

RAVEN BIOLOGIA VEGETAL

Ray F. Evert
University of Wisconsin, Madison

Susan E. Eichhorn
University of Wisconsin, Madison

Basidiomicetos | Filo Basidiomycota

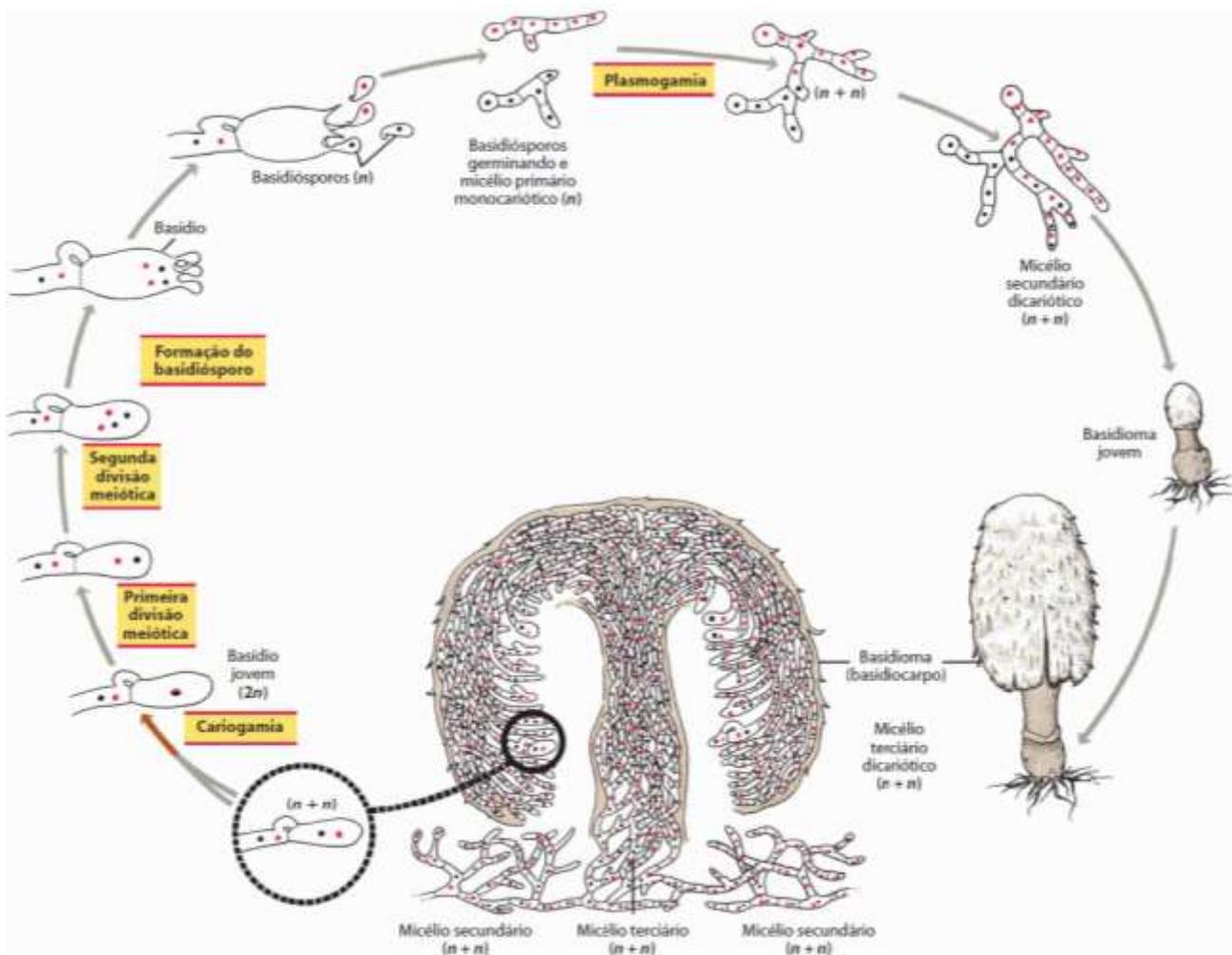
O filo Basidiomycota, o último dos seis grupos de fungos a ser discutido, inclui alguns dos fungos mais familiares. Entre as 22.300 espécies distintas deste filo estão os cogumelos comestíveis e venenosos, cogumelos com aspecto fílico (ordem Phallales), bolotas-da-terra e orelhas-de-pau, bem como dois grupos importantes de fitopatógenos, as ferrugens e os carvões. Os membros dos Basidiomycota desempenham um papel central na decomposição de substratos vegetais, constituindo, frequentemente, dois terços da biomassa viva (não incluindo os animais) do solo nas regiões temperadas.

O diagrama do ciclo de vida de um cogumelo fornece um ponto de referência conveniente para dar prosseguimento à nossa discussão (Figura 14.25). Os Basidiomycota distinguem-se dos outros fungos pela produção de *basidiósporos*, que se formam na ponta de uma estrutura claviforme produtora de esporos, denominada *basídio* (Figura 14.26). Na natureza, a maioria dos basidiomicetos reproduz-se principalmente por meio da formação de basidiósporos.

O micélio dos Basidiomycota é sempre septado, porém os septos são perfurados. Em muitas espécies, o poro do septo tem margem inflada em forma de barril, denominada *doliporo*. Qualquer fungo com septos com doliporo pertence aos Basidiomycota. Em ambos os lados do doliporo, são observadas capas membranosas denominadas *parentossomos*, assim designadas porque lembram de perfil um par de parênteses (Figura 14.27). Muitos basidiomicetos, incluindo as ferrugens e os carvões, apresentam septos que se assemelham aos dos ascomicetos.

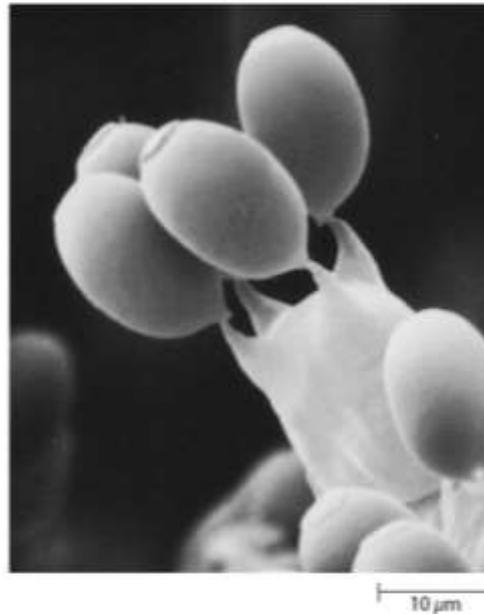
Na maioria das espécies dos Basidiomycota, o micélio passa por duas fases distintas – monocariótica e dicariótica – durante o ciclo de vida desses fungos. Quando germina, o basidiósporo produz um micélio que, inicialmente, pode ser multinucleado. Entretanto, ocorre logo a formação de septos, e o micélio é dividido em células *monocarióticas* (uninucleadas). Esse micélio é também designado como *micélio primário*. Comumente, o micélio dicariótico é produzido pela fusão de hifas monocarióticas de diferentes linhagens (que, neste caso, é heterocariótico), resultando na formação de um *micélio dicariótico* (binucleado) ou *secundário*, visto que a cariogamia não ocorre imediatamente após a plasmogamia.

As células apicais do micélio dicariótico dividem-se habitualmente pela formação de *ansas* (Figura 14.28). Essas ansas, que asseguram a distribuição de um núcleo de cada tipo para células-filhas, são encontradas apenas nos Basidiomycota, embora muitas das espécies possam não formá-las. Conforme assinalado anteriormente, as ansas e os ganchos dos ascomicetos provavelmente são estruturas homólogas.



14.25 Ciclo de vida de um cogumelo. Os micélios primários monocarióticos são produzidos a partir de basidiósporos (parte superior, à esquerda) desse himenomiceto (filo Basidiomycota). Esses micélios dão origem aos micélios secundários dicarióticos, frequentemente após a fusão de diferentes tipos de linhagens, caso em que os micélios são heterocarióticos. Os micélios terciários dicarióticos formam o basidioma, dentro do qual ocorre formação de basídios no himênio que reveste as lamelas, liberando, finalmente, até bilhões de basidiósporos.

O micélio que forma o *basidioma* – corpos carnosos produtores de basidiósporos, como os cogumelos e a bolota-da-terra – também é dicariótico. É denominado *micélio terciário*. A formação dos basidiomas pode exigir luz e baixos níveis de CO₂, ambos os quais comunicam ao micélio que ele está “fora” de seu substrato. Durante a formação dos basidiomas, o micélio terciário torna-se diferenciado em hifas especializadas, que desempenham funções diferentes dentro do basidioma.



14.26 Basidiósporos. Micrografia eletrônica de varredura de basidiósporos de *Coprinus cinereus*, o cogumelo que forma a película sobre a tinta. A micrografia mostra o ápice de um basídio, com quatro basidiósporos, cada um preso a um esterigma (estrutura semelhante a um pedúnculo).

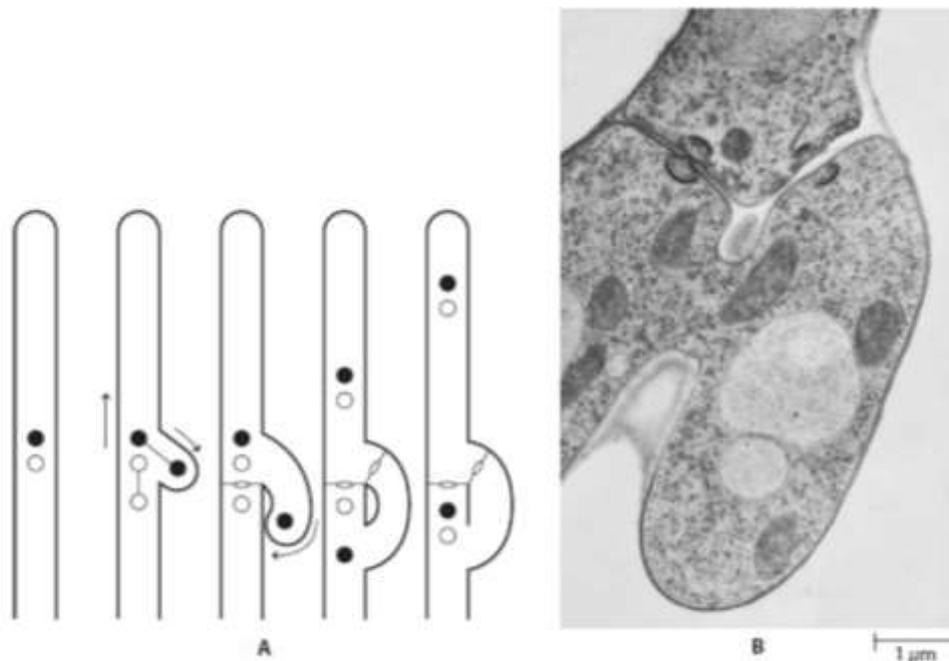
O filo Basidiomycota inclui três subfilos: Agaricomycotina, Puccinomycotina e Ustilaginomycotina. Os Agaricomycotina incluem todos os fungos que produzem basidiomas, como os cogumelos, as orelhas-de-pau e as bolotas-da-terra. Os Puccinomycotina (as ferrugens) e os Ustilaginomycotina (os carvões) não formam basidiomas. Em vez disso, esses fungos produzem seus esporos em *soros*.



14.27 Septo doliporo. Os septos doliporos são comuns nos Agaricomycotina, conforme mostrado aqui em *Auricularia auricula*, uma espécie comum em madeira em decomposição. Cada septo doliporo é perfurado por um poro. Os parentossomos são visíveis acima e abaixo do doliporo.

O subfilo Agaricomycotina inclui os Hymenomycetes e os Gasteromycetes

O subfilo Agaricomycotina inclui os cogumelos comestíveis e venenosos, os fungos coraloides, os fungos dentiformes e as orelhas-de-pau (Figura 14.29). Esses Agaricomycotina são comumente designados como “himenomicetos”, visto que eles produzem basidiósporos em uma camada fértil distinta, o himênio, que fica exposto antes da maturação dos esporos (Figura 14.30). Outro grupo de Agaricomycotina, os “gasteromicetos” (literalmente, os “fungos gástricos”), inclui formas que não apresentam himênio visível por ocasião da liberação dos basidiósporos. (Observe que os himenomicetos e os gasteromicetos não são grupos taxonômicos.) Entre os gasteromicetos mais familiares estão os cogumelos com aspecto fállico (ordem Phallales), as estrelas-da-terra, as bolotas-da-terra e os fungos ninhos de pássaro (Figura 14.33). Os Agaricomycotina apresentam, em sua maioria, basídios claviformes e não septados (internamente não divididos), que habitualmente têm quatro basidiósporos, cada um em uma pequena projeção denominada *sterigma* (Figuras 14.26 e 14.30).



14.28 Ansas. **A.** Nos Agaricomycotina, as hifas dicarióticas tipicamente são distinguidas pela formação de ansas durante a divisão celular, na porção apical das hifas. As ansas presumivelmente asseguram a distribuição adequada dos dois tipos de núcleos geneticamente distintos no basidioma. Formam-se dois septos para dividir a célula-mãe em duas células-filhas. **B.** Micrografia eletrônica de uma ansa e dos septos característicos em uma hifa de *Auricularia auricula*.

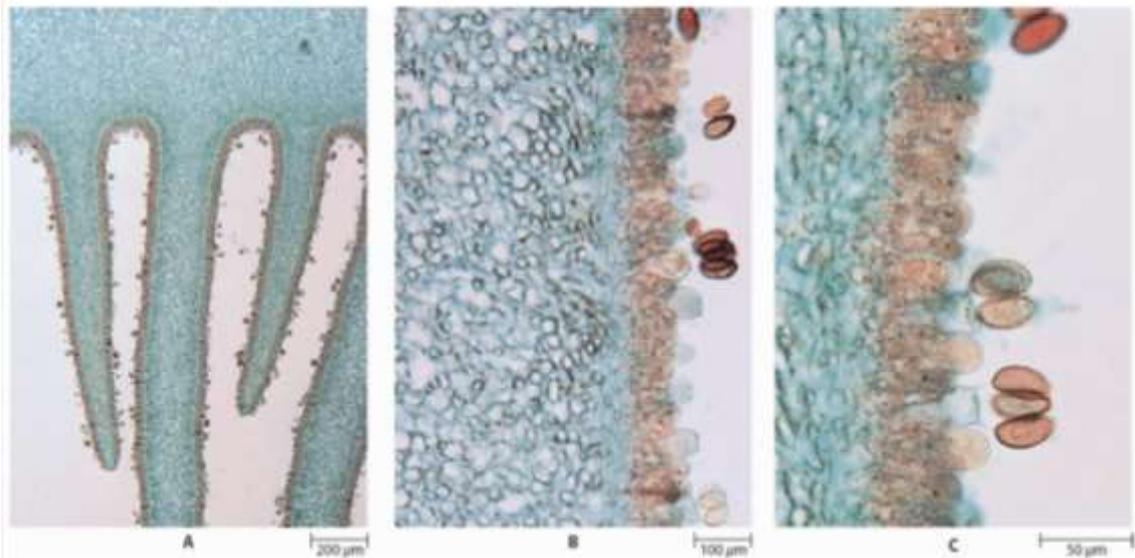


14.29 Himenomicetos. **A.** *Amanita muscaria*. Os cogumelos estão em vários estágios de crescimento. Entre as características desse gênero de cogumelos, dos quais muitos membros são venenosos, estão as escamas no chapéu, o anel no pedúnculo e a volva ao redor da base. **B.** *Polyporus arcularius*, um fungo poliporáceo. Os poliporáceos carecem das lamelas encontradas na maioria dos cogumelos. Em *P. arcularius*, os esporos são liberados através de poros em forma de losango. **C.** As orelhas-de-pau, como *Ganoderma applanatum*, são fungos que causam podridão da madeira. **D.** Um fungo comestível, *Heridium coralloides*. O himênio, uma camada externa contendo esporos dos basídios, localiza-se na superfície dos dentes voltados para baixo.

A estrutura que reconhecemos como cogumelo comestível ou venenoso é o basidioma (Figura 14.25). (*Mushroom*, em inglês, é algumas vezes popularmente usado para designar as formas comestíveis de basidiomas, enquanto *toadstool* é usado para designar os não comestíveis; todavia, os micólogos não reconhecem essa distinção e só utilizam o termo *mushroom*. Neste livro, todas as formas são designadas como cogumelos, e isso não significa que todos sejam comestíveis.) Em geral, um cogumelo é constituído de um *píleo* ou *chapéu*, que se assenta sobre um *estipe* ou *pedúnculo*. As massas de hifas no basidioma formam habitualmente camadas distintas. No início de seu

desenvolvimento – o estágio de “botão” –, o cogumelo pode ser coberto por um tecido membranoso, que se rompe à medida que o cogumelo cresce. Em alguns gêneros, remanescentes desse tecido são visíveis como placas na parte superior do chapéu e como taça ou volva na base do estipe (Figura 14.29A). Em muitos himenomicetos, a superfície inferior do píleo apresenta estruturas radiadas de tecido, denominadas *lamelas* (Figura 14.30), que são revestidas pelo himênio. Em outros himenomicetos, o himênio localiza-se em outra parte; por exemplo, nos fungos dentiformes (Figura 14.29D), o himênio recobre as projeções dirigidas para baixo. Nos boletos e nos poliporáceos (Figura 14.29B), o himênio reveste tubos verticais que se abrem como poros.

Conforme assinalado anteriormente, nos himenomicetos, os basídios formam himênios bem definidos, que ficam expostos antes do amadurecimento dos basidiósporos. Cada basídio desenvolve-se a partir de uma célula terminal de uma hifa dicariótica. Logo após o crescimento do basídio jovem, ocorre cariogamia. A cariogamia é seguida quase imediatamente da meiose de cada núcleo diploide, resultando na formação de quatro núcleos haploides (Figura 14.25). Cada um desses quatro núcleos pode então migrar para um esterigma, que se alarga em sua extremidade para formar um basidiósporo haploide uninucleado. Em muitos basidiomicetos, a meiose é seguida de mitose, produzindo oito núcleos haploides. O momento de ocorrência e a localização da mitose pós-meiótica variam, assim como o destino dos núcleos. A mitose pós-meiótica pode ocorrer no basídio, no esterigma ou no esporo jovem. Quando a mitose pós-meiótica ocorre no basídio ou no esterigma, um núcleo entra em cada poro, e os outros quatro núcleos abortam, produzindo esporos uninucleados. Quando a mitose pós-meiótica ocorre nos esporos jovens, quatro dos núcleos-filhos podem migrar de volta ao basídio, onde abortam, resultando em esporos uninucleados, ou todos os oito núcleos podem permanecer nos esporos, produzindo esporos binucleados.



14.30 Himênio de um Agaricomycotina. Seções histológicas coradas na região das lamelas de *Coprinus*, um cogumelo comum, em aumentos progressivamente maiores. A camada do himênio está corada mais intensamente em cada uma dessas preparações. **A.** Contornos de algumas lamelas. **B.** Basídios e basidiósporos em desenvolvimento na camada himerial. **C.** Basidiósporos quase maduros fixados aos basídios por esterigmas.

Na maturidade, os basidiósporos são liberados ativamente dos basidiomas, porém dependem do vento para a sua dispersão. A capacidade reprodutiva de um único cogumelo é extraordinária, com produção de bilhões de esporos por um único basidioma. Essa capacidade reprodutiva é essencial, visto que cada espécie ocupa um estreito nicho no ambiente, e a probabilidade de determinado esporo de cair em um substrato apropriado para germinação e crescimento é pequena.

Em *habitats* relativamente uniformes, como os gramados e campos, o micélio a partir do qual são produzidos os cogumelos espalha-se sob a terra, crescendo para baixo e para fora e formando um anel de cogumelos na borda da colônia. Esse anel pode alcançar até 30 m de diâmetro. Em uma área aberta, o micélio cresce uniformemente em todas as direções, morrendo no centro e produzindo basidiomas nas bordas externas, onde o seu crescimento é mais ativo, visto que esta é a área onde o material nutritivo no solo é mais abundante. Em consequência, os cogumelos aparecem em círculos, e, à medida que o micélio cresce, o círculo torna-se maior. Esses círculos de cogumelos são conhecidos, nas lendas do folclore europeu, como “círculos de fadas” (Figura 14.31).

Os himenomícetos mais bem conhecidos são os fungos que possuem lamelas, incluindo *Agaricus campestris*, comum nos campos. O *Agaricus bisporus* (ver Capítulo 12, Tabela 12.1), uma espécie estreitamente relacionada, é um dos numerosos cogumelos cultivados hoje em dia comercialmente. É cultivado em mais de 100 países, e a produção mundial é estimada em mais de 1 bilhão de dólares. O *Agaricus bisporus*, juntamente com o cogumelo oriental *shiitake*, *Lentinula edodes*, respondem por cerca de 86% da produção mundial de cogumelos. Outros cogumelos também estão sendo cultivados, e alguns são encontrados em grandes quantidades na natureza. Já foi dado o alerta de que os cogumelos estão diminuindo, tanto no número total de espécies quanto na quantidade de espécies individuais, nas florestas da Europa e no noroeste do Pacífico nos EUA. Se essa tendência continuar, isso resultará em um drástico declínio na saúde das árvores, que dependem das micorrizas para a obtenção dos nutrientes, além de romper o ciclo de nutrientes nos ecossistemas. A causa desse declínio não foi identificada, porém suspeita-se de poluentes, como os nitratos.

Os fungos com lamelas também incluem muitos cogumelos venenosos. O gênero *Amanita* inclui o mais venenoso de todos os cogumelos, bem como alguns comestíveis. Apenas alguns pedaços de *Amanita virosa*, conhecida como “anjo destruidor”, podem ser fatais. Outros Agaricomycotina contêm substâncias químicas que causam alucinações quando ingeridos pelos seres humanos (Figura 14.32).



14.31 **Círculo das fadas.** Observa-se aqui um "círculo das fadas" formado pelo fungo *Marasmius oreades*. Estima-se que alguns círculos das fadas tenham até 500anos. Devido à exaustão de nutrientes essenciais, a grama imediatamente dentro de um círculo frequentemente fica atrofiada e com cor verde mais clara do que a grama si tua da fora do círculo.

Os gasteromicetos (Figura 14.33) caracterizam-se pelo fato de que seus basidiósporos amadurecem dentro do basidioma e não são ejetados com força. Os basidiomas dos gasteromicetos apresentam um revestimento externo distinto, denominado *peridio*, que varia quanto à sua espessura, desde fina como papel em algumas espécies até espessa e de textura elástica ou coriácea em outras. Em algumas espécies, o peridio abre-se naturalmente quando os esporos estão maduros; em outras, permanece fechado, e os esporos são apenas liberados após a sua ruptura pela ação de um agente externo.

Os cogumelos da ordem Phallales (Figura 14.33B) exibem morfologia notável. Esses corpos de frutificação desenvolvem-se abaixo da superfície do solo como estruturas coriáceas e semelhantes a um ovo. Na maturidade, diferenciam-se em um estipe alongado e um píleo ou chapéu com uma *gleba*, que é a porção fértil do basidioma. A gleba forma massa viscosa de esporos, de odor fétido, que atrai moscas e besouros, que dispersam os esporos.

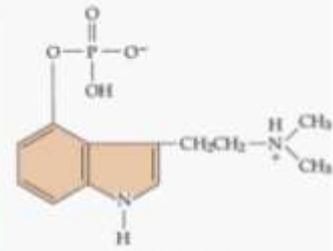
As bolotas-da-terra são gasteromicetos muito familiares. Na maturidade, a parte interna de uma bolota-da-terra seca, liberando uma nuvem de esporos quando tocados (Figura 14.33A). Algumas espécies gigantes podem alcançar 1 m de diâmetro e podem produzir vários trilhões de basidiósporos. Os fungos conhecidos como ninhos de pássaro (Figura 14.33C) começam o seu desenvolvimento como as bolotas-da-terra, porém a desintegração de grande parte de sua estrutura interna faz com que se assemelhem a ninhos de pássaro em miniatura.



A



B



C. Psilocibina

14.32 Cogumelos alucinógenos. Os cogumelos têm um papel proeminente nas cerimônias religiosas de vários grupos indígenas no Sul do México e América Central. Os índios comem certos himenomicetos pelas suas qualidades alucinógenas. **A.** Um dos mais importantes desses fungos é *Psilocybe mexicana*, mostrado aqui crescendo em Guadalajara, Jalisco, no México. **B.** A xamã María Sabina ingerindo *Psilocybe* durante uma cerimônia religiosa noturna. **C.** A psilocibina, a substância química responsável pelas visões coloridas experimentadas por aqueles que comem esse cogumelo "sagrado" é um análogo estrutural do LSD e da mescalina (ver Figura 20.31A).



14.33 Gasteromicetos. A. Bolota-da-terra, *Calostoma cinnabarina*. As gotas de chuva fazem com que a fina camada externa ou perídio da bolota-da-terra forme depressões, forçando a saída de ar misturado com esporos através da abertura. B. *Dictyophora duplicata*, um fungo da ordem Phallales, em que se observa o véu ou rede. Os basidiósporos são liberados em uma massa viscosa e de odor fétido no ápice do fungo. As moscas, atraídas pelo odor de carne podre, procuram o fungo, esperando alimento, porém obtêm apenas uma massa de esporos. Levantam voo à procura de fontes mais ricas de material em decomposição, espalhando os esporos que aderem às patas e ao corpo do animal em grandes números. C. *Crucibulum laeve*, um fungo semelhante a um ninho de pássaro com ovos brancos. Nos basidiomas (os "ninhos") desses fungos, as estruturas redondas ("ovos") contêm os basidiósporos, que são ejetados e dispersos por gotas de chuva. D. *Geastrum saccatum*, a estrela-da-terra, mostrando um indivíduo totalmente aberto e dois outros em estágios mais iniciais de desenvolvimento. As camadas externas do perídio dobram-se para trás nesse gênero, elevando a massa de esporos acima das folhas mortas.

O subfilho Pucciniomycotina consiste, em grande parte, em ferrugens

Das 8.000 espécies de Pucciniomycotina descritas, incluindo leveduras, saprófitas e parasitos de plantas, animais e fungos, a imensa maioria (cerca de 90%) consiste em ferrugens. Diferentemente dos Agaricomycotina, poucas ferrugens formam basidiomas. Conforme assinalado anteriormente, os esporos ocorrem em massas denominadas soros (Figura 14.34). Entretanto, formam hifas dicarióticas e basídios, que são septados. Como fitopatógenos, as ferrugens são de grande importância econômica, causando, anualmente, a perda de bilhões de dólares para a agricultura mundial. Entre as doenças mais sérias causadas por ferrugens, destacam-se a ferrugem preta dos cereais, a ferrugem branca dos pinheiros, a ferrugem do café, a ferrugem da macieira e cedro-vermelho-do-leste (ver início do capítulo), a ferrugem do amendoim, a ferrugem do trigo e a ferrugem da soja. Esta última, que é causada por *Phakopsora pachyrhizi*, foi detectada nos EUA, em 2004. Descrita pela primeira no Japão, em 1902, a ferrugem da soja propagou-se gradualmente pelo mundo. Na China e em outros países asiáticos, ela algumas vezes ataca as culturas de soja, devastando até 80%.



14.34 Soros de ferrugem. Soros de cor laranja da ferrugem *Kuehneola uredinis* em uma folha de amoreira-negra (*Rubus* sp.), fotografados em San Mateo County, na Califórnia (EUA).

Os ciclos de vida de muitas ferrugens são complexos, e esses patógenos representam um constante desafio aos fitopatologistas, cuja tarefa é mantê-las sob controle. Um exemplo de ciclo de vida de uma ferrugem é fornecido por *Puccinia graminis*, a causa da ferrugem do trigo, que é a maior cultura do mundo. (O trigo fornece cerca de um quinto das calorias consumidas pelos seres humanos no mundo inteiro.) Existem numerosas linhagens de *P. graminis*, e, além do trigo, parasitam outros cereais, como cevada, aveia e centeio, bem como várias espécies de gramíneas selvagens. Já no ano 100 d.C., Plínio descreveu a ferrugem do trigo como “a maior praga das culturas”. Hoje em dia, os fitopatologistas combatem a ferrugem preta em grande parte com variedades resistentes de trigo, obtidas por cruzamentos, porém as mutações e recombinações na ferrugem tipicamente tornam qualquer vantagem efêmera. Durante quatro décadas, a resistência do trigo à *P. graminis* foi conseguida principalmente com um único gene, *Sr31*, que foi descoberto por Norman Borlaug, um dos arquitetos da Revolução Verde (ver Capítulo 21). Em seguida, em 1999, foi descoberta em Uganda uma nova raça de *P. graminis*, capaz de vencer o *Sr31*. Conhecida como Ug99, essa ferrugem foi caracterizada como “a mais virulenta” em 50 anos. Em 2010, Ug99 disseminou-se para a África do Sul e alcançou o Irã. Temia-se que o fungo acabasse aparecendo em Punjab, uma área do Paquistão e do Norte da Índia que é uma das principais produtoras de trigo do mundo. Os fitopatologistas e especialistas em cruzamento estão trabalhando urgentemente para identificar plantas com resistência genética à Ug99.

Puccinia graminis é heteroécia, isto é, necessita de dois hospedeiros diferentes para completar o seu ciclo de vida (Figura 14.35). Por outro lado, os parasitos autoécios necessitam de apenas um hospedeiro. *Puccinia graminis* pode crescer indefinidamente na gramínea hospedeira, porém só se reproduz de modo assexuado. Para que ocorra a reprodução sexuada, a ferrugem precisa passar parte de seu ciclo de vida no arbusto de uva-espina (Berberis vulgaris*) e parte sobre a gramínea. Um método que tenta eliminar essa ferrugem tem sido a erradicação dos arbustos de Berberis. Por exemplo, em Massachusetts (EUA), quando ainda colônia da Inglaterra, foi estabelecida uma lei ordenando que “todo aquele que... tiver qualquer muda de Berberis crescendo em sua terra... deverá extirpá-la ou destruí-la antes do décimo terceiro dia de junho, 1760 d.C.”

A infecção de *Berberis* ocorre na primavera (Figura 14.35, parte superior, à esquerda), quando os basidiósporos uninucleados infectam a planta, formando micélios haploides que inicialmente desenvolvem *espermogônios*, principalmente na face superior das folhas. A forma de *P. graminis* que cresce na uva-espim consiste em linhagens + e - separadas, de modo que os basidiósporos e espermogônios derivados dessas linhagens são + ou -. Cada espermogônio é uma pústula em forma de frasco, revestida por células que formam células uninucleadas e viscosas, denominadas *espermácios*. A abertura do espermogônio é circundada por pelos laranjas, rígidos, não ramificados e pontudos, as *perífises*, que retêm gotículas de néctar açucarado, de odor doce. O néctar, que atrai as moscas, contém os espermácios. Entre as perífises, encontram-se *hifas receptoras* ramificadas. As moscas visitam os espermogônios e alimentam-se do néctar. Em seu movimento de um espermogônio para outro na uva-espim, as moscas transferem os espermácios. Se um espermácio + de um espermogônio entrar em contato com a hifa receptiva - de outro espermogônio, ou vice-versa, ocorre plasmogamia, e são produzidas hifas dicarióticas. Inicia-se então a formação dos *écios* a partir das hifas dicarióticas, que se voltam para baixo a partir do espermogônio. Em seguida, os *écios* formam-se na superfície inferior das folhas, onde produzem cadeias de *eciósporos*. Os eciósporos dicarióticos devem infectar então o trigo, visto que não irão crescer nos arbustos de *Berberis*.

A primeira manifestação externa de infecção no trigo é o aparecimento de estrias lineares de cor da ferrugem sobre as folhas e o caule (a fase vermelha). Essas listras são *uredínios*, que contêm *uredósporo* unicelulares e dicarióticos. Os uredósporos são produzidos durante todo o verão e reinfectam o trigo; constituem também o principal meio pelo qual a ferrugem do trigo se dissemina por todas as regiões produtoras de trigo do mundo. No final do verão e início do outono, os soros de cor avermelhada escurecem gradualmente e transformam-se em *télios* com *teliósporos* dicarióticos e bicelulares (a fase preta). Os teliósporos são esporos de inverno, que não infectam o trigo nem *Berberis*. Pouco depois de sua formação, ocorre cariogamia, e os teliósporos atravessam o inverno no estágio diploide. Na verdade, a meiose começa imediatamente, porém é interrompida na prófase I. No início da primavera, antes da germinação, a meiose é completada no basídio curvo e pequeno que emerge das duas células do teliósporo. Os septos são formados entre os núcleos resultantes, que então migram para os esterigmas, desenvolvendo-se em basidiósporos. Assim, completa-se o longo ciclo anual.

FUNGOS PREDADORES

Entre os fungos mais especializados destacam-se os fungos predadores, que desenvolveram diversos mecanismos para capturar pequenos animais que utilizam como alimento. Alguns fungos com lamelas atacam e consomem pequenos vermes conhecidos como nematódeos. O cogumelo-ostrea, *Pleurotus ostreatus*, por exemplo, cresce sobre a madeira em decomposição (A),(B). Suas hifas secretam uma substância que anestesia os nematódeos; em seguida, as hifas envolvem esses minúsculos vermes e penetram neles. O fungo aparentemente os utiliza como fonte de nitrogênio, suplementando, assim, os baixos níveis de nitrogênio presentes na madeira.

Alguns fungos assexuados microscópicos secretam, sobre a superfície de suas hifas, uma substância pegajosa, fazendo com que protozoários, rotíferos, pequenos insetos e outros animais fiquem aderidos (C). Mais de 50 espécies desse grupo capturam nematódeos. Na presença desses vermes, as hifas do fungo produzem alças que se dilatam rapidamente, fechando a abertura como um laço quando um nematódeo passa pela sua superfície interna. Presumivelmente, o estímulo da parede celular aumenta a quantidade de material osmoticamente ativo na célula, causando a entrada de água e aumentando a pressão de turgescência. A parede externa rompe-se, e uma parede interna previamente dobrada se expande, fechando a armadilha. Anéis de armadilha de hifas, juntamente com pequenos nematódeos, foram encontrados em âmbar, cuja idade foi estimada em cerca de 100 milhões de anos. Os fungos predadores já existem há muito tempo.



Em certas regiões, o ciclo de vida da ferrugem do trigo pode ser mais curto, com a persistência do estado uredinial quando os tecidos vegetais em crescimento ativo estão disponíveis durante todo o ano. Nas planícies da América do Norte, os uredósporos do trigo de inverno nos estados do sudoeste dos EUA e no México migram em direção ao norte para o sul de Manitoba (Canadá). Mais tarde, gerações espalham-se para o oeste em Alberta (Canadá), e, finalmente, existe migração para o sul no final do verão, alastrando-se aparentemente ao longo do flanco oriental das Montanhas Rochosas e retornando para os solos de inverno. Nessas circunstâncias, a ferrugem do trigo não depende de *Berberis* para a sua persistência, de modo que a erradicação desse arbusto não foi efetiva para o controle da ferrugem do trigo nessa área. Em contraposição, a dispersão dos uredósporos do sul para o norte é impedida na Eurásia, onde existem extensas cadeias montanhosas de leste a oeste, e *Berberis* é necessária para a sobrevivência do patógeno. Convém assinalar que algumas espécies de *Berberis* são resistentes à ferrugem e podem ser comercializadas com segurança como plantas ornamentais.

O subfilo Ustilaginomycotina inclui os carvões

Com poucas exceções, os Ustilaginomycotina são parasitas de angiospermas e são comumente designados como carvões. O nome “carvão” refere-se à aparência fuliginosa ou enegrecida das massas de teliósporos pretos e pulverulentos, que caracterizam os esporos de resistência desses fungos. Foram descritas aproximadamente 1.070 espécies de Ustilaginomycotina. Do ponto de vista econômico, os carvões são muito importantes. Atacam cerca de 4.000 espécies de angiospermas, incluindo culturas para alimentação e plantas ornamentais. Três dos carvões mais conhecidos são *Ustilago maydis*, que causa o carvão do milho (Figura 14.36); *Ustilago avenae*, que causa o carvão da aveia, e *Tilletia tritici*, a causa do carvão do trigo fétido.

O ciclo de vida de um carvão, que é autoécio (*i. e.*, que necessita apenas de um hospedeiro), é consideravelmente mais simples que o da *Puccinia graminis*. Tomaremos como exemplo o ciclo de vida de *Ustilago maydis*. As infecções por esporos de *U. maydis* permanecem localizadas, produzindo Soros ou tumores grandes. Os tumores mais visíveis ou galhas ocorrem nas espigas do milho, onde os grãos se tornam muito maiores e de aparência feia, devido ao desenvolvimento de um micélio maciço dentro deles. Um micélio dicariótico acaba surgindo dos teliósporos de paredes espessas, nos quais ocorrem cariogamia e meiose.

14.35 Ciclo de vida da ferrugem do trigo. *Puccinia graminis* (filo Basidiomycota, subfilo Pucciniomycotina) que causa a ferrugem do trigo, é heteroécia e passa parte do seu ciclo de vida em *Berberis* e parte sobre uma gramínea que, neste caso, é o trigo. Conforme ilustrado aqui (parte superior, à esquerda), no início da primavera, *Berberis* é infectada por basidiósporos uninucleados. As hifas dos basidiósporos, que têm linhagens + ou -, dão origem a espermogônios + e -. Quando os espermacios de uma linhagem entram em contato com as hifas respectivas da linhagem oposta, ocorre plasmogamia, e formam-se os écios. Os eciosporos dicarióticos ($n + n$) produzidos pelos écios infectam então o trigo. Listras avermelhadas, os uredínios, que contêm uredósporos unicelulares dicarióticos, aparecem logo sobre o trigo. Os uredósporos – que são produzidos durante todo o verão – reinfectam o trigo. Com a aproximação do outono, as listras avermelhadas são convertidas em tégios de coloração escura contendo teliósporos, que inicialmente são dicariócitos. Pouco depois da formação dos teliósporos, os dois núcleos em cada metade do teliósporo se fundem (cariogamia), e os teliósporos, que não infectam nenhum hospedeiro, atravessam o inverno no estado diploide. No início da primavera, com a germinação das duas células do teliósporo, os núcleos diploides completam a meiose. Cada célula dá origem a um basídio e a quatro basidiósporos haploides.



14.36 Carvão do milho. O fungo *Ustilago maydis*, um carvão que causa a doença familiar conhecida como carvão do milho, produz massas de esporos de cor preta e aparência pulverulenta nas espigas do milho. Quando jovens e brancas, essas massas de esporos são cozidas e usadas como alimento no México e na América Central, onde são consideradas iguaria. *Ustilago* é um membro do subfilo Ustilaginomycotina do filo Basidiomycota.

Com a germinação, o teliósporo dá origem a um basídio de quatro células (a maioria dos carvões forma basídios septados). Formam-se dois basidiósporos uninucleados haploides + e dois -, um a partir de cada uma das quatro células do basídio (*U. maydis*, como *P. graminis*, é heterotálico). Os basidiósporos podem infectar o milho diretamente ou dar origem por brotamento a populações de células uninucleadas, denominadas *esporídios*, que também podem infectar o milho. Os basidiósporos ou os esporídios germinam, produzindo um micélio + ou -. Quando micélios de linhagens opostas entram em contato, ocorre plasmogamia, produzindo um micélio dicariótico, cujas células se transformam, em sua maioria, em teliósporos.