

RAVEN BIOLOGIA VEGETAL

Ray F. Evert

University of Wisconsin, Madison

Susan E. Eichhorn

University of Wisconsin, Madison

Revisão Técnica

Jane Elizabeth Kraus

Professora Livre-docente aposentada do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (IB-USP).

Tradução

Ana Claudia M. Vieira (Capítulo 21)

Jane Elizabeth Kraus (Capítulos 18 a 20, Apêndice e Glossário)

Maria de Fátima Azevedo (Capítulos 1, 8, 11, 12, 15 e 17)

Patricia Lydie Vauex (Capítulos 2 a 7, 9, 10, 13, 14, 16, 22 a 24, 26 a 29)

Renê Gonçalves da Silva Carneiro (Capítulo 30)

Rose Mary Isaías (Capítulo 25)

Wellington Braz Carvalho Delitti (Capítulos 31 e 32)



Tabela 14.1 Características importantes dos principais grupos de fungos.

Grupo	Representantes	Natureza das hifas	Método de reprodução assexuada	Tipo de esporo sexuado
Microsporídios (1.500 espécies)	<i>Bohuslavia, Microsporidium</i>	Unicelulares	Esporos imóveis	Esporos imóveis
Quitridios (790 espécies)	<i>Allomyces, Coelomomyces</i>	Asseptadas, cenocíticas	Zoósporos	Nenhum
Zigomicetos (1.000 espécies)	<i>Rhizopus</i> (bolor do pão)	Asseptadas, cenocíticas	Esporos imóveis (esporangiósporos)	Zigósporos (no zigosporângio)
Glomeromycota (200 espécies)	<i>Glomus</i> (fungo endomicorrízico)	Asseptadas, cenocíticas	Esporos imóveis	Nenhum
Ascomycota (32.300 espécies)	<i>Neurospora</i> , mildios pulverulentos, <i>Morchella</i> (comestível), <i>Tuber</i> (trufas), leveduras	Septadas ou unicelulares	Brotamento, conídios (esporos imóveis), fragmentação	Ascósporos
Basidiomycota (22.300 espécies)	Cogumelos (<i>Amanita</i> , venenosos; <i>Agaricus</i> , comestíveis), cogumelos com aspecto fático, bolotas-da-terra, orelhas-de-pau, ferrugens, carvões	Septadas com doliporo em muitas espécies	Brotamento, conídios (esporos imóveis, incluindo uredinósporos), fragmentação	Basidiósporos

Os ascomicetos, que compreendem cerca de 32.300 espécies descritas, incluem diversos fungos familiares e economicamente importantes. Os bolores verde-azulados, vermelhos e castanhos que estragam os alimentos são, em sua maioria, ascomicetos. Os ascomicetos também são a causa de algumas doenças graves de plantas, incluindo os míldios pulverulentos, que acatam principalmente as folhas; a podridão parda de algumas frutas de caroço (pessegueiro, entre outras), causada por *Monilinia fructicola*; a doença mal do Panamá em bananeiras, causada por *Fusarium oxysporum*, que devastou plantações de Gros Michel na América Central, na década de 1960 e que, hoje em dia, com uma nova linhagem, está ameaçando as bananas Cavendish na Ásia; a praga do castanheiro, causada por *Cryphonectria parasitica*, originário do Japão e acidentalmente introduzido na América do Norte; e a doença olmo-holandês. Esta última doença, que devastou populações inteiras de olmos majestosos na América do Norte e na Europa, é causada por *Ophiostoma ulmi* e pelo *Ophiostoma novo-ulmi*, mais virulento. Muitas leveduras são ascomicetos, assim como os cogumelos comestíveis do gênero *Morchella* e as trufas (Figura 14.18). Muitas novas famílias e milhares de outras espécies de ascomicetos – algumas sem dúvida de grande importância econômica – aguardam a sua descoberta e descrição científica.



14.17 Esporos de *Glomus*. O glomeromiceto do gênero *Glomus*, um fungo de micorrizas arbusculares (MA), reproduz-se de modo assexuado pela produção de grandes esporos multinucleados. Essa micrografia mostra três esporos e parte de um quarto esporo.

Existem três grandes grupos de Ascomycota: os subfilos Taphrinomycotina, Saccharomycotina e Pezizomycotina. Os Taphrinomycotina e os Saccharomycotina são dominados pelas leveduras. Pezizomycotina é o maior subfilo do Ascomycota; inclui todas as espécies filamentosas produtoras de ascoma, com a exceção de *Neolecta* do subfilo Taphrinomycotina. Cerca de 40% dos Pezizomycotina formam líquens (ver adiante).

Os ascomicetos apresentam formas de crescimento unicelulares (leveduras) ou filamentosas. Em geral, suas hifas têm septos perfurados (ver Figura 14.4), que possibilitam o movimento do citoplasma e, raramente, dos núcleos de uma célula para outra adjacente. As células das hifas do micélio vegetativo podem ser uninucleadas ou multinucleadas. Alguns ascomicetos são homotáticos, enquanto outros são heterotáticos.

O ciclo de vida de um ascomiceto filamentosos é mostrado na Figura 14.19. Na maioria das espécies desse filo, a reprodução assexuada ocorre por meio da formação de conídios, que são habitualmente multinucleados. Os conídios são formados a partir de células conidiogênicas (Figura 14.20), que surgem nos ápices de hifas modificadas, denominadas *conidióforos* (“portadores de conídios”). Diferentemente dos zigomicetos, que produzem esporos internos, dentro de um esporângio, os ascomicetos produzem esporos assexuados externamente, como conídios.

A reprodução sexuada nos ascomicetos sempre envolve a formação de um *asco*, uma estrutura saculiforme, dentro da qual são formados os *ascósporos* haploides após a meiose. Como o asco se assemelha a um saco, os ascomicetos são comumente designados, em inglês, *sac fungi* ou fungos com forma de saco. Tanto os ascos quanto os ascósporos são estruturas singulares, que distinguem os ascomicetos de todos os outros fungos (Figura 14.21A). Em geral, a formação dos ascos ocorre dentro de uma estrutura complexa, composta de hifas estreitamente entrelaçadas – o *ascoma* ou ascocarpo. Muitos ascomas são macroscópicos. Um ascoma pode ser aberto e com forma semelhante a uma taça (*apotecio*, Figura 14.18A), fechado e esférico (*cleistotecio*, Figura 14.21B) ou esférico, ou em forma de frasco com um pequeno poro através do qual escapam os ascósporos (*peritécio*, Figura 14.21C). Os ascos desenvolvem-se habitualmente na superfície interna do ascoma, uma camada denominada *himênio* ou *camada himenial* (Figura 14.22).

No ciclo de vida de um ascomiceto filamentosos, o micélio se desenvolve a partir da germinação de um ascósporo sobre um substrato apropriado (Figura 14.19, parte superior à esquerda). Pouco depois, o micélio começa a se reproduzir assexuadamente com a formação de conídios. São produzidas muitas gerações de conídios durante a estação de crescimento, e são os conídios os principais responsáveis pela propagação e disseminação do fungo.

A reprodução sexuada, que envolve a formação do asco, ocorre no mesmo micélio que produz conídios. A formação de gametângios multinucleados, denominados *anterídios* (gametângios masculinos) e *ascogônios* (gametângios femininos), precede a reprodução sexuada. Os núcleos masculinos do anterídio penetram no ascogônio via *tricógine*, que é uma ramificação do ascogônio. A plasmogamia – a fusão de protoplastos – ocorre nessa fase. No ascogônio, pode ocorrer pareamento dos núcleos masculinos com os núcleos femininos geneticamente diferentes dentro do citoplasma comum, porém *ainda não se fundem*. Nesse estágio, as *hifas ascógenas* começam a crescer para fora do ascogônio. Com o desenvolvimento dessas hifas, os pares compatíveis de núcleos migram para dentro delas, e a divisão celular ocorre de tal modo que as células resultantes são invariavelmente *dicarióticas*, o que significa que elas contêm dois núcleos haploides compatíveis. (As células monocarióticas contêm apenas um núcleo.)

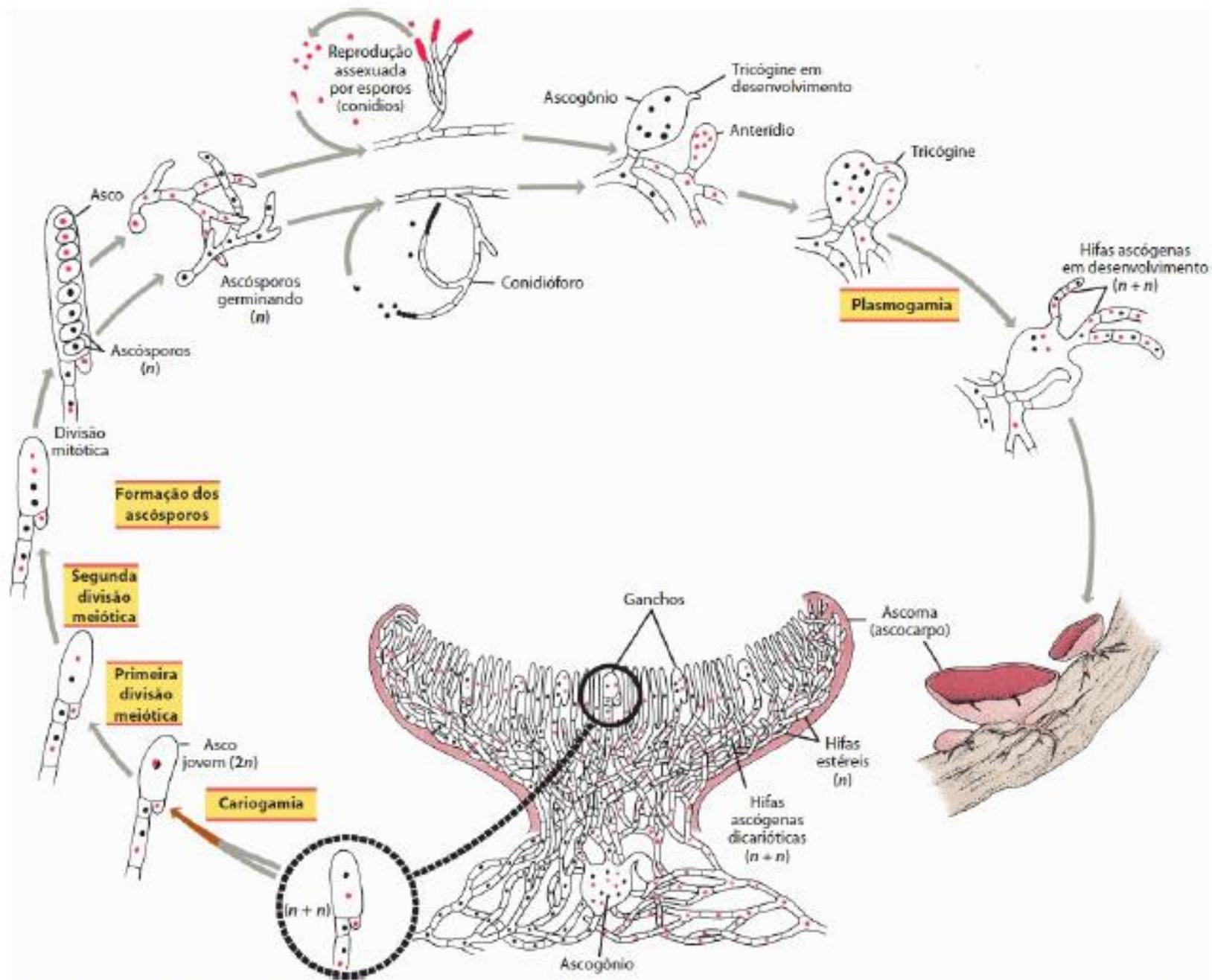


A



B

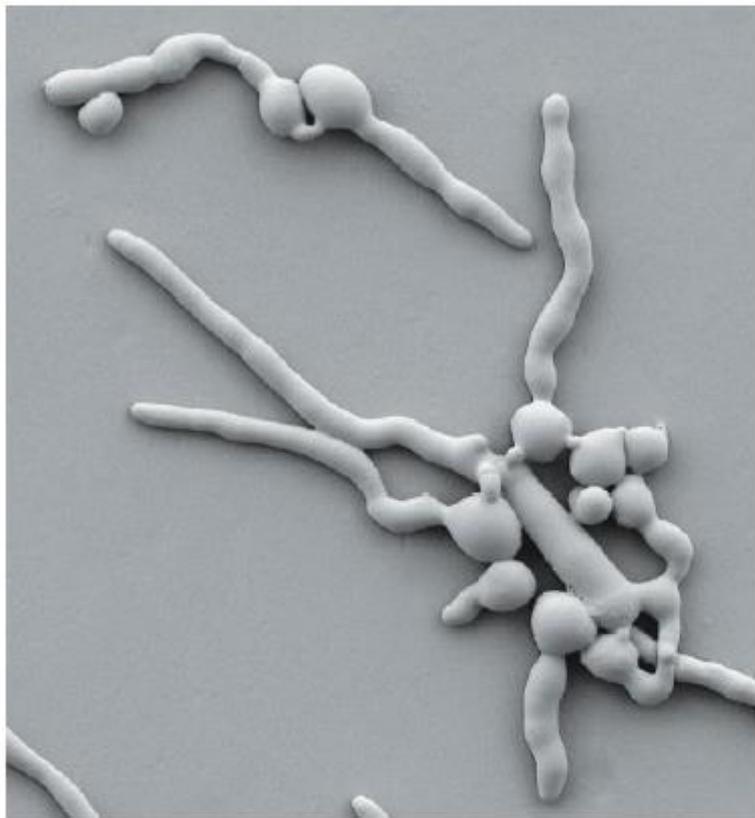
14.18 Ascomicetos. A. *Scutellinia scutellata*, conhecido por taça-ciliada. B. Ascoma comestível muito apreciado da trufa-preta, *Tuber melanosporum*. Nas trufas, essa estrutura com esporos é produzida abaixo da terra e permanece fechada, liberando os ascósporos apenas quando o ascoma apodrece ou se rompe pela ação de animais cavadores. As trufas são micorrizas (ver adiante), principalmente de carvalhos e de aveleiras, e são procuradas por cães e porcos especialmente treinados. Os porcos usados são fêmeas, visto que as trufas emitem uma substância química que se assemelha ao feromônio da saliva do macho.



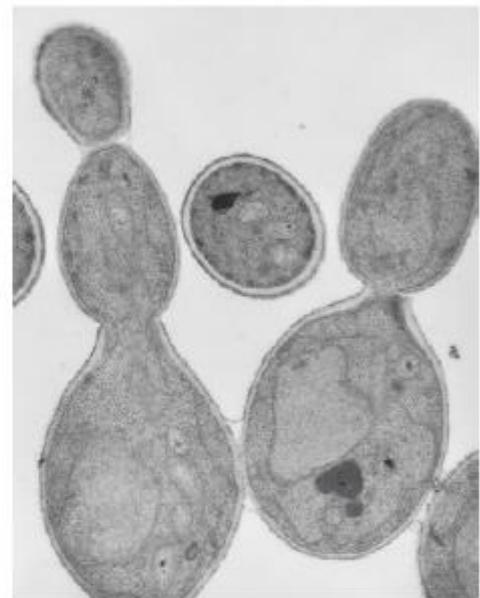
14.19 Ciclo de vida típico de um ascomiceto. A reprodução assexuada (parte superior, à esquerda) ocorre por meio de esporos especializados, conhecidos como conídios, que são comumente multinucleados. A reprodução sexuada envolve a formação de ascos e ascósporos. A plasmogamia produz protoplastos fundidos com núcleos ainda não fundidos, designados como $n + n$. A fusão dos núcleos, denominada cariogamia, é seguida imediatamente de meiose no asco, produzindo ascósporos.

Os ascos formam-se próximo às pontas das hifas ascógenas dicarióticas. Comumente, a célula apical das hifas ascógenas forma um *gancho*, o qual possibilita a divisão simultânea dos núcleos pareados, um na hifa e o outro no gancho. (Em muitas hifas dicarióticas de basidiomicetos ocorrem projeções voltadas para trás, chamadas ansas, similares aos ganchos e provavelmente homólogas; ver Figura 14.28.) Ocorre divisão celular subsequente, de modo que o asco imaturo contém um par de núcleos compatíveis. A seguir, esses dois núcleos se fundem (cariogamia) para formar um núcleo diploide (zigoto), o único núcleo diploide no ciclo de vida dos ascomicetos. Logo após a cariogamia, o asco jovem começa a se alongar. O núcleo diploide sofre então meiose, que é geralmente seguida de uma divisão mitótica, produzindo um asco com oito núcleos. Esses núcleos haploides são envolvidos por porções do citoplasma para formar os ascósporos. Em muitos ascomicetos, o asco torna-se túrgido na maturidade e, por fim, rompe, liberando os ascósporos de

modo explosivo no ar nos fungos que produzem apotécios e em algumas espécies que formam peritécios. Em geral, os ascósporos são propelidos a uma distância de cerca de 2 cm do asco, porém algumas espécies os propõem até 30 cm de distância. Isso inicia a propagação dos esporos pelo ar.



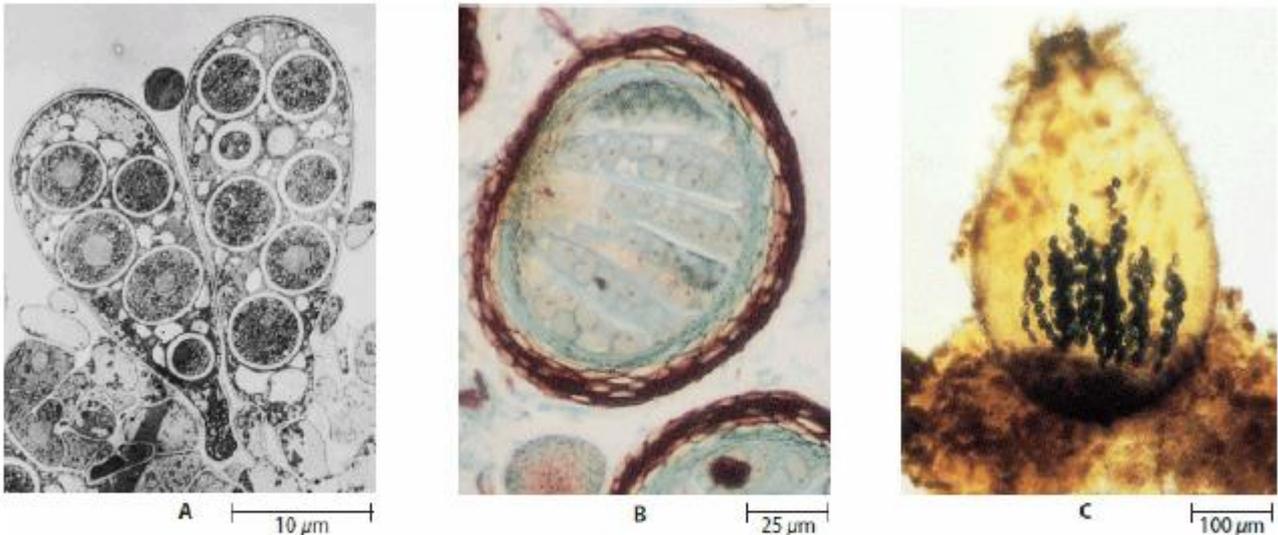
A



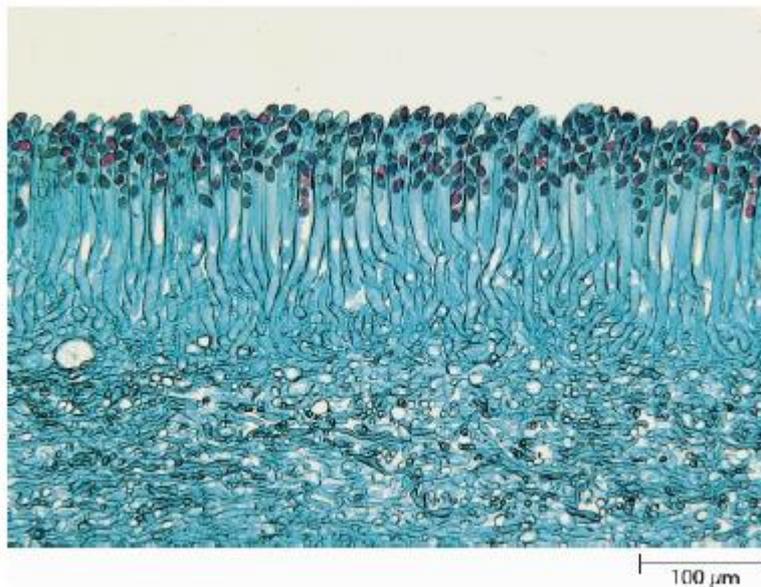
B

14.20 Conídios de ascomicetos. Os esporos assexuados característicos dos ascomicetos – os conídios – são habitualmente multinucleados. As micrografias eletrônicas mostram estágios na formação dos conídios. A. Micrografia eletrônica de varredura de conídios de *Neurospora crassa* germinando, em vários estágios de desenvolvimento. B. Micrografia eletrônica de transmissão dos conídios de *Nomuraea rileyi*, que infecta a lagarta-da-soja (*Anticarsia gemmatalis*).

Nas leveduras, cada célula haploide é capaz de atuar com gameta, e, algumas vezes, duas células haploides fundem-se para formar uma célula diploide ou zigoto, que funciona como asco (ver Figura 14.8B). A meiose ocorre dentro do asco. Habitualmente, são produzidos quatro ascósporos por asco, embora, em algumas espécies, a meiose seja seguida de uma ou mais divisões mitóticas, resultando em maior número de ascósporos. Em outras leveduras, como *Saccharomyces cerevisiae*, a meiose é algumas vezes retardada, e o zigoto sofre divisão mitótica para formar uma população de células diploides, que se reproduzem de modo assexuado por brotamento. Por conseguinte, essas leveduras apresentam estágios de brotamento tanto haploides quanto diploides. As células diploides finalmente podem sofrer meiose e retornar à condição haploide. Em outras leveduras, ainda, os ascósporos fundem-se em pares imediatamente após a sua formação; neste caso, o ascósporo é a única célula haploide no ciclo de vida, que é predominantemente diploide.



14.21 Ascós e ascósporos. A. Micrografia eletrônica mostrando dois ascos de *Ascodesmis nigricans*, com ascósporos em maturação. B. Ascoma de *Erysiphe aggregata*, mostrando os ascos fechados e ascósporos. Esse tipo de ascoma totalmente fechado é denominado cleistotécio. C. Ascoma de *Coniochaeta*, mostrando os ascos fechados e ascósporos. Observe o pequeno poro no ápice. Esse tipo de ascoma, com uma pequena abertura, é conhecido como peritécio.



14.22 Himênio de um ascomiceto. Seção histológica corada da camada himenial de uma morchela (*Morchella*), mostrando os ascos com ascósporos (estruturas escuras).

Os fungos assexuados são ascomicetos

Os fungos anteriormente classificados como Deuteromycetes ou Fungi Imperfecti, são formas assexuadas ou anamorfos de Ascomycota; algumas espécies têm afinidade com os Basidiomycota ou zigomicetos. As evidências de uma relação com Ascomycota provêm de dados de sequenciamento do

DNA e das semelhanças na estrutura do micélio, na formação da parede celular das hifas e na natureza da divisão nuclear, conforme observado na microscopia eletrônica.

Alguns gêneros contêm espécies nas quais se conhece apenas o estado de reprodução assexuada (anamorfo) (os membros “imperfeitos”) ou nas quais as características do estado de reprodução sexuada (telemorfo) não são usadas como base de classificação. Assim, para algumas espécies dos gêneros bem conhecidos de fungos assexuados *Penicillium* e *Aspergillus* (Figuras 14.23 e 14.24), o estágio sexuada é conhecido, porém as espécies são classificadas como membros desses gêneros, em virtude de sua semelhança global com as outras espécies de fungos assexuados.

Muitos fungos exibem o fenômeno da *heterocariose*, em que núcleos geneticamente diferentes ocorrem juntos em um citoplasma comum. Os núcleos podem diferir um do outro por mutação ou pela fusão de hifas geneticamente distintas. Como núcleos geneticamente diferentes podem ocorrer em diferentes proporções em partes distintas do micélio, esses setores podem ter propriedades diferentes.

Entre os fungos assexuados, bem como em alguns outros fungos, os núcleos haploides geneticamente diferentes fundem-se em certas ocasiões. Dentro dos núcleos diploides resultantes, os cromossomos podem se associar, pode ocorrer recombinação e pode haver formação de núcleos haploides geneticamente novos. A restauração da condição haploide não envolve a meiose. Em vez disso, resulta de perda gradual de cromossomos, em um processo denominado *haploidização*. Esse fenômeno genético, em que a plasmogamia, a cariogamia e a haploidização ocorrem em sequência, é conhecido como *parassexualidade*; esse fenômeno foi descoberto em *Aspergillus*. Dentro das hifas desse fungo comum, existe um núcleo diploide, em média, para cada 1.000 núcleos haploides. O ciclo parassexual pode contribuir consideravelmente para a flexibilidade genética e evolutiva nos fungos que carecem de um verdadeiro ciclo sexuada.

A importância comercial de vários fungos assexuados (p. ex., *Penicillium* e *Aspergillus*) já foi assinalada. *Trichoderma*, um fungo assexuado onipresente no solo, tem muitas aplicações comerciais. Por exemplo, as enzimas que degradam a celulose, produzidas por *Trichoderma*, são utilizadas pela indústria de confecções para dar aos *jeans* um aspecto lavado (*stonewashed*). As mesmas enzimas são adicionadas a alguns detergentes para máquinas de lavar para ajudar a remover manchas de tecidos. *Trichoderma* também é utilizado por agricultores no controle biológico de outros fungos que atacam culturas e árvores florestais.



14.23 Fungos assexuados. *Penicillium* e *Aspergillus* são dois dos gêneros comuns de fungos assexuados.

A. Uma cultura de *Penicillium notatum*, o fungo produtor da penicilina, mostrando as cores distintas produzidas durante o crescimento e o desenvolvimento dos esporos. B. Uma cultura de *Aspergillus fumigatus*, um fungo que provoca doença respiratória nos seres humanos. Observe o padrão de crescimento concêntrico produzido por "pulsos" sucessivos de produção de esporos.



A



B

14.24 Conídios de fungos assexuados. Os conídios e os conidióforos – as hifas especializadas que carregam os conídios – dos fungos assexuados são utilizados na sua classificação. A. *Penicillium* (conídios semelhantes a pincéis) e (B) *Aspergillus* (conídios estreitamente agregados, que surgem da ponta intumescida do conidióforo). Observe as longas cadeias de pequenos conídios secos em ambos os organismos.

Muitos antibióticos importantes são produzidos por fungos assexuados. O primeiro antibiótico foi descoberto por Sir Alexander Fleming ao observar, em 1928, que uma cepa de *Penicillium*, que havia contaminado uma cultura de *Staphylococcus* que crescia em placa de ágar com nutriente, havia interrompido por completo o crescimento das bactérias. Dez anos mais tarde, Howard Florey e seus colaboradores, na Universidade de Oxford, purificaram a penicilina e, posteriormente, foram aos EUA para promover a produção em larga escala do fármaco. A produção da penicilina aumentou enormemente com a crescente demanda durante a II Guerra Mundial. A penicilina é efetiva na cura de uma ampla variedade de doenças bacterianas, incluindo pneumonia, escarlatina, sífilis, gonorreia, difteria e febre reumática.

Nem todas as substâncias produzidas por fungos assexuados são úteis. Por exemplo, as *aflatoxinas* são potentes agentes causadores de câncer de fígado nos seres humanos. Essas micotoxinas altamente carcinogênicas, que exercem seus efeitos em concentrações muito baixas, de apenas algumas partes por bilhão, são metabólitos secundários produzidos por determinadas cepas de *Aspergillus flavus* e *Aspergillus parasiticus*. Ambos os fungos frequentemente crescem em alimentos armazenados, especialmente amendoim, milho e trigo. Em países tropicais, foi estimado que as aflatoxinas contaminam pelo menos 25% dos alimentos. As aflatoxinas têm sido detectadas ocasionalmente no milho nos EUA, embora muitos esforços venham sido envidados para detectar e destruir o milho contaminado.

Outro grupo de fungos assexuados, os dermatófitos (do grego *derma*, que significa “pele” e, *phyton*, “planta”), constituem a causa da tinha, do pé de atleta e de outras micoses da pele. Essas doenças são particularmente prevalentes nos trópicos. Os estágios patogênicos desses fungos são assexuados. Embora a maioria desses organismos esteja agora correlacionada com espécies de ascomicetos, eles continuam sendo classificados como fungos assexuados, com base nas suas formas causadoras de doenças. Durante a II Guerra Mundial, mais soldados voltaram do Sul do Pacífico por causa de infecções da pele do que por ferimentos ocorridos em batalha.