L, Suchard
1674 Ma, Huelsenbeck JP (2012) MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model
1675 choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61, 539–542.
- 1676 Souza VL, Café-Filho AC (2003) Resistance to *Leveillula taurica* in the genus *Capsicum*. *Plant*
1677 *Pathology*, 52, 613–619. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3059.2003.00920.x>

- 1678 Stadnik MJ (2001) História e taxonomia de oídios, In: Stadnik MJ, Rivera MC. Oídios. 1. Ed, São
1679 Paulo: *Embrapa Meio Ambiente*, p. 3–26
- 1680 Stamatakis A (2014) RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of 597
1681 large phylogenies. *Bioinformatics*, 30, 1312–1313.
- 1682 Takamatsu S, Inagaki M, Niinomi S, Khodaparast SA, Shin HD, Grigaliunaite B, Havrylenko M
1683 (2008) Comprehensive molecular phylogenetic analysis and evolution of the genus *Phyllactinia*
1684 (Ascomycota: Erysiphales) and its allied genera. *Mycological Research*, 112, 299–315.
- 1685 Takamatsu S (2012) Origin and evolution of the powdery mildews (Ascomycota, *Erysiphales*).
1686 *Mycoscience*, 54, 75–86. <https://doi.org/10.1016/j.myc.2012.08.004>
- 1687 Takamatsu S, Kano Y (2001) PCR primers useful for nucleotide sequencing of rDNA of the powdery
1688 mildew fungi. *Mycoscience*, 42, 135–139. <https://doi.org/10.1007/BF02463987>
- 1689 Takamatsu S, Siahaan SA, Moreno-Rico O, Cabrera de Alvarez MG, Braun U (2016) Early evolution
1690 of endoparasitic group in powdery mildews: Molecular phylogeny suggests missing link between
1691 *Phyllactinia* and *Leveillula*. *Mycologia*, 108, 837–850. <https://doi.org/10.3852/16-010>
- 1692 Weese TL, Bohs L (2007) A three-gene phylogeny of the genus *Solanum* (Solanaceae). *Systematic*
1693 *Botany* 32, 445–463. <https://doi.org/10.1600/036364407781179671>
- 1694 Wspanialy P, Moussa M (2016) Early powdery mildew detection system for application in
1695 greenhouse automation. *Computers and Electronics in Agriculture*, 127, 487–494.
1696 <https://doi.org/10.1016/j.compag.2016.06.027>
- 1697 Xiao YT, Ariyawansa HA, Wang CJ, Huang TC, Shen YM (2021). First report of *Leveillula taurica*
1698 causing powdery mildew on *Tropaeolum majus* in Taiwan. *Journal of General Plant Pathology*, 87,
1699 264–268. <https://doi.org/10.1007/s10327-021-01001-0>

1700 **Tabela 1** – Oito isolados de *Leveillula taurica* utilizados no presente estudo: código do isolado,
 1701 agente causal, espécie hospedeira original, região da coleta, cidade/estado e ano de coleta. Os três
 1702 isolados assinalados em **negrito** foram incluídos nas análises filogenéticas usando informação da
 1703 região rDNA ITS.

Código do isolado	Agente causal	Hospedeira original	Região coleta¹	Cidade estado	Ano coleta
OD-084	<i>Leveillula taurica</i>	Tomateiro	CO	Ponte Alta-DF	2022
OD-085	<i>Leveillula taurica</i>	Pimentão	CO	Ponte Alta-DF	2022
OD-096	<i>Leveillula taurica</i>	Jiló	CO	Ceilândia-DF	2022
OD-106	<i>Leveillula taurica</i>	Tomateiro	CO	Ponte Alta-DF	2022
OD-108	<i>Leveillula taurica</i>	Tomateiro	CO	Ponte Alta-DF	2022
OD-125	<i>Leveillula taurica</i>	Pimentão	NE	Chã Grande-PE	2022
OD-143	<i>Leveillula taurica</i>	Jiló	CO	Brazlândia-DF	2022
OD-152	<i>Leveillula taurica</i>	Pimenta	CO	Ponte Alta-DF	2022

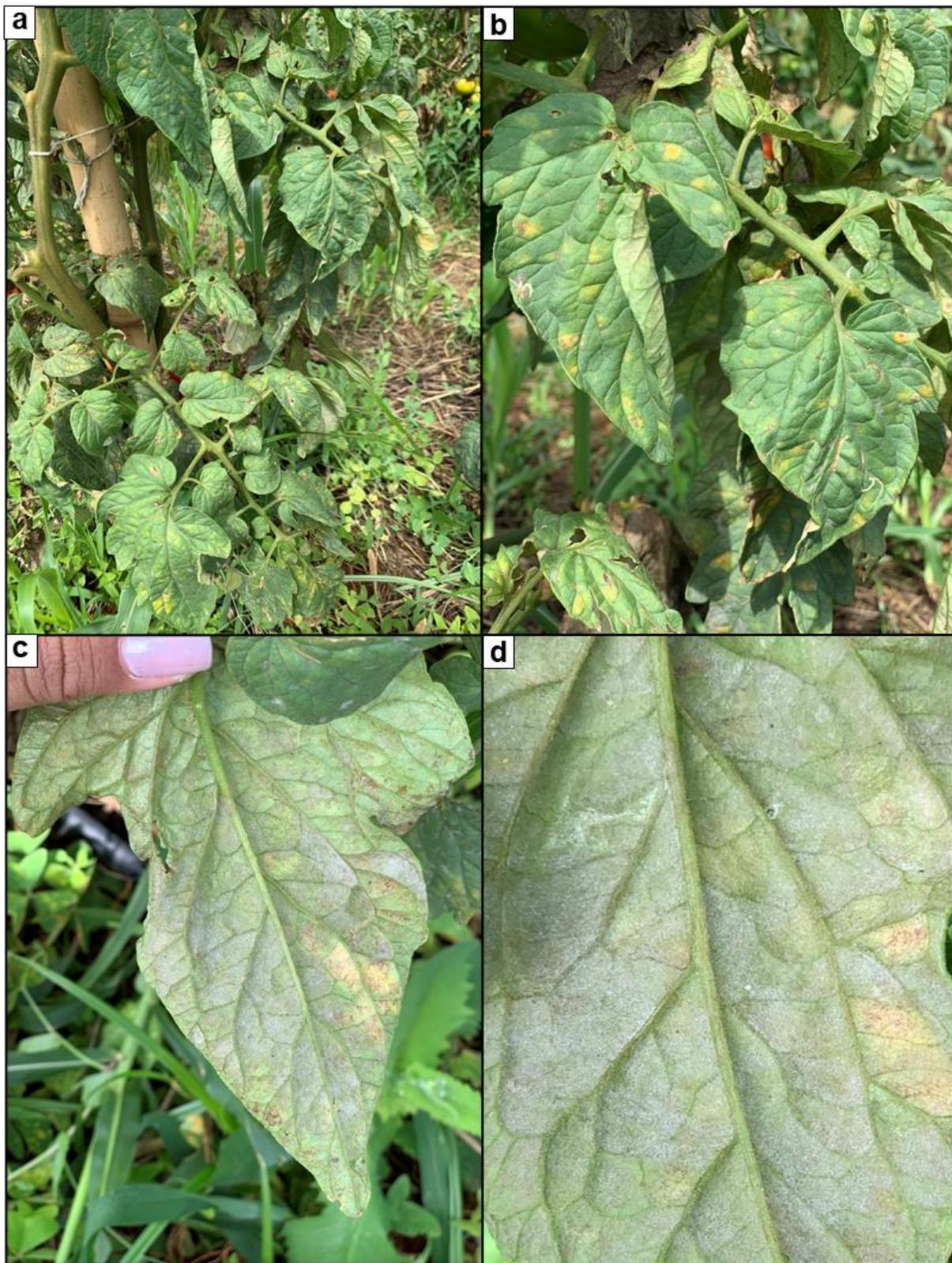
1704 ¹Macrorregiões de coleta: **CO**= Centro-Oeste; **NE**= Nordeste; **SE**= Sudeste; **S**= Sul.

1705

1706

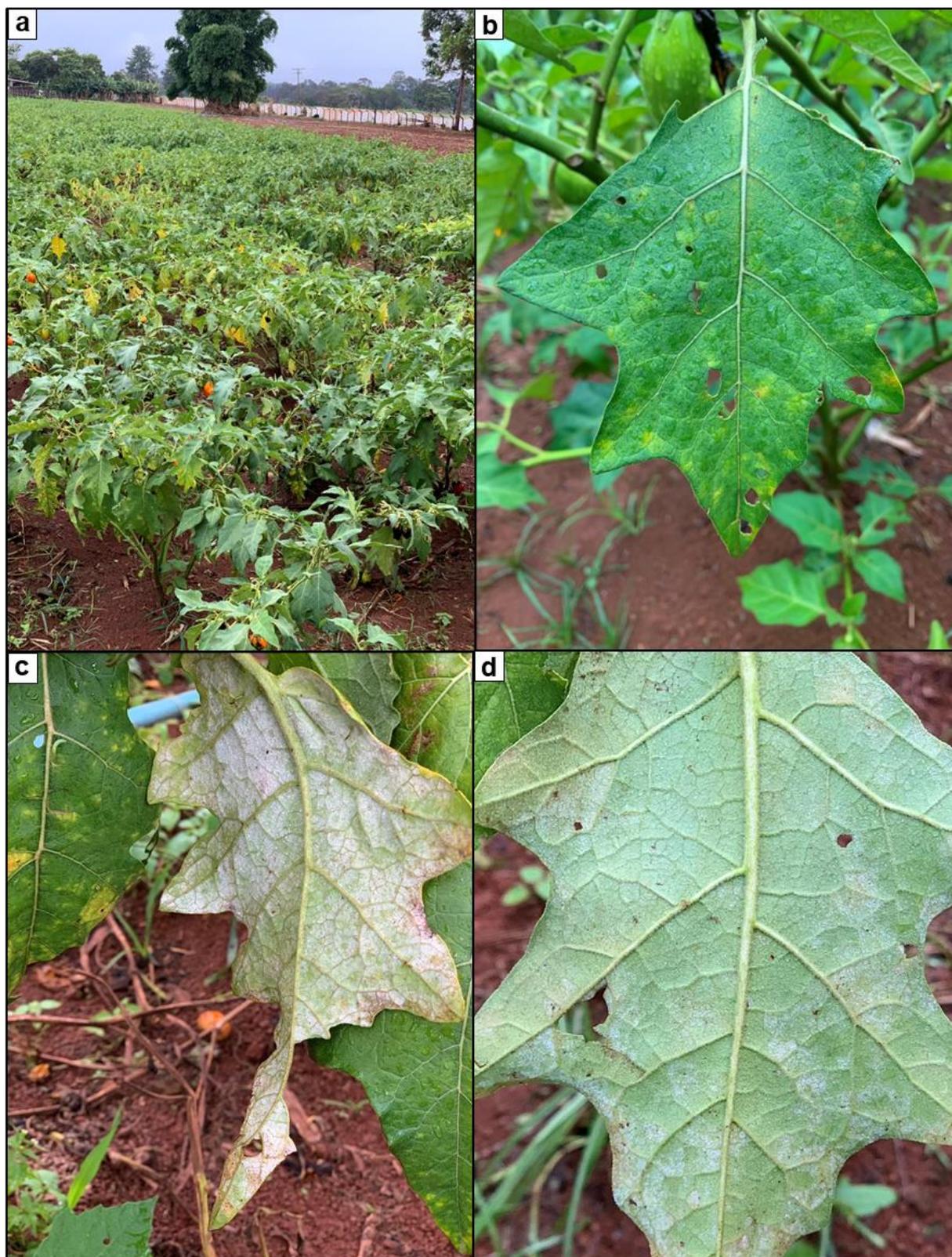
1707 **Tabela 2** – Lista de isolados de agentes causais de oídios abaxiais empregados nas análises
 1708 filogenéticas.

Espécie fungica	Hospedeira	GenBank #	Referência
<i>Leveillula taurica</i>	<i>Tropaeolum majus</i>	MT472006	Xiao et al. (2021)
<i>L. taurica</i>	<i>T. majus</i>	AY912077	Fayette et al. (2016)
<i>L. taurica</i>	<i>Capsicum annuum</i>	MT472005	Xiao et al. (2021)
<i>L. taurica</i>	<i>C. annuum</i>	KU886148	García-Gaytán et al. (2016)
<i>L. taurica</i>	<i>C. annuum</i>	JQ885445	Xiao et al. (2021)
<i>L. taurica</i>	<i>Astragalus</i> sp.	AB044992	Khodaparast et al. (2001)
<i>L. taurica</i>	<i>Cirsium arvense</i>	AB044991	Khodaparast et al. (2001)
<i>L. taurica</i>	<i>Echinops pungens</i>	AB667871	Khodaparast et al. (2012)
<i>L. taurica</i>	<i>Hyoscyamus</i> sp.	AB667876	Khodaparast et al. (2012)
<i>L. taurica</i>	<i>Impatiens</i> sp.	AB045003	Khodaparast et al. (2001)
<i>L. taurica</i>	<i>Medicago sativa</i>	AB044994	Khodaparast et al. (2001)
<i>L. taurica</i>	<i>Onobrychis viciifolia</i>	AB044993	Khodaparast et al. (2001)
<i>L. taurica</i>	<i>Zygophyllum atriplicoides</i>	AB045148	Khodaparast et al. (2001)
<i>L. taurica</i>	<i>Z. fabago</i>	AB045000	Khodaparast et al. (2001)
<i>L. buddlejae</i>	<i>Buddleja asiatica</i>	LC306655	Adhikari et al. (2018)
<i>L. cylindrospora</i>	<i>Noaea mucronata</i>	AB044352	Khodaparast et al. (2001)
<i>L. cylindrospora</i>	<i>Salsola kali</i>	AB044372	Khodaparast et al. (2001)
<i>L. duriaei</i>	<i>Phlomis persica</i>	AB667859	Khodaparast et al. (2012)
<i>L. guilanensis</i>	<i>Chondrilla juncea</i>	AB045109	Khodaparast et al. (2001)
<i>L. guilanensis</i>	<i>C. juncea</i>	AB045156	Khodaparast et al. (2001)
<i>L. lactucae-serriolae</i>	<i>Lactuca serriola</i>	MG878434	Lebeda et al. (2019)
<i>L. lactucarum</i>	<i>L. orientalis</i>	AB667860	Khodaparast et al. (2012)
<i>L. lactucarum</i>	<i>L. orientalis</i>	AB667861	Khodaparast et al. (2012)
<i>L. picridis</i>	<i>Picris</i> sp.	AB044380	Khodaparast et al. (2001)
<i>Leveillula</i> sp.	<i>T. majus</i>	KT271842	Khodaparast et al. (2016)
<i>Phyllactinia fraxini</i>	<i>Fraxinus excelsior</i>	AB080524	Takamatsu et al. (2008)



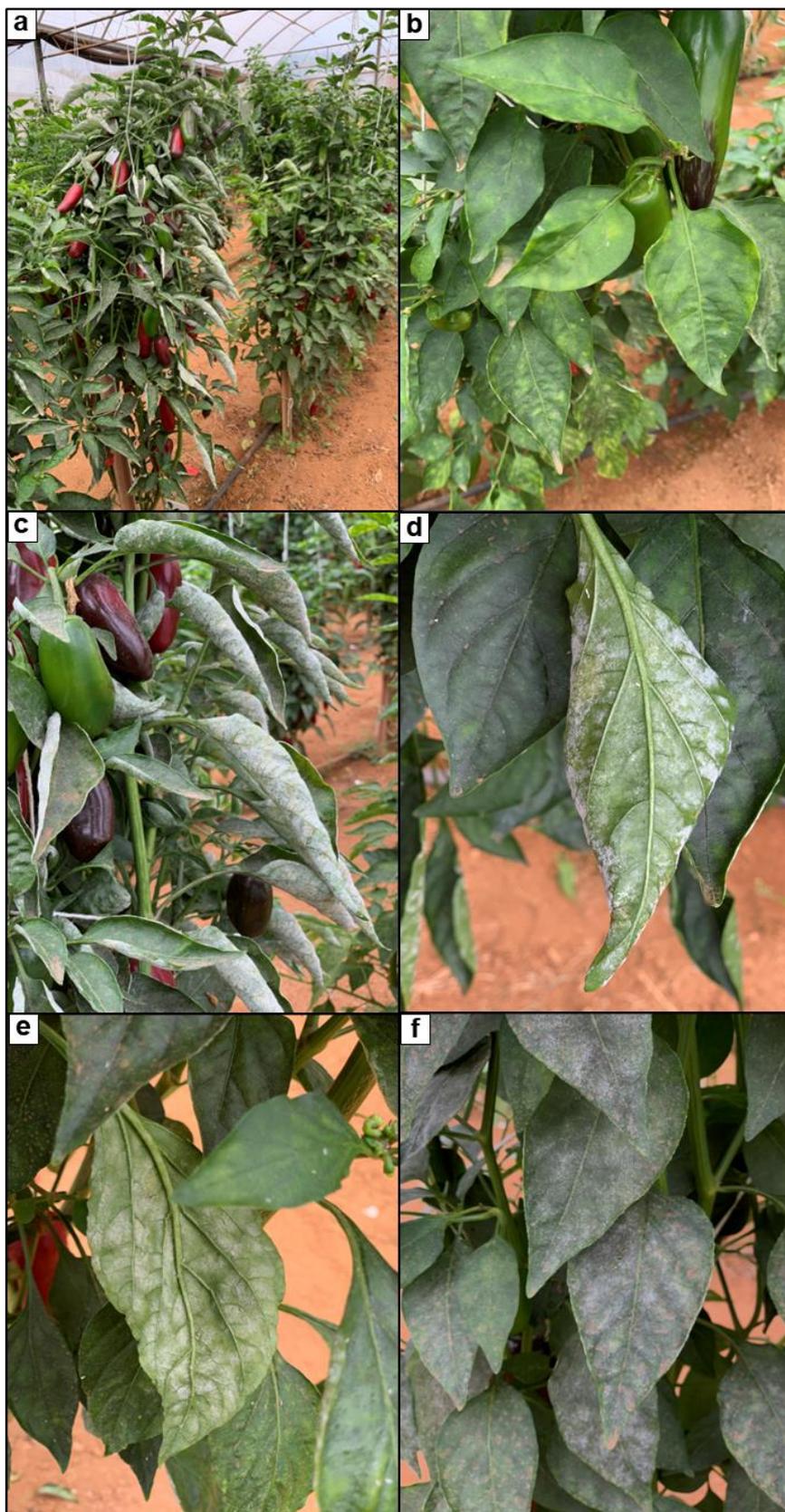
1710

1711 **Fig. 1** – Sintomas de *Leveillula taurica* em tomateiro: (a) Cultivo em campo; (b) lesões amarelas na face adaxial; (c)
 1712 crescimento pulverulento acinzentado na face abaxial das folhas e (d) detalhe do crescimento fúngico na lâmina abaxial
 1713 do folíolo do tomateiro. **Fotos:** Stéfani dos Santos Leite.



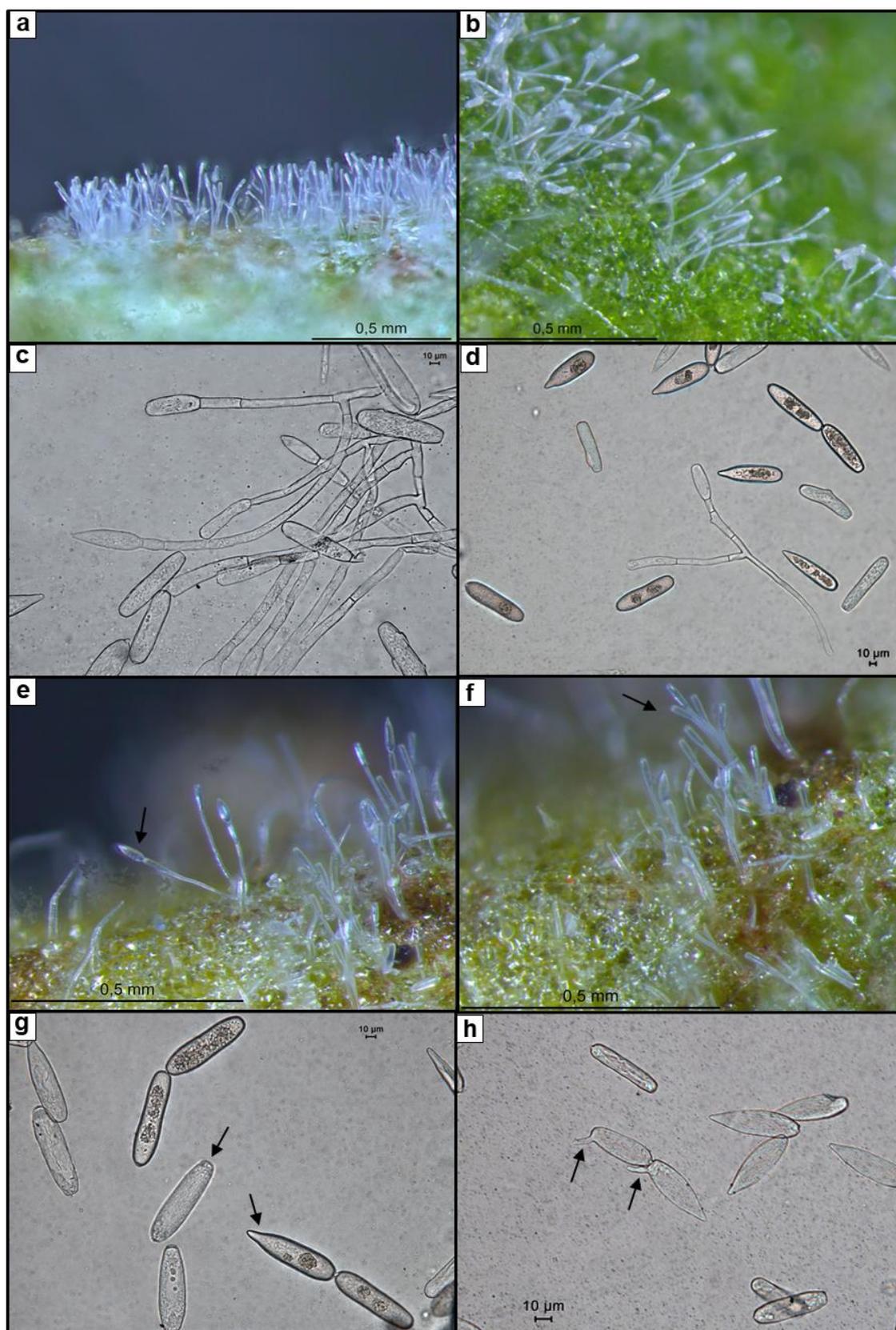
1714

1715 **Fig. 2** – Sintomas de *Leveillula taurica* em jiló (*Solanum aethiopicum* var *gilo*): (a) Cultivo em campo (b) lesões
 1716 amarelas na face adaxial (c) crescimento pulverulento branco na face abaxial das folhas; (d) Foto aproximada do
 1717 crescimento fúngico. **Fotos:** Stéfani dos Santos Leite.



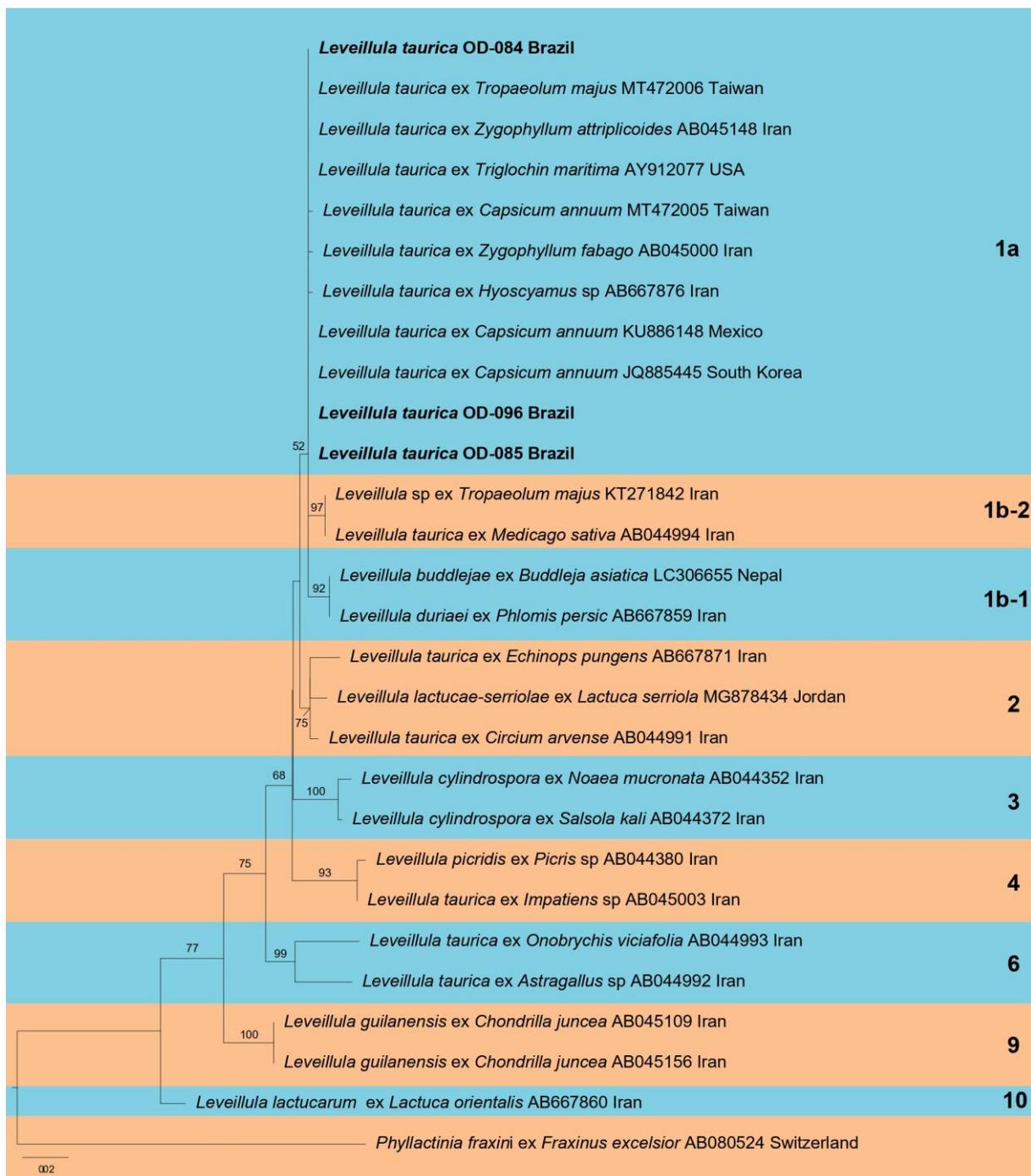
1718

1719 **Fig. 3** – Sintomas de *Leveillula taurica* em *Capsicum*: (a) Cultivo em casa de vegetação; (b) lesões amarelas na face
 1720 adaxial; (c) folhas fortemente atacadas apresentando enrolamento foliar; (d & e) crescimento pulverulento branco na face
 1721 abaxial das folhas; (f) Colônias do patógeno crescendo na face adaxial das folhas. **Fotos:** Stéfani dos Santos Leite.



1722

1723 **Fig. 4** – Estruturas de *Leveillula taurica*: (a) Abundância de estruturas nos tecidos; (b) conidióforos eretos hialinos e
 1724 únicos; (c) conidióforos curvos; (d) conidióforos subdivididos em dois ramos; (e) conídio primário; (f) Conídio
 1725 secundário; (g) Conídios (setas) hialinos e conídios de coloração marrom clara; (h) Tubo germinativo (setas) emergindo
 1726 da extremidade de conídios primários. **Fotos:** João Marcos Teixeira Martins e Stéfani dos Santos Leite.



1727
1728
1729
1730
1731
1732
1733

Fig. 5 – Árvore de máxima verossimilhança (RAxML) de isolados de espécies de *Leveillula* associados com o oídio abaxial do tomateiro e outras espécies de Solanaceae inferida a partir do alinhamento da região rDNA ITS. Os números nas ramificações indicam valores de suporte (RAxML-BS (≥ 70) / SH-aLRT (≥ 80) / BI-PP (≥ 95)). “-” indica suporte não significativo ou ausência do nó. Isolados obtidos no presente estudo estão destacados em negrito. As origens geográficas dos isolados são fornecidas após os códigos dos isolados seguido dos números de acesso do GenBank são mostrados entre parênteses. O fungo *Phyllactinia fraxini* foi usado como grupo externo. A barra de escala indica o número estimado de substituições por site.

CAPÍTULO V

CONCLUSÕES GERAIS

- Nas condições brasileiras o tomateiro (*Solanum lycopersicum* L.) tem se mostrado uma cultura muito suscetível a uma ampla gama de doenças, incluindo diferentes tipos de oídios que podem ocasionar perdas econômicas consideráveis;
- Os oídios estão amplamente distribuídos no Brasil, principalmente em culturas protegidas e em áreas irrigadas por gotejamento;
- Um complexo de três patógenos tem sido associado aos oídios do tomateiro e outras Solanaceae a nível mundial: *Erysiphe neolycopersici*, *Golovinomyces lycopersici* (ambos induzindo “oídio adaxial”) e *Leveillula taurica* (causando “oídio abaxial”);
- No entanto, este complexo de patógenos não tem sido caracterizado de maneira apropriada nas condições brasileiras tanto no ponto de vista biológico quanto molecular;
- Todos os sintomas e sinais do “oídio adaxial” analisados em tomateiro na presente dissertação corresponderam aos previamente observados em isolados europeus de *E. neolycopersici*;
- No presente trabalho foi demonstrado que a espécie *E. neolycopersici* é o principal agente causal do “oídio adaxial” no Brasil;
- Análises moleculares indicaram *E. neolycopersici* (haplótipo 1) como sendo a variante predominante no Brasil e no mundo;
- A análise da rede de haplótipos não permitiu inferir uma potencial rota de invasão ou ingresso de *Erysiphe neolycopersici* no Brasil;
- Um haplótipo exclusivo (denominado haplotipo 2) foi identificado no Brasil;
- Nenhum isolado de *Golovinomyces lycopersici* foi detectado em associação com o “oídio adaxial” do tomateiro em levantamentos nacionais;
- Novas hospedeiras naturais/experimentais de *E. neolycopersici* foram detectadas, incluindo: *Solanum tuberosum*, *S. commersonii*, *S. melongena*, *S. aethiopicum* var. *gilo*, *Nicandra physalodes* e *S. acanthodes*;
- Catorze acessos da espécie selvagem *S. habrochaites* foram identificados apresentando respostas do tipo imunidade ao fungo *E. neolycopersici*;
- Oito híbridos experimentais interespecíficos [*S. lycopersicum* x *S. habrochaites*] apresentaram reação resistência/imunidade a isolados de *E. neolycopersici*;
- Cinco acessos de *S. corneliomulleri*, quatro de *S. arcanum*, quatro de *S. peruvianum*, um de *S. chilense*, um de *S. huaylasense* e um de *S. pennellii* também apresentaram respostas do tipo imunidade ou hipersensibilidade ao *E. neolycopersici*;

- *Solanum chilense* ‘CNPH 0410’ e *S. peruvianum* ‘CNPH 0201’ apresentaram imunidade ao patógeno, correspondendo ao primeiro registro destes acessos como novas fontes de resistência a isolados de *E. neolycopersici*;
- Até o presente trabalho, nenhuma caracterização molecular de isolados de agentes causais de “oídio abaxial” de Solanaceae no Brasil se encontrava disponível no GenBank;
- Todos os sintomas observados em associação com o “oídio abaxial” do tomateiro, *Capsicum annuum*, *C. frutescens* e jiló, bem como as características morfológicas e morfométricas do patógeno, corresponderam às previamente relatadas para a espécie *Leveillula taurica* (*sensu lato*);
- A análise filogenética usando informação de sequência da região rDNA ITS de oito isolados do oídio abaxial em quatro espécies hospedeiras indicou que todos pertencem a espécie *L. taurica* subclado 1a.
- Os sintomas foram mais severos em condições de cultivo protegido, embora as plantas hospedeiras, em cultivos de campo aberto, mesmo durante a estação chuvosa apresentaram altos níveis da doença;
- Em conclusão, os resultados obtidos no presente trabalho indicam que as espécies *E. neolycopersici* (causando oídio adaxial) e *L. taurica* (causando oídio abaxial) estão amplamente distribuídas na cultura do tomateiro no Brasil.
- Acessos de germoplasma identificados e caracterizados com altos níveis de resistência a isolados de *E. neolycopersici* podem ser empregados em programas de melhoramento de tomateiro visando o desenvolvimento de cultivares mais adaptadas às regiões tropicais e subtropicais do Brasil.