

Desenvolvimento de *Oidium neolycopersici* em genótipos do gênero *Lycopersicon*

María Isabel Balbi-Peña^{*1}, Kátia Regina Freitas Schwan-Estrada¹, José Renato Stangarlin²; João Batista Tolentino Júnior¹

¹Departamento de Agronomia, Universidade Estadual de Maringá - UEM, CEP 87020-900, Maringá, PR, e-mail: mariabalbi@hotmail.com;

²Centro de Ciências Agrárias, Universidade Estadual do Oeste de Paraná - Unioeste, Campus de Marechal Cândido Rondon, Cx. Postal 91, CEP 85960-000, Marechal Cândido Rondon, PR. * Parte da tese de doutorado do primeiro autor. Universidade Estadual de Maringá, Maringá, PR.

Autor para correspondência: Maria Isabel Balbi-Peña (mariabalbi@hotmail.com)

Data de chegada: 15/09/2008. Aceito para publicação em: 14/07/2009.

1617

RESUMO

Balbi-Peña M.I.; Schwan-Estrada, K.R.F.; Stangarlin, J.R.; Tolentino Júnior, J.B. Desenvolvimento de *Oidium neolycopersici* em genótipos do gênero *Lycopersicon*. *Summa Phytopathologica*, v.36, n.1, p.35-39, 2010.

O oídio, causado pelo fungo *Oidium neolycopersici*, é uma doença comum do tomateiro, sobretudo em condições de cultivo protegido. Para esclarecer a natureza da resistência a oídio avaliou-se o processo de infecção, através da histopatologia em diferentes genótipos de tomateiro: CNPH 416, CNPH 423, CNPH 1287 (*Lycopersicon hirsutum*), CNPH 0081 (*L. esculentum* var. *cerasiforme*), cv. Santa Cruz Kada e cv. Santa Clara (*L. esculentum*). Para isso, três discos foliares (da 3^a, 4^a e 5^a folha “verdadeira”) de cada planta com 5 -7 folhas verdadeiras foram cortados e colocados em placas de Petri contendo ágar-água. Os discos foram inoculados a partir de micélio esporulante fresco desenvolvido em tomateiro suscetível e incubados a 19-22°C, 4000 lx e fotoperíodo de 12 h. Os discos foram clareados em etanol aquecido e examinados microscopicamente 19 h, 8 e 9 dias

após-inoculação para avaliar desenvolvimento de tubo germinativo, esporulação e severidade da doença, respectivamente. A germinação dos conídios sobre o tecido foliar não apresentou diferenças entre genótipos. A formação de hifa secundária, apressórios e haustórios por conídio germinado foram menores nos genótipos CNPH 1287 e 423, que também apresentaram menor esporulação e severidade da doença. Os genótipos de *L. esculentum* e *L. esculentum* var. *cerasiforme* apresentaram maior suscetibilidade ao oídio e CNPH 416 apresentou suscetibilidade intermediária. Assim, observou-se que a resistência a oídio de CNPH 1287 e 423 ficou evidenciada já desde as 19 horas após a inoculação, principalmente pela menor porcentagem de hifa secundária e número de apressórios e haustórios formados quando comparados com os genótipos suscetíveis.

Palavras-chave adicionais: oídio de tomateiro, tomateiro, resistência, formação de apressório, formação de haustório, histopatologia.

ABSTRACT

Balbi-Peña M.I.; Schwan-Estrada, K.R.F.; Stangarlin, J.R.; Tolentino Júnior, J.B. Development of *Oidium neolycopersici* on *Lycopersicon* genotypes. *Summa Phytopathologica*, v.36, n.1, p.35-39, 2010.

Tomato powdery mildew, caused by *Oidium neolycopersici*, is a common disease of tomato, especially in greenhouse conditions. To investigate the nature of powdery mildew resistance, we studied the histopathology of the infection process in six different tomato genotypes: CNPH 416, CNPH 423, CNPH 1287 (*Lycopersicon hirsutum*), CNPH 0081 (*L. esculentum* var. *cerasiforme*), cv. Santa Cruz Kada e cv. Santa Clara (*L. esculentum*). Leaf discs of the 3rd, 4th e 5th leaves from plants with 5-7 true leaves were placed on water agar in Petri dishes, inoculated using fresh sporulating mycelium of tomato powdery mildew and incubated at 19-22°C, 4000 lx and 12h photoperiod. After clearing with boiling ethanol, the discs were

microscopically examined at 19 h, 8 and 9 days post inoculation to evaluate germ tube development, sporulation and disease severity. Conidial germination on foliar tissue was similar in all genotypes. Secondary hypha, appressoria and haustoria per germinated conidia were lowest in CNPH 1287 and 423, which also exhibited the lowest sporulation and disease severity. *L. esculentum* and *L. esculentum* var. *cerasiforme* genotypes showed the highest mildew susceptibility and CNPH 416 showed intermediate susceptibility. Powdery mildew resistance of CNPH 1287 and CNPH 423 was already evident at 19 hours after inoculation based upon the lower percentage of secondary hypha, appressoria and haustoria observed than in the susceptible ones.

Keywords: tomato powdery mildew, tomato, resistance, appressorium formation, haustorium formation, histopathology.

Oídio do tomateiro, causado por *Oidium neolycopersici* L. Kiss tem causado problemas sérios na cultura nos últimos anos, principalmente sob condições de cultivo protegido (2, 6, 9, 11, 16). O patógeno afeta a superfície adaxial das folhas, pecíolos, caule e cálices, com presença de micélio e estruturas de frutificação assexuada do fungo conferindo o característico aspecto pulverulento de cor branca a cinza. Em estágios mais avançados, os tecidos subjacentes apresentam clorose e, finalmente, necrose. As infecções severas

conduzem às plantas a senescência prematura, desfolha e redução do número e tamanho de frutos (11, 16, 20).

O uso de cultivares resistentes constitui a alternativa mais eficiente e segura para o controle da doença, pois reduz os custos de produção e evita danos à saúde humana e ao ambiente. A obtenção de fontes de resistência entre os cultivares de tomateiro não tem levado a muito sucesso, o que gera a necessidade da procura entre espécies de *Lycopersicon* selvagens. “Screening” intensivo tem identificado

diferentes fontes potenciais de resistência em acessos de *L. hirsutum*, *L. chilense*, *L. parviflorum*, *L. peruvianum*, *L. pimpinellifolium*, *L. esculentum* var. *cerasiforme* e *L. pennellii* (3, 4, 5, 12, 13, 14, 16).

Embora mecanismos de defesa passivos ou pré-formatos (espessura da cutícula, presença de tricomas, entre outros) possam prevenir a infecção, por vezes, as plantas mostram respostas ativas ao ataque de patógenos, como transcrição de genes e formação de produtos de defesa, com o objetivo de retardar o desenvolvimento do patógeno ou levar à morte da célula vegetal (16, 18). A expressão de resistência pode ser determinada em vários níveis, desde populações de plantas até o estudo de planta individual, através de histologia e respostas moleculares. A histologia da interação patógeno-hospedeiro é um recurso eficiente no estudo dos processos de infecção, ajuda a esclarecer os eventos de pré-penetração, penetração e colonização do hospedeiro, e possibilita o entendimento da fisiologia da interação e os mecanismos de resistência do hospedeiro (1).

Existem estudos focados na resistência de tomateiro e de espécies aparentadas a *Oidium neolyopersici* (4, 14, 16, 17, 19) onde foram estudados aspectos como: germinação de conídios na superfície do hospedeiro, comprimento de tubos germinativos, formação de apressórios e haustórios, formação de papilas, respostas de hipersensibilidade, formação de conidióforos, esporulação, produção de espécies reativas de oxigênio (ERO's) e de atividade de enzimas relacionadas ao metabolismo de ERO's.

O presente trabalho teve como objetivo estudar as etapas iniciais do processo de infecção de *O. neolyopersici*, a esporulação e a correspondente severidade no hospedeiro suscetível vs. resistente, buscando detectar diferentes estratégias de resistência.

MATERIALE MÉTODOS

Patógeno e material vegetal

O isolado de *O. neolyopersici* empregado foi obtido a partir de tomateiros doentes provenientes do campo experimental da Universidade Estadual do Oeste de Paraná (Unioeste), campus de Marechal Cândido Rondon (Paraná) e mantido em plantas de genótipo com alta suscetibilidade (Santa Cruz Kada), a 19-22 °C, 4000 lx e 12 h de fotoperíodo. Foram utilizados seis genótipos de *Lycopersicon* spp. com diferentes níveis de resistência a *O. neolyopersici*. Os acessos de *Lycopersicon esculentum* var. *cerasiforme* e *L. hirsutum* foram cedidos pelo Centro Nacional de Pesquisa de Hortaliças (CNPH) da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA), Brasília – DF, Brasil. As sementes dos diferentes genótipos foram semeadas em bandejas contendo substrato comercial para produção de mudas. Aos

45 após semeadura foram transplantados para vasos plásticos com capacidade para 1,5 L (uma planta por vaso) contendo uma mistura deste substrato, solo e areia esterilizados (2:1:1 v/v) e mantidos sob condições de casa de vegetação.

Inoculação e incubação de discos foliares

Aos 63 dias após o transplante, quando as plantas apresentavam de cinco e sete folhas totalmente desenvolvidas, três discos com 11 mm de diâmetro foram retirados do folíolo terminal da 3ª, 4ª e 5ª folhas. Os discos foliares foram colocados em placas de Petri contendo ágar-água (15 g L⁻¹) com a face adaxial voltada para cima. A inoculação com *O. neolyopersici*, foi realizada através de pequenas batidas com folhas de tomate cobertas (80-100%) por micélio esporulante fresco (15, 16). O número médio de conídios inoculados sobre os discos foliares foi de 39,7 esporos mm⁻². Na sequência após a inoculação, as placas de Petri foram fechadas com filme plástico e incubadas em câmara de crescimento a 19-22°C, intensidade de luz 4000 lx e fotoperíodo de 12 h, sendo o período com luz iniciado no momento da colocação das placas na câmara de crescimento.

Observação microscópica do processo de infecção de *O. neolyopersici*

Os discos foliares dos genótipos foram examinados decorridos 19 h, 8 e 9 dias de incubação. Para tanto, procedeu-se a descoloração dos mesmos pela imersão em etanol (92°) aquecido a 78 °C e conservados em glicerol 50% até observação. Os discos foram montados em lâminas de microscopia com lactofenol-azul de algodão e observados sob microscópio de luz Leitz Diaplan. Às 19 horas pós-inoculação (hpi) determinou-se o percentual de germinação dos conídios através da contagem daqueles que apresentavam tubos germinativos (contagem de 100 conídios em cada disco foliar). O desenvolvimento do fungo foi determinado através do número de tubos germinativos por conídio, comprimento destes e presença de apressório e haustórios, sendo essas características de desenvolvimento registradas em 20 conídios germinados por disco de modo a obter-se 300 conídios para cada genótipo.

Aos oito dias pós-inoculação (dpi) determinou-se a esporulação do patógeno nos discos foliares, quando os conídios foram removidos mediante a aplicação cuidadosa de pequenos pedaços (1x1 cm) de fita adesiva transparente sobre os discos foliares e posteriormente transferidos para lâmina de microscopia com lactofenol-azul de algodão para observação e contagem de esporos ao microscópio de luz.

Severidade de infecção

O percentual do grau máximo de infecção (ID) foi determinado aos

Tabela 1. Identificação, origem e nível de resistência/susceptibilidade dos genótipos de *Lycopersicon* empregados na avaliação do processo de infecção por *Oidium neolyopersici*.

Genótipo (cultivar, acesso)	Origem	Resistência/susceptibilidade
<i>Lycopersicon esculentum</i> cv. Santa Cruz Kada	Comercial	Suscetível
<i>Lycopersicon esculentum</i> cv. Santa Clara	Comercial	Suscetível
<i>Lycopersicon hirsutum</i> (CNPH ¹ 416 – PI 126445)	CNPH	Resistente
<i>Lycopersicon hirsutum</i> (CNPH 423 – PI 134417)	CNPH	Resistente
<i>Lycopersicon hirsutum</i> (CNPH 1287 – PI 126445)	CNPH	Resistente
<i>Lycopersicon esculentum</i> var. <i>cerasiforme</i> (CNPH 0081 - Silvestre de Felixlândia)	CNPH	Suscetível

¹CNPH - Centro Nacional de Pesquisa de Hortaliças da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA), Brasília – DF, Brasil.

nove dpi através da observação macroscópica das estruturas fúngicas nos discos. A severidade foi determinada empregando-se a escala de Kashimoto et al. (7) de acordo com a porcentagem de superfície foliar coberta pelo fungo: 0 = ausência de sinais do patógeno, 1 = sinais em menos de 25% da área, 2 = sinais em menos de 25-50% da área, 3 = sinais em 51-75% da área, 4 = sinais em mais de 76% da área. A severidade em cada planta foi determinada usando a seguinte fórmula:

$$ID (\%) = \frac{\sum \text{notas}}{\text{número de discos} \times \text{nota máxima da escala}} \times 100$$

Estatística e delineamento experimental

O delineamento experimental utilizado foi inteiramente casualizado, com seis tratamentos e cinco repetições. Cada parcela experimental foi representada por uma placa de Petri contendo três discos foliares, e a média dos três discos foi empregada na análise estatística. Foram realizados testes para homogeneidade da variância (teste de Levene, $p=0,05$) e para normalidade dos erros (teste de Shapiro-Wilk, $p=0,05$), e quando as pressuposições foram violadas, procedeu-se transformação dos dados. Foi realizada análise de variância e as médias foram comparadas pelo teste de Scott-Knott ($p=0,05$).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A forma e dimensão dos conídios de *O. neolycopersici* observados, coincidiram com os dados morfológicos relatados para a espécie (6, 8). Os conídios germinaram de modo uniforme na superfície foliar de todos os genótipos, com percentual médio de 54,5%. Huang *et al.* (4) e Mieslerová *et al.* (16) reportaram anteriormente que a resistência de tomateiro a *O. lycopersicum* não é devida a inibição da germinação de esporos.

Os conídios desenvolveram tubos germinativos primários com comprimento variável, mas sem diferenças significativas entre genótipos. Na parte terminal do tubo germinativo foi observado um apressório lobado (Fig. 1A). Com frequência, sob o apressório, observou-se a formação de um haustório (Fig. 1B) e desenvolvimento de hifa secundária a partir do conídio ou do tubo germinativo primário (Fig. 1C). Para os conídios que apresentavam hifa secundária foi detectado um haustório embaixo do apressório do tubo germinativo. Na coleta, realizada às 19 hpi, não foi observado a formação de apressório na hifa secundária. Para os diferentes genótipos não foram observadas diferenças para o comprimento da hifa secundária (dados não apresentados). Mieslerová *et al.* (16) em avaliações feitas 6, 24 e

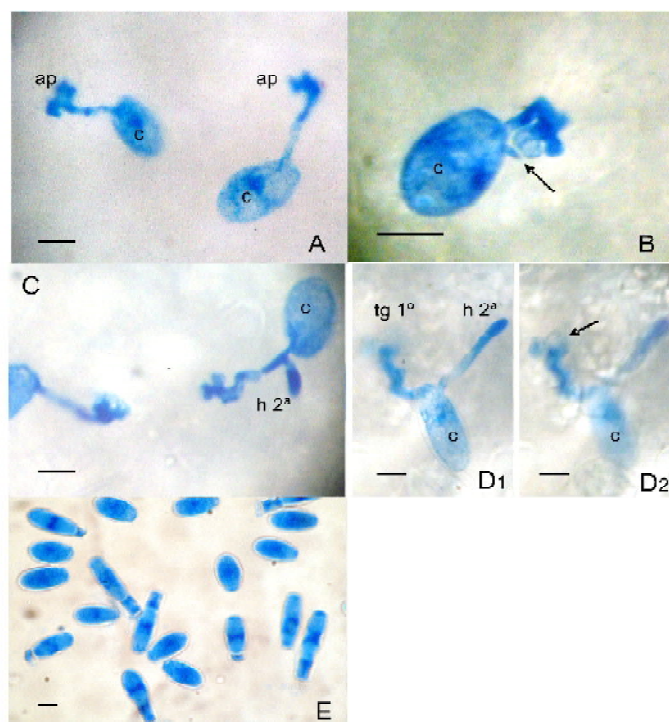


Figura 1. Microfotografias de conídios de *O. neolycopersici* em discos foliares de tomateiro 19 horas pós-inoculação. A: Apressório lobado (ap) B: Haustório (seta) desenvolvido embaixo do apressório. C: Conídio apresentando tubo germinativo primário com apressório e hifa secundária sem apressório. D1: Conídio com tubo germinativo primário com apressório e hifa secundária. D2: Mesmo conídio em plano focal inferior mostrando haustório (seta) sob apressório do tg1º. E: Aspecto dos esporos aos 8 dias pós-inoculação no genótipo Santa Clara. Abreviações: c = conídio; ap = apressório; tg1º = tubo germinativo primário; h 2ª = hifa secundária. Barra 10 µm.

48 hpi observaram diferenças entre o comprimento dos tubos germinativos primários, secundários e terciários de conídios desenvolvidos em genótipos resistentes e suscetíveis de tomateiro.

Às 19 hpi, a maioria dos conídios já apresentava formação de apressórios no tubo germinativo primário, havendo só um genótipo (CNPH 1287) que se diferenciou dos outros por apresentar menor percentual de apressórios.

A presença de haustório não lobado sob o apressório foi observada nos diferentes genótipos, variando de 23 no CNPH 423 a 79,6% no CNPH 0081. Foram observadas diferenças significativas entre genótipos quanto à frequência de formação de haustórios às 19 hpi,

Tabela 2. Características do desenvolvimento dos conídios de *O. neolycopersici* em discos foliares de genótipos de tomateiro avaliados às 19 horas após inoculação (hpi): comprimento do tubo germinativo primário (tg 1º), formação de hifa secundária (h 2ª), comprimento do tubo germinativo primário mais hifa secundária (tg 1º+ h 2ª), formação de apressório e haustório

Genótipos	tg 1º(µm)	h 2ª(%)	tg 1º+h 2ª(µm)	Apressório(%)	Haustório(%)
CNPH 1287	18,3 a	0,6 a	18,3 a	74,5 a	28,2 a
CNPH 423	17,8 a	3,0 a	22,4 a	87,0 b	23,0 a
CNPH 416	20,2 a	9,5 b	33,3 b	96,5 b	67,3 b
Santa Clara	20,9 a	7,0 b	32,5 b	97,5 b	65,5 b
CNPH 0081	20,3 a	22,2 c	32,0 b	94,5 b	79,6 c
Sta. Cruz Kada	25,0 a	29,5 c	46,4 c	96,7 b	66,1 b
CV (%)	19,2	55,7	23,2	6,9	15,7

Médias na coluna seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott ao nível de 5% de probabilidade.

Tabela 3. Esporulação de *O. neolycopersici* e severidade de oídio em discos foliares de genótipos de tomateiro avaliados aos oito e nove dias pós-inoculação, respectivamente.

Genótipos	Esporos/disco (10^2) ¹			Severidade da doença ²	
	Médias originais	Médias transformadas		Médias originais	
CNPH 416	71,9	8,5	a	0	a
CNPH 1287	97,3	9,9	a	0	a
CNPH 423	137,3	11,7	a	0	a
Santa Clara	2498,4	50,0	b	13,3	b
CNPH 0081	3867,8	62,2	b	38,3	c
Sta. Cruz Kada	6048,4	77,8	c	75,0	d
CV (%)	28,8			34,6	

Médias na coluna seguidas de mesma letra não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott ao nível de 5% de probabilidade.

¹ Para análise estatística os dados foram transformados em $y = \sqrt{x}$. As médias originais foram obtidas pela operação inversa da transformação.

² Severidade da doença foi determinada para cada disco segundo a fórmula: ID (%) = [(soma de todas as notas)/(número de discos avaliados x nota máxima da escala)] x 100. Notas: 0 (ausência de sintomas), 1 (sintomas em menos de 25% da área), 2 (sintomas em menos de 25-50% da área), 3 (sintomas em menos de 50-75% da área), 4 (sintomas em mais de 76% da área).

sendo as menores frequências nos CNPH 1287 e CNPH 423 e a maior no CNPH 0081. Kashimoto *et al.* (8) ao avaliarem o desenvolvimento de *O. neolycopersici* em cultivar suscetível de tomateiro em vários tempos pós-infecção, observaram a formação do haustório primário às 12 hpi e que as hifas secundárias desenvolveram-se a partir do conídio e posteriormente do apressório primário às 24 hpi. Matsuda *et al.* (14) verificaram que em acessos de *L. hirsutum* completamente resistentes ao oídio não se formaram haustórios funcionais e sugeriram que isto ocorreu devido à reação de hipersensibilidade ocorrida nas células epidérmicas invadidas pelo patógeno o que resultou em falha no estabelecimento da infecção a partir do conídio. Nas plantas de tomateiro suscetíveis, os conídios germinados e que formaram apressório penetraram as células com sucesso, formaram haustórios sem resposta de hipersensibilidade na célula atacada e originaram hifas secundárias para expandir suas colônias. Diferente dessa situação, Huang *et al.* (14) não observaram diferenças nos percentuais de formação de haustórios primários em genótipos suscetíveis e resistentes de diferentes espécies de *Lycopersicon*, mas sim em características como formação de haustório secundário, necrose induzida por haustório 1º e 2º, número de hifas por conídio, número de apressórios por hifa, número de apressórios por conídio e esporulação às 65 hpi. Esses autores reportaram reação de hipersensibilidade nas avaliações tardias (65 hpi), quando a necrose das células atacadas determinou a supressão do haustório após sua formação. Vários autores consideram que a resposta de hipersensibilidade nas células epidérmicas seja a responsável pela resistência ao oídio em genótipos de tomateiro resistentes (4, 14). No presente trabalho não foi avaliada a resposta de hipersensibilidade nas células invadidas, mas a formação de haustórios e subsequente formação de hifa secundária nas primeiras 19 hpi foi considerado um forte indicativo de resistência nos genótipos de *L. hirsutum* (CNPH 1287 e 423). Para o genótipo CNPH 416, o maior número de haustórios formados às 19 hpi pode ter sido seguido por resposta de hipersensibilidade nas células atacadas e responsável pela posterior degenerescência dos haustórios.

O patógeno produziu conídios não concatenados, o que confirma sua identificação como *O. neolycopersici* (9, 10). Foram observadas diferenças entre genótipos quanto a quantidade de esporos formados

nos discos foliares na avaliação do oitavo dia pós-inoculação.

Essas diferenças permitem distinguir três grupos: o primeiro grupo compreendido pelos genótipos da espécie *L. hirsutum* com baixa esporulação; o segundo grupo compreendido pelo cv. Santa Clara e o *L. esculentum* var. *cerasiforme*, que apresentaram esporulação 31 vezes maior do que o primeiro grupo; e o terceiro grupo representado pela cv. Santa Cruz Kada a qual apresentou maior esporulação (cerca de 60 vezes maior do que o primeiro grupo). Segundo Huang *et al.* (4), o desenvolvimento de unidades de infecção nem sempre é detido quando as células epidérmicas, nas quais o haustório primário foi formado, se tornam necróticas. Quando o crescimento da hifa primária é bloqueado por necrose, novas hifas são usualmente formadas do outro lado do esporo. As hifas secundárias produzem novos apressórios e subsequentemente novos haustórios, embora, eventualmente, todos os haustórios possam estar associados com necrose de células epidérmicas e a infecção inibida completamente.

A menor esporulação observada para os genótipos de *L. hirsutum*, quando comparada a outras espécies foi coerente com a observação macroscópica dos sinais do patógeno nos discos foliares, onde nos genótipos de *L. hirsutum* não houve sintomas visíveis da doença. Lindhout *et al.* (13), em "screening" de 127 acessos de oito espécies selvagens de *Lycopersicon* reportaram que, macroscopicamente, a resistência a oídio foi caracterizada por uma frequência de infecção muito baixa, crescimento micelial reduzido e ausência de esporulação.

Considerando-se os eventos iniciais e os mais tardios (esporulação e severidade da doença) da patogênese causada por *O. neolycopersici* em diferentes acessos de *Lycopersicon* selvagens, observa-se que os genótipos CNPH 1287 e 423 apresentaram comportamento diferente dos suscetíveis (CNPH 0081, cv. Santa Cruz Kada e cv. Santa Clara), principalmente quanto ao baixo número de haustórios e hifas secundárias formadas às 19 hpi, esporulação e severidade da doença aos 8 e 9 dpi, respectivamente.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem ao CNPq pela concessão da bolsa de estudos a M.I. Balbi-Peña e pela bolsa de produtividade a K.R.F. Schwan-Estrada e J. R. Stangarlin. Os autores agradecem também ao Dr. Leonardo Boiteux do Centro Nacional de Pesquisa de Hortaliças (CNPH) da EMBRAPA que gentilmente cedeu as sementes utilizadas no experimento.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Araujo, J.C.A.; Matsuoka, K. Histopatologia da interação *Alternaria solani* e tomateiros resistente e suscetível. **Fitopatologia Brasileira**, Fortaleza, v. 29, p. :268-275, 2004.
2. 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, 2001. p. 285-302.
3. Ciccarese F.; Amenduni M.; Schiavone D.; Cirulli M. Occurrence and inheritance of resistance to powdery mildew (*Oidium lycopersici*) in *Lycopersicon* species. **Plant Pathology**, London, v. 47, p. 417-419, 1998.
4. Huang, C.; Groot, T.; Meijer-Dekens, F.; Niks, R.; Lindhout, P. Hypersensitivity is the major mechanism of resistance to powdery mildew (*Oidium lycopersicum*) in *Lycopersicon* species. **European Journal of Plant Pathology**, Dordrecht, v. 104, p. 399-407, 1998.
5. Huang, C.; Hoefs-Van De Putte, P.M.; Haanstra-Van Der Meer, J.G.; Meijer-Dekens, F.; Lindhout, P. Characterization and mapping of resistance to *Oidium lycopersicum* in two *Lycopersicon*

- hirsutum* accessions: evidence for close linkage of two Ol-genes on chromosome 6 of tomato. **Heredity**, Sheffield, v. 85, p. 511-520, 2000.
6. Jones, H.; Whipps, J.M.; Gurr, S.J. The tomato powdery mildew fungus *Oidium neolycopersici*. **Molecular and Plant Pathology**, London, v. 2, p. 303-309, 2001.
 7. Kashimoto, K.; Sameshima, T.; Matsuda, Y.; Nonomura, T.; Oichi, W.; Kakutani, K.; Nakata, K.; Kusakari, S.; Toyoda, H. Infectivity of a Japanese isolate of *Oidium neolycopersici* KTP-01 to a European tomato cultivar resistant to *O. lycopersici*. **Journal of General Plant Pathology**, Sapporo, v. 69, p. 406-408, 2003a.
 8. Kashimoto, K.; Matsuda, Y.; Matsutani, K.; Sameshima, T.; Kakutani, K.; Nonomura, T.; Okada, K.; Kusakari, S.; Nakata, K.; Takamatsu, S.; Toyoda, H. Morphological and molecular characterization for a Japanese isolate of tomato powdery mildew *Oidium neolycopersici* and its host range. **Journal of General Plant Pathology**, Sapporo, v. 69, p. 176-185, 2003b.
 9. 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**, London, v. 105, p. 684-697, 2001.
 10. Kiss, L.; Takamatsu, S.; Cunnington, J. H. Molecular identification of *Oidium neolycopersici* the causal agent of the recent tomato powdery mildew epidemics in North America. **Plant Disease**, St. Paul, v. 89, p. 491-496, 2005.
 11. Kurozawa, C.; Pavan, M.A. Doenças do tomateiro. In: Kimati, H.; Amorim, L.; Bergamin Filho, A.; Camargo, L.E.A.; Rezende, J.A.M. (Ed.). **Manual de fitopatologia: doenças das plantas cultivadas**. São Paulo: Editora Agronômica Ceres, 2005. V. 2, p.607-626.
 12. Li, C.; Bai, Y.; Jacobsen, E.; Visser, R.; Lindhout, P.; Bonnema, G. Tomato defense to the powdery mildew fungus: differences in expression of genes in susceptible, monogenic- and polygenic resistance responses are mainly in timing. **Plant Molecular Biology**, Dordrecht, v. 62, p. 127-140, 2006.
 13. Lindhout, P.; Pet, G.; Van Der Beek, J.G. Screening wild *Lycopersicon* species for resistance to powdery mildew (*Oidium lycopersicum*). **Euphytica**, Wageningen, v. 72, p. 43-49, 1994.
 14. Matsuda, Y.; Mori, Y.; Sakano, Y.; Nishida, M.; Tarumoto, K.; Nonomura, T.; Nishimura, H.; Kusakari, S.; Toyoda, H. Screening of wild *Lycopersicon* species for resistance to Japanese isolate of tomato powdery mildew *Oidium neolycopersici*. **Breeding Science**, Tokyo, v. 55, p. 355-360, 2005.
 15. Mieslerová, B.; Lebeda, A.; Chetelat, R.T. Variation in Response of Wild *Lycopersicon* and *Solanum* spp. against Tomato Powdery Mildew (*Oidium lycopersici*). **Journal of Phytopathology**, Berlin, v. 148, p. 303-311, 2000.
 16. 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**, Warwick, v. 144, p. 237-248, 2004.
 17. Mlčková, K.; Luhová, L.; Lebeda, A.; Mieslerová, B.; Peè, P. Reactive oxygen species generation and peroxidase activity during *Oidium neolycopersici* infection on *Lycopersicon* species. **Plant Physiology and Biochemistry**, Paris, v. 42, p. 753-761, 2004.
 18. Pascholati, S.F.; Leite, B. Hospedeiro: mecanismos de resistência. In: Bergamin Filho, A.; Kimati, H.; Amorim, L. (Eds.). **Manual de fitopatologia: princípios e conceitos**. São Paulo: Agronômica Ceres, 1995. V. 1, p. 417-453.
 19. Tománková, K.; Luhová, L.; Petøivalský, M.; Peè, P.; Lebeda, A. Biochemical aspects of reactive oxygen species formation in the interaction between *Lycopersicon* spp. and *Oidium neolycopersici*. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, London, v. 68, p. 22-32, 2006.
 20. Weht, S. Oídios del tomate. In: Stadnik, M.J., Rivera, M.C. (Org.). **Oídios**. Jaguariúna: Embrapa Meio Ambiente, 2001. p. 303-322.