

BACTÉRIAS COMO AGENTES DE CONTROLE BIOLÓGICO DE FITONEMATÓIDES

Vilmar Machado^{1*}, Diouneia Lisiane Berlitz¹, Aida Teresinha Santos Matsumura², Rita de Cássia Madail Santin², Alexandre Guimarães², Márcia Eloísa da Silva² & Lidia Mariana Fiuza¹

¹ Universidade do Vale do Rio dos Sinos, Centro de Ciências da Saúde, Programa de Pós-graduação em Biologia, Laboratório de Microbiologia, Av. Unisinos, 950, CEP: 93022-000, São Leopoldo, RS.

² ICB Bioagritec Ltda., Rua Arabutan, 386, Navegantes, CEP: 90240-470, Porto Alegre, RS.

E-mail: vmachado27@hotmail.com; dberlitz@unisinos.br; icbnutrisolo@ig.com.br; fiuza@unisinos.br

RESUMO

Os nematóides são encontrados em quase todos os ambientes do mundo; aproximadamente 10% são parasitas de plantas podendo causar danos em todas as partes vegetais, sendo as raízes seu alvo principal. Os prejuízos financeiros decorrentes da atividade destes parasitas nos diferentes cultivos foram estimados em cerca de R\$ 400 milhões anuais. São conhecidas mais de 90 espécies do gênero *Meloidogyne*; no entanto, as que causam danos econômicos importantes são: *M. incognita*, *M. javanica*, *M. arenaria* e *M. hapla*. As bactérias com capacidade de causar doenças aos fitonematóides possuem diferentes modos de ação e podem ser encontradas no solo, nos tecidos das plantas hospedeiras e nos próprios nematóides. As principais bactérias estudadas para controle biológico dessa praga são aquelas da rizosfera com capacidade de invadir os tecidos internos das plantas, ou seja, endofíticas facultativas, como *Bacillus* spp. e *Pseudomonas* spp., além das bactérias parasitas obrigatórias de nematóides, como o gênero *Pausteria*. Essa revisão destaca as principais bactérias com potencial de controle de fitonematóides, como *B. subtilis*, *B. firmus* e *B. thuringiensis* as quais têm demonstrado grande eficiência no controle destes parasitas. Os estudos também destacam o potencial de bactérias do gênero *Pseudomonas* com efeito nematocida principalmente contra os nematóides formadores de galhas (*Meloidogyne* spp.). Dentre as bactérias parasitas, *Pausteria penetrans* possui grande potencial de aplicação no controle biológico de fitonematóides, especialmente quando utilizada em conjunto com práticas culturais.

Palavras-chave: fitonematóides; fitopatógenos; controle biológico; endofíticos; *Bacillus*.

ABSTRACT

BACTERIA AS BIOCONTROL AGENTS OF PLANT PARASITIC NEMATODES. Nematodes are found in almost all environments worldwide; approximately 10% are plant parasites and can cause damage to all vegetable parts. The roots of the plants are their principal target. The economic losses resulting from the activity of these parasites in different cultivations have been estimated to be of the order of R\$ 400 million annually. More than 90 species of the gender *Meloidogyne* are known and those that cause the greatest economic damage are: *M. javanica*, *M. arenaria* and *M. hapla*. The bacteria capable of causing diseases in phytonematodes have different ways of acting and may be found in the soil, in the tissues of the host plants and in the nematodes themselves. The principal bacteria studied for biological control of this pest are those in rizosphere capable of invading the internal tissues of the plants, that is, facultative endophytic bacteria such as *Bacillus* spp. and *Pseudomonas* spp., as well as those obligatory parasitic bacteria of nematodes, like the *Pausteria* gender. This revision highlights the principal bacteria having a potential to control phytonematodes, for example *B. subtilis*, *B. firmus* and *B. thuringiensis* all of which have demonstrated great efficiency in the control of these parasites. The studies also stress the potential of the *Pseudomonas* gender as a nematocida mainly against the branch-forming nematodes (*Meloidogyne* spp.). Amongst the parasitic bacteria, *Pausteria*

penetrans possesses great potential in the biological control of phytonematodes, especially when used together with adequate cultivation practices.

Keywords: phytonematodes; phytopathogens; biocontrol; endophytic; *Bacillus*.

RESUMEN

BACTERIAS COMO AGENTES DE CONTROL BIOLÓGICO DE FITONEMATODOS. Los nematodos se encuentran en casi todos los ambientes del mundo; aproximadamente el 10% son parásitos de plantas pudiendo causar daños en todas las partes vegetales, siendo las raíces su blanco principal. Los perjuicios económicos, resultado de la actividad de estos parásitos en los diferentes cultivos, fueron estimados en cerca de R\$ 400 millones anuales. Se conocen más de 90 especies del género *Meloidogyne* y aquellas que causan los mayores daños económicos son: *M. incognita*, *M. javanica*, *M. arenaria* y *M. hapla*. Las bacterias con capacidad de causar enfermedades a los fitonematodos poseen diferentes modos de acción y pueden ser encontradas en el suelo, en los tejidos de las plantas hospedadoras y en los propios nematodos. Las principales bacterias estudiadas para el control biológico de estas plagas son aquellas halladas en la rizósfera con capacidad de invadir los tejidos internos de las plantas, o sea endofíticas facultativas, como *Bacillus* spp. y *Pseudomonas* spp., así como también las bacterias parásitas obligatorias de nematodos como las del género *Pausteria*. En esta revisión se destacan las principales bacterias con potencial de controlar a los fitonematodos como *B. subtilis*, *B. firmus* y *B. thuringiensis* las cuales han demostrado gran eficiencia en el control de estos parásitos. Los estudios también destacan el potencial de las bacterias del género *Pseudomonas* con efecto nematicida principalmente contra los nematodos formadores de agallas (*Meloidogyne* spp.). Dentro de las bacterias parásitas, *Pausteria penetrans* posee un gran potencial de aplicación en el control biológico de fitonematodos especialmente cuando se utilizada en conjunto con prácticas culturales.

Palabras clave: fitonematodos; fitopatógenos; control biológico, endofíticos, *Bacillus*.

INTRODUÇÃO

Um dos grandes desafios da humanidade é a produção de quantidade suficiente de alimentos para sustentar a população mundial, que atingiu sete bilhões de pessoas em outubro de 2011. Os problemas decorrentes da utilização de pesticidas para garantir essa produtividade determinaram, ao longo do tempo, pesquisas importantes na busca de métodos alternativos e seguros de controle de pragas. O desenvolvimento de produtos para controle biológico tem sido uma alternativa fundamental, especialmente no contexto do manejo integrado de pragas. De uma forma simples, podemos dizer que o controle biológico envolve a utilização de organismos vivos residentes ou introduzidos no ambiente para minimizar ou eliminar os impactos negativos de organismos que reduzem a capacidade produtiva das plantas.

As bactérias são um grupo de organismos com um grande potencial no controle biológico. Atualmente existem vários produtos à base destes microrganismos no mercado para uma diversidade de pragas (Federici *et al.* 2007, 2010).

No caso específico de fitonematóides, as pesquisas visando à aplicação de bactérias no seu controle estão voltadas principalmente para componentes da rizosfera com capacidade de modificar este ambiente, afetando direta ou indiretamente estes parasitas. A relevância dessas bactérias para o controle desses parasitas será maior se eles possuírem competência para colonizar o interior das plantas, pois podem agir sobre os nematóides antes e depois da invasão dos vegetais. Além disso, existem estudos importantes procurando desenvolver metodologias que possibilitem a aplicação, em nível comercial, de espécies de bactérias parasitas obrigatórias de fitonematóides, como aquelas do gênero *Pausteria* (Pimenta & Carneiro 2005).

Este artigo tem como objetivo uma revisão dos estudos relacionados à aplicação de bactérias no controle biológico de fitonematóides.

FITONEMATÓIDES

Os nematóides são encontrados em quase todos os ambientes do mundo e aproximadamente 10% são

parasitas de plantas. Os fitonematóides apresentam dimensões reduzidas, com seu comprimento variando entre 0,25 e 3,00mm. Estes parasitas cosmopolitas podem causar danos em todas as partes da planta, mas as raízes são o alvo principal, tendo sido registrados como pragas de praticamente todas as espécies vegetais cultivadas, especialmente em culturas como soja, milho e feijão, contribuindo significativamente na redução da produção.

As estimativas da redução causada pelos nematóides na produção de plantas cultivadas são difíceis. Estudos realizados na década de oitenta e noventa indicam uma redução entre 8 e 20% ao ano, dependendo da cultura, o que pode atingir algo em torno de 100 milhões de dólares anuais (Sasser & Freckman 1987, Koenning *et al.* 1999). Em termos financeiros, são cerca de R\$ 400 milhões anuais de perdas causadas por nematóides (Santin 2008). Atualmente, essas perdas chegam a 14% da produção na citricultura, sendo que o prejuízo é estimado em 90% do rendimento de algodão, inhame, feijão e soja (Silva *et al.* 2002, Asmus & Isenberg 2009, Lacerda 2010). Trabalhos de pesquisa revelam que o controle químico dessas pragas, no milho, pode aumentar em 39% a produção desse cereal (Casela *et al.* 2006).

Os nematóides têm uma grande gama de hospedeiros, sendo de difícil controle já que sobrevivem durante anos no solo ou em restos culturais, sendo facilmente disseminados por implementos agrícolas, água (irrigação, enxurradas), animais (aderidos às patas, fezes) e material vegetal (mudas e sementes) (Santin 2008). São parasitas obrigatórios que utilizam conteúdo citoplasmático das células vegetais como fonte de alimentos. Entre os gêneros com maior impacto econômico estão *Meloidogyne* (nematóides das galhas), *Globodera* e *Heterodera* (nematóides do cisto).

São conhecidas mais de 90 espécies para o gênero *Meloidogyne*, no entanto, as que causam danos econômicos importantes são: *M. incognita*, *M. javanica*, *M. arenaria* e *M. hapla* (Taylor & Sasser 1978, Sasser 1979). A espécie com distribuição geográfica mais ampla e maior número de plantas hospedeiras é *M. incognita* que corresponde a 64% dos nematóides que parasitam raízes em regiões tropicais (Sasser 1979, Sasser *et al.* 1982). Os danos causados pela ação destas espécies favorecem a incidência de doenças causadas por fungos e bactérias (Taylor &

Brown 1976). Estas espécies induzem a formação de células multinucleadas nas raízes, denominadas de 'células gigantes', ao redor das quais são formadas as galhas. As raízes se tornam retorcidas, comprometendo sua função com conseqüente redução do crescimento das plantas (Koenning *et al.* 1999, Bird & Koltai 2000).

As células induzidas pelos nematóides dos cistos são denominadas de sincícios e surgem como resultado da coalescência de células adjacentes (Bird *et al.* 2003). O gênero *Heterodera* possui 62 espécies (Wouts & Baldwin 1998), onde destacam-se como espécies causadoras de danos *H. avenae* (aveia), *H. zae* (milho), *H. glycines* (soja) e *H. oryzae* (arroz) (Baldwin & Mundo-Ocampo 1991, Evans & Rowe 1998). Estas espécies podem se dispersar por longas distâncias, acompanhando o movimento das partículas de solo, às quais estão aderidos os cistos contendo os ovos.

O manejo dos nematóides é mais difícil quando comparado a outras pragas agrícolas, uma vez que a maioria deles habitam inicialmente o solo e atacam as partes subterrâneas das plantas (Stirling 1991).

Os métodos utilizados no controle são variados e envolvem controle químico, manejo do solo, variedade de plantas resistentes, solarização do solo e controle biológico, com graus variados de sucesso na proteção das plantas (Randhawa *et al.* 2001, Sakhuja & Jain 2001). O principal método de controle dessas pragas é o uso de nematicidas que apresentam elevado custo, além de causar grande impacto ambiental, acumulando substâncias tóxicas no solo e na água. Um dos nematicidas mais usados para esse controle é o Aldicarbe, da classe dos carbamatos, que se trata de uma substância extremamente tóxica do ponto de vista agudo, apresentando uma DL₅₀ (dose que leva 50% da população testada à óbito) oral de 0,9mg/kg em ratos e 0,4mg/kg em camundongos. Esse formulado é o mais tóxico registrado no país entre todos os ingredientes ativos utilizados na agricultura e, segundo a ANVISA (<http://www.anvisa.gov.br>), as principais manifestações clínicas resultantes da intoxicação por Aldicarbe estão relacionadas aos diversos órgãos afetados e incluem miose, náuseas, vômito, dor abdominal, diarreia, dispnéia, depressão respiratória, taquicardia, tremores, entre outros. Nas últimas décadas, o problema associado à aplicação de produtos químicos tem impulsionado estudos

envolvendo métodos alternativos de controle, especialmente o biológico (Akhtar 1997, Barker & Koenning 1998, Kerry 2000).

O controle biológico é um componente importante das estratégias de manejo integrado de pragas (MIP) que incluem fungos e bactérias como agentes patogênicos aos fitonematóides.

BACTÉRIAS COM POTENCIAL NEMATICIDA

As bactérias com capacidade de causar doenças aos fitonematóides possuem diferentes modos de ação e um amplo espectro de hospedeiros. Estas bactérias podem ser encontradas no solo, nos tecidos das plantas hospedeiras e nos próprios nematóides, incluído ovos e cistos (Stirling 1991, Siddiqui & Mahmood 1999, Kerry 2000, Meyer 2003). O impacto das bactérias sobre os nematóides pode ser decorrente do parasitismo, da produção de antibióticos, toxinas e enzimas, da interferência no processo de reconhecimento planta-hospedeiro, da indução de resistência e/ou proporcionando o desenvolvimento saudável da planta (Mankau 1980, Stirling 1991, Siddiqui & Mahmood 1999, Tian *et al.* 2007).

As bactérias com atividade nematicida podem ser agrupadas de uma maneira geral como parasitas obrigatórias e não parasitas. Entre as não parasitas podemos destacar as rizobactérias e, entre as parasitas, o gênero *Pausteria*. As principais bactérias estudadas para controle biológico de nematóides são as da rizosfera, com capacidade de invadir os tecidos internos das plantas, ou seja, endofíticas facultativas, como *Bacillus* e *Pseudomonas* (Sturz & Nowak 2000), que são citadas na ampla gama de bactérias da rizosfera com efeito nematicida, conforme Tian *et al.* (2007).

RIZOBACTÉRIAS

São bactérias colonizadoras das raízes das plantas em resposta às secreções ricas em carboidratos e aminoácidos por elas produzidos (Schroth & Hancock 1982, Suslow 1982, Kloepper *et al.* 1999). Muitas destas bactérias têm potencial para favorecer o desenvolvimento das plantas ou promover o controle biológico de nematóides (Stirling 1991, Siddiqui & Mahmood 1999). Os produtos metabólicos por

elas liberados podem ter efeitos negativos sobre a reprodução, postura e eclosão de ovos, sobrevivência nos estágios iniciais de desenvolvimento dos nematóides e/ou provocar a morte dos indivíduos adultos (Zuckerman & Jasson 1984, Siddiqui & Mahmood 1999).

As bactérias com características adaptativas para viver na rizosfera e com efeitos positivos para o desenvolvimento das plantas são designadas Rizobactérias Promotoras de Crescimento ou PGPR (*growth promoting rhizobacteria*, Schroth & Hancock 1982). As bactérias promotoras do crescimento podem ser classificadas em biofertilizadoras, quando aumentam a disponibilidade de nutrientes para as plantas; fitoestimuladoras, quando estimulam o crescimento da planta; rizorremediadoras, quando degradam poluentes orgânicos, e biopesticidas, quando promovem o controle de doenças (Somers *et al.* 2004). Como exemplos deste último grupo destacam-se: *Agrobacterium radiobacter* (Jonathan *et al.* 2000), *Bacillus* spp. (Neipp & Becker 1999, Chen *et al.* 2000) e *Pseudomonas* spp. (Becker *et al.* 1988, Oostendorp & Sikora 1990, Spiegel *et al.* 1991, Duponnois *et al.* 1999, Hackenberg *et al.* 2000, Ali *et al.* 2002). Algumas espécies de *Bacillus* apresentam antagonismo direto aos fitonematóides, provocando a redução na frequência de doenças em condições de campo (Liu & Sinclair 1992, Kloepper *et al.* 2004, Shanthi & Rajendran 2006). A maioria das linhagens de Rizobactérias Promotoras de Crescimento descritas pertence aos gêneros *Pseudomonas* (gram-negativas) e *Bacillus* (gram-positivas), algumas destas espécies possuem competência para invadir e viver no interior das plantas. Nesse contexto, o trabalho de Tian *et al.* (2007) apresenta uma listagem de rizobactérias nematicidas.

BACTÉRIAS ENDOFÍTICAS

As bactérias que colonizam os tecidos internos das plantas sem causar danos ao hospedeiro são denominadas endofíticas, as quais foram encontradas em todas as espécies de plantas estudadas até o momento, embora estudos detalhados tenham sido realizados em poucas espécies vegetais (Zinniel *et al.* 2002, Strobel *et al.* 2004, Schulz & Boyle 2006). Essa definição inclui todas as bactérias que vivem no interior de uma planta em pelo menos um período do

seu ciclo de vida, podendo ser encontrados nas folhas, nos ramos, nas flores, nos frutos e tronco das plantas (Azevedo 1998, Sessitsch *et al.* 2002, Berg *et al.* 2005, Okunishi *et al.* 2005). Algumas destas bactérias têm efeitos positivos para o desenvolvimento das plantas, produzindo substâncias que favorecem o crescimento e/ou que impedem o desenvolvimento de organismos patogênicos (Hallmann *et al.* 1998, Kerry 2000, Ping & Boland 2004, Berg & Hallmann 2006, Pavlo *et al.* 2011).

As bactérias endofíticas podem desenvolver todo seu ciclo na planta hospedeira, dependendo dessa para seu crescimento e reprodução, sendo denominadas de endofíticas obrigatórias, cuja transmissão para outras plantas ocorre de forma vertical ou é mediada por um vetor. As bactérias endofíticas facultativas têm parte do seu ciclo realizado fora da planta hospedeira.

Entre as facultativas estão aquelas bactérias encontradas na rizosfera que possuem competência para colonizar o interior das plantas, como as dos gêneros *Pseudomonas*, *Burkholderia*, *Azospirillum* e *Bacillus*. Nestes casos, a fase endofítica corresponde a um estágio temporal do desenvolvimento destas bactérias (Compant *et al.* 2005, Gray & Smith 2005, Hardoim *et al.* 2008). Algumas espécies destes gêneros produzem uma diversidade de compostos secundários que agem como antibióticos, fungicidas, antivirais, agentes imunossupressores e anticancerígenos (Lodewyckx *et al.* 2002, Sturz & Kimpinski 2004, Mekete *et al.* 2009, Aravind *et al.* 2010).

Vários estudos têm demonstrado o potencial das bactérias endofíticas na redução de danos causados por fungos, bactérias e vírus (Sturz *et al.* 2000, Ping & Boland 2004, Berg & Hallmann 2006, Ryan *et al.* 2007). Para Strobel *et al.* (2004) essas bactérias podem revelar metabólitos com potencial para tratamento efetivo de doenças humanas, animais e vegetais.

As bactérias do gênero *Pseudomonas*, por exemplo, produzem substâncias que estimulam o crescimento geral das plantas, incluindo desenvolvimento da raiz, germinação das sementes, melhor aproveitamento dos minerais e da água. A inoculação dessa bactéria na rizosfera para o controle de patógenos tem apresentado resultados positivos, que as incluem como um promissor agente de controle biológico (Nelson 2004, Siddiqui 2006, Akhtar & Siddiqui 2008, Kamel *et al.* 2010).

Uma das vantagens da utilização de bactérias endofíticas como agentes de controle biológico de patógenos é sua competência natural para colonizar a rizosfera e invadir os tecidos internos das plantas, uma vez que essa característica é essencial para o sucesso dos tratamentos de doenças que afetam partes subterrâneas das plantas (Aravind *et al.* 2008). Estas bactérias são mais indicadas como agentes biológicos de fertilização e controle de pragas do que as bactérias da rizosfera, pois fornecem uma proteção melhor contra estresse e podem ser transferidas de uma geração de plantas para outra (Rosenblueth & Martínez-Romero 2006).

Os estudos visando a utilização de bactérias endofíticas no controle biológico de nematóides ocorreram de forma mais intensa nas últimas décadas. Muitos destes estudos visam isolar e identificar essas bactérias em diferentes espécies de plantas, como por exemplo, milho (McInroy & Kloepper 1995), algodão (McInroy & Kloepper 1995), pepino (Mahafee & Kloepper 1997), arroz (Stoltzfus *et al.* 1998), batata (Garbeva *et al.* 2001) e pimenta (Aravind *et al.* 2008, 2010).

Essas bactérias podem ser divididas em dois grupos, de acordo com seu efeito antagônico: aquelas que reduzem a invasão por parte dos nematóides por ocuparem seus nichos e/ou por antibiose e aquelas que colonizam o córtex da raiz, estimulando os mecanismos gerais de defesa e resistência da planta (Hallmann *et al.* 2001).

Os estudos sobre o efeito nematicida destas bactérias envolvem principalmente sua ação contra os nematóides formadores de galhas (*Meloidogyne* spp.). Entre as bactérias endofíticas facultativas destacam-se as pesquisas com *Pseudomonas* spp.. A densidade das populações de *M. javanica* foram significativamente reduzidas em experimentos com tomates, por ação de *P. aeruginosa* (Siddiqui *et al.* 2000, Siddiqui & Ehteshamul-Haque 2001). Pode ser destacada, também, a utilização de outras espécies do gênero *Pseudomonas* para controle dos nematóides *Meloidogyne* spp. em bananeira, no milho, no tomateiro e na alface (Aalten *et al.* 1998, Hoffmann-Hergarten *et al.* 1998, Jonathan *et al.* 2006, Rodriguez-Romero *et al.* 2007, Siddiqui *et al.* 2007, Ashoub & Amara 2010).

Além dos estudos que avaliam o potencial nematicida de uma única espécie, existem aqueles

que analisam o potencial de extratos de bactérias retiradas diretamente do interior das plantas. Em muitos destes estudos, a identificação das espécies é baseada na utilização de marcadores moleculares. No algodão, a utilização destes extratos determinou uma redução significativa na formação de galhas por *M. incognita*. Entre as bactérias extraídas do algodão e utilizadas nestes experimentos estão *P. fluorescens*, *Breundinzonas vesicularis* e *Serratia marcescens* (Hallmann *et al.* 1997, 1998). Procedimentos semelhantes foram utilizados para avaliar o potencial de endobactérias da pimenta (*Piper nigrum*) no controle do nematóide *Rodopholus similis*. Entre as bactérias identificadas, *Curtobacterium luteum* e *Bacillus megaterium* apresentaram atividade nematicida contra *R. similis* (Aravind *et al.* 2010). Nesse sentido, diversos trabalhos foram publicados sobre as espécies bacterianas com atividade nematicida (Munif *et al.* 2000, Omarjee *et al.* 2004, Sturz & Kimpinski 2004, Li *et al.* 2007b, Padgham & Sikora 2007, Aravind *et al.* 2008, Zheng *et al.* 2008, Oliveira *et al.* 2009).

Os estudos realizados demonstram que as endobactérias possuem um grande potencial como agentes de controle biológico de nematóides, especialmente como um dos componentes do manejo integrado de pragas.

POTENCIAL DE ESPÉCIES DE *Bacillus* NO CONTROLE DE FITONEMATÓIDES

Bacillus thuringiensis

Esse entomopatógeno compreende a espécie mais estudada nas práticas de controle biológico. Encontrado em diferentes substratos, especialmente no solo, esse microrganismo se caracteriza por produzir inclusões protéicas com propriedades inseticidas, acaricidas e nematicidas (Crickmore 2005). Sua especificidade é consequência da presença de genes *cry* que codificam as proteínas tóxicas ou proteínas Cry (delta-endotoxinas), possuindo uma ampla classificação de acordo com a presença destes genes (Höfte & Whiteley 1989, Crickmore *et al.* 1998, Pinto & Fiuza 2002). Essas toxinas têm atividade inseticida em diferentes ordens de insetos, tais como: Lepidoptera, Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Hemiptera, Isoptera, Orthoptera,

Siphonaptera e Thysanoptera (Feitelson *et al.* 1992, Aranda *et al.* 1996, Cavados *et al.* 2001, De Maagd *et al.* 2001, 2003, Castilhos-Fortes *et al.* 2002, Pinto *et al.* 2003), além de nematóides (Marroquim *et al.* 2000, Wei *et al.* 2003, Khyami-Horani & Al-Banna 2006, Mohammed *et al.* 2008, Khan *et al.* 2010). Atualmente já são conhecidas 573 subfamílias de proteínas Cry, agrupadas em 68 famílias (Crickmore 2011). De acordo com Jouzani *et al.* (2008), os genes *cry* 5, 6, 12, 13, 14 e 21 já foram caracterizados por apresentarem propriedades nematicidas.

O modo de ação dessas proteínas às larvas suscetíveis tem sido estudado, principalmente em lepidópteros, revelando que a ação primária destas toxinas ocorre após a ingestão e dissolução das inclusões paraesporais no ambiente alcalino do intestino. Em seguida, as protoxinas solubilizadas são clivadas pelas proteases do intestino médio do inseto, originando peptídeos resistentes às proteases que são capazes de se ligarem aos receptores das células intestinais, ocasionando a lise das células epiteliais do intestino médio. As proteases que cada grupo de inseto possui são responsáveis pelos diferentes níveis de toxicidade de cada cepa aos diversos insetos (Lightwood *et al.* 2000, Bravo *et al.* 2004).

Além das proteínas Cry, *Bacillus thuringiensis* também pode produzir as proteínas Cyt, que atualmente são agrupadas em três classes: Cyt 1, Cyt 2 e Cyt 3, compreendendo um total de 37 subclasses (Crickmore 2011). Essas toxinas têm mostrado atividade tóxica moderada para dípteros e para algumas espécies de coleópteros, ocorrendo tipicamente em subespécies de *B. thuringiensis* com atividade mosquitocida (Federici *et al.* 2010). Nesse sentido, não são relatados dados na literatura a respeito da atividade nematicida dessas proteínas.

Nessa década, diferentes pesquisadores têm direcionado as pesquisas à descoberta de novas cepas de *B. thuringiensis* a serem utilizadas no controle de nematóides. As espécies mais estudadas são *M. incognita* e *M. javanica* (Tabela 1) devido aos danos causados a diferentes culturas.

Além dos dados apresentados na Tabela 1, as pesquisas têm-se direcionado a modificação genética de plantas. Nesse sentido, Li *et al.* (2008), transformaram plantas de tomate com o gene *cry* 5B e realizaram ensaios com *M. incognita*. Seus resultados demonstram que, nas plantas de tomate expressando

essa proteína, houve o controle do endoparasitismo, reduzindo o número de galhas nas raízes das plantas após 45 dias da infestação. Dados semelhantes foram encontrados pelo mesmo grupo de pesquisa, porém com plantas de tomates modificadas com o gene *cry*

6A (Li *et al.* 2007b). Os resultados desse trabalho mostraram que o número de galhas não reduziu significativamente entre os tratamentos e o controle. Porém houve diminuição no número de ovos em 62% para plantas 6A-13 e 50% para plantas 6A-15.

Tabela 1. Isolados de *Bacillus thuringiensis* utilizados contra diferentes espécies de nematóides.

Table 1. *Bacillus thuringiensis* isolates applied against different species of phytonematodes.

Espécie-alvo	Cultura	Isolados de <i>B. thuringiensis</i>	Controle	Referência
<i>M. incognita</i> (J2)	quiabo e feijão	10 novos isolados	70 a 100%	Khan <i>et al.</i> (2010)
<i>M. incognita</i> (J2)	tomate	Proteína Vip de 10 novos isolados	89 a 100%	Mohammed <i>et al.</i> (2008)
<i>Caenorhabditis elegans</i> , <i>Pristionchus pacificus</i> , <i>Panagrellus redivivus</i> , <i>Acrobelloides</i> sp., <i>Distolabrellus veechi</i>	ensaios <i>in vitro</i>	Proteínas Cry 5A, 5B, 6A, 6B, 12A, 14A e 21A	10 a 95%	Wei <i>et al.</i> (2003)
<i>M. javanica</i> (J2)	ervilha e feijão	<i>B. thuringiensis</i> (Bt10)	42%	Dawar <i>et al.</i> (2008)
<i>M. hapla</i>	alface	<i>B. thuringiensis</i> , Bt + <i>Streptomyces costaricanus</i>	Aumento na produção	Chen <i>et al.</i> (2000)
<i>M. javanica</i> (J2)	beringela	<i>B. thuringiensis</i> (Biovar 1, 2 e 3)	100% após 72 horas de avaliação	Ashoub & Amara (2010)
<i>M. javanica</i> (J2)	tomate	Proteínas de 4 isolados de <i>B. thuringiensis</i>	Decréscimo na infestação de nematóides	El-Moneim & Massoud (2009)
<i>M. javanica</i> (J2)	tomate	<i>B. thuringiensis jordanica</i> (H71)	Redução no n° de galhas	Khyami-Horani & Al-Banna (2006)
<i>C. elegans</i>	cevada	<i>B. thuringiensis</i> (sobrenadante, sobrenadante autoclavado e células)	70 a 84% de mortalidade	Mozgovaya <i>et al.</i> (2002)

BACILLUS SUBTILIS E B. FIRMUS

Segundo Phae & Shoda (1991), *Bacillus subtilis* sintetiza mais de 60 tipos de antibióticos, além de muitos polipeptídeos. Essa espécie bacteriana também caracteriza-se por produzir endotoxinas que interferem no ciclo reprodutivo dos nematóides, especialmente na oviposição e na eclosão dos juvenis (Sharma & Gomes 1996).

Além disso, é considerada como promotora de crescimento das plantas, devido à produção de fitoreguladores vegetais na rizosfera. A transformação dos exsudatos radiculares em subprodutos pode fazer com que os nematóides não reconheçam o estímulo quimiotrópico, desorientando-os até a morte (Araújo & Marchesi 2009). Segundo esses autores, *B. subtilis* PRBS-1, quando inoculado em plantas de tomate, aumentam a biomassa da parte aérea e reduzem a

reprodução dos nematóides do gênero *Meloidogyne*. Também na pesquisa de Dawar *et al.* (2008), o *B. subtilis* manteve 100% de germinação em plantas de feijão, ocasionando uma diminuição no número de galhas de 11 para 5 por planta.

Já *Bacillus firmus* secreta algumas toxinas que prejudicam especialmente a formação da película externa das posturas de nematóides formadores das galhas, inibindo a eclosão, além de atuarem sobre as formas juvenis. Atualmente, encontra-se no mercado o produto BioNem WP, a base de *B. firmus*, indicado para o controle de fitonematóides. Estudos *in vitro* mostraram que BioNem inibe a eclosão de ovos de *M. incognita*, reduzindo em 91% a formação de galhas em raízes de tomate (Terefe *et al.* 2009).

Considerando os dados apresentados, pode-se inferir que produtos a base de *Bacillus* interferem no ciclo de vida de nematóides, podendo ser utilizados nas práticas de controle biológico dessas espécies-praga.

BACTÉRIAS PARASITAS

Quando o objetivo é analisar o potencial de bactérias parasitas como agentes de controle biológico de nematóides, as espécies do gênero *Pausteria* são o foco de atenção, pois são parasitas obrigatórios de fitonematóides e muitas delas têm potencial para utilização no controle biológico desses parasitas (Sayre & Starr 1985, Bekal *et al.* 2001). A distribuição do gênero é mundial, sendo registrada sua presença em 51 países, parasitando 323 espécies de nematóides, incluindo a maioria das espécies que atacam plantas de importância econômica (Sayre & Starr 1988, Chen & Dickson 1998, Siddiqui & Mahmood 1999, Bird *et al.* 2003).

As espécies do gênero *Pausteria* são específicas para um pequeno número de hospedeiros, sendo reconhecidas cinco espécies: *P. penetrans* que parasita fitonematóides do gênero *Meloidogyne*; *P. thornei*, que parasita *Pratylenchus brachyurus*; *P. nishizawae*, que parasita espécies dos gêneros *Heterodera* e *Globodera*; *P. usgae*, parasita do nematóide *Belonolaimus longicaudatus*; e *P. hartismeri*, parasita de *Meloidogyne ardenensis* (Chen & Dickson 1998, Gives *et al.* 1999, Atibalentja *et al.* 2000, Giblin-Davis *et al.* 2003, Bishop *et al.* 2007). A especificidade para o hospedeiro envolve interação bioquímica entre

carboidratos da superfície dos esporos e receptores (*lectin-like receptor*) da cutícula dos nematóides (Stirling *et al.* 1986, Persidis *et al.* 1991, Davies *et al.* 1992a, 1992b, Davies & Danks 1993, Charnecki 1997, Davies *et al.* 2001).

Entre todas as espécies do gênero, *P. penetrans* é a mais estudada e também aquela com maior potencial para aplicação no controle biológico de fitonematóides, especialmente quando utilizada em conjunto com práticas culturais (Chen & Dickson 1998, Dong & Zhang 2006, Tian *et al.* 2007). Os endósporos desta bactéria são capazes de sobreviver por um longo período no solo, apresentam resistência ao calor e dessecação, sendo inócua ao homem e outros animais (Oostendorp *et al.* 1991, Freitas *et al.* 2011). Seu potencial contra espécies de fitonematóides formadores de galhas do gênero *Meloidogyne* tem sido bem analisado (Davies 2005, Davies *et al.* 2008). Seu potencial como agente de controle biológico tem sido avaliado em culturas de várias espécies de plantas importantes do ponto de vista econômico, como tabaco, soja, tomate, videira e kiwi (Brown *et al.* 1985, Oostendorp *et al.* 1991, Davies *et al.* 1992b, Verdejo-Lucas 1992, Zaki & Maqbool 1992).

O ciclo de vida de *P. penetrans* é relativamente curto sendo influenciado pelo hospedeiro e pela temperatura, durando de 18 a 20 dias. No processo de invasão do hospedeiro, os esporos se ligam à cutícula de indivíduos que estejam no segundo estágio de desenvolvimento, ainda no solo. Após a invasão da planta pelos nematóides e início da alimentação, ocorre a formação do tubo germinativo que vai levar à formação do talo vegetativo no celoma das fêmeas. A partir deste são formadas as colônias que originarão os esporângios, com a consequente formação dos endósporos. Esse processo ocorre durante a maturação das fêmeas e reduz sua fecundidade, uma vez que essa pode ser totalmente ocupada pelos endósporos, os quais serão liberados no solo quando houver a decomposição das fêmeas (Stirling 1981, Kaplan 1992, Siddiqui & Mahmood 1999, Darban *et al.* 2004, Javed *et al.* 2008, Davies 2009).

Os estudos têm demonstrado que o sucesso como agente de controle dessa bactéria pode ser influenciado pela abundância e distribuição dos esporos no solo e também pelo tipo de solo (Mateile *et al.* 2010). Apesar do seu potencial para utilização no controle biológico, esse é limitado por dois

fatores: em primeiro lugar, a ausência de meio de cultura eficiente para a multiplicação dessa bactéria em quantidades necessárias para sua aplicação em massa (Davies *et al.* 2008). Nos experimentos que avaliam a eficiência de *P. penetrans* no controle de nematóides, as mesmas são multiplicadas em casas de vegetação utilizando nematóides e plantas hospedeiras (Chen *et al.* 1996, Cho *et al.* 2007). Em segundo lugar, a especificidade para hospedeiros é considerada uma dificuldade adicional, uma vez que os biopesticidas devem ser direcionados para alvos específicos, não sendo de ampla aplicação (Bird *et al.* 2003). Apesar disso, em 2008, foi submetido à Agência de Proteção Ambiental dos Estados Unidos (*United States Environmental Protection Agency*) um pedido de registro de um produto comercial a base de *P. usgae* para controle de nematóides (Pasteuria Bioscience 2008).

A existência de diferentes biótipos, as diferenças observadas no tamanho dos esporos entre populações e a especificidade para hospedeiros dificultam os estudos taxonômicos deste gênero, sendo, nos últimos anos, as técnicas moleculares aplicadas para analisar a taxonomia e a filogenia das espécies (Preston *et al.* 2003, Charles *et al.* 2005). Estão em andamento também projetos de sequenciamento do genoma de *P. penetrans* (Bird *et al.* 2003, Davies 2005).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As informações apresentadas nos parágrafos anteriores demonstram o potencial das bactérias como agentes de controle biológico de nematóides, especialmente do gênero *Bacillus* e *Pausteria*. Com base nos estudos e experimentos realizados em diversos países, podemos esperar para os próximos anos novos inseticidas biológicos que tenham bactérias como princípio ativo e também plantas transformadas com genes *Bt* com atividade nematicida. Contudo, independente disso, numa perspectiva de manejo integrado de pragas, o controle dos danos causados por nematóides na produção agrícola envolve uma série de outras medidas importantes.

Algumas dessas medidas vêm sendo utilizadas há mais tempo e são muito importantes para a redução desses danos. Inicialmente, deve-se impedir que estes parasitas dispersem para áreas ainda não infestadas, pois sua capacidade de locomoção é limitada e a

dispersão rápida para novas áreas ocorre com auxílio do homem. Nesse sentido, a limpeza dos equipamentos utilizados para preparar o solo é um procedimento necessário quando os mesmos são utilizados em áreas infestadas e, posteriormente, em locais não infestados. Uma vez que uma área é infestada, a eliminação dos nematóides é praticamente impossível. Depois da infestação, as práticas adotadas têm a finalidade de reduzir o número de parasitas para que os danos causados estejam em nível aceitável (Guerena 2006), sendo que as estratégias devem ter custo reduzido, não agredir o ambiente e contribuir para o aumento da produção.

Práticas que contribuem para manter a saúde ecológica do solo e, conseqüentemente, o funcionamento da rede trófica, são importantes, uma vez que os nematóides são parasitas oportunistas (Dropkin 1980, Ingham 1996). Entre estas técnicas destacam-se a rotação de culturas, cultivo de variedades resistentes, adubação orgânica, manutenção de uma boa cobertura do solo entre outros (Barker & Koenning 1998, Akhtar 2000, Verdejo-Lucas & McKenry 2004, Walker 2004, Ritzinger & Fancelli 2006, Pakeerathan *et al.* 2009).

Além disso, deve-se considerar a gama de agentes biológicos com potencial nematicida abordados nesse trabalho. Outros microrganismos também utilizados são os fungos (Li *et al.* 2007a, Sharma & Pandey 2009, Ruanpanun *et al.* 2010), sendo que, na área de plantas, destaca-se a utilização de óleos essenciais (Abbas *et al.* 1998, Ntalli *et al.* 2010).

A importância do controle de danos causados por nematóides fica clara quando são considerados os investimentos feitos em estudos e pesquisas que possam revelar novos agentes ou melhorar os procedimentos já utilizados no manejo destas pragas, visando à diminuição de danos ambientais.

AGRADECIMENTOS: Os autores agradecem ao CNPq pelo apoio financeiro através do programa RHAIE para projeto de pesquisa relacionado ao tema.

REFERENCIAS

AALTEN, P.M.; VITOUR, D.; BLANVILLAIN, S.R.; GOWEN, S.R. & SUTRA, L. 1998. Effect of rhizosphere fluorescent *Pseudomonas* strains on plant parasitic nematodes *Radopholus*

- similis* and *Meloidogyne* spp. *Letters in Applied Microbiology*, 27: 357-361, <http://dx.doi.org/10.1046/j.1472-765X.1998.00440.x>
- ABBAS, H.K.; CARTWRIGHT, R.D.; SHIER, W.T.; ABOUZIED, M.M.; BIRD, C.B.; RICE, L.G.; ROSS, P.F.; SCIUMBATO, G.L. & MEREDITH, F.I. 1998. Natural occurrence of fumonisins in rice with *Fusarium* sheath rot disease. *Plant Diseases*, 82: 22-25, <http://dx.doi.org/10.1094/PDIS.1998.82.1.22>
- AKHTAR, M.S. 1997. Current options in integrated management of plant-parasitic nematodes. *Integrated Pest Management Review*, 2: 187-197, <http://dx.doi.org/10.1023/A:1018409303298>
- AKHTAR, M.S. 2000. Nematicidal potential of the neem tree *Azadirachta indica* (A. juss). *Integrated Pest Management Review*, 5: 57-66, <http://dx.doi.org/10.1023/A:1009609931223>
- AKHTAR, M.S. & SIDDIQUI, Z.A. 2008. Biocontrol of a root-rot disease complex of chickpea by *Glomus intraradices*, *Rhizobium* sp. and *Pseudomonas straita*. *Crop Protection*, 27: 410-417, <http://dx.doi.org/10.1016/j.cropro.2007.07.009>
- ALI, N.I.; SIDDIQUI, I.A.; SHAUKAT, S.S. & ZAKI, M.J. 2002. Nematicidal activity of some strains of *Pseudomonas* spp. *Soil Biology and Biochemistry*, 34: 1051-1058, [http://dx.doi.org/10.1016/S0038-0717\(02\)00029-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0038-0717(02)00029-9)
- ARANDA, E.; PEFEROEN, M.; GUURECA, L. & BRAVO, A. 1996. Interactions of *Bacillus thuringiensis* crystal proteins with the midgut epithelial cell of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Invertebrate Pathology*, 68: 203-212, <http://dx.doi.org/10.1006/jipa.1996.0087>
- ARAÚJO, F.F. & MARCHESI, G.V.P. 2009. Uso de *Bacillus subtilis* no controle da meloidoginose e na promoção do crescimento do tomateiro. *Ciência Rural*, 39: 1558-1561.
- ARAVIND, R.; EAPEN, S.J.; KUMAR, A.; DINU, A. & RAMANA, K.V. 2010. Screening of endophytic bacteria and evaluation of selected isolates for suppression of burrowing nematode (*Radopholus similis* Thorne) using three varieties of black pepper (*Piper nigrum* L.). *Crop Protection*, 29: 318-324, <http://dx.doi.org/10.1016/j.cropro.2009.12.005>
- ARAVIND, R.; KUMAR, A.; EAPEN, S.J. & RAMANA, K.V. 2008. Endophytic bacterial flora in root and stem tissues of black pepper (*Piper nigrum* L.) genotype: isolation, identification and evaluation against *Phytophthora capsici*. *Letters in Applied Microbiology*, 48: 58-64, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1472-765X.2008.02486.x>
- ASHOUB, A.H. & AMARA, M.T. 2010. Biocontrol Activity of Some Bacterial Genera Against Root-Knot nematode, *Meloidogyne incognita*. *Journal of American Science*, 6: 321-328.
- ASMUS, G.L. & ISENER, K. 2009. Danos em algodoeiro associados ao nematóides reniforme (*Rotylenchus reniformis*) em Mato Grosso do Sul. <http://www.cnpa.embrapa.br/produtos/algodao/publicacoes/trabalhos_cba4/260.pdf>. (Acesso em: 20/04/2010).
- ATIBALENTJA, N.; NOEL, G.R. & DOMIER, L.L. 2000. Phylogenetic position of the North American isolates of *Pasteuria* that parasitizes the soybean cyst nematodes, *Heterodera glycines*, as inferred from 16S rDNA sequence analysis. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 50: 605-613, <http://dx.doi.org/10.1099/00207713-50-2-605>
- AZEVEDO, J.L. 1998. Microorganismos endofíticos. Pp. 117-137. In: I.S. Melo & J.L. Azevedo (eds.). *Ecologia Microbiana*. Editora EMBRAPA, Jaguariuna, SP. 488p.
- BALDWIN, J.G. & MUNDO-OCAMPO, M. 1991. Heteroderinae, Cyst-and Non-cyst-forming Nematodes. Pp. 275-362. In: W.R. Nickle (ed.). *Manual of Agricultural Nematology*. CRC Press, New York, NY. 1035p.
- BARKER, K.R. & KOENNING, S.R. 1998. Developing sustainable systems for nematode management. *Annual Review Phytopathology*, 36: 165-205, <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.phyto.36.1.165>
- BECKER, J.O.; ZAVALETA-MEJIA, E.; COLBERT, S.F.; SCHROTH, M.M.; WEINHOLD, A.R.; HANCOCK, J.G. & VAN GUNDY, S.D. 1988. Effects of rhizobacteria on root-knot nematodes and gall formation. *Phytopathology*, 78: 1466-1469, <http://dx.doi.org/10.1094/Phyto-78-1466>
- BEKAL, S.; BORNEMAN, J.; SPRINGER, M.S.; GIBLIN-DAVIS, R.M. & BECKER, J.O. 2001. Phenotypic and molecular analysis of a *Pasteuria* strain parasitic to the sting nematode. *Journal of Nematology*, 33: 110-115.
- BERG, G. & HALLMANN, J. 2006. Control of plant pathogenic fungi with bacterial endophytes. Pp. 53-69. In: B.J.E. Schulz, C.J.C. Boyle & T.N. Sieber (eds.). *Microbial Root Endophytes*. Springer-Verlag, Berlin. 350p, http://dx.doi.org/10.1007/3-540-33526-9_4
- BERG, G.; KRECHEL, A.; DITZ, M.; SIKORA, R.A.; ULRICH, A. & HALLMANN, J. 2005. Endophytic and ectophytic potato-associated bacterial communities differ in structure and antagonistic function against plant pathogenic fungi. *FEMS Microbiology Ecology*, 51: 215-229, <http://dx.doi.org/10.1016/j.femsec.2004.08.006>

- BIRD, D.M.K. & KOLTAI, H. 2000. Plant parasitic nematodes: habitats, hormones and horizontally-acquired genes. *Journal of Plant Growth Regulation*, 19: 183-94.
- BIRD, D.M.K.; OPPERMAN, C.H. & DAVIES, K.G. 2003. Interaction between bacteria and plant-parasitic nematodes: now and then. *International Journal for Parasitology*, 33: 1269-1276, [http://dx.doi.org/10.1016/S0020-7519\(03\)00160-7](http://dx.doi.org/10.1016/S0020-7519(03)00160-7)
- BISHOP, A.H., GOWEN, S.R., PEMBROKE, B. & TROTTER, J.R. 2007. Morphological and molecular characteristics of a new species of *Pasteuria* parasitic on *Meloidogyne ardenensis*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 96: 28-33, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jip.2007.02.008>
- BRAVO, A.; GÓMEZ, I.; CONDE, J.; MUÑOZ-GARAY, C.; SÁNCHEZ, J.; MIRANDA, R.; ZHUANG, M.; GILL, S.S. & SOBERÓN, M. 2004. Oligomerization triggers binding of a *Bacillus thuringiensis* Cry1Ab pore-forming toxin to aminopeptidase N receptor leading to insertion into membrane microdomains. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1667: 38-46, <http://dx.doi.org/10.1016/j.bbamem.2004.08.013>
- BROWN, S.M.; KEPNER, J.L. & SMART, G.C. 1985. Root penetration by *Meloidogyne incognita* juveniles infected with *Bacillus penetrans*. *Journal of Nematology*, 17: 123-126.
- CASELA, C.E.; FERREIRA, A.S. & PINTO, N.F.J. 2006. Doenças da cultura do milho. *Circular Técnica n° 83*. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA), Belo Horizonte, MG. 14p.
- CASTILHOS-FORTES, R.; MATSUMURA, A.T.S.; DIEHL, E. & FIUZA, L.M. 2002. Susceptibility of *Nasutitermes ehrhardti* (Isoptera: Termitidae) to *Bacillus thuringiensis* subspecies. *Brazilian Journal of Microbiology*, 33: 219-222, <http://dx.doi.org/10.1590/S1517-83822002000300006>
- CAVADOS, C.F.G., FONSECA, R.N.; CHAVES, J.Q.; RABINOVITCH, L. & ARAÚJO-COUTINHO, C.J.P.C. 2001. Identification of Entomopathogenic *Bacillus* Isolated from *Simulium* (Diptera, Simuliidae) Larvae and Adults. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 96: 1017-1021, <http://dx.doi.org/10.1590/S0074-02762001000700023>
- CHARLES, L.; CARBONE, I.; DAVIS, K.G.; BIRD, D.; BURKE, M.; KERRY, B.R. & OPPERMAN, C.H. 2005. Phylogenetic analysis of *Pasteuria penetrans* by use of multiple genetic loci. *The Journal of Bacteriology*, 187: 5700-5708, <http://dx.doi.org/10.1128/JB.187.16.5700-5708.2005>
- CHARNECKI, J.H. 1997. *Pasteuria penetrans* spore proteins: Potential function in attachment to *Meloidogyne* spp. *MSc thesis*. University of Florida. Gainesville, FL, EUA. 120p.
- CHEN, J.; ABAWI, G.S. & ZUCKERMAN, B.M. 2000. Efficacy of *Bacillus thuringiensis*, *Paecilomyces marquandii*, and *Streptomyces costaricanus* with and without organic amendments against *Meloidogyne hapla* infecting lettuce. *Journal of Nematology*, 32: 70-77.
- CHEN, Y.; MEI, R.; LIU, L. & KLOEPPER, J.W. 1996. The use of yield increasing (YIB) as plant growth-promoting rhizobacteria in Chinese agriculture. Pp. 165-184. In: R.S. Utkhede & V.K. Gupta (eds.). Management of soil borne disease. Ludhiana Kalyani Publishers. Ludhiana, India. 354p.
- CHEN, Z.X. & DICKSON, D.W. 1998. Review of *Pasteuria penetrans*: biology, ecology, and biological control potential. *Journal of Nematology*, 30: 313-340.
- CHO, K.M.; HONG, S.Y.; LEE, S.M.; KIM, Y.H.; KAHNG, G.G.; LIM, Y.P.; KIM, H. & YUN, H.D. 2007. Endophytic bacterial communities in ginseng and their antifungal activity against pathogens. *Microbial Ecology*, 54: 341-351, <http://dx.doi.org/10.1007/s00248-007-9208-3>
- COMPANT, S.; DUFFY, B.; NOWAK, J.; CLEMENT, C. & BARKA, E.A. 2005. Use of plant growth-promoting bacteria for biocontrol of plant diseases: principles, mechanisms of action, and future prospects. *Applied and Environmental Microbiology*, 71: 4951-4959, <http://dx.doi.org/10.1128/AEM.71.9.4951-4959.2005>
- CRICKMORE, N. 2005. Using worms to better understand how *Bacillus thuringiensis* kills insects. *Trends in Microbiology*, 13: 347-350, <http://dx.doi.org/10.1016/j.tim.2005.06.002>
- CRICKMORE, N. 2011. *Bacillus thuringiensis* Toxin Nomenclature. <http://www.lifesci.sussex.ac.uk/home/Neil_Crickmore/Bt/>. (Acesso em 30/08/2011).
- CRICKMORE, N.; ZEIGLER, D.R.; FEITELSON, J.; SCHNEPF, E.; VAN RIE, J.; LERECLUS, D.; BAUM, J. & DEAN, D.H. 1998. Revision of the nomenclature for the *Bacillus thuringiensis* pesticidal crystal protein. *Microbiology Molecular Biology Review*, 62: 807-813.
- DARBAN, D.A.; PENBROKE, A.N. & GOWEN, S.R. 2004. The relationships of time and temperature to body weight and numbers of endospores in *Pasteuria penetrans*-infected *Meloidogyne javanica* females. *Nematology*, 6: 33-36, <http://dx.doi.org/10.1163/156854104323072892>
- DAVIES, K.G. 2005. Interactions between nematodes and microorganisms: bridging ecological and molecular approaches. *Advances in Applied Microbiology*, 57: 53-78, [http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2164\(05\)57002-3](http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2164(05)57002-3)

- DAVIES, K.G. 2009. Understanding the interaction between an obligate Hyperparasitic bacterium, *Pasteuria penetrans* and its obligate plant-Parasitic nematode host, *Meloidogyne* spp. Pp. 211-245. In: J.P. Webster (ed.). *Advances In Parasitology Natural History of Host-parasite Interactions*. American Press, New York, NY. 416p, [http://dx.doi.org/10.1016/S0065-308X\(08\)00609-X](http://dx.doi.org/10.1016/S0065-308X(08)00609-X)
- DAVIES, K.G. & DANKS, C. 1993. Carbohydrate/protein interaction between the cuticle of infective juveniles hyperparasite *Pasteuria penetrans*. *Nematology*, 39: 53-64, <http://dx.doi.org/10.1163/187529293X00033>
- DAVIES, K.G.; FARGETTE, M.; BALLA, G.; DAUDI, A.; DUPONNOIS, R.; GOWEN, S.R.; MATEILLE, T.; PHILLIPS, M.S.; SAWADOGO, A.; TRIVINO, C.; VOYOUKALOU, E. & TRUDGILL, D.L. 2001. Cuticle heterogeneity as exhibited by *Pasteuria* spore attachment is not linked to the phylogeny of parthenogenetic root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.). *Parasitology*, 122, 111-120, <http://dx.doi.org/10.1017/S0031182000006958>
- DAVIES, K.G.; ROBINSON, M.P. & LAIRD, V. 1992a. Proteins involved in the attachment of a hyperparasite *Pasteuria penetrans* to its plant-parasitic nematode host *Meloidogyne incognita*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 59: 18-23, [http://dx.doi.org/10.1016/0022-2011\(92\)90106-E](http://dx.doi.org/10.1016/0022-2011(92)90106-E)
- DAVIES, K.G.; ROBINSON, M.P. & LAIRD, V. 1992b. Proteins involved in the attachment of a hyperparasite, *Pasteuria penetrans*, to its plant parasitic nematode host, *Meloidogyne incognita*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 59: 18-23, [http://dx.doi.org/10.1016/0022-2011\(92\)90106-E](http://dx.doi.org/10.1016/0022-2011(92)90106-E)
- DAVIES, K.G.; ROWE, J.A. & WILLIAMSON, V.M. 2008. Inter- and intra-specific cuticle variation between amphimictic and parthenogenetic species of root-knot nematode (*Meloidogyne* spp.) as revealed by a bacterial parasite (*Pasteuria penetrans*). *International Journal of Parasitology*, 38: 851-859, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ijpara.2007.11.007>
- DAWAR, S.; TARIQ, M. & ZAKI, M.J. 2008. Application of *Bacillus* species in control of *Meloidogyne javanica* (treub) chitwood on cowpea and mash bean. *Pakistan Journal of Botany*, 40: 439-444.
- DE MAAGD, R.A.; BRAVO, A.; BERRY, C.; CRICKMORE, N. & SCHNEPF, H.E. 2003. Structure, diversity and evolution of protein toxins from spore-forming entomopathogenic bacteria. *Annual Review*, 37: 409-433, <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.genet.37.110801.143042>
- DE MAAGD, R.A.; BRAVO, A. & CRICKMORE, N. 2001. How *Bacillus thuringiensis* has evolved specific toxins to colonize the insect world. *Trends in Genetics*, 17: 193-199.
- DONG, L.Q. & ZHANG, K.Q. 2006. Microbial control of plant parasitic nematodes: a five-party interaction. *Plant Soil*, 288: 31-45, <http://dx.doi.org/10.1007/s11104-006-9009-3>
- DROPKIN, V.H. 1980. *Introduction to Plant Nematology*. Wiley and Sons, New York. NY. 304p.
- DUPONNOIS, R.; BA, A.M. & MATEILLE, T. 1999. Beneficial effects of *Enterobacter cloacae* and *Pseudomonas mendocina* for biocontrol of *Meloidogyne incognita* with the endospore-forming bacterium *Pasteuria penetrans*. *Nematology*, 1: 95-101.
- EL-MONEIM, T.S.A. & MASSOUD, S.I. 2009. The effect of endotoxin produced by *Bacillus thuringiensis* (bt.) against *Meloidogyne incognita*. *Egyptian Journal of Natural Toxins*, 6: 83-93.
- EVANS, K. & ROWE, J.A. 1998. Distribution and economic importance. Pp. 1-31. In: S.B. Sharma (ed.). *The cyst Nematodes*. Kluwer Academic Publishers, London. 388p.
- FEDERICI, B.A.; PARK, H.W. & BIDESHI, D.K. 2010. Overview of the Basic Biology of *Bacillus thuringiensis* with Emphasis on Genetic Engineering of Bacterial Larvicides for Mosquito Control. *The Open Toxinology Journal*, 3: 83-100.
- FEDERICI, B.A.; PARK, H.W.; BIDESHI, D.K.; WIRTH, M.C.; JOHNSON, J.J.; SAKANO, Y. & TANG, M. 2007. Developing recombinant bacteria for control of mosquito larvae. *Journal of the American Mosquito Control Association*, 23: 164-175, [http://dx.doi.org/10.2987/8756-971X\(2007\)23\[164:DRBFCO\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.2987/8756-971X(2007)23[164:DRBFCO]2.0.CO;2)
- FEITELSON, J.S.; PAYNE, J. & KIM, L. 1992. *Bacillus thuringiensis*: insects and beyond. *Biotechnology*, 10: 271-275, <http://dx.doi.org/10.1038/nbt0392-271>
- FREITAS, L.G.; GIARETTA, R.D.; ZOOCA, R.J.F.; PODESTÁ, G.S. & FERRAZ, S. 2011. Controle biológico de nematóides: estudos de caso. <http://www.rizoflora.com.br/arquivos_internos/arquivos/manejo_integrado.pdf>. (Acesso em 14/06/2011).
- GARBEVA, P.; VAN OVERBEEK, L.S.; VAN VUURDE, J.W.L. & VAN ELSAS, J.D. 2001. Analysis of endophytic bacterial communities of potato by plating and denaturing gradient gel electrophoresis of 16S rDNA based PCR fragments. *Microbial Ecology*, 41: 369-383.
- GIBLIN-DAVIS, R.M.; WILLIAMS, D.S.; BEKAL, S.; DICKSON, D.W.; BRITO, J.A.; BECKER, J.O. &

- PRESTON, J.F. 2003. 'Candidatus Pasteuria usage' sp. nov., an obligate endoparasite of the phytoparasitic nematode *Belonlaimus longicaudatus*. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 53: 197-200, <http://dx.doi.org/10.1099/ij.s.0.02292-0>
- GIVES, P.M.; DAVIES, K.G.; MORGAN, M. & BEHNKE, J.M. 1999. Attachment tests of *Pasteuria penetrans* to the cuticle of plant and animal parasitic nematodes, free living nematodes and srf mutants of *Caenorhabditis elegans*. *Journal of Helminthology*, 73: 67-71.
- GRAY, E.J. & SMITH, D.L. 2005. Intracellular and extracellular PGPR. *Biology and Biochemistry*, 37: 395-412, <http://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2004.08.030>
- GUERENA, M. 2006. Nematodes: Alternative Controls. ATTRA Publication #IP287 <<http://attra.ncat.org/attra-pub/nematode.html>>. (Acesso em 30/08/2011).
- HACKENBERG, C.; MUEHLCHEN, A.; FORGE, T. & VRAIN, T. 2000. *Pseudomonas chlororaphis* strain Sm3, bacterial antagonist of *Pratylenchus penetrans*. *Journal of Nematology*, 32:183-189.
- HALLMANN, J.; QUADT-HALLMANN, A.; MAHAFFEE, W.F. & KLOPPER, J.W. 1997. Bacterial endophytes in agricultural crops. *Canadian Journal of Microbiology*, 43: 895-914, <http://dx.doi.org/10.1139/m97-131>
- HALLMANN, J.; QUADT-HALLMANN, A.; MILLER, W.G.; SIKORA, R.A. & LINDOW, S.E. 2001. Endophytic colonization of plants by the biocontrol agent *Rhizobium etli* G12 in relation to *Meloidogyne incognita* infection. *Phytopathology*, 91: 415-422, <http://dx.doi.org/10.1094/PHYTO.2001.91.4.415>
- HALLMANN, J.; QUADT-HALLMANN, A.; RODRIGUEZ-KABANA, R. & KLOPPER, J.W. 1998. Interactions between *Meloidogyne incognita* and endophytic bacteria in cotton and cucumber. *Soil Biology and Biochemistry*, 30: 925-937, [http://dx.doi.org/10.1016/S0038-0717\(97\)00183-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0038-0717(97)00183-1)
- HARDOIM, P.R.; OVERBEEK, L.S.V. & ELSAS, J.D.V. 2008. Properties of bacterial endophytes and their proposed role in plant growth. *Trends in Microbiology*, 16: 463-471, <http://dx.doi.org/10.1016/j.tim.2008.07.008>
- HOFFMANN-HERGARTEN, S.; GULATI, M.K. & SIKORA, R.A. 1998. Yield response and biological control of *Meloidogyne incognita* on lettuce and tomato with rhizobacteria. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 105: 349-358.
- HÖFTE, H. & WHITHELEY, H.R. 1989. Insecticidal crystal proteins of *Bacillus thuringiensis*. *Microbiology Review*, 53: 242-255.
- INGHAM, E. 1996. The Soil Food Web: Its Importance in Ecosystem Health. 13p. <<http://rain.org:80/~sals/ingham.html>>. (Acesso em 20/08/2011).
- JAVED, N.; EL-HASSAN, S.; GOWEN, S.; PEMPROKE, B. & INAM-UL-HAQ, M. 2008. The potential of combining *Pasteuria penetrans* and neem (*Azadirachta indica*) formulations as a management system for root-knot nematodes on tomato. *European Journal of Plant Pathology*, 120: 53-60, <http://dx.doi.org/10.1007/s10658-007-9196-7>
- JONATHAN, E.I.; BARKER, K.R.; ABDEL-ALIM, F.F.; VRAIN, T.C. & DICKSON, D.W. 2000. Biological control of *Meloidogyne incognita* on tomato and banana with rhizobacteria, actinomycetes and *Pasteuria penetrans*. *Nematologica*, 30: 231-240.
- JONATHAN, E.I.; SANDEEP, A.; CANNAYANE A.I. & UMAMAHESWARI, R. 2006. Bioefficacy of *Pseudomonas fluorescens* on *Meloidogyne incognita* in banana. *Nematologia Mediterranea*, 34: 19-25.
- JOUZANI, G.S.; SEIFINEJAD, A.; SAEEDIZADEH, A.; NAZARIAN, A.; YOUSEFLOO, M.; SOHEILIVAND, S.; MOUSIVAND, M.; JAHANGIRI, R.; YAZDANI, M.; AMIRI, R.M. & AKBARI, S. 2008. Molecular detection of nematocidal crystalliferous *Bacillus thuringiensis* strains of Iran and evaluation of their toxicity on free-living and plant-parasitic nematodes. *Canadian Journal of Microbiology*, 54: 812-822, <http://dx.doi.org/10.1139/W08-074>
- KAMEL M.Z.; ATEF, N.M.; EL-SAYED, S.A. & EL-WAHAB, A. 2010. Optimization of microbial biomass production as biocontrol agent against root knot nematode on faba plants. *Journal of American Science*, 6: 1122-1132.
- KAPLAN, D.T. 1992. Development of *Pasteuria* spp. in the citrus nematode, *Tylenchulus semipenetrans*. *Journal of Nematology*, 24: 601-607.
- KERRY, B.R. 2000. Rhizosphere interactions and exploitation of microbial agents for the biological control of plant-parasitic nematodes. *Annual Review Phytopathology*, 38: 423-441, <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.phyto.38.1.423>
- KHAN, M.Q.; WASEEM, M.A.; ZAKI, M.J. & KHAN, S.A. 2010. Evaluation of *Bacillus thuringiensis* isolates against root-knot nematodes following seed application in okra and mungbean. *Pakistan Journal of Botany*, 42: 2903-2910.

- KHYAMI-HORANI, H. & AL-BANNA, L. 2006. Efficacy of *Bacillus thuringiensis jordanica* against *Meloidogyne javanica* infecting tomato. *Phytopathologia Mediterranea*, 45: 153-157.
- KLOEPPER, J.W.; RODRIGUEZ-UBANA, R.; ZEHNDER, G.W.; MURPHY, J.F.; SIKORA, E. & FERNÁNDEZ, C. 1999. Plant root-bacterial interactions in biological control of soilborne diseases and potential extension to systemic and foliar diseases. *Australasian Plant Pathology*, 28: 21-26, <http://dx.doi.org/10.1071/AP99003>
- KLOEPPER, J.W.; RYU, C.M. & ZHANG, S. 2004. Induced systemic resistance and promotion of plant growth by *Bacillus* spp. *Phytopathology*, 94: 1259-1266, <http://dx.doi.org/10.1094/PHYTO.2004.94.11.1259>
- KOENNING, S.R.; OVERSTREET, C.; NOLING, J.W.; DONALD, P.A.; BECKER, J.O. & FORTNUM, B.A. 1999. Survey of crop losses in response to phytoparasitic nematodes in the United States for 1994. *Journal of Nematology*, 31: 587-618.
- LACERDA, J.T. 2010. Espécies vegetais antagonistas e resíduos orgânicos como estratégias para o controle de nematóides na cultura do inhame (*Dioscorea* sp). <<http://www.emepa.org.br/anais/volume1/av109.pdf>>. (Acesso em 20/04/2010).
- LI, T.H.; ZENG, H.; PING, Y.; LIN, H.; FAN, X.L.; GUO, Z.G. & ZHANG, Z.G. 2007a. Construction of a stable expression vector for *Leifsonia xyli* subsp. *cynodontis* and its application in studying the effect of the bacterium as an endophytic bacterium in rice. *FEMS Microbiology Letters*, 267: 176-183, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1574-6968.2006.00551.x>
- LI, X.Q.; TAN, A.; VOEGTLIN, M.; BEKELE, S.; CHEN, C.S. & AROIAN, R.V. 2008. Expression of Cry5B protein from *Bacillus thuringiensis* in plant roots confers resistance to root-knot nematode. *Biological Control*, 47: 97-102, <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocontrol.2008.06.007>
- LI, X.Q.; WEI, J.Z.; TAN, A. & AROIAN, R.V. 2007b. Resistance to root-knot nematode in tomato roots expressing a nematocidal *Bacillus thuringiensis* crystal protein. *Plant Biotechnology Journal*, 5: 455-464, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1467-7652.2007.00257.x>
- LIGHTWOOD, D.J.; ELLAR, D.J. & JARRETT, P. 2000. Role of proteolysis in determining potency of *Bacillus thuringiensis* Cry1Ac δ -endotoxin. *Applied and Environmental Microbiology*, 66: 5174-5181, <http://dx.doi.org/10.1128/AEM.66.12.5174-5181.2000>
- LIU, Z.L. & SINCLAIR, J.B. 1992. Population dynamics of *Bacillus megaterium* strain B153-2-2 in the rhizosphere of soybean. *Phytopathology*, 82: 1297-1301, <http://dx.doi.org/10.1094/Phyto-82-1297>
- LODEWYCKX, C.; VANGROUSVELD, J.; PORTEOUS, F.; MOORE, E.R.B.; TAGHAVI, S.; MEZGEAY, M. & LELIE, V.D. 2002. Endophytic bacteria and their potential applications. *Critical Review Plant Sciences*, 21: 583-606, <http://dx.doi.org/10.1080/0735-260291044377>
- MAHAFFEE, W.F. & KLOEPPER, J.W. 1997. Bacterial communities of the rhizosphere and endorhiza associated with field-grown cucumber plants inoculated with a plant growth promoting rhizobacterium or its genetically modified derivative. *Canadian Journal of Microbiology*, 43: 344-353.
- MANKAU, R. 1980. Biological control of nematode pests by natural enemies. *Annual Review of Phytopathology*, 18: 415-40, <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.py.18.090180.002215>
- MARROQUIN, L.D.; ELYASNIA, D.; GRIFFITTS, J.S.; FEITELSON, J.S. & AROIAN, R.V. 2000. *Bacillus thuringiensis*: toxin susceptibility and isolation of resistance mutants in the nematode *Caenorhabditis elegans*. *Genetics*, 155: 1693-1699.
- MATEILLE, T.; DABIRÉ, K.R.; FOULD, S. & DIOP, M.T. 2010. Host-parasite soil communities and environmental constraints: modelling of soil functions involved in interactions between plant-parasitic nematodes and *Pasteuria penetrans*. *Soil Biology & Biochemistry*, 42: 1193-1199, <http://dx.doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.04.010>
- MCINROY, J.A. & KLOEPPER, J.W. 1995. Survey of indigenous bacterial endophytes from cotton and sweet corn. *Plant Soil*, 173: 333-342, <http://dx.doi.org/10.1007/BF00011472>
- MEKETE, T.; HALLMANN, J.; KIEWNICK, S. & SIKORA, R. 2009. Endophytic bacteria from Ethiopian coffee plants and their potential to antagonise *Meloidogyne incognita*. *Journal of Nematology*, 11: 117-127, <http://dx.doi.org/10.1163/156854108X398462>
- MEYER, S.L.F. 2003. United States Department of Agriculture - Agricultural Research Service research programs on microbes for management of plant-parasitic nematodes. *Pest Management Science*, 59: 665-670, <http://dx.doi.org/10.1002/ps.708>
- MOHAMMED, S.H.; ANWER, M.; SAEDY, E.; MOHAMED, R.; ENAN, N.; IBRAHIM, E.; GHAREEB, A. & SALAH, A.M. 2008. Biocontrol efficiency of *Bacillus thuringiensis* toxins against root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*. *Journal of Cell and Molecular Biology*, 7: 57-66.

- MOZGOVAYA, I.N.; BYZOV, B.A.; RYABCHENKO, N.F.; ROMANENKO, N.D. & ZVYAGINTSEV, D.G. 2002. Nematicidal effects of the entomopathogenic bacteria *Bacillus thuringiensis* in soil. *Pedobiologia*, 46: 558-572.
- MUNIF, A.; HALLMANN, J. & SIKORA, R.A. 2000. Evaluation of the biocontrol activity of endophytic bacteria from tomato against *Meloidogyne incognita*. *Mededelingen Faculteit Landbouwkundige*, 65: 471-480.
- NEIPP, P.W. & BECKER, J.O. 1999. Evaluation of biocontrol activity of rhizobacteria from *Beta vulgaris* against *Heterodera schachtii*. *The Journal of Microbiology*, 31: 54-61.
- NELSON, E. B. 2004. Microbial dynamics and interactions in the spermosphere. *Annual Review Phytopathology*, 42: 271-309, <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.phyto.42.121603.131041>
- NTALLI, N.G.; MENKISSOGLU-SPIROUDI, U. & GIANNAKOU, I.O. 2010. Nematicidal activity of powder and extracts of *Melia azedarach* fruits against *Meloidogyne incognita*. *Annals of Applied Biology*, 156: 309-317, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7348.2009.00388.x>
- OKUNISHI, S.; SAKO, K.; MANO, H.; IMAMURA, A. & MORISAKI, H. 2005. Bacterial flora of endophytes in the maturing seed of cultivated rice (*Oryza sativa*). *Microbes and Environments*, 20: 168-177, <http://dx.doi.org/10.1264/jsm2.20.168>
- OLIVEIRA, A.S.; CAMPOS, V.P.; SILVA, J.R.C.; OLIVEIRA, M.S. & SOUZA, R.M. 2009. Efeito de Bactérias Endofíticas sobre *Meloidogyne javanica* e Métodos de Inoculação em Tomateiro. *Nematologia Brasileira*, 33 :45-53.
- OMARJEE, J.; ANTWERPEN, T.V.; BALANDREAU, J.; KUNIATA, L. & RUTHERFORD, S. 2004. Isolation and characterization of some endophytic bacteria from Papua New Guinea sugarcane. *Proceedings of the South African Sugar Technologists' Association*, 78: 189-194.
- OOSTENDORP, M. & SIKORA, R.A. 1990. In-vitro interrelationships between rhizosphere bacteria and *Heterodera schachtii*. *Review of Immunology*, 13: 269-274.
- OOSTENDORP, M.; DICKSON, D.W. & MITCHELL, D.J. 1991. Population development of *Pseudomonas fluorescens* on *Meloidogyne arenaria*. *Journal of Nematology*, 23: 58-64.
- PADGHAM, J.L. & SIKORA, R.A. 2007. Biological control potential and modes of action of *Bacillus megaterium* against *Meloidogyne graminicola* on rice. *Crop Protection*, 26: 971-977, <http://dx.doi.org/10.1016/j.cropro.2006.09.004>
- PAKEERATHAN, K.; MOUNTAIN, G. & THRASHING, N. 2009. Eco-Friendly Management of Root-knot Nematode *Meloidogyne incognita* (Kofid and White) Chitwood Using Different Green Leaf Manures on Tomato under Field Conditions. *American-Eurasian Journal of Agricultural & Environmental Science*, 6: 494-497.
- PASTEURIA BIOSCIENCE. 2008. <http://www.pasteuriabio.com/index.html/>. (Acesso em 30/08/2011).
- PAVLO, A.; LEONID, O.; IRYNA, Z.; NATALIA, K. & MARIAA, P.A. 2011. Endophytic bacteria enhancing growth and disease resistance of potato (*Solanum tuberosum* L.). *Biological Control*, 56: 43-49, <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocontrol.2010.09.014>
- PERSIDIS, A.; LAY, J.G.; MANOUSIS, T.; BISHOP, A.H. & ELLAR, D.J. 1991. Characterization of potential adhesions of the bacterium *Pasteuria penetrans*, and of putative receptors on the cuticle of *Meloidogyne incognita*, a nematode host. *Journal of Cell Science*, 100: 613-622.
- PHAE, C. & SHODA, M. 1991. Investigation of optimal conditions for foam separation of iturin an antifungal peptide produced by *Bacillus subtilis*. *Journal of Fermentation and Bioengineering*, 71: 118-121, [http://dx.doi.org/10.1016/0922-338X\(91\)90235-9](http://dx.doi.org/10.1016/0922-338X(91)90235-9)
- PIMENTA, C.A.M. & CARNEIRO, R.M.D.G. 2005. Utilização *Pasteuria penetrans* em controle biológico de *Meloidogyne javanica* em duas culturas sucessivas de alface e tomate. *Relatório Técnico*. Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, Brasília. 35p.
- PING, L. & BOLAND, W. 2004. Signals from the underground: bacterial volatiles promote growth in Arabidopsis. *Trends in Plant Science*, 9: 263-269, <http://dx.doi.org/10.1016/j.tplants.2004.04.008>
- PINTO, L.M.N.; AZAMBUJA, A.O.; DIHEL, E. & FIUZA, L.M. 2003. Pathogenicity of *Bacillus thuringiensis* isolates from two species of *Acromirmex* (Hymenoptera: Formicidae). *Brazilian Journal Biology*, 63: 301-306, <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842003000200015>
- PINTO, L.M.N. & FIUZA, L.M. 2002. Genes Cry de *Bacillus thuringiensis*: uma alternativa biotecnológica aplicada ao manejo de insetos. *Acta Biológica Leopoldense*, 10: 3-13.
- PRESTON, J.F.; DICKSON, D.W.; MARUNIAK, J.E.; NONG, G.; BRITO, J.A.; SCHMIDT, L.M. & GIBLIN-DAVIS, R.M. 2003. *Pasteuria* spp: systematics and phylogeny of these bacterial parasites of phytopathogenic nematodes. *Journal of Nematology*, 35: 198-207.
- RANDHAWA, N.; SAKHUJA, P.K. & SINGH, I. 2001. Management of root-knot nematode *Meloidogyne incognita* in

- tomato with organic amendments. *The Plant Disease Research*, 16: 274-276.
- RITZINGER, C.H.S. & FANCELLI, M. 2006. Manejo integrado de nematóides na cultura da bananeira. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 28: 331-338, <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-29452006000200041>
- RODRÍGUEZ-ROMERO, A.S.; BADOSA, E.; MONTESINOS, E. & JAIZME-VEGA, M.C. 2007. Growth promotion and biological control of root-knot nematodes in micropropagated banana during the nursery stage by treatment with specific bacterial strains. *Annals of Applied Biology*, 152: 41-48, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7348.2007.00189.x>
- ROSENBLUETH, M. & MARTINEZ-ROMERO, E. 2006. Bacterial endophytes and their interactions with hosts. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 19: 827-837, <http://dx.doi.org/10.1094/MPMI-19-0827>
- RUANPANUN, P.; TANGCHITSOMKID, N.; HYDE, K.D. & LUMYONG, S. 2010. Actinomycetes and fungi isolated from plant-parasitic nematode infested soils: screening of the effective biocontrol potential, indole-3-acetic acid and siderophore production. *World Journal of Microbiology & Biotechnology*, 26: 1569-1578, <http://dx.doi.org/10.1007/s11274-010-0332-8>
- RYAN, R.P.; GERMAINE, K.; FRANKS, A.; RYAN, D.J. & DOWLING, D.N. 2007. Bacterial endophytes: recent developments and applications. *FEMS Microbiology Letters*, 278: 1-9, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1574-6968.2007.00918.x>
- SAKHUJA, P.K. & JAIN, R.K. 2001. Nematode diseases of vegetable crops and their management. Pp.10-29. In: T.S. Thind (ed.). *Diseases of Fruits and Vegetables and their Management*. Kalyani Pub., Ludhiana. 474p.
- SANTIN, R.C.M. 2008. Potencial do uso dos fungos *Trichoderma* spp e *Paecilomyces lilacinus* no biocontrole de *Meloidogyne incognita* em *Phaseolus vulgaris*. *Tese de Doutorado*. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, RS, Brasil. 92p.
- SASSER, J.N. 1979. Economic importance of *Meloidogyne* in tropical countries. Pp. 359-374. In: F. Lamberti & C.E. Taylor (eds.). *Root Knot Nematodes (Meloidogyne species), Systematics, Biology and Control*. Academic Press, London, UK. 340p.
- SASSER, J.N.; CARTER, C.C. & TAYLOR, A.L. 1982. *A Guide to the Development of a Plant Nematology Program*. A Cooperative Publication Of The Department of Plant Pathology, North Carolina State University and the United States Agency For International Development, Raleigh, NC. 21p.
- SASSER, J.N. & FREKMAN, D.W. 1987. A world perspective on nematology: the role of society. Pp. 7-14. In: J.A. Veech & D.W. Dickson (eds.). *Vistas on nematology*. Society of Nematologists, Hyattsville, Md. 345p.
- SAYRE, R.M. & STARR, M.P. 1985. *Pasteuria penetrans* (ex Thorne 1940) non. rev. comb. n. sp. n. a mycelial and endospore forming bacterium parasite in plant parasitic nematodes. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 52: 149-165.
- SAYRE, R.M. & STARR, M.P. 1988. Bacterial diseases and antagonisms of nematodes. Pp: 69-101. In: G.O. Poinar & H.B. Jansson (eds.). *Diseases of Nematodes*. vol. I. CRC Press, Boca Raton, FL. 498p.
- SCHROTH, M.N. & HANCOCK, J.G. 1982. Disease suppressive soil and root colonizing bacteria. *Science*, 216: 1376-1381, <http://dx.doi.org/10.1126/science.216.4553.1376>
- SCHULZ, B. & BOYLE, C. 2006. What are endophytes? Pp. 1-13. In: B.J.E. Schulz, C.J.C. Boyle & T.N. Sieber (eds.). *Microbial Root Endophytes*. Springer-Verlag, Berlin. 367p, http://dx.doi.org/10.1007/3-540-33526-9_1
- SESSITSCH, A.; REITER, B.; PFEIFER, U. & WILHELM, E. 2002. Cultivation-independent population analysis of bacterial endophytes in three potato varieties based on eubacterial and *Actinomycetes*-specific PCR of 16S rRNA genes. *FEMS Microbiology Ecology*, 39: 23-32, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1574-6941.2002.tb00903.x>
- SHANTHI, A. & RAJENDRAN, G. 2006. Induction of systemic resistance in banana against lesion nematodes by biocontrol agents. *International Journal for Nematology*, 16: 75-78.
- SHARMA, P. & PANDEY, R. 2009. Biological control of root-knot nematode; *Meloidogyne incognita* in the medicinal plant: *Withania somnifera* and the effect of biocontrol agents on plant growth. *African Journal of Agricultural Research*, 4: 564-567.
- SHARMA, R.D. & GOMES, A.C. 1996. Controle biológico de *Meloidogyne arenaria* com *Pausteria penetrans*. *Nematologia Brasileira*, 23: 47-52.
- SIDDIQUI, I.A. & EHTESHAMUL-HAQUE, S. 2001. Suppression of the root rot-root knot disease complex by *Pseudomonas aeruginosa* in tomato: The influence of inoculum density, nematode population, moisture and other plant associated bacteria. *Plant & Soil*, 237: 81-89, <http://dx.doi.org/10.1023/A:1013313103032>
- SIDDIQUI, I.A.; QURESHI, S.A.; SULTANA, V.; EHTESHAMUL-HAQUE, S. & GHAFAR, A. 2000. Biological control of root rot-

- root knot disease complex of tomato. *Plant & Soil*, 227: 163-169, <http://dx.doi.org/10.1023/A:1026599532684>
- SIDDIQUI, Z.A. 2006. PGPR: prospective biocontrol agents of plant pathogens. Pp. 111-142. In: Z.A. Siddiqui (ed.). PGPR: biocontrol and biofertilization. Springer, Netherlands. 318p, http://dx.doi.org/10.1007/1-4020-4152-7_4
- SIDDIQUI, Z.A.; BAGHEL, A.G. & AKHTAR, E.M.S. 2007. Biocontrol of *Meloidogyne javanica* by Rhizobium and plant growth-promoting rhizobacteria on lentil. *World Journal of Microbiology & Biotechnology*, 23: 435-441, <http://dx.doi.org/10.1007/s11274-006-9244-z>
- SIDDIQUI, Z.A. & MAHMOOD, I. 1999. Role of bacteria in the management of plant parasitic nematodes: a review. *Bioresource Technology*, 69: 167-179, [http://dx.doi.org/10.1016/S0960-8524\(98\)00122-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0960-8524(98)00122-9)
- SILVA, G.S.; SOUZA, I.M.R. & CUTRIM, F.A. 2002. Efeito da incorporação de sementes trituradas de feijão de porco ao solo sobre o parasitismo de *Meloidogyne incognita* em tomateiro. *Fitopatologia Brasileira*, 27: 412-413, <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-41582002000400014>
- SOMERS, E.; VANDERLEYDEN, J. & SRINIVASAN, M. 2004. Rhizosphere bacterial signaling: a love parade beneath our feet. *Critical Review Microbiology*, 30: 205-240, <http://dx.doi.org/10.1080/10408410490468786>
- SPIEGEL, Y.; COHN, E.; GALPER, S.; SHARON, E. & CHET, I. 1991. Evaluation of a newly isolated bacterium, *Pseudomonas chitinolytica* sp. nov., for controlling the root-knot nematode *Meloidogyne javanica*. *Biocontrol Science and Technology*, 1: 115-125, <http://dx.doi.org/10.1080/09583159109355191>
- STIRLING, G.R. 1981. Effect of temperature on infection of *Meloidogyne javanica* by *Bacillus penetrans*. *Nematologica*, 27: 458-462, <http://dx.doi.org/10.1163/187529281X00458>
- STIRLING, G.R. 1991. *Biological Control of Plant Parasitic Nematode: Progress, Problems and Prospects*. CAB International, Wallington, UK. 282p.
- STIRLING, G.R.; BIRD, A.F. & CAKURS, A.B. 1986. Attachment of *Pasteuria penetrans* spores to the cuticle of root-knot nematodes. *Revue Nematologie*, 9: 251-260.
- STOLTZFUS, J.R.; SO, R.; MALARVITHI, P.P.; LADHA, J.K. & BRUIJN, F.J. 1998. Isolation of endophytic bacteria from rice and assessment of their potential for supplying rice with biologically fixed nitrogen. *Plant Soil*, 194: 25-36, <http://dx.doi.org/10.1023/A:1004298921641>
- STROBEL, G.; DAISY, B.; CASTILLO, U. & HARPER, J. 2004. Natural products from endophytic microorganisms. *Journal of Natural Products*, 67: 257-268, <http://dx.doi.org/10.1021/np030397v>
- STURZ, A.V.; CHRISTIE, H.R. & NOWAK, J. 2000. Bacterial endophytes: Potential role in developing sustainable systems of crop production. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 19: 1-30.
- STURZ, A.V. & KIMPINSKI, J. 2004. Endoroot bacteria derived from marigolds (*Tagetes* spp) can decrease soil population densities of root-lesion nematodes in the potato root zone. *Plant Soil*, 262: 241-249, <http://dx.doi.org/10.1023/B:PLSO.0000037046.86670.a3>
- STURZ, A.V. & NOWAK, J. 2000. Endophytic communities of rhizobacteria and the strategies required to create yield enhancing associations with crops. *Applied Soil Ecology*, 15: 183-190, [http://dx.doi.org/10.1016/S0929-1393\(00\)00094-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0929-1393(00)00094-9)
- SUSLOW, T.V. 1982. Role of root colonizing bacteria in plant growth. Pp. 187-223. In: M.S. Mount & G.S. Lacy (eds.). *Phytopathogenic Prokaryotes*. Academic Press, New York, NY. 187p.
- TAYLOR, A.L. & SASSER, J.N. 1978. *Biology, Identification and Control of Root-knot nematodes*. A Cooperative Publication Of The Department of Plant Pathology, North Carolina State University and the United States Agency For International Development, Raleigh, NC. 111p.
- TAYLOR, E.C. & BROWN, F.J.D. 1976. The geographical distribution of *Xiphinema* and *Londgidorus* nematodes in the British Isles and Ireland. *Annals of Applied Biology*, 84: 383-402, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7348.1976.tb01781.x>
- TEREFE, M.; TEFERA, T. & SAKHUJA, P.K. 2009. Effect of a formulation of *Bacillus firmus* on root-knot nematode *Meloidogyne incognita* infestation and the growth of tomato plants in the greenhouse and nursery. *Journal of Invertebrate Pathology*, 100: 94-99, <http://dx.doi.org/10.1016/j.jip.2008.11.004>
- TIAN, B.Y.; YANG, J.K.; LIAN, L.H.; WANG, C.Y. & ZHANG, K.Q. 2007. Role of neutral protease from *Brevibacillus laterosporus* in pathogenesis of nematode. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 74: 372-380, <http://dx.doi.org/10.1007/s00253-006-0690-1>
- VERDEJO-LUCAS, S. 1992. Seasonal population fluctuations of *Meloidogyne* spp and the *Pasteuria penetrans* group in kiwi orchards. *Plant Disease*, 76: 1275-1279, <http://dx.doi.org/10.1094/PD-76-1275>

VERDEJO-LUCAS, S. & MCKENRY, M.V. 2004. Management of the Citrus Nematode, *Tylenchulus semipenetrans*. *Journal of Nematology*, 36: 424-432.

WALKER, G.E. 2004. Effects of *Meloidogyne javanica* and organic amendments, inorganic fertilisers and nematicides on carrot growth and nematode abundance. *Nematologia Mediterranea*, 32: 181-188.

WEI, J.Z.; HALE, K.; CARTA, L.; PLATZER, E.; WONG, C.; FANG, S.C. & AROIAN, R.V. 2003. *Bacillus thuringiensis* crystal proteins that target nematodes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 4: 2760-2765, <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0538072100>

WOUTS, W.M. & BALDWIN, J.G. 1998. Taxonomy and identification. Pp. 83-122. In: S.B. Sharma (ed.). The Cyst nematodes. Kluwer, Dordrecht, NL. 452p.

ZAKI, M.J. & MAQBOOL, M.A. 1992. Effect of spore concentrations of *Pasteuria penetrans* on the attachment of *Meloidogyne* larvae and growth of okra plants. *Pakistan Journal of Nematology*, 10: 69-73.

ZHENG, L.; LI, G.; WANG, X.; PAN, W.; LI, L.; LV, H.; LIU, F.; DANG, L.; MO, M. & ZHANG, K. 2008. Nematicidal endophytic bacteria obtained from plants. *Annals of Microbiology*, 58: 569-572, <http://dx.doi.org/10.1007/BF03175559>

ZINNIEL, D.K.; LAMBRECHT, P. & HARRIS, B.N. 2002. Isolation and characterization of endophytic colonizing bacteria from agronomic crops and prairie plants. *Applied and Environmental Microbiology*, 68: 2198-2208, <http://dx.doi.org/10.1128/AEM.68.5.2198-2208.2002>

ZUCKERMAN, B.M. & JASSON, H.B. 1984. Nematode chemotaxis and possible mechanisms of host/prey recognition. *Annual Review Phytopathology*, 22: 95-113, <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.py.22.090184.000523>

Submetido em 29/09/2011

Aceito em 23/12/2011