

SITUAÇÃO ATUAL DA MANCHA AQUOSA, IMPORTANTE BACTERIOSE EM MELOEIRO E MELANCIEIRA

EMANUEL FEITOSA DE ASSUNÇÃO¹
CLAUDEANA SOUZA DA CONCEIÇÃO¹
ROSA DE LIMA RAMOS MARIANO^{1,2,3}
ELINEIDE BARBOSA DE SOUZA⁴

¹ Departamento de Agronomia, Área de Fitossanidade, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, Pernambuco.

² Academia Pernambucana de Ciência Agronômica.

³ Academia Brasileira de Ciência Agronômica.

⁴ Departamento de Biologia, Área de Microbiologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, Pernambuco.

Autor para correspondência: rrbac@gmail.com

Resumo: A mancha aquosa, causada por *Acidovorax citrulli*, é uma doença de grande impacto mundial para as culturas da melancia e do meloeiro, devido ao seu potencial destrutivo, sendo de importância econômica para o Brasil na cultura do meloeiro. Nos últimos anos, a doença foi detectada em vários países do mundo, principalmente pela distribuição inadvertida de sementes comerciais contaminadas, tornando *A. citrulli* uma praga quarentenária para alguns desses países. A doença ocorre em todos os estágios de desenvolvimento da planta, tendo como dano principal os sintomas nos frutos. A utilização de técnicas genômicas e de bioinformática tem ajudado a entender diversos aspectos da interação *A. citrulli* e cucurbitáceas, principalmente na compreensão dos mecanismos de patogênese. Esta revisão aborda o status atual das pesquisas com essa fitobacteriose, envolvendo importância, ocorrência e distribuição, taxonomia, diversidade, mecanismos de patogênese, sintomatologia, gama de hospedeiras, sobrevivência, disseminação, penetração, epidemiologia e manejo.

Termos para indexação: *Acidovorax citrulli*, taxonomia, patogênese, ecologia, epidemiologia, manejo.

CURRENT STATUS OF BACTERIAL FRUIT BLOTCH, IMPORTANT BACTERIOSE IN MELON AND WATERMELON

Abstract: The bacterial fruit blotch (BFB) caused by *Acidovorax citrulli* has a great worldwide impact on watermelon and melon crops, due to its destructive potential. In Brazil it has high economic importance in melon crops. In the last years this disease was detected in many countries, due mainly to the inadvertent seed distribution. BFB occurs in all plant growth stages, showing fruit symptoms as main damages. The use of genomic and bioinformatic techniques has helped to understand several aspects of the interaction *A. citrulli* and Cucurbitaceae, mainly in the comprehension of the pathogenicity mechanisms. This review shows the current status of BFB related to importance, occurrence and distribution, taxonomy, diversity, mechanisms of pathogenesis, symptomatology, range of hosts, survival, dissemination, penetration, epidemiology and management.

Index terms: *Acidovorax citrulli*, taxonomy, pathogenesis, ecology, epidemiology, management

IMPORTÂNCIA E DISTRIBUIÇÃO MUNDIAL DA MANCHA AQUOSA

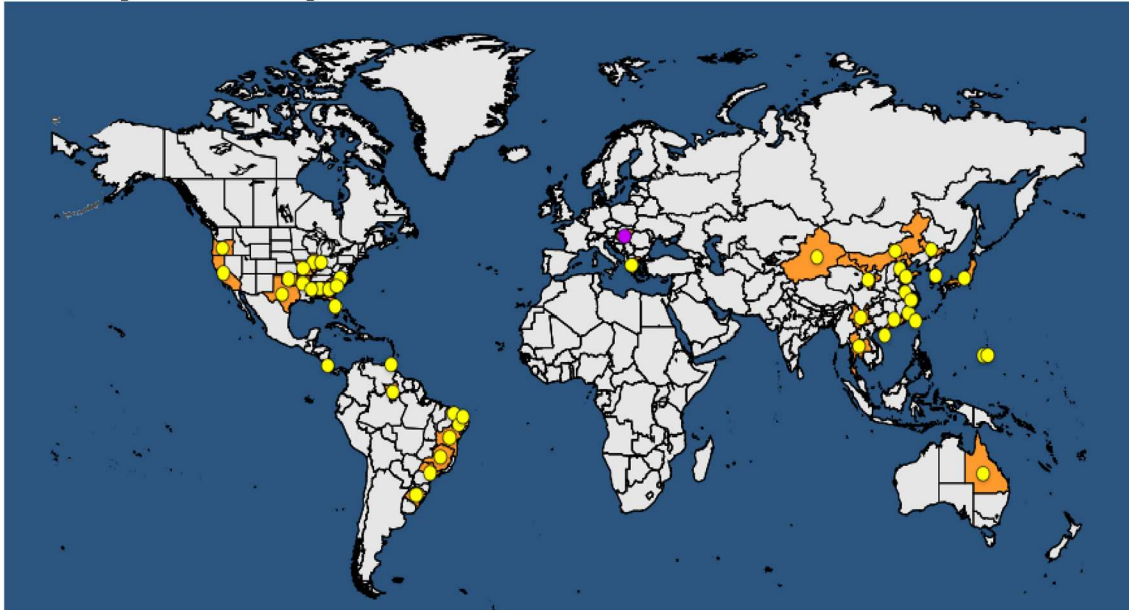
A mancha aquosa, também chamada de mancha bacteriana do fruto, é causada pela bactéria *Acidovorax citrulli* (Schaad et al.) Schaad et al. A doença foi relatada pela primeira vez em melancia [*Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. e Nakai], nos Estados Unidos em 1965 (WEEB; GOTH, 1965). Em meloeiro (*Cucumis melo* L.) foi detectada em 1996, neste mesmo país, com incidência em frutos superior a 50% em campos agrícolas no Texas (ISAKEIT et al., 1997). Atualmente a mancha aquosa pode ser encontrada em dezesseis estados dos Estados Unidos, distribuída de forma quase generalizada (EPPO, 2019).

No Brasil, o primeiro relato da mancha aquosa data de 1992, quando a bactéria foi identificada em plantas de melancia nos municípios de Assis, Marília e Presidente Prudente, localizados no estado de São Paulo (ROBBS; RODRIGUES NETO; BERIAN, 1992). Em meloeiro, a doença também foi assinalada por Robbs,

Rodrigues Neto e Berian (1992), nas regiões Nordeste, Sudeste e Centro-Oeste. No entanto, o primeiro registro de impacto econômico da mancha aquosa no Brasil se deu em 1997, em plantios de meloeiro no Rio Grande do Norte (ASSIS et al., 1999).

A mancha aquosa é uma grande ameaça para as regiões produtoras de melão e melancia, pelo seu potencial destrutivo (BURDMAN; WALCOTT, 2012). Atualmente pode ser encontrada nos seguintes continentes e países: América (Brasil, Costa Rica, Trinidad e Tobago, Estados Unidos); Ásia (China, Japão, Coreia, Taiwan, Tailândia); Europa (Grécia e Hungria) e Oceania (Austrália, Guame, Ilhas Marianas do Norte) (EPPO, 2019) (Figura 1). Na Hungria (Figura 1, ponto roxo), a mancha aquosa foi detectada pela primeira vez em 2007, na cultura da melancia (PALKOVICS et al., 2008), e atualmente encontra-se em processo de erradicação (EPPO, 2019).

Figura 1 - Distribuição Global de *Acidovorax citrulli*: pontos amarelos significam presença da bactéria e ponto roxo, em processo de erradicação



Fonte: EPPO (2019)

Devido sua grande importância econômica e social para as cucurbitáceas, especialmente para meloeiro e melancia, *A. citrulli* foi adicionada à lista de pragas quarentenárias A1 da European and Mediterranean Plant Protection Organization (EPPO), a qual disponibiliza informações sobre doenças de grande impacto econômico mundial, considerando seus aspectos fitossanitários (EPPO, 2017).

No Brasil, a mancha aquosa encontra-se distribuída nos estados da Bahia, Ceará, Minas Gerais, Pernambuco, Piauí, Rio Grande do Norte, Rio Grande do Sul, Roraima e São

Paulo (ATHAYDE SOBRINHO; NORONHA; BELMINO, 2007; CONCEIÇÃO *et al*, 2017; EPPO, 2019) (Figura 2), mas não é considerada uma praga quarentenária. Diferente de outros países, onde a mancha aquosa causa maiores danos na cultura da melancia (ISAKEIT, 1999; WALL; SANTOS, 1988), no Brasil essa doença causa grandes perdas na cultura do meloeiro. No Rio Grande do Norte, estado que concentra a maior produção do melão, a bactéria já ocasionou perdas de 40 a 50% na produção; contudo sob condições favoráveis de temperatura e umidade as perdas chegaram a 100% (SALES JÚNIOR; MENEZES, 2001).

Figura 2 - Distribuição de *Acidovorax citrulli* no território brasileiro



Fonte: Adaptado de Souza, Mariano e Conceição (2016)

EVOLUÇÃO TAXONÔMICA E DIVERSIDADE GENÉTICA DE *Acidovorax citrulli*

Acidovorax citrulli foi relatada oficialmente pela primeira vez em 1978 causando doença em melancieira, sendo na época denominada de *Pseudomonas pseudoalcaligenes* subsp. *citrulli* Schaad et al. (SCHAAD et al., 1978). No entanto, 13 anos antes, essa mesma bactéria, ainda não classificada, havia sido isolada de plântulas com sintomas característicos da mancha aquosa (WEBB; GOTH, 1965). Desde então, sua nomenclatura vem sofrendo algumas mudanças. Em 1992 foi reclassificada como *Pseudomonas avenae* subsp.

citrulli (Schaad et al.) Hu et al., até que em 1992 foi novamente renomeada, dessa vez com o nome de *Acidovorax avenae* subsp. *citrulli* (Schaad et al.) Willems et al. (WILLEMS et al., 1992).

No entanto, em 2008 com base em análises moleculares, através de ensaios de hibridação DNA/DNA, análise de sequências da região 16s do rDNA, espaço interno transcrito (ITS) da região 16S e 23S do rDNA, análises de polimorfismo de comprimento de fragmentos amplificados (AFLP) e ensaios fenotípicos, passou a ser

denominada *A. citrulli* (Schaad *et al.*) Schaad *et al.* (SCHAAD *et al.*, 2008).

A espécie *A. citrulli* pertence ao Domínio Bactéria, Filo Proteobacteria, Classe Betaproteobacteria, Ordem Burkholderiales, Família Comamonadaceae, Gênero *Acidovorax*. Assim como a maioria das bactérias fitopatogênicas *A. citrulli* é Gram negativa, na forma de bastonete, aeróbica, móvel por um flagelo polar. Cresce bem em meio ágar nutritivo-extrato de levedura-dextrose (NYDA), com colônias brancas ou cremes, visíveis após 48 h, variando de 0,7 a 1,0 mm; não é fluorescente em meio King B; reage positivamente para os testes de lipase, oxidase, catalase e urease e não hidrolisa a arginina; cresce bem a temperatura de 41°C, mas não a 4°C e tem crescimento ótimo a 35°C (SCHAAD *et al.*, 1978). Os isolados de *A. citrulli* geralmente induzem reação de hipersensibilidade em folhas de fumo (*Nicotiana tabacum* L.) 24 h após a inoculação (SOMODI *et al.*, 1991).

A bactéria pode ser identificada utilizando-se: perfil de ácidos graxos - FAME (HODGE *et al.*, 1995; SOMODI *et al.*, 1991), sistema Biolog GEN III MicroPlate™ com a base de dados MicroLog (ISAKEIT *et al.*, 1997) e reação em cadeia da polimerase – PCR, com os primers específicos WFB1/WFB2 e SEQID4m/SEQID5 (SCHAAD; SONG; HATZILOUKAS, 2000; WALCOTT; GITAITIS, 2000).

Testes de agressividade, bioquímicos e moleculares apontaram diversidade genética na população de *A. citrulli* (BURDMAN *et al.*, 2005; BURDMAN; WALCOTT, 2012; O'BRIEN; MARTIN, 1999; SOMODI *et*

al., 1991; WALCOTT *et al.*, 2004; YAN *et al.*, 2013). Com base na diversidade da população, Walcott e Gitaitis (2000) e Walcott *et al.* (2004) dividiram os isolados de *A. citrulli* em dois grupos: O grupo I, corresponde aos isolados provenientes de cucurbitáceas diferentes de melancia, cujo isolado tipo da espécie pertence a esse grupo (ATCC29625), sendo considerados moderadamente agressivos ao meloeiro cantaloupe, aboboreira (*Cucurbita* spp.) e abobrinha (*Cucurbita pepo* L.); já o Grupo II, é composto por isolados oriundos de melancia, cuja agressividade é bem maior para essa cultura do que para os outros membros da família Cucurbitácea. Em Israel, Burdman *et al.* (2005) também dividiram uma população de isolados de *A. citrulli* em dois grupos distintos (clados), o primeiro estava associado a melancia e o segundo a outras cucurbitáceas. Contudo, Eckshtain-Levi *et al.* (2014) estabeleceram o grupo III, composto por isolados moderadamente agressivos a melancia e a outras cucurbitáceas, em contraste aos grupos I e II no paradigma da agressividade para melancia proposto por Walcott *et al.* (2004). Em geral, há alta variabilidade da agressividade dos isolados dentro dos grupos (ECKSHTAIN-LEVI *et al.*, 2014). No Brasil, a caracterização de trinta e quatro isolados de *A. citrulli* oriundos de meloeiro da região Nordeste quanto à agressividade a frutos de meloeiro, utilização de substratos e perfil molecular, indicou baixa diversidade da população. Os isolados formaram um único grupo, correspondendo ao Grupo I previamente descrito para *A. citrulli* nos Estados Unidos (SILVA *et al.*, 2016).

MECANISMOS DE PATOGÊNESE

O sequenciamento de genomas de *A. citrulli* tem fornecido uma grande

contribuição para a investigação de aspectos básicos da interação da bactéria

com suas plantas hospedeiras. No GenBank constam sequências do genoma de 10 isolados de *A. citrulli*. O genoma compreende um único cromossomo circular de tamanho variando de 4,6 a 5,3 Mb. Como exemplos, o genoma do isolado A.AAC00-1 (grupo II) é de cerca de 5,3 Mb, contendo 4980 genes (BURDMAN; WALCOTT, 2012), enquanto o do isolado pslb65 (grupo I) é de 4,9 Mb contendo 4435 genes (WANG et al., 2015).

Com relação aos mecanismos de patogênese de *A. citrulli* envolvidos no processo de infecção em cucurbitáceas, os estudos mostraram que essa bactéria possui determinantes importantes da patogenicidade e virulência, que incluem sistemas de secreção tipo II (T2SS) (JOHNSON, 2010), tipo III (T3SS) (JOHNSON et al., 2011) e tipo VI (T6SS) (TIAN et al., 2015); pili tipo IV (T4P); flagelo polar (BAHAR; LEVI; BURDMAN, 2011); e *quorum sensing* (QS) (WANG et al., 2016). No entanto, outros mecanismos devem estar associados à patogenicidade de *A. citrulli* e serão elucidados no futuro.

O sistema de secreção T2SS é responsável pela translocação de várias proteínas relacionadas à patogênese do citoplasma bacteriano para o ambiente extracelular (DOUZI; FILLOUX; VOULHOUX, 2012). As proteínas T2SS incluem toxinas e enzimas hidrolíticas, como lipases, celulasas, pectato liases e proteases. A presença do sistema T2SS foi comprovada em *A. citrulli* (AAC00-1) pela utilização de um mutante deficiente na síntese dos genes *gspG1/G2* (pseudopilina) que resultou na perda da capacidade de secretar endoglucanase; redução significativa na capacidade de colonizar as sementes de melancia 96 h após o plantio e os cotilédones de plântulas; além de afetar a transmissão da bactéria de sementes para plântulas, sugerindo que as enzimas T2

podem ser fatores de virulência (JOHNSON, 2010).

O sistema de secreção T3SS tem a função de desencadear doenças ou promover reação de hipersensibilidade (HR) em plantas suscetíveis e resistentes, respectivamente (BÜTTNER; BONAS, 2002), e também é utilizado pela bactéria para secretar proteínas efetoras diretamente na célula hospedeira (BLOCK et al., 2008; JIANG et al., 2013; MANSFIELD, 2009; NOMURA et al., 2011; VAN ENGELENBURG; PALMER, 2010; XIN et al., 2016). O grupo de genes *hrp* é dividido em duas classes. A classe I é representada por *Erwinia amylovora* (Burrill) Winslow et al. e *Pseudomonas syringae* Van Hall, e a classe II por *Ralstonia solanacearum* (Smith) Yabuuchi et al. e espécies de *Xanthomonas* (BÜTTNER; BONAS, 2002). O sequenciamento do genoma do isolado AAC00-1 de *A. citrulli* do grupo II de Walcott (mais agressivo a melancia) mostrou que o grupo *hrp* de *A. citrulli* pertence à classe II. A geração e caracterização de mutantes *hrp* dos grupos I e II de *A. citrulli* revelaram que o sistema funcional Hrp-T3 é requerido por ambos para patogenicidade em cucurbitáceas e habilidade de induzir HR em plantas de fumo e tomateiro (*Solanum lycopersicum* L.) (BAHAR; BURDMAN, 2010; JOHNSON et al., 2011).

O sistema de secreção T6SS aumenta a adaptabilidade das bactérias às condições ambientais (WEBER et al., 2009), media a patogenicidade (SUAREZ et al., 2008) e afeta outras funções bacterianas, incluindo a formação de biofilme (ASCHTGEN et al., 2010) e modulação da sensibilidade vascular (WEBER et al., 2009). Esse sistema tem papel importante na transmissão de *A. citrulli* da semente para plântulas de meloeiro (TIAN et al., 2015).

Pili tipo IV (T4P) são apêndices encontrados na superfície de uma ampla gama de bactérias. Eles constituem um dispositivo eficiente para um tipo particular de motilidade de superfície independente do flagelo, chamado motilidade *twitching* (de contração), e estão envolvidos em várias outras atividades bacterianas, incluindo aderência, colonização e formação de biofilme, absorção de material genético e virulência (CRAIG; PIQUE; TAINER, 2004; NUDLEMAN; KAISER, 2004). O T4P foi relacionado em *A. citrulli* com motilidade *twitching*, formação de biofilme, colonização e disseminação nos vasos do xilema (BAHAR; KRITZMAN; BURDMAN, 2009; BAHAR; BURDMAN, 2010)

Os flagelos polares são encontrados na superfície de muitas bactérias, onde mediam a motilidade e estão envolvidos em vários processos, tais como adesão e colonização de superfícies bióticas e abióticas e virulência em hospedeiros animais e vegetais (MACNAB, 2003; MOENS; VANDERLEYDEN, 1996). Parece que a principal contribuição do flagelo polar para a virulência de *A. citrulli* é na motilidade *swimming* (de natação). Um mutante de *A. citrulli* M6 deficiente para o gene *fliR*, que codifica uma proteína flagelar envolvida na secreção da

flagelina, apresentou reduzida virulência em ensaio de transmissão por sementes, enquanto um mutante *fliC* negativo, codificador da flavina, confirmou o flagelo polar como fator de virulência de *A. citrulli*. O mutante teve a virulência reduzida em relação ao selvagem em ensaios de transmissão por sementes e inoculações em ramos (reduziu a colonização dos vasos do xilema em plântulas de meloeiro) e folhas (interferiu na pré e pós penetração nos tecidos) (BAHAR; LEVI; BURDMAN, 2011).

O quorum sensing (QS) é uma forma de comunicação dependente da densidade celular usada por bactérias para coordenar a expressão de vários genes e seu comportamento (BASSLER, 2002). QS em bactérias fitopatogênicas tem sido relacionado à produção de polissacarídeos extracelulares, enzimas degradativas, antibióticos e sideróforos, T3SS, motilidade, formação de biofilme e sobrevivência epifítica (BURDMAN; WALCOTT, 2012). A importância do QS foi confirmada na patogenicidade de *A. citrulli* em frutos de melanciaira (CHEN *et al.*, 2009) e frutos e plântulas de meloeiro, na motilidade *swimming* (FAN *et al.*, 2011) e na regulação de genes envolvidos na transmissão da bactéria da semente para a plântula (JOHNSON; WALCOTT, 2013).

SINTOMATOLOGIA DA MANCHA AQUOSA

Os sintomas da mancha aquosa podem ocorrer em qualquer fase da cultura, e geralmente, são bastante similares em melanciaira e meloeiro.

Em melanciaira (Figura 3), plântulas apresentam lesões necróticas na região do hipocótilo, que podem resultar no *damping-off* ou colapso (HOPKINS; CUCUZZA; WATERWON, 1996). Nas folhas cotiledonares, os sintomas iniciais são

manchas encharcadas na face abaxial, que evoluem para a face adaxial e se tornam necróticas, muitas vezes com halo clorótico, podendo se estender ao longo da nervura central (HOPKINS; TOMPSON, 2002a; WIEBE; HOPKINS; WALCOTT, 2004).

Em plantas adultas, fase em que a melanciaira apresenta maior resistência a bactéria, os sintomas nas folhas são mais discretos (CARVALHO *et al.*, 2013),

muitas vezes semelhantes a outros sintomas causados por patógenos da parte aérea. Geralmente as lesões são pequenas, encharcadas, angulares e de coloração marrom escura (WIEBE; HOPKINS; WALCOTT, 2004), com ou sem halo (HOPKINS; CUCUZZA; WATERWON, 1996), podendo se espalhar por toda nervura central; nos ramos as manchas são de aspecto oleoso (encharcadas), que evoluem e se tornam necróticas (WECHTER *et al.*, 2011; WIEBE; HOPKINS; WALCOTT, 2004).

Nos frutos, os sintomas iniciais são pequenas manchas encharcadas de margens irregulares com menos de 1 cm de diâmetro (LATIN; HOPKINS, 1995), que evoluem e se tornam necróticas, progredindo rapidamente pela superfície

do fruto (ISAKEIT, 1999). Quando a doença se encontra em estágio avançado pode ser observada uma exsudação bacteriana (WIEBE; HOPKINS; WALCOTT, 2004) e as lesões podem ou não conter rachaduras, que servem de porta de entrada para patógenos secundários causadores de podridões em frutos (HOPKINS; THOMPSON, 2002a). No interior do fruto, a bactéria coloniza a polpa, e contamina a semente externa e internamente através do hilo, o que dificulta sua erradicação (ISAKEIT, 1999). A polpa do fruto já pode estar bastante comprometida, apresentando podridão, mesmo quando a lesão externa mede apenas 0,5 cm a 2,0 cm de diâmetro (O'BRIEN; MARTIN, 1999; WALCOTT, 2005).

Figura 3 - Sintomas da mancha aquosa em melanciaira: plântula (A), planta (B), ramos (C), casca (D) e polpa (E)



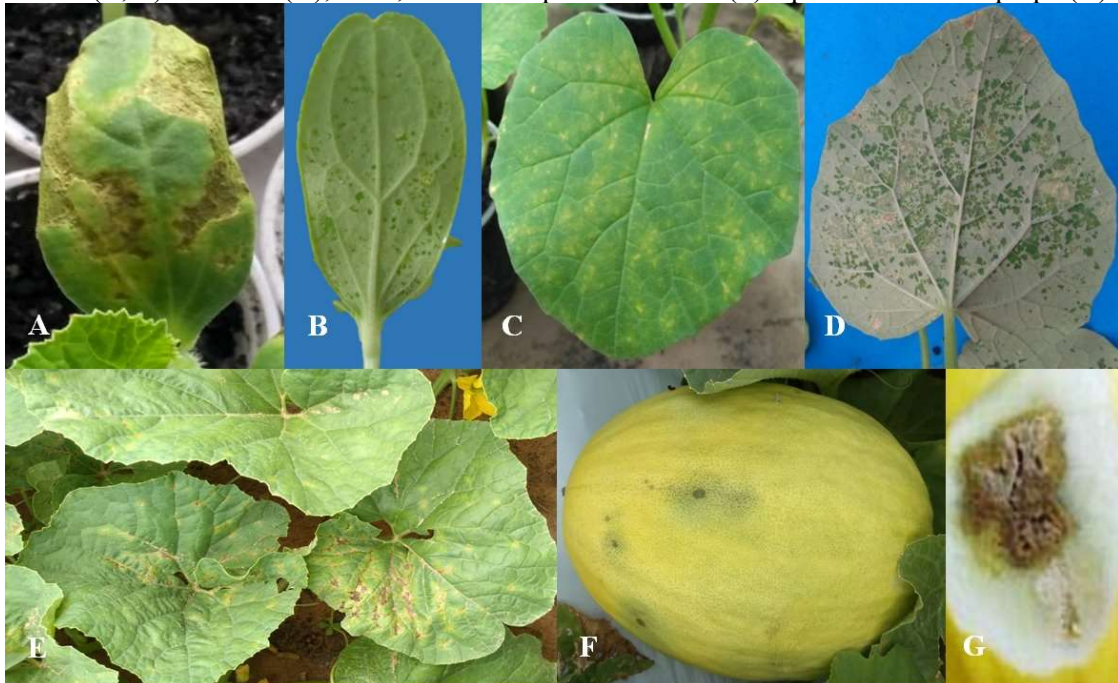
Fonte: EPP0 (2017)

Foto/crédito: EPP0 (2017)

Em meloeiro (Figura 4), as lesões iniciam-se como manchas oleosas, tornando-se necróticas, tanto em folhas cotiledonares quanto em folhas verdadeiras. Nos frutos, as lesões permanecem aquosas por longo período, se tornam necróticas, e internamente observa-se uma podridão seca na polpa (OLIVEIRA *et al.*, 2006; WECHTER *et al.*, 2011). No entanto, algumas cultivares de meloeiro podem apresentar

rachaduras em frutos, como observado no grupo botânico cantaloupensis (WECHTER *et al.*, 2011), sintoma que é comum em frutos de melancia infectados com *A. citrulli*. Após a colheita, as lesões superficiais não aumentam drasticamente nos frutos de melancia (RUSHING; COOK; KEINATH, 1997) e meloeiro (MARIANO; SILVEIRA *et al.*, 2004).

Figura 4 - Sintomas da mancha aquosa em meloeiro: plântula, lesões nas folhas cotiledonares - face adaxial (A) e abaxial (B); planta, lesões cloróticas, aquosas e necróticas nas folhas - face adaxial (C, E) e abaxial (D); fruto, manchas aquosas na casca (F) e podridão seca na polpa (G).



Foto/crédito: E. F. Assunção

ECOLOGIA DE *ACIDOVORAX CITRULLI* E EPIDEMIOLOGIA DA MANCHA AQUOSA

Em meloeiro e melancia, os sintomas da bacteriose são observados em folhas e frutos, já em outras cucurbitáceas hospedeiras, como o pepineiro (*Cucumis sativus* L.) e aboboreira (*Cucurbita maxima* Duch.), os sintomas são apenas foliares (EPPO, 2010). Em estação de quarentena em Israel, a bactéria foi detectada em plântulas de tomateiro e berinjela

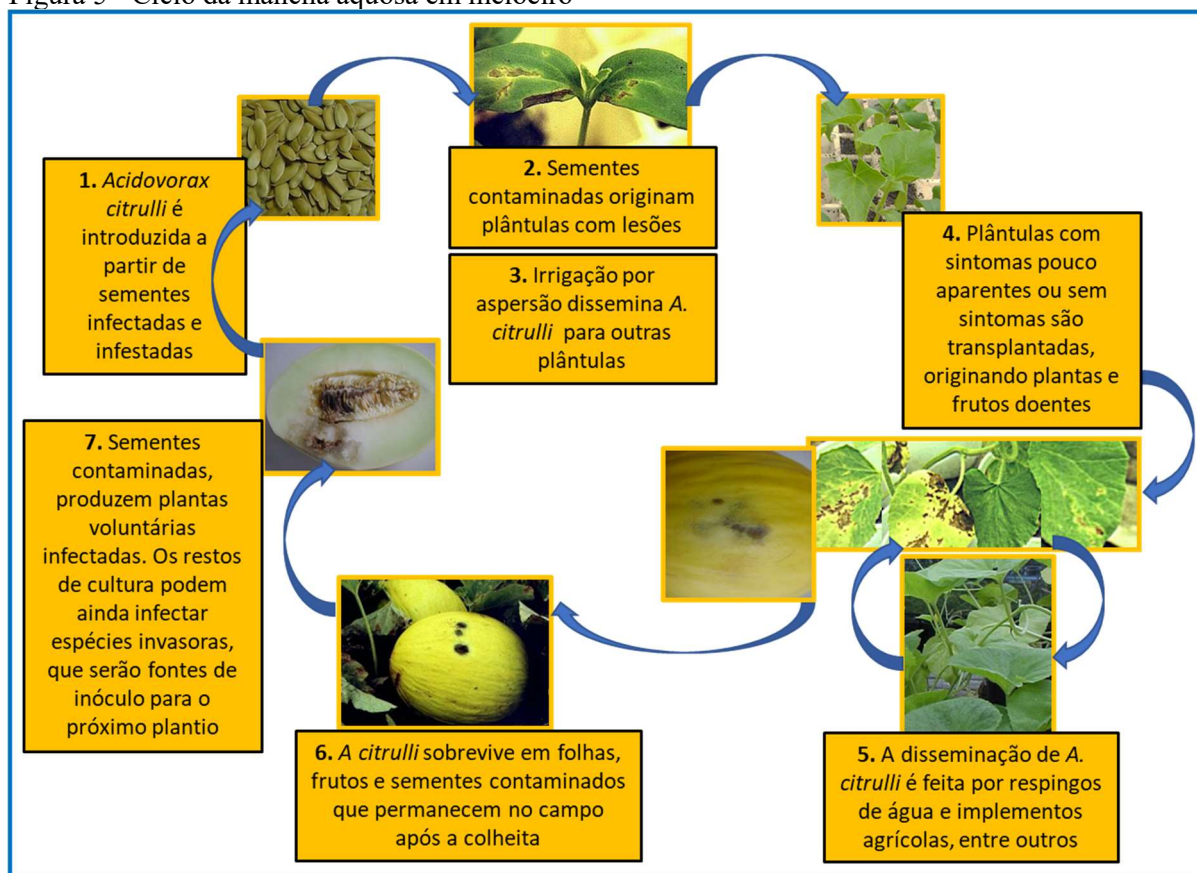
(*Solanum melongena* L.) provenientes de sementes importadas dos Estados Unidos (ASSOULINE *et al.*, 1997), porém não são conhecidas infecções naturais dessas culturas. Hopkins e Thompson (2002b) observaram transmissão do patógeno em sementes obtidas de frutos inoculados, mas sem sintomas, de abóbora pepino (*Cucumis sativus* L.) e abobrinha (*Cucurbita pepo* L.).

No Brasil, a partir de inoculações artificiais de *A. citrulli*, sintomas foram observados em folhas de chuchuzeiro (*Sechium edule* L.) (ROBBS *et al.*, 1991), maxixeiro (*Cucumis anguria* L.), aboboreira e pimentão (*Capsicum annuum* L.) e frutos de abóbora, abobrinha, berinjela, mamão (*Carica papaya* L.), maxixe (*Cumumis*

anguria L.), pepino, pimentão e tomate (NASCIMENTO *et al.*, 2004)

Para um eficaz manejo da mancha aquosa é importante conhecer o ciclo da doença (Figura 5). Só assim, diferentes estratégias de controle podem ser utilizadas para minimizar as perdas.

Figura 5 - Ciclo da mancha aquosa em meloeiro



Fonte: Adaptado de Mariano *et al.* (2001)

Em sementes de meloeiro e melanciaira, *A. citrulli* sobrevive eficazmente por períodos maiores que 30 anos, localizada no endosperma/embrião, o que dificulta a erradicação (DUTTA *et al.*, 2016). A bactéria também sobrevive em tecidos de folhas e frutos de meloeiro incorporados ao solo nas profundidades de 0,5 e 10 cm por 21 dias, e a 15 cm por 14 dias. No solo, na ausência de uma planta hospedeira, a bactéria sobrevive

menos de uma semana (ALVES *et al.*, 2018).

A sobrevivência de *A. citrulli* em condições de campo ocorre tanto em plantas voluntárias (plantas provenientes de sementes de frutos infectados deixados no campo, de um cultivo para outro), como também em hospedeiras alternativas como as cucurbitáceas nativas cabaça (*Lagenaria vulgaris* Ser.) (VIANA *et al.*, 2000), melão-de-são-

caetano (*Momordica charantia* L.), bucha (*Luffa cylindrica* Roem.) (SANTOS; VIANA *et al.*, 2000) e melão-pepino (*Cucumis melo* var. *cantalupensis* Naud.) (OLIVEIRA; SALES JÚNIOR; MARIANO, 2003). As plantas invasoras *Cucumis myriocarpus* L. e *Citrullus lanatus* (Thunb.) Mansf. var. *citroides* (Bailey) Mansf. também foram assinaladas na Austrália e no Texas, respectivamente, como hospedeiras da bactéria (ISAKEIT, 1999; O'BRIEN; MARTIN, 1999).

Através de sementes contaminadas, infestadas ou infectadas (O'BRIEN; MARTIN, 1999; OLIVEIRA; SALES JÚNIOR; MARIANO, 2001) e do transplântio de mudas de cucurbitáceas infectadas, a disseminação do inóculo alcança longas distâncias (HOPKINS; CUCUZZA; WATERWON, 1996). No entanto, a semente é considerada a principal fonte de inóculo primário para epidemias da mancha aquosa (BURDMAN; WALCOTT, 2012). Após a germinação da semente contaminada, em condições de umidade e temperatura favoráveis, a bactéria é facilmente disseminada entre as plântulas por respingos de água (aerossol), os quais são responsáveis por significativa proporção de mudas infectadas (HOPKINS; THOMPSON; ELMSTROM, 1993). A partir de uma única semente contaminada em um lote, pode ocorrer a transmissão da doença em níveis variando de 16,7 a 100% (DUTTA *et al.*, 2012b). Populações epifíticas de *A. citrulli* em plântulas assintomáticas também podem iniciar surtos epidêmicos da doença em condições de campo favoráveis. Com o crescimento das plantas no campo, ocorre a disseminação do patógeno para novas folhas e plantas vizinhas, principalmente através de respingos de água de chuva e de irrigação (SANTOS; VIANA, 2000), sendo a umidade relativa elevada e alta temperatura condições favoráveis ao

desenvolvimento da doença (WALCOTT, 2005).

Lesões foliares e populações epifíticas contribuem para o desenvolvimento da mancha aquosa em frutos, além de servirem como reservatórios de *A. citrulli* (BURDMAN; WALCOTT, 2012; SILVA NETO *et al.*, 2006), e as sementes contaminadas, oriundas de frutos infectados abandonados no solo resultam em plantas voluntárias infectadas, servindo como mais uma fonte de inóculo primário para plantios futuros (LATIN, 1997). Os frutos de melancia servem como fonte de infecção limitada, por contato, na pós-colheita (RUSHING; COOK; KEINATH, 1997) e sementes de frutos sintomáticos e assintomáticos podem originar plântulas com sintomas típicos da doença, com transmissão de *A. citrulli* de até 35,3 e 8,7%, respectivamente (CARVALHO *et al.*, 2013).

A bactéria *A. citrulli* penetra nas folhas através dos estômatos e ferimentos (BAHAR; KRITZMAN; BURDMAN, 2009; O'BRIEN; MARTIN, 1999) e permanece nos espaços intercelulares dos tecidos infectados, existindo evidências de infecção sistêmica em plântulas (BAHAR; KRITZMAN; BURDMAN, 2009). Nos frutos, a penetração ocorre via estômatos e lenticelas, sendo os frutos verdes mais susceptíveis à invasão por *A. citrulli* do que os maduros, por causa da deposição de ceras na superfície dos frutos maduros, dificultando a penetração da bactéria (FRANKLE; HOPKINS; STALL, 1993; SILVA NETO *et al.*, 2006). Contudo, os sintomas só aparecem quando os frutos estão próximos à maturidade de colheita (WALCOTT, 2005). Uma vez formada a camada de cera, frutos maduros só podem ser invadidos por *A. citrulli* por ferimentos (ARAÚJO; MARIANO; MICHEREFF, 2005; SOMODI *et al.*, 1991). Em frutos infectados a bactéria penetra nas sementes pelo pericarpo do

ovário, resultando na contaminação superficial do tegumento e camadas do perisperma-endosperma, e quando a invasão ocorre através do pistilo, há deposição no embrião (DUTTA *et al.*, 2012a). *A. citrulli* também pode penetrar através das flores e infectar frutos e sementes (CARVALHO *et al.*, 2013; WALCOTT; GITAITIS; CASTRO, 2003).

Períodos com temperaturas elevadas e dias ensolarados com chuvas,

que aumentam a umidade relativa, são condições ambientais que favorecem o desenvolvimento da infecção e a disseminação da bactéria em folhas e frutos (HOPKINS *et al.*, 1992). Uma infecção bem-sucedida ocorre em um período de 30 minutos de molhamento foliar à temperatura de 26°C (LATIN, 1997). A infecção em frutos também é influenciada pela temperatura e umidade (SILVEIRA *et al.*, 2004).

MANEJO DA MANCHA AQUOSA

A resistência de plantas hospedeiras pode ser considerada a forma mais eficiente de manejo para doenças causadas por bactérias fitopatogênicas (MUNDT, 2014). Várias seleções já foram realizadas em meloeiro (BAHAR; KRITZMAN; BURDMAN, 2009; BUSO *et al.*, 2004; WECHTER *et al.*, 2011), melancia (CARVALHO *et al.*, 2013; HOPKINS; THOMPSON, 2002a; MA; WEHNER, 2015) e outras cucurbitáceas em busca de fontes de resistência à mancha aquosa. Entretanto, os resultados indicam que a resistência genética a esta fitobacteriose é complexa, principalmente devido à forte influência ambiental, baixa herdabilidade e significativa interação genótipo-ambiente. O mapeamento de quantitative trait loci (QTLs) em *Citrullus amarus* Schrad. mostrou que seis QTLs estão associados a resistência à doença (BRANHAM *et al.*, 2019).

Apesar das evidências da existência de fonte de resistência à mancha aquosa, nenhum material comercial está disponível. Desta forma, o manejo bem-sucedido da mancha aquosa só será obtido pelo uso de um conjunto de medidas, incluindo a utilização de sementes e mudas saudáveis, práticas culturais adequadas e bactericidas.

A exclusão de *A. citrulli* pela utilização de sementes livres do patógeno é

a estratégia mais importante para o manejo da mancha aquosa, uma vez que a semente é a principal fonte de inóculo para disseminação da doença em áreas livres. Assim, no Rio Grande do Norte, acredita-se que a mancha aquosa tenha sido introduzida inadvertidamente através da importação de sementes contaminadas (ASSIS *et al.*, 1999). As sementes devem ser produzidas em regiões de países sem histórico de mancha aquosa e de clima frio e seco, fazendo rotações de 3 a 5 anos com culturas que não pertençam à família das cucurbitáceas (WALCOTT, 2005). Para garantir que as sementes estejam livres da bactéria são realizados testes de sanidade, que incluem o plantio de 10.000-30.000 sementes por lote, com a observação do aparecimento dos sintomas em plântulas crescidas em condições favoráveis a doença, e também testes laboratoriais para isolamento de *A. citrulli* a partir de plântulas sintomáticas e assintomáticas. A tolerância para presença de sementes contaminadas é zero, sendo o lote de sementes descartado se a bactéria for detectada (WALCOTT, 2005).

Alguns tratamentos químicos e físicos de sementes podem ser realizados, e embora nenhum consiga erradicar *A. citrulli* totalmente, reduzem significativamente a transmissão da mancha aquosa para as plântulas (BURDMAN; WALCOTT,

2012). São recomendados: estreptomicina por 16 horas (1,0 mg/ml) (SOWELL; SCHAAD, 1979); ácido clorídrico 1,8% por 5 minutos; hipoclorito de sódio 0,5% por 20 minutos (RANE; LATIN, 1992); ácido láctico 2% por 20 minutos; imersão em água quente a 52°C por 10 minutos (SANTOS; VIANA, 2000); acibenzolar-S-metil (Bion) 0,01% por 20 minutos; sulfato de estreptomicina 0,1% por 30 minutos; sulfato de estreptomicina 0,1% + solução salina 1,5% por 30 minutos (MORAES; MEDEIROS; MARIANO, 2002); sulfato de estreptomicina 0,1%, kasugamicina 0,1%, oxiclureto de cobre 0,5% e Bion 0,01%, isoladamente ou em mistura por 30 minutos (SILVA NETO *et al.*, 2003); e ácido peroxiacético 1.600 µg/ml por 30 minutos, seguindo-se secagem com baixa umidade a 40°C por 24 horas (HOPKINS; CUCUZZA; WATTERSON, 2003).

Algumas pesquisas têm sido desenvolvidas utilizando agentes de biocontrole, com resultados promissores na diminuição da concentração de inóculo de *A. citrulli* nas sementes de meloeiro. Santos *et al.* (2006) obtiveram controle da mancha aquosa através do tratamento de sementes com líquidos fermentados com ou sem presença das células de *Bacillus subtilis* Cohn (R14), *B. megaterium* de Bary pv. *cerealis* Hosford (RAB7), *B. pumilis* Meyer e Gottheil (C116) e *Bacillus* sp. (MEN19), sendo os melhores resultados obtidos com RAB7 que proporcionou redução da incidência (89,1%) e do índice de doença (92,7%). As bactérias endofíticas ENM5 (*Bacillus* Cohn sp.), ENM9 (*B. cereus* Frankland e Frankland), ENM13 (*Bacillus* sp.), ENM16 (*B. cereus*), ENM32 (*B. subtilis*) e ENM43 (*Bacillus* sp.) também reduziram a severidade da doença através do tratamento de sementes inoculadas com *A. citrulli* (OLIVEIRA *et al.*, 2006). Dentre 50 isolados de bactérias endofíticas e epifíticas obtidas de meloeiro e outras culturas, o isolado RAB9 (*Bacillus* sp.) foi selecionado como eficiente no controle da mancha aquosa pela bacterização de

sementes infectadas (MEDEIROS *et al.*, 2009). O tratamento das sementes com extrato metabólico da levedura *Pichia anomala* (Hansen) Kurtzman diminuiu a incidência da doença em plântulas, e a sua eficácia não diferiu significativamente dos tratamentos químicos com sulfato de estreptomicina (0,1% p/v) e ácido hidrocloreídrico (2% v/v) (WANG *et al.*, 2009). As leveduras *Rhodotorula aurantiaca* (Saito) Lodder (LMA1) e *P. anomala* (CC-2) aplicada às sementes por imersão reduziram o índice de doença e área abaixo da curva de progresso da doença em até 34,3 e 45,5%, respectivamente (MELO *et al.*, 2015).

O controle da mancha aquosa também precisa ser realizado durante a produção de mudas, com o objetivo de diminuir a disseminação da doença entre as plântulas e o transplântio de mudas sintomáticas e assintomáticas. Algumas medidas podem ser tomadas, tais como: utilizar bandejas esterilizadas; plantar sementes provenientes de lotes diferentes em estufas distintas; utilizar barreiras plásticas de 60 cm de altura entre as bandejas; diminuir o contato físico entre as plântulas; realizar a rega por aspersão ao meio dia (WALCOTT, 2005); manter temperatura e umidade em níveis baixos (DIAS *et al.*, 1998); realizar inspeções visuais das plântulas para detecção de sintomas da doença (WALCOTT, 2005); erradicar plântulas com sintomas (DIAS *et al.*, 1998). Mudas produzidas em estufas onde a mancha aquosa foi detectada devem ser descartadas, uma vez que *A. citrulli* sobrevive de forma epifítica em plântulas assintomáticas. As estufas devem ser desinfestadas completamente e esvaziadas por pelo menos duas ou três semanas antes do novo plantio (WALCOTT, 2005). Dentre os antagonistas testados para o tratamento de plântulas, a bactéria *Paenibacillus lentimorbus* Dutky (MEN2), aplicada via pulverização, reduziu a incidência (77%) e severidade da doença (81%) nas plântulas (MEDEIROS *et al.*, 2009). Com resultados

similares ao indutor de resistência acibenzolar-S-metil, as leveduras *P. anomala* CC-2 e *R. aurantiaca* LMA1 reduziram a severidade da mancha aquosa (MELO *et al.*, 2015). Essas leveduras pulverizadas nas plântulas e combinadas com silicato de cálcio incorporado ao substrato (1,41 g Si/Kg) ou silicato de potássio (17mM Si) pulverizado, também reduziram a doença, embora sem efeito aditivo ou sinérgico (CONCEIÇÃO *et al.*, 2014).

Em cultivos estabelecidos, as medidas de manejo para evitar a doença consistem na proteção das plantas através de aplicações quinzenais ou semanais com fungicidas cúpricos, tais como hidróxido de cobre, hidroxissulfato de cobre ou oxiclóreto de cobre, iniciando-se na floração, ou antes, e se prolongando até a maturação dos frutos (WALCOTT, 2005). São indicadas também quatro aplicações com intervalos semanais de acibenzolar-S-metil (SALES JÚNIOR *et al.*, 2007). Além disso, medidas culturais

devem ser utilizadas, tais como: erradicar plantas com sintomas de mancha aquosa (DIAS *et al.*, 1998); destruir restos de culturas; diminuir a movimentação de pessoas ou implementos no campo, quando as plantas estiverem molhadas; evitar plantio em áreas úmidas ou em períodos de muitas chuvas; fazer rotação de culturas por pelo menos três anos com plantas não hospedeiras (VIANA *et al.*, 2000); incorporar silicato de cálcio ao solo (FERREIRA *et al.*, 2015) e eliminar cucurbitáceas silvestres (SANTOS; VIANA, 2000; VIANA *et al.*, 2000).

Novas epidemias da mancha aquosa ainda vêm sendo assinaladas, o que torna a doença de grande impacto econômico mundial, com riscos elevados para cucurbitáceas, principalmente meloeiro e melanciaira. No entanto, o estabelecimento de algumas estratégias eficientes para o manejo da doença tem possibilitado a redução das perdas em plantios de diversas partes do mundo.

REFERÊNCIAS

ALVES, A. O.; XAVIER, A. S.; CONCEIÇÃO, C. S.; MARIANO, R. L. R.; SOUZA, E. B. Survival of *Acidovorax citrulli* in infected melon tissues and in different edafoclimatic conditions. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Cruz das Almas, v. 40, n. 5, p. 1-10, 2018.

ARAÚJO, D. V.; MARIANO, R. L. R.; MICHEREFF, S. J. Métodos de inoculação de *Acidovorax avenae* subsp. *citrulli* em melão. **Summa Phytopathologica**, Botucatu, v. 31, n. 1, p. 69-73, 2005.

ASCHTGEN, M.S.; GAVIOLI, M.; DESSEN, A.; LLOUBÈS, R.; CASCALES, E. The SciZ protein anchors the enteroaggregative *Escherichia coli* TypeVI secretion system to the cell wall. **Molecular Microbiology**, Salem, v. 75, n. 4, p. 886-899, 2010.

ASSIS, S. M. P.; MARIANO, R. L. R.; SILVA-HANLIN, D. M. W.; DUARTE, V. Mancha aquosa do melão causada por *Acidovorax avenae* subsp. *citrulli* no estado do Rio Grande do Norte. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v. 24, n. 2, p. 191, 1999.

- ASSOULINE, I.; MILSHTEIN, H.; MIZRAHI, M.; LEVY, E.; BEN-ZE'EV, I. S. *Acidovorax avenae* subsp. *citrulli* transmitted by solanaceous seeds. **Phytoparasitica**, Bet Dagan, v. 25, n. 2, p. 117-118, 1997.
- ATHAYDE SOBRINHO, C.; NORONHA, M. A.; BELMINO, C. S. **Ocorrência da mancha-aquosa da melancia no estado do Piauí**. Teresina: Embrapa Meio-Norte, 2007. 3 p. (Comunicado técnico, 200).
- BAHAR, O.; BURDMAN, S. Bacterial fruit blotch: a threat to the cucurbit industry. **Israel Journal of Plant Sciences**, Jerusalem, v. 58, n. 1, p. 19-31, 2010.
- BAHAR, O.; KRITZMAN, G.; BURDMAN, S. Bacterial fruit blotch of melon: screens for disease tolerance and role of seed transmission in pathogenicity. **European Journal of Plant Pathology**, Dordrecht, v. 123, n. 2, p. 71-83, 2009.
- BAHAR, O.; LEVI, N.; BURDMAN, S. The cucurbit pathogenic bacterium *Acidovorax citrulli* requires a polar flagellum for full virulence before and after host-tissue penetration. **Molecular Plant-Microbe Interactions**, Saint Paul, v. 24, n. 9, p. 1040-1050, 2011.
- BASSLER, B. L. Small talk: cell-to-cell communication in bacteria. **Cell Press**, New York, v. 109, n. 4, p. 421-424, 2002.
- BLOCK, A.; LI, G.; FU, Z. Q.; ALFANO, J. R. Phytopathogen type III effector weaponry and their plant targets. **Current Opinion in Plant Biology**, London, v.11, n. 4, p. 396-403, 2008.
- BRANHAM, S. E.; LEVI, A.; KATAWCZIK, M. L.; WECHTER, W. P. QTL mapping of resistance to bacterial fruit blotch in *Citrullus amarus*. **Theoretical and Applied Genetics**, Berlin, v. 38, n. 1, p. 1-9, 2019.
- BURDMAN, S.; KOTS, N.; KRITZMAN, G.; KOPELOWITZ, J. Molecular, physiological, and host range characterization of *Acidovorax avenae* subsp. *citrulli* strains from watermelon and melon in Israel. **Plant Disease**, Saint Paul, v. 89, n. 12, 1339-1347, 2005.
- BURDMAN, S.; WALCOTT, R. *Acidovorax citrulli*: generating basic and applied knowledge to tackle a global threat to the curcubit industry. **Molecular Plant Pathology**, Saint Paul, v.13, n. 8, p. 805-815, 2012.
- BUSO, G. S. C; NASS, L. L.; MARQUES, A. S. A.; LOPES, C. A.; BUSO, J. A. **Avaliação de genótipos de melão, visando identificar fontes de resistência a *Acidovorax avenae* subsp. *citrulli***. Brasília: EMBRAPA-SPI, 2004. 12 p. (Comunicado Técnico, 116).
- BÜTTNER, D.; BONAS, U. Getting across-bacterial type III effector proteins on their way to the plant cell. **The Embo Journal**, Oxford, v. 21, n. 20, p. 5313-5322, 2002.

- CARVALHO, F. C. Q.; SANTOS, L. A.; DIAS, R. C. S.; MARIANO, R. L. R.; SOUZA, E. B. Selection of watermelon genotypes for resistance to bacterial fruit blotch. **Euphytica**, Wageningen, v. 190, n. 2, p. 169-180, 2013.
- CHEN, T.; QIAN, G. L.; YANG, X. L.; MA, J. Y.; HU, B. S.; LIU, F. Q. Detection of a quorum sensing signal molecule of *Acidovorax avenae* subsp. *citrulli* and its regulation of pathogenicity. **Chinese Journal of Agricultural Biotechnology**, Pequim, v. 6, n. 1, p. 49-53, 2009.
- CONCEIÇÃO, C. S.; ASSUNÇÃO, E. F.; REZENDE, J. S.; MORAIS, R. F.; SILVA, A. M. F.; GAMA, M. A. S.; SOUZA, E. B. Ocorrência de mancha aquosa em melancia e meloeiro no estado do Piauí. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE FITOPATOLOGIA, 50., 2017, Uberlândia. **Anais [...]**. Brasília: Sociedade Brasileira de Fitopatologia, 2017.
- CONCEIÇÃO, C. S.; FELIX, K. C. S.; MARIANO, R. L. R.; MEDEIROS, E. V.; SOUZA, E. B. Combined effect of yeast and silicon on the control of bacterial fruit blotch in melon. **Scientia Horticulturae**, Amsterdam, v. 174, n. 1, p. 164-170, 2014.
- CRAIG, L.; PIQUE, M. E.; TAINER, J. A. Type IV pilus structure and bacterial pathogenicity. **Nature Reviews Microbiology**, London, v. 2, n. 5, p. 363-378, 2004.
- DIAS, R. C. S.; COSTA, N. D.; CERDAN, C.; SILVA, P. C. G.; QUEIROZ, M. A.; ZUZA, F.; KEITE, L. A. S.; PESSOA, P. F. A. P.; TERAPO, D. A. A cadeia produtiva do melão no Nordeste. In: CASTRO, A. M. G.; LIMA, S. M. V.; GOEDERT, W. J.; FILHO, F.; VASCONCELOS, J. R. P. (ed.). **Cadeias produtivas e sistemas naturais: prospecções tecnológicas**. Brasília: EMBRAPA-SPI, 1998. p. 440-493.
- DOUZI, B.; FILLOUX, A.; VOULHOX, R. On the path to uncover the bacterial type II secretion system. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, London, v. 367, n. 1592, p. 1059-1072, 2012.
- DUTTA, B.; AVCI, U.; HAHN, M. G.; WALCOTT, R. R. Location of *Acidovorax citrulli* in infested watermelon seeds is influenced by the pathway of bacterial invasion. **Phytopathology**, Saint Paul, v. 102, n. 5, p. 461-468, 2012a.
- DUTTA, B.; SCHERM, H.; GITAITIS, R. D.; WALCOTT, R. R. *Acidovorax citrulli* seed inoculum load affects seedling transmission and spread of bacterial fruit blotch of watermelon under greenhouse conditions. **Plant Disease**, Saint Paul, v. 96, n. 5, p. 705-711, 2012b.
- DUTTA, B.; SCHNEIDER, R. W.; ROBERTSON, C. L.; WALCOTT, R. R. Embryo localization enhances the survival of *Acidovorax citrulli* in watermelon seeds. **Phytopathology**, Saint Paul, v. 106, n. 4, p. 330-338, 2016.
- ECKSHAIN-LEVI, N.; MUNITZ, T.; ZIVANOVIC, M.; TRAORE, S. M.; SPROER, C.; ZHAO, B. Y.; WELBAUM, G.; WALCOTT, R.; SIKORSKI, J.; BURDMAN, S.

Comparative analysis of type III secreted effector genes reflects divergence of *Acidovorax citrulli* strains into three distinct lineages. **Phytopathology**, Saint Paul, v. 104, n. 11, p. 1152-1162, 2014.

AND MEDITERRANEAN PLANT PROTECTION ORGANIZATION (EPPO). *Acidovorax citrulli*: bacterial fruit blotch of cucurbits. 2010. Disponível em: http://www.eppo.org/QUARANTINE/Alert_List/bacteria/Acidovorax_citrulli.html. Acesso em: 20 mar. 2019.

EUROPEAN AND MEDITERRANEAN PLANT PROTECTION ORGANIZATION (EPPO). *Acidovorax citrulli* PSDMAC. 2019. Disponível em: <https://gd.eppo.int/taxon/PSDMAC/distribution>. Acesso em: 22 mar. 2019.

EUROPEAN AND MEDITERRANEAN PLANT PROTECTION ORGANIZATION (EPPO). **New data on quarantine pests and pests of the EPPO Alert List**. 2017. Disponível em: <https://gd.eppo.int/reporting/article-6040>. Acesso em: 22 mar. 2019.

FAN, J.; QIAN, G.; CHEN, T.; ZHAO, Y.; LIU, F.; WALCOTT, R. R.; HU, B. The acylhomoserine lactone (AHL)-type quorum sensing system affects growth rate, swimming motility and virulence in *Acidovorax avenae* subsp. *citrulli*. **World Journal of Microbiology and Biotechnology**, Oxford, v. 27, n. 5, p. 1155-1166, 2011.

FERREIRA, H. A.; NACIMENTO, C. W. A.; DATNOFF, L. E.; NUNES, G. H. S.; PRESTON, W.; SOUZA, E. B.; MARIANO, R. L. R. Effects of silicone on resistance to bacterial fruit blotch and growth of melon. **Crop Protection**, Guildford, v. 78, n. 1, p. 277-283, 2015.

FRANKLE, W. G. O.; HOPKINS, D. L.; STALL, R. E. Ingress of watermelon fruit blotch bacterium into fruit. **Plant Disease**, Saint Paul, v. 77, n. 11, p. 1090-1092, 1993.

HODGE, N. C.; BAIRD, S. M.; GITAITIS, R. G.; HOPKINS, D. L.; STALL, R. E. A bacterium related to *Acidovorax facilis* occurs on watermelon seedlings. **Phytopathology**, Saint Paul, v. 85, n. 10, p. 1187, 1995.

HOPKINS, D. L.; CUCUZZA, J. D.; WATTERSON, J. C. Wet seed treatment with peroxyacetic acid for the control of bacterial fruit blotch and other seed borne diseases of watermelon. **Plant Disease**, Saint Paul, v. 87, n. 12, p. 1495-1499, 2003.

HOPKINS, D. L.; CUCUZZA, J. D.; WATERWON, J. C. Wet seed treatments for the control of bacterial fruit blotch of watermelon. **Plant Disease**, Saint Paul, v. 80, n. 5, p. 529-532, 1996.

HOPKINS, D. L.; STALL, R. E.; LATIN, R.; RUSHING, J.; COOK, W. P.; KEINATH, A. P. **Bacterial fruit blotch of watermelon**. Florida: American Sunmelon, 1992. 4 p. (Bulletin).

HOPKINS, D. L.; THOMPSON, C. M. Evaluation of *Citrullus* sp. germ plasm for resistance to *Acidovorax avenae* subsp. *citrulli*. **Plant Disease**, Saint Paul, v. 86, n. 1, p. 61-64, 2002a.

HOPKINS, D. L.; THOMPSON, C. M. Seed transmission of *Acidovorax avenae* subsp. *citrulli* in cucurbits. **HortScience**, Alexandria, v. 37, n. 6, p. 924-926, 2002b.

HOPKINS, D. L.; THOMPSON, C. M.; ELMSTROM, G. W. Resistance of watermelon seedlings and fruit to the fruit blotch bacterium. **HortScience**, Alexandria, v. 28, n. 2, p. 122-123, 1993.

ISAKEIT, T. **Bacterial fruit blotch in watermelon**. Texas: Texas AgriLife Extension Service, 1999. Publication L5222. Disponível em: <https://core.ac.uk/download/pdf/4274648.pdf>. Acesso em: 29 mar. 2019.

ISAKEIT, T.; BLACK, M. C.; BARNES, L. W.; JONES, J. B. First report of infection of honeydew with *Acidovorax avenae* subsp. *citrulli*. **Plant Disease**, Saint Paul, v. 81, n. 6, p. 694-700, 1997.

JIANG, S.; YAO, J.; MA, K. W.; ZHOU, H.; SONG, J.; AND HE, S. Y. Bacterial effector activates jasmonate signaling by directly targeting JAZ transcriptional repressors. **PLOS Pathogens**, California, v. 9, n. 10, p. 1003715, 2013.

JOHNSON, K. L. **Elucidation of the host-pathogen interactions that influence seed-to-seedling transmission of *Acidovorax citrulli***. 2010. Tese (Doutorado) - University of Georgia, Athens, 2010.

JOHNSON, K. L.; MINSAVAGE, G. V.; LE, T.; JONES, J. B.; WALCOTT, R. R. Efficacy of nonpathogenic *Acidovorax citrulli* strain as a biocontrol seed treatment for bacterial fruit blotch of cucurbits. **Plant Disease**, Saint Paul, v. 95, n. 6, p. 697-704, 2011.

JOHNSON, K. L.; WALCOTT, R. R. Quorum sensing contributes to seed to seedling transmission of *Acidovorax citrulli* on watermelon. **Journal of Phytopathology**, Berlin, v. 161, n. 7, p. 562-573, 2013.

LATIN, R. X. Survival and spread of *Acidovorax avenae* subsp. *citrulli* in watermelon transplant production facilities. In: HOPKINS, D.; STALL, R. E.; LATIN, R.; RUSHING, J. W.; COOK, W. P.; KEINATH, A. P. **Bacterial fruit blotch of watermelon**. Tampa: Citrus & Vegetable Magazine, 1997. p. 3-4.

LATIN, R. X.; HOPKINS, D. L. Bacterial fruit blotch of watermelon: the hypothetical exam question becomes reality. **Plant Disease**, Saint Paul, v. 79, n. 8, p. 761-765, 1995.

MA, S.; WEHNER, T. C. Flowering stage resistance to bacterial fruit blotch in the watermelon germplasm collection. **Crop Science**, Madison, v. 55, n. 2, p. 727-736, 2015.

MACNAB, R. M. How bacteria assemble flagella. **Annual Review of Microbiology**, Palo Alto, v. 57, n. 1, p. 77-100, 2003.

MANSFIELD, J. W. From bacterial avirulence genes to effector functions via the hrp delivery system: an overview of 25 years of progress in our understanding of plant innate immunity.

Molecular Plant Pathology, Oxford, v. 10, n. 6, p. 721-734, 2009.

MARIANO, R. L.R; SILVEIRA, E.B. Mancha aquosa: importante bacteriose do meloeiro no Brasil. **Anais da Academia Pernambucana de Ciência Agrônômica**, Recife, v. 1, p. 79-88, 2004.

MARIANO, R. L. R.; SILVEIRA, E. B.; ASSIS, S. M. P.; GOMES, A. M. A.; OLIVEIRA, I. S.; NASCIMENTO, A. R. P. Diagnose e manejo de fitobacterioses de importância no nordeste brasileiro. In: MICHEREFF, S. J.; BARROS, R. (ed.). **Proteção de plantas na agricultura sustentável**. Recife: UFRPE, 2001. p. 141-169.

MEDEIROS, F. H. V.; MORAES, I. S. F.; SILVA NETO, E. B.; SILVEIRA, E. B.; MARIANO, R. L. R. Management of melon bacterial blotch by plant beneficial bacteria. **Phytoparasitica**, Bet Dagan, v. 37, n. 5, p. 453-460, 2009.

MELO, E. A.; MARIANO, R. L. R.; LARANJEIRA, D.; SANTOS, L. A.; GUSMÃO, L. O.; SOUZA, E. B. Efficacy of yeast in the biocontrol of bacterial fruit blotch in melon plants. **Tropical Plant Pathology**, Brasília, v. 40, n. 1, p. 56-64, 2015.

MOENS, S.; VANDERLEYDEN, J. Functions of bacterial flagella. **Critical Reviews in Microbiology**, Boca Raton, v. 22, n. 2, p. 67-100, 1996.

MORAES, I. S. F.; MEDEIROS, F. H. V.; MARIANO, R. L. R. Tratamento de sementes para o controle da mancha-aquosa do melão. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v. 27, p. S65-S66, 2002. Resumo

MUNDT, C. C. Durable resistance: a key to sustainable management of pathogens and pests. **Infection Genetics and Evolution**, Amsterdam, v. 27, p. 1-22, 2014.

NASCIMENTO, A. R. P.; MARIANO, R. L. R.; SILVA, E. I. Hospedeiros alternativos de *Acidovorax avenae* subsp. *citrulli*. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v. 22, n. 3, p. 345-349, 2004.

NOMURA, K.; MECEY, C.; LEE, Y. N.; IMBODEN, L. A.; CHANG, J. H.; HE, S. Y. Effector-triggered immunity blocks pathogen degradation of an immunity-associated vesicle transport regulator in *Arabidopsis*. **Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America**, New York, v. 108, n. 26, p. 10774-10779, 2011.

NUDLEMAN, E.; KAISER, D. Pulling together with type IV pili. **Journal of Molecular Microbiology and Biotechnology**, New York, v. 7, n. 1, p. 52-62, 2004.

O'BRIEN, R. G.; MARTIN, A. L. Bacterial blotch of melons caused by strains of *Acidovorax avenae* subsp. *citrulli*. **Australian Journal of Experimental Agriculture**, Collingwood, v. 39, n. 4, p. 479-485, 1999.

OLIVEIRA, A.; SANTOS, M. H. M.; SILVEIRA, E. B.; GOMES, A. M. A.; MARIANO, R. L. R. Biocontrole da mancha aquosa do meloeiro pelo tratamento de sementes com bactérias epifíticas e endolíticas. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v. 24, n. 3, p. 373-377, 2006.

OLIVEIRA, I. S.; SALES JÚNIOR, R.; MARIANO, R. L. R. *Acidovorax avenae* subsp. *citrulli*: método de isolamento e transmissão por sementes. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v. 26, p. 302, 2001. Resumo.

OLIVEIRA, I. S., SALES JÚNIOR, R.; MARIANO, R. L. R. Ocorrência da mancha aquosa causada por *Acidovorax avenae* subsp. *citrulli*, em melão-pepino no Brasil. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v. 28, n. 6, p. 686, 2003.

PALKOVICS, L.; PETROCZY, M.; KERTESZ, B.; NEMETH J.; BARSONY, C.; MIKE, Z.; HEVESI, M. First report of bacterial fruit blotch of watermelon caused by *Acidovorax avenae* subsp. *citrulli* in Hungary. **Plant Disease**, Saint Paul, v. 92, n. 5, p. 834-835, 2008.

RANE, K. K.; LATIN, R. X. Bacterial fruit blotch of watermelon: association of the pathogen with seed. **Plant Disease**, Saint Paul, v. 76, n. 5, p. 509-512, 1992.

ROBBS, C. F.; RODRIGUES NETO, J.; BERIAN, L.O.S. Podridão de frutas do melão em pós-colheita, causadas por bactérias no Brasil. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v.17, n.2, p.195, 1992. Resumo.

ROBBS, C. F.; RODRIGUES NETO, J.; RAMOS, R. S.; SINIGAGLIA, C. Mancha bacteriana da melancia no estado de São Paulo, causada por *Pseudomonas pseudoalcaligenes* subsp. *citrulli*. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v. 16, n. 2, p. 48, 1991.

RUSHING, J. W.; COOK, W. P.; KEINATH, A. P. Postharvest behavior of watermelon fruit blotch. In: HOPKINS, D.; STALL, R. E.; LATIN, R.; RUSHING, J.; COOK, W.P.; KEIMATH, A. P. (ed.) **Bacterial fruit blotch of watermelon**. Tampa: Citrus & Vegetable Magazine, 1997. p. 5-6.

SALES JÚNIOR, R.; MENEZES, J. B. **Mapeamento das doenças fúngicas, bacterianas e viróticas do cultivo do melão no Estado do RN**. Mossoró: Escola Superior de Agricultura de Mossoró, 2001. 25 p. (Relatório Técnico)

SALES JÚNIOR, R.; PONTES FILHO, F. S. T.; NUNES, G. H. S.; TORRES, G. R. C. Eficiência de acybenzolar-S-methyl e oxicloreto de cobre no controle de *Acidovorax avenae* subsp. *citrulli*, agente causal da mancha-aquosa do meloeiro. **Revista de Biologia e Ciências da Terra**, Aracaju, v. 7, n. 1, p. 66-70, 2007.

SANTOS, A. A.; VIANA, F. M. **Mancha-aquosa do melão**. Fortaleza: EMBRAPA-SPI. 2000. 2 p.

SANTOS, E. R.; GOUVEIA, E. R.; MARIANO, R. L. R.; SOUTO-MAIOR, A. M. Biocontrol of bacterial fruit blotch of melon by bioactive compounds produced by *Bacillus* spp. **Summa Phytopathologica**, Jaguariúna, v. 32, n. 4, p. 376-378, 2006.

SCHAAD, N. W.; POSTNIKOVA, E.; SECHLER, A.; CLAFLIN, L. E.; VIDAVER, A. K.; JONES, J. B.; AGARKOVA, I.; IGNATOV, A.; DICKSTEIN, E.; RAMUNDO, B. A. Reclassification of subspecies of *Acidovorax avenae* as *A. avenae* (Manns 1905) emend., *A. cattleyae* (Pavarino, 1911) comb. nov., *A. citrulli* (Schaad *et al.*, 1978) comb. nov., and proposal of *A. oryzae* sp. nov. **Systematic and Applied Microbiology**, Stuttgart, v. 31, n. 6, p. 434-446, 2008.

SCHAAD, N. W.; SONG, W. Y.; HATZILOUKAS, E. **PCR primers for detection of plant pathogenic species and subspecies of *Acidovorax***. Alexandria: United States Patent and Trademark Office, 2000. (US Patent, n. 6146834). Disponível em: [file:///C:/Users/EMANUEL%20ASSUN%C3%87%C3%83O/Downloads/PCR_primers_for_detection_of_plant_pathogenic_spec%20\(1\).pdf](file:///C:/Users/EMANUEL%20ASSUN%C3%87%C3%83O/Downloads/PCR_primers_for_detection_of_plant_pathogenic_spec%20(1).pdf). Acesso em: 29 mar. 2019.

SCHAAD, N. W.; SOWELL, G.; GOTH, R. W.; COLWELL, R. R.; WEBB, R. E. *Pseudomonas pseudoalcaligenes* subsp. *citrulli*. **International Journal of Systematic Bacteriology**, Washington, v. 28, n. 1, p. 117-125, 1978.

SILVA, K. M. M.; XAVIER, A. S.; GAMA, M. A. S.; LIMA, N. B.; LYRA, M. C. C. P.; MARIANO, R. L. R.; SOUZA, E. B. Polyphasic analysis of *Acidovorax citrulli* strains from northeastern Brazil. **Scientia Agricola**, Piracicaba v. 73, n. 3, p. 252-259, 2016.

SILVA NETO, E. B.; MEDEIROS, F. H. V.; MARIANO, R. L. R.; SILVEIRA, E. B. Controle químico da mancha-aquosa do melão pelo tratamento de sementes. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v. 28, p. S340, 2003.

SILVA NETO, E. B.; SILVEIRA, E. B.; MARIANO, R. L. R.; NOGUEIRA, N. L.; ROSSI, M. L.; SANTOS, L. A. Penetração e colonização de *Acidovorax avenae* subsp. *citrulli* em folhas, frutos e sementes de melão amarelo. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v. 31, n. 1, p. 84-88, 2006.

SILVEIRA, E. B.; MARIANO, R. L. R.; MICHEREFF, S. J.; OLIVEIRA, S. M. A. Influência da temperatura, umidade, concentração de inóculo de *Acidovorax avenae* subsp. *citrulli* e idade do fruto no desenvolvimento da mancha-aquosa em melão. **Fitopatologia Brasileira**, Brasília, v. 29, n. 1, p. 34-38, 2004.

SOMODI, G. C.; JONES, J. B.; HOPKINS, D. L.; STALL, R. E.; KUCHARÉK, T. A.; HODGE, N. C.; WATTERSON, J. C. Occurrence of a bacterial watermelon fruit blotch in Florida. **Plant Disease**, Saint Paul, v. 75, n. 10, p. 1053-1056, 1991.

SOUZA, E. B.; MARIANO, R. L. R.; CONCEIÇÃO, C. S. Manejo da mancha aquosa em meloeiro. In: Gama, M. A. S.; NICOLI, A.; GUIMARÃES, L. M. P.; LOPES, U. P.; MICHEREFF, S. J. (ed.). **Estado da arte de fitobacterioses tropicais**. Recife: EDUFRPE, 2016. p. 193-210.

SOWELL, G.; SCHAAD, N. W. *Pseudomonas pseudoalcaligenes* subsp. *citrulli* on watermelon: seed transmission and resistance of plant introductions. **Plant Disease**, Saint Paul, v. 63, n. 6, p. 437-441, 1979.

SUAREZ, G.; SIERRA, J. C.; SHA, J.; WANG, S.; EROVA, T. E.; FADL, A. A.; FOLTZ, S. M.; HORNEMAN, A. J.; ANDCHOPRA, A. K. Molecular characterization of a functional type VI secretion system from a clinical isolate of *Aeromonas hydrophila*. **Microbial Pathogenesis**, London, v. 44, n. 4, p. 344-361, 2008.

TIAN, Y.; ZHAO, Y.; WU, X.; LIU, F.; HU, B.; WALCOTT, R. R. The type VI protein secretion system contributes to biofilm formation and seed-to-seedling transmission of *Acidovorax citrulli* on melon. **Molecular Plant Pathology**, Oxford, v. 16, n. 1, p. 38-47, 2015.

VAN ENGELENBURG, S. B.; PALMER, A. E. Imaging type-III secretion reveals dynamics and spatial segregation of *Salmonella* effectors. **Nature Methods**, New York, v. 7, n. 4, p. 325-330, 2010.

VIANA, F. M. P.; SANTOS, A. A.; CARDOSO, J. E.; FREIRE, F. C. O.; LOPES, C. A. **Surto da mancha-aquosa em frutos de melão nos Estados do Ceará e Rio Grande do Norte**: recomendações preliminares de controle. Fortaleza: Embrapa Agroindústria Tropical, 2000. (Comunicado Técnico, 50).

WALCOTT, R. R. **Bacterial fruit blotch of cucurbits**: the plant health instructor. St. Paul: The American Phytopathological Society, 2005. DOI: 10.1094/PHI-I-2005-1025-02. Disponível em: <https://www.apsnet.org/Pages/PageNotFound.aspx?requestUrl=https://www.apsnet.org/EDCENTER/INTROPP/LESSONS/PROKARYOTES/Pages/BacterialBlotch.aspx>. Acesso em: 23 mar. 2019.

WALCOTT, R. R.; FESSEHAIE, A.; CASTRO, A. C. Differences in pathogenicity between two genetically distinct groups of *Acidovorax avenae* subsp. *citrulli* on cucurbit host. **Journal of Phytopathology**, Berlin v. 152, n. 5, p. 277-285, 2004.

WALCOTT, R.R.; GITAITIS, R. D. Detection of *Acidovorax avenae* subsp. *citrulli* in watermelon seed using immunomagnetic separation and the polymerase chain reaction. **Plant Disease**, St. Paul, v. 84, n. 4, p. 470-474, 2000.

WALCOTT, R. R.; GITAITIS, R. D.; CASTRO, A. C. Role of blossoms in watermelon seed infestation by *Acidovorax avenae* subsp. *citrulli*. **Phytopathology**, St. Paul, v. 93, n. 5, p. 528-534, 2003.

WALL, G. C.; SANTOS, V. M. A new bacterial disease on watermelon in the Mariana Islands. **Phytopathology**, St. Paul, v. 79, n. 8, p. 761-765, 1988.

WANG, T.; GUAN, W.; HUANG, Q.; YANG, Y.; YAN, W.; SUN, B.; ZHAO, T. Quorum-sensing contributes to virulence, twitching motility, seed attachment and

- biofilm formation in the wild type strain Aac-5 of *Acidovorax citrulli*. **Microbial Pathogenesis**, London, v. 100, p. 133-140, 2016.
- WANG, X.; LI, G.; JIANG, D. H.; HUANG, H. C. Screening of plant epiphytic yeasts for biocontrol of bacterial fruit blotch (*Acidovorax avenae* subsp. *citrulli*) of hami melon. **Biological Control**, Orlando, v. 50, n. 2, p. 164-171, 2009.
- WANG, X.; SUM, B.; YANG, Y.; SHAO, T. Genome sequence of *Acidovorax citrulli* group 1 strain pslb65 causing bacterial fruit blotch of melons. **Genome Announcements**, New York, v. 3, n. 2, e00327-15, 2015.
- WEBB, R. E.; GOTH, R. W. A seed borne bacterium isolated from watermelon. **Plant Disease**, St. Paul, v. 49, n. 2, p. 818-821, 1965.
- WEBER, B.; HASIC, M.; CHEN, C.; WAI, S.N.; MILTON, D. L. Type VI secretion modulates quorum sensing and stress response in *Vibrio anguillarum*. **Environmental Microbiology**, Oxford, v. 11, n. 12, p. 3018-3028, 2009.
- WECHTER, W. P.; LEVI, A.; LING, K. S.; KOUSIK, C. Identification of resistance to *Acidovorax avenae* subsp. *citrulli* among melon (*Cucumis* spp.) plant introduction. **HortScience**, Alexandria, v. 46, n. 2, p. 207-212, 2011.
- WIEBE, W. L.; HOPKINS, D. L.; WALCOTT, R. R. **Bacterial fruit blotch: questions and answers with the experts**. 2004. 12 p. (Bulletin). Disponível em: <https://studylib.net/doc/11172441/bfb-bacterial-fruit-blotch-questions-andamp%3B-answers>. Acesso em: 9 mar. 2019.
- WILLEMS, A.; GOOR, M.; THIELEMANS, S.; GILLIS, M.; KERSTERS, K.; DELEY, J. Transfer of several phytopathogenic *Pseudomonas* species to *Acidovorax* as *Acidovorax avenae* subsp. *avenae* subsp. nov., comb. nov., *Acidovorax avenae* subsp. *citrulli*, *Acidovorax avenae* subsp. *cattleyae*, and *Acidovorax konjaci*. **International Journal of Systematic Bacteriology**, Washington, v. 42, n. 1, p. 107-119, 1992.
- XIN, X. F.; NOMURA, K.; AUNG, K.; VELÁSQUEZ, A. C.; YAO, J.; BOUTROT, F. Bacteria establish an aqueous living space in plants crucial for virulence. **Nature**, London, v. 539, n. 7630, p. 524-529, 2016.
- YAN, S.; YANG, Y.; WANG, T.; ZHAO, T.; SCHAAD, N. W. Genetic diversity of *Acidovorax citrulli* in China. **European Journal of Plant Pathology**, Dordrecht, v. 136, n. 1, p. 171-181, 2013.