

ARTIGO DE REVISÃO

MORFOLOGIA, FUNÇÕES DOS SOROS E
VARIAÇÕES DOS CICLOS VITAIS DAS FERRUGENSM.B. Figueiredo¹†; M.M. Passador^{1,2}¹Instituto Biológico, Centro de Pesquisa e Desenvolvimento de Sanidade Vegetal, Av. Cons. Rodrigues Alves, 1252, CEP 04014-002, São Paulo, SP, Brasil. E-mail: marthamaria_p@yahoo.com.br

RESUMO

Os organismos vivos que são genericamente denominados ferrugens formam um amplo e complicado grupo. Mais de 100 gêneros que incluem cerca de 6.000 espécies são hoje conhecidos. Somente no Brasil são conhecidas cerca de 1.000 espécies pertencendo a 55 gêneros diferentes. As ferrugens pertencem ao grupo de organismos comumente denominados fungos, são organismos muito antigos. Sob o ponto de vista biológico, não há dúvidas de que as ferrugens foram bem sucedidas, tendo sido capazes de parasitar por um período tão longo, e com uma distribuição geográfica tão variada. Isso se deve ao fato de elas serem capazes de produzir diversas formas esporíferas que estão envolvidas em muito tipos complexos de ciclos de vida. Assim, essas variações permitem às ferrugens habilidades surpreendentes de adaptação em diferentes condições ambientais.

PALAVRAS-CHAVE: Uredinales, *Puccinia*, *Hemileia*, *Phakopsora*.

ABSTRACT

MORPHOLOGY, FUNCTION OF SORI AND VARIATIONS OF THE LIFE CYCLE OF RUSTS. The organisms that are generically called rusts form an ample and complicated group. More than 100 genera that include about 6000 species are known today. In Brazil only about 1000 species belonging to 55 genera are known. The rusts belong to the group of fungus organisms, and are very old. Under the biological point of view, there is no doubt that the rusts have been successful, having been able to parasite for such a long period, and with such a varied geographic distribution. This must be due to the fact that they are capable of producing diverse spore forms that are involved in many complex types of life cycles. Thus, these variations provide the rusts with surprising abilities of adaptation in different environmental conditions.

KEY WORDS: Uredinales, *Puccinia*, *Hemileia*, *Phakopsora*.

INTRODUÇÃO

Com mais de 6.000 espécies, distribuídas por todo o mundo, as Uredinales (Ferrugens) constituem uma das maiores ordens naturais de fungos, compreendendo mais de um terço de todos os basidiomicetos conhecidos (AINSWORTH, 1971). Como organismos parasitos ecologicamente obrigados e que apresentam uma alta especificidade em relação aos seus hospedeiros, as ferrugens possuem a capacidade de infectar um grande número de plantas vasculares. Os fichários do "Arthur Herbarium" da Universidade de Purdue, Ind. nos Estados Unidos, registram cerca de 130 gêneros de ferrugens e perto de duas centenas de famílias de plantas vasculares como hospedeiras de

ferrugens. As ferrugens são encontradas sobre fetos (Pteridofitas), sobre Gimnospermas, sobre centenas de famílias primitivas ou avançadas das mono e dicotiledôneas e em todos os ecossistemas terrestres, exceto na Antártica (HENNEN; BURITICA, 1980). Famílias botânicas como Polypodiaceae, Pinaceae, Malpighiaceae, Euphorbiaceae, Leguminosae, Poaceae e Compositae são particularmente ricas em hospedeiros para numerosos gêneros e espécies de ferrugens (CUMMINS, 1959, 1978; CUMMINS; HIRATSUKA, 1983). Os fungos da ordem Uredinales são responsáveis por algumas das mais devastadoras doenças das plantas cultivadas, e consideradas como de distribuição mundial. Nenhum outro grupo de fitopatógenos apresenta, como as Uredinales, a capacidade de

²Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agrônômicas, Departamento de Produção Vegetal, Setor de Defesa Fitossanitária, Laboratório de Patologia Florestal, Botucatu, SP, Brasil.

†In memoriam.

infectar um número tão grande de plantas de interesse econômico.

WELLMAN (1972) citou mais de 150 espécies de ferrugens como importantes ou potencialmente importantes para a agricultura na América do Sul. O prejuízo ocasionado pelas ferrugens às nossas principais culturas econômicas é, às vezes, de tal monta a ponto de prejudicar completamente a produção, torná-la antieconômica ou mesmo impedir seu plantio em determinadas épocas do ano. Bastaria citar algumas que representam uma séria e constante ameaça como as ferrugens do café (*Hemileia vastatrix*), feijão (*Uromyces appendiculatus*), trigo (*Puccinia graminis tritici*), sorgo (*Puccinia purpurea*), milho (*Puccinia sorghi*, *P. polysora* e *Phakopsora zaeae* - novo nome de *Physopella zaeae*), soja (*Phakopsora pachyrhizi* e *Phakopsora meibomiae*), alho, alho-porro e cebola (*Puccinia allii*), pessegueiro (*Tranzschelia discolor*), cana-de-açúcar (*Puccinia melanocephala*) figueira (*Phakopsora nishidana* - atual nome de *Cerotelium fici*), plantas florestais e fruteiras mirtáceas (*Puccinia psidii*), pimentão e pimenta (*Puccinia pampeana*/*Endophyllum pampeanum* - espécie biteliomórfica), etc.; para se ter uma idéia da importância que envolve o problema.

Há algum tempo, veio a público um índice das ferrugens existentes no Brasil (HENNEN *et al.*, 1982), onde foram relacionados 54 gêneros e 700 espécies de ferrugens identificadas no País, parasitando cerca de 100 famílias de plantas vasculares. Dessas, pelo menos 41 espécies são patógenos de plantas que apresentam interesse econômico. Dessa época para este ano de 2006, muitas outras espécies causadoras de danos em plantas cultivadas foram detectadas em nosso meio. Mesmo considerando que o índice foi publicado em atraso, contendo dados colhidos até o ano de 1984, desde então várias outras espécies de ferrugens patogênicas a plantas cultivadas foram determinadas em nosso meio. No entanto, apesar da importância incontestável das ferrugens como fitopatógenos, certas particularidades da biologia desse grupo de organismos fazem com que ainda se saiba muito pouco sobre a maioria de seus representantes. Entre essas particularidades está o fato de se tratarem de fungos biotróficos, não podendo ser facilmente cultivados à parte de seus hospedeiros.

As ferrugens são pleomórficas podendo apresentar vários tipos de estruturas esporogênicas e esporos com diferentes morfologias e funções, produzidas nos diversos estágios ou fases de seus ciclos vitais, por vezes extremamente complicados e confusos. Essas estruturas se manifestam em diferentes épocas do ano (estacionais) e são denominadas formas metagenéticas.

Em virtude de algumas espécies poderem apresentar até cinco tipos de esporos diferentes (ou rara-

mente, até mesmo seis, como é o caso de *Puccinia vexans* que produz um esporo clonal de resistência, com paredes mais espessas denominado anfisporo) e dois hospedeiros não relacionados entre si para completar seus ciclos vitais (espécies heteroécias), as ferrugens estão entre os microrganismos de ciclo biológico mais complexo (CUMMINS, 1959; CUMMINS; HIRATSUKA, 1983). Entretanto, muitas ferrugens, mesmo pertencendo ao grupo que requer dois hospedeiros diferentes para seu ciclo completo, podem sobreviver em um único hospedeiro por meio de reprodução vegetativa ou clonal (uredíniosporos). No caso das ferrugens denominadas autoécias, em que todos os estados esporíferos manifestam-se em um mesmo hospedeiro, a determinação dos ciclos de vida deveria ser mais simples, não fosse a grande variabilidade existente em certas espécies. Nestas, a morfologia das estruturas esporíferas e esporos não coincidem com as funções normalmente desempenhadas no ciclo vital das ferrugens mais bem estudadas. Assim o pleomorfismo, a complexidade dos ciclos de vida e as dificuldades inerentes aos estudos de parasitas biotróficos são os principais fatores que desestimulam as pesquisas nessa área.

Quanto ao aspecto fitopatológico, a maior parte do conhecimento que possuímos sobre as ferrugens em geral está baseada no que se sabe sobre ferrugens exóticas e de clima temperado, em sua maioria, provenientes do Hemisfério Norte. Como por exemplo, temos a ferrugem do trigo (*Puccinia graminis tritici*), do girassol (*Puccinia helianthi*), do pessegueiro (*Tranzschelia discolor*), etc que foram melhor estudadas. Disso resulta que, de uma maneira generalizada, os fitopatologistas tendam a extrapolar os conhecimentos existentes sobre algumas destas ferrugens, para outras espécies encontradas nos trópicos e que nada têm a ver com elas, levando a falhas de interpretação e, conseqüentemente, insucesso nos métodos de controle e manejo empregados. A maioria dos micólogos dá prioridade apenas aos estudos morfológicos, desejando assim interpretar os seus ciclos de vida através desses estudos.

Poucos ciclos vitais de ferrugens verdadeiramente tropicais, mesmo daquelas economicamente importantes, foram até hoje demonstrados por estudos de inoculações experimentais, e a necessidade de estudos de campo de laboratório tem sido enfatizada por diversos uredinologistas (PETERSEN, 1974; SAVILE, 1976; HENNEN *et al.*, 1990).

A falta de conhecimentos sobre as ferrugens tropicais e subtropicais, provavelmente centro de origem filogenética desse grupo de organismos, é um dos maiores obstáculos, não somente para a melhoria do sistema de classificação das Uredinales, como também para a compreensão de alguns dos mais importantes patógenos das plantas cultivadas. So-

mente para se ter uma idéia do estado atual do conhecimento sobre a classificação das Uredinales, muitos táxons de ferrugens, especialmente no nível de família e, freqüentemente, no nível genérico e específico não tem sido satisfatório no que se refere às relações naturais ou filogenéticas. A classificação moderna das ferrugens teve início com DIETEL (1897a, 1897b) e desde então algumas das muitas contribuições nesse campo do conhecimento humano foram feitas por ARTHUR (1907-1940); SYDOW; SYDOW (1902-1924); DIETEL (1928); THIRUMALACHAR; MUNDKUR (1949a; 1949b; 1949c); CUMMINS; STEVENSON (1959); LAUNDON (1973) e CUMMINS; HIRATSUKA (1983). Todos esses trabalhos basearam-se em dados incompletos, sendo especialmente evidente a deficiência de dados provenientes das ferrugens dos trópicos, locais prováveis de origem desse grupo de fungos. Até bem recentemente, a delimitação de famílias era feita utilizando-se critérios morfológicos esparsos e pouco consistentes, como: ausência ou presença de pedicelos, adaptação e união ou não de teliosporos em camadas ou colunas etc. HENNEN; BURITICÁ (1980) publicaram um diagrama mostrando cronologicamente as modificações de idéias nos conceitos de classificação de famílias desde 1897 até 1980. Mais recentemente, foi dada grande ênfase à delimitação de famílias incluindo também nos critérios adotados a morfologia dos espermogônios (HIRATSUKA; CUMMINS, 1963; SAVILE, 1976; HIRATSUKA; HIRATSUKA, 1980; CUMMINS; HIRATSUKA, 1983 e 1984). Pode-se ter uma idéia sobre evolução do conceito de família em Uredinales quando se compara a edição de 1959 do trabalho "Illustrated Genera of Rust Fungi", publicada por Cummins, com a edição revisada publicada por CUMMINS; HIRATSUKA (1983 e 2003). Enquanto na primeira não existe sequer um conceito firmado sobre o problema, na edição revisada são enumeradas 13 famílias de Uredinales (Pucciniastraceae, Coleosporiaceae, Cronartiaceae, Microgeneriaceae, Melampsoraceae, Phakopsoraceae, Chaconiaceae, Uropoxidaceae, Pileolariaceae, Raveneliaceae, Phragmidiaceae, Puccinaceae e Pucciniosiraceae) e pelo menos oito gêneros de ferrugens de afinidade incerta (CUMMINS; HIRATSUKA, 2003). Isso mostra o resultado do trabalho desenvolvido por inúmeros uredinologistas nesse período de tempo. A introdução do uso de microscopia eletrônica de varredura e da microscopia confocal na pesquisa tem sido um dos fatores responsáveis por alguns progressos havidos recentemente no desenvolvimento desses estudos.

Em estudos realizados no Brasil, foi estimado que, de pelo menos 3.000 espécies de ferrugens provavelmente existentes no país, são conhecidas apenas cerca de 725 e das quais quase nada se sabe sobre a biologia e ciclos de vida.

Para um amplo conhecimento das variações existentes nos diferentes tipos de ciclos vitais, há necessidade de que esse grupo de fungos seja detalhadamente estudado de uma forma contínua e abrangente. As possibilidades de que as diversas variações possam ser conhecidas em profundidade, se nos ativermos apenas aos estudos das ferrugens economicamente importantes, são bastante reduzidas. É necessário que ao se empregar os vários tipos de interações (ferrugem-planta) colhidos na natureza, e especialmente na rica flora tropical, possam ser encontrados modelos biológicos adequados que possibilitem tais estudos.

Por outro lado, embora tenha sido possível cultivar axenicamente certos estágios de algumas poucas espécies de ferrugens, inexistente uma metodologia geral que permita o desenvolvimento "in vitro" dos estados esporíferos e dos ciclos vitais completos da grande maioria das ferrugens. Dessa maneira são necessárias inoculações experimentais de plantas hospedeiras vivas para que se possa comprovar as conexões entre estados imperfeitos (anamorfos) e perfeitos (teleomorfos) das ferrugens. São ainda necessárias pesquisas extensivas, de campo e de herbário, para se obter as indicações preliminares das conexões e seqüências do aparecimento dos estágios esporíferos para uma espécie em particular, antes que as inoculações sejam planejadas. Mesmo com a deficiência de estudos sobre os ciclos de vida, são hoje conhecidos, pelo menos, 14 tipos diferentes de ciclos vitais de ferrugens econômicas ou silvestres.

CARACTERÍSTICAS GERAIS DAS FERRUGENS

O micélio das ferrugens pode ser uninucleado a princípio e binucleado depois. Após a penetração, o micélio cresce internamente no hospedeiro sendo inteiramente endobiótico, extraindo os alimentos por meio de haustórios que se formam a partir das hifas intercelulares penetrando as células do hospedeiro e localizando-se entre a parede celular e a parede plasmática (Fig. 1). Os haustórios são bastante variáveis em tamanho e forma, porém constantes para cada espécie. Os fungos causadores de ferrugens têm sido considerados parasitos obrigatórios, mas muitas pesquisas têm sido realizadas a partir de 1951, na tentativa de se conseguir cultivá-los em culturas puras (culturas axênicas) (CUTTER, 1959; COFFEY, 1925; SCOTT; MAC LEAN, 1969; KATSUHIKO; KATSUYA, 1985; MARTINS *et al.*, 1995). Desde então não tem havido tantos progressos nesse campo, mas, mesmo assim, hoje se prefere considerar as ferrugens como organismos ecologicamente obrigatórios, ou seja, que, sem a ajuda do homem inexistem à parte de seus hospedeiros.

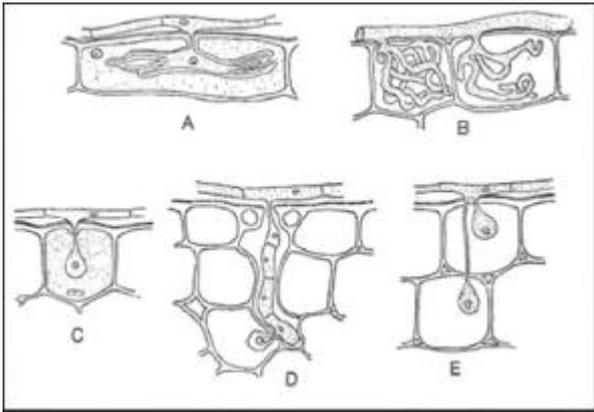


Fig. 1 - Exemplos de haustórios, A e B: sugadores filamentosos ramificados; C: sugador globular; D: sugador globular na extremidade de uma hifa intercelular; E: sugador globular em célula epidermais e subepidermais (Fonte: SILVEIRA, 1981).

As ferrugens não produzem basidiocarpo e a estrutura na qual a cariogamia toma lugar é um tipo de esporo especial denominado teliospоро (Fig. 2). O teliospоро pode apresentar paredes muito grossas como é o caso da maioria das ferrugens de clima temperado e podem sobreviver aos períodos de inverno. Esses teliosporos, porém, não são tão espessos no caso de algumas ferrugens tropicais e também não apresentam um período de dormência como aqueles, germinando imediatamente após a maturação (formas lepto).

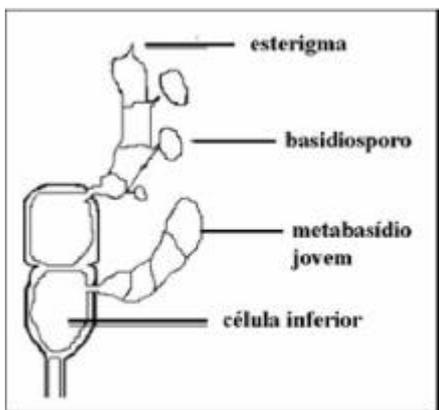


Fig. 2 - Germinação do teliospоро.

Este é o caso da ferrugem amarela do café, causada por *Hemileia vastatrix* (Fig. 3). Como organismos biotróficos, um grande número de ferrugens tem os seus mecanismos de sobrevivência ligados a existência de substâncias auto-inibidoras ou estimuladoras da germinação, presentes nas paredes dos esporos, quer estes sejam clonais (uredíniosporos) ou sexuais (teliosporos). Isso faz com que, mesmo em condições favoráveis, a sua germinação seja relativamente

aleatória. Esses mecanismos impedem que, em condições favoráveis de ambiente, os esporos germinem ao mesmo tempo, pondo em risco a sobrevivência das espécies, em caso de ausência circunstancial do hospedeiro específico.



Fig. 3 - Germinação de teliospоро de *Hemileia vastatrix*.

Algumas espécies subtropicais, cuja atividade biológica é maior no inverno, são dormentes nos períodos quentes do verão através de um esporo sexual de paredes relativamente espessas, que contém substâncias inibidoras solúveis na água. Essas substâncias são lentamente lavadas pelas chuvas de verão e germinam no outono e inverno quando as temperaturas são mais baixas. Um bom exemplo desse tipo de ciclo biológico é a ferrugem *Puccinia pampeana* cujos hospedeiros são plantas do gênero *Capsicum* (Fig. 4) (FIGUEIREDO; CARVALHO JUNIOR, 1994a, 1994b, 1995).



Fig. 4 - Germinação de teliospоро telióide de *Puccinia pampeana*.

Uma das ferrugens tropicais consideradas mais simples é uma ferrugem que ocorre nas samambaias, denominada *Desmella aneimiae*, cujo micélio é constituído por 2 ou 3 hifas "alimentadoras" que parasitam

uma ou duas células subcorticais e forma apenas um soro que é produzido por entre os estômatos do hospedeiro. Esse soro produz, inicialmente, esporos clonais (urediniosporos) e, depois, dependendo das condições ambientais, também teliosporos bicelulares de paredes finas e sem dormência (Fig. 3). Esta ferrugem é considerada filogeneticamente próxima a *Hemileia vastatrix*, que também frutifica por estruturas produzidas através dos estômatos das folhas do cafeeiro produzindo esporos clonais (urediniosporos) e teliosporos unicelulares e sem dormência (Fig. 5).

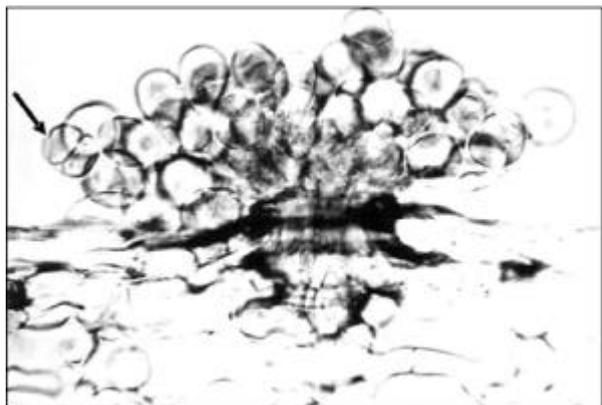


Fig. 5 - *Desmella ameiniiae*, urediniosporos (II), a seta indica um teliosporo (III).

SOROS E ESTÁGIOS ESPORÍFEROS DAS FERRUGENS E SUA SIMBOLOGIA OU NOTAÇÕES

Denomina-se macrocíclica completa uma ferrugem que tem o seu ciclo completo, ou seja, tem a capacidade de desenvolver 5 tipos de esporos diferentes no curso de seu ciclo vital. Esses esporos são normalmente identificados por uma combinação de algarismos arábicos e romanos que vão de 0 a IV e são os seguintes: espermiácias - 0; eciosporo - I; urediniosporo - II; teliosporo - III e basidiosporo - IV. Qualquer ferrugem que produza apenas teliosporos (III) ou espermiogônios e teliosporos (0, III) são denominadas microcíclicas. É considerada de ciclo longo qualquer ferrugem que não seja microcíclica. As ferrugens nas quais apenas as fases II (uredinial) e III (telial) são conhecidas, e que incluem a grande maioria das ferrugens que afetam plantas economicamente importantes, são denominadas hemiformas. Neste caso, seus possíveis hospedeiros intermediários são desconhecidos.

Os quatro primeiros tipos de esporos são produzidos por estruturas organizadas que se denominam genericamente soros e que, de acordo com a natureza dos esporos produzidos, recebem os nomes: espermiogônios, écios, uredínios e télíos, sendo identificados pelos mesmos símbolos empregados para os

esporos. Os basidiosporos não são produzidos por qualquer estrutura organizada, mas sim, originam-se da germinação dos teliosporos. Quando estes atingem a maturidade e encontram condições ambientais favoráveis, ou livre de seus inibidores, germinam por simples septação (*Coleosporium* spp.) ou produzindo 1 ou mais basídios septados, que darão origem aos basidiosporos. Este é o caso da grande maioria das ferrugens conhecidas. Estes conceitos são sumarizados no Quadro 1.

Quadro 1 - Soros das ferrugens e seus produtos.

Símbolo ou notação	Soro ou estrutura	Produto
0	Espermiogônio	Espermiácias
I	Écio	Eciosporos
II	Uredínio	Uredosporos
III	Télio	Teliosporos
III-IV	Basídio	Basidiosporo

É necessário notar que pelo conceito ontogênico utilizado pelos uredinologistas americanos a aplicação dos símbolos referidos no Quadro 1, para os diferentes tipos de soros e esporos, não está estritamente relacionada com a morfologia que esses apresentam, mas sim com a posição que eles ocupam no ciclo vital da ferrugem, dizendo melhor, com a função que desempenham (ARTHUR, 1905, 1925, 1929; CUMMINS, 1959; HIRATSUKA, 1975). Embora esse método (simbologia ou notação) possa causar alguma confusão em razão da relação morfologia-função, ele tem o grande mérito de dar ênfase a biologia dos organismos causadores de ferrugem em lugar de ater-se apenas ao aspecto morfológico isoladamente, como ocorre com método aplicado pela escola morfológica dos uredinologistas ingleses de LAUNDON (1967) e HOLM (1973). O método permite esquematizar as variações existentes nos mais complicados ciclos de vida das ferrugens, transmitindo de uma forma visualmente clara a idéia que se deseja, sem o que seria necessário o uso de um grande número de palavras explicativas.

Infelizmente o uso dessa notação é restrito, limitando-se a ferrugens que seguem os padrões morfológicos de *P. graminis* e de outras ferrugens afins. Tanto a estrutura uredinial como as demais estruturas esporíferas de muitas ferrugens não seguem um padrão morfológico determinado, sendo sujeitas a enormes variações, o que impossibilita a generalização. Apenas para exemplificar, temos: o gênero *Coleosporium*, no qual a estrutura uredinial apresenta esporos catenulados; o gênero *Intraptes* (HENNEN; FIGUEIREDO, 1979) no qual os urediniosporos são formados por proliferação endógena de uma es-

trutura semelhante ao pedicelo; o gênero *Prospodium* em que a morfologia do uredonio e do télio assemelha-se a uma cesta formada na superfície da planta hospedeira.

Também em vários gêneros de ferrugens primitivas (*Milesina*, *Melampsorella*, *Pucciniastrum*, *Cronartium* etc.) os uredínios são peridiados, ou seja, apresentam uma parede que os limita denominada perídio. Estes são apenas alguns poucos exemplos colhidos nas estruturas urediniais de algumas ferrugens. Também nas estruturas éciais e teliais são encontradas variações. Por esse motivo o uso desta notação tem sido bastante questionado nos congressos internacionais, estando a comunidade científica a procura de novas fórmulas que facilitem e simplifiquem a comunicação científica.

No Quadro 2 é apresentado o significado biológico dos termos especiais utilizados pelos uredinologistas que seguem o conceito ontogênico, para os quais a função da frutificação é mais importante do que o tipo de morfologia apresentado.

Quadro 2 - Estágios dos ciclos vitais das ferrugens (conceito ontogênico).

Termo biológico	Termos especiais	Notação ou símbolo
Gamético	Espermogônio	0
Zigótico	Écio	I
Clonal	Uredínio	II
Meiótico	Télio (Basídio)	III
Meiosporos	Basidiosporos	IV

As seguintes considerações poderão ser feitas sobre as estruturas, funções dos soros e tipos de esporos produzidos pelas ferrugens.

ESPERMOGÔNIOS (0)

Os espermogônios dão origem às espermácias. Eles se desenvolvem a partir do micélio haplóide, ou primário, e as espermácias são esporos haplóides, sendo sua única função comprovada fundir-se com as hifas receptivas (plasmogamia) e iniciar o "dicarion" ou estado dicariótico, o que equivale, nos basidiomicetos, ao estado diplóide nos outros organismos. Os espermogônios desenvolvem-se juntamente e usualmente antes da formação dos écios ou télis, porém nunca acompanham os uredínios. Do processo de fertilização (espermatização) dos espermogônios depende o aparecimento dos écios ou télis. No caso das ferrugens denominadas Brackye e que têm ciclo completo, os espermogônios aparecerem associados a um tipo

de écio denominado uredóides, porque são morfologicamente semelhantes aos uredínios do gênero *Uredo*, sendo os esporos por eles produzidos também semelhantes aos uredíniosporos. Neste caso, este tipo de écio pode ser representado pela notação I^{II}, onde a base (I) indica a função e o expoente (II) indica o aspecto morfológico do écio.

Quanto a sua forma e aspecto os espermogônios são variáveis. Difusos e sem margens claramente definidas como nos gêneros: *Urediniopsis*, *Pucciniastrum*; mais ou menos claramente definidos e com forma lenticular nos gêneros *Melampsora*, *Coleosporium*, *Kuhneola*, *Phragmidium* e *Tranzschelia*; imersos e em forma de frasco freqüentemente projetando paráfises ou hifas receptivas como nos gêneros *Puccinia* e *Uromyces*. HIRATSUKA; CUMMINS (1963) e HIRATSUKA; HIRATSUKA (1980) identificaram pelo menos 6 grupos e 12 tipos morfológicos diferentes de espermogônios. Esse é um dos aspectos morfológicos atualmente utilizado na separação de famílias visando uma classificação natural e filogenética de Uredinales. Infelizmente, a freqüente ausência de espermogônios não permite muitos estudos que auxiliem a separação das ferrugens em famílias, gêneros e espécies (Figs.6 e 7).

As espermácias são sempre unicelulares e recobertas usualmente por uma secreção açucarada denominada "néctar" espermogonial que, contendo açúcares, atrai insetos que auxiliam no processo de espermatização. A função dos espermogônios é a produção e dispersão gamética (espermácias).

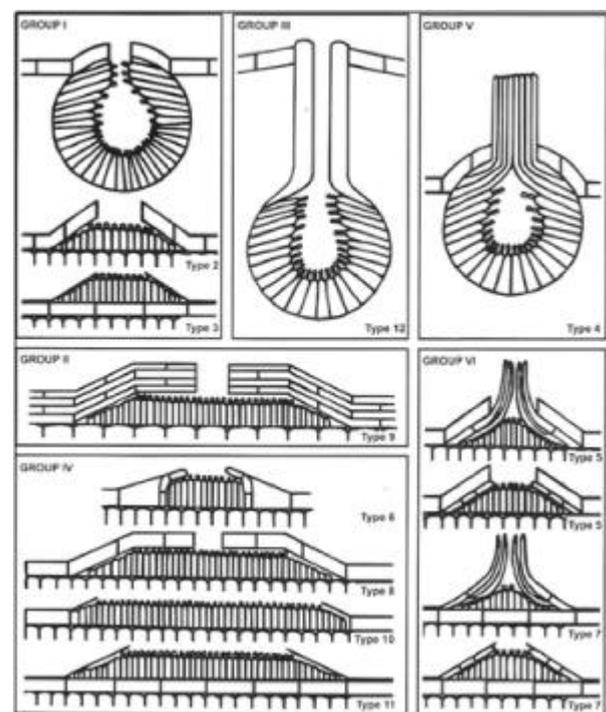


Fig. 6 - Grupos morfológicos e tipos de espermogônios (Fonte: CUMMINS; HIRATSUKA, 2003).

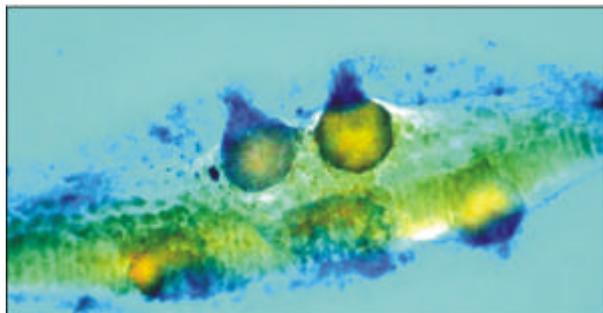


Fig. 7 - Espermogônios de *Puccinia pampeana*, tipo 4.

ÉCIOS (I)

São estruturas que se formam após o processo de fertilização junto à estrutura feminina (oogônio) denominada "primórdio ecial" e nos quais se originam e são produzidos esporos dicarióticos denominados eciosporos. Oécio tem, portanto, sua origem no micélio haplóide após o processo de fertilização e está geralmente em associação com os espermogônios. Funcionalmente oécio é uma estrutura encarregada da multiplicação do ovo ou zigoto após o processo de fertilização, de onde provém o nome biológico "estrutura zigótica". Eles são, portanto, uma frutificação que tem como função a multiplicação do ovo ou zigoto, ou seja, da recombinação gênica.

A uma infecção com eciosporos nunca se segue uma geração nova de eciosporos, podendo, porém, seguirem-se gerações de uredíniosporos (clonal) ou teliosporos produzidos, respectivamente, por uredíniosoros ou teliosoros.

De acordo com a morfologia apresentada osécios podem ser agrupados em 5 grupos principais, como segue:

1. Écio ecidióide

É oécio tipicamente produzido pela maioria das ferrugens dos gêneros *Puccinia* e *Uromyces* (Fig. 8), mas outros gêneros também podem apresentar esse mesmo tipo deécio. São bem desenvolvidos, em forma de taça, contendo células esporogênicas curtas; o perídio (estrutura protetora) está sempre presente e as células peridiaias são romboidais ou quadradas. Os eciosporos formam-se em cadeia (catenulados) na maioria contendo células intercalares. Os eciosporos usualmente apresentam a superfície verrugosa (Fig. 9).



Fig. 8 - Écio ecidióide de *Puccinia* sp.

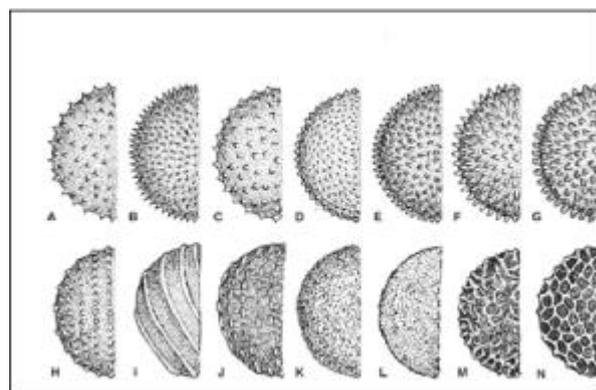


Fig. 9 - Ornamentações de esporos: A-C: equinulad; D-G: verrugoso; H: estriado verrugoso; I: listrado; J: tracejado; K: rugoso; L: labirintiforme; M: pseudoreticulado; N: reticulado (Fonte: CUMMINS; HIRATSUKA, 2003).

2. Écio roestelióide

Esse tipo é característico do gênero *Gymnosporangium* parasita de coníferas e que inexistente no Brasil; o perídio é alongado, em forma de chifre, e as células peridiaias são longas e estreitas, usualmente apresentando o comprimento maior que a largura. Todas as ferrugens que apresentam este tipo deécio são originárias das regiões temperadas.

3. Écio peridermóide

Esse tipo deécio ocorre nos gêneros *Coleosporium*, *Cronartium*, *Milesina* e *Pucciniastrum*, todos sobre hospedeiros Gimnospermas.

O perídio é muito desenvolvido, com células peridiaias alongadas. Os eciosporos são catenulados com paredes fortemente verrugosas. Oécio peridermóide é também característico de ferrugens originárias de regiões de climas temperado.

4. Écio caemóide

Ocorre nos gêneros *Melampsora*, *Phragmidium* e *Xenodonchus* não apresentando um perídio definido que os delimite. Os eciosporos são dispostos em cadeia, com as paredes finamente ornamentadas.

5. Écio uredóide

Esse tipo deécio que, é idêntico à estrutura uredinial ou clonal, ocorre em certas espécies do gênero *Tegillum*, *Puccinia*, *Uromyces*, *Ravenelia* etc. Osécios uredóides são, usualmente, acompanhados de espermogônios e formam-se agrupados da mesma maneira que osécios ecidióides, neste caso os eciosporos têm a mesma aparência morfológica dos uredíniosporos; são pedicelados, mas são funcionalmenteécios, formados após o processo de dicarionização, ou seja, multiplicadores do ovo ou zigoto. Osécios e eciosporos, como já referido anteriormente, podem ser apresenta-

dos com a notação I^{II}, onde a base (I) indica a função e o expoente (II) o aspecto morfológico da estrutura. As ferrugens que apresentam esse tipo de ciclo são denominadas formas Bracky (Fig. 10).

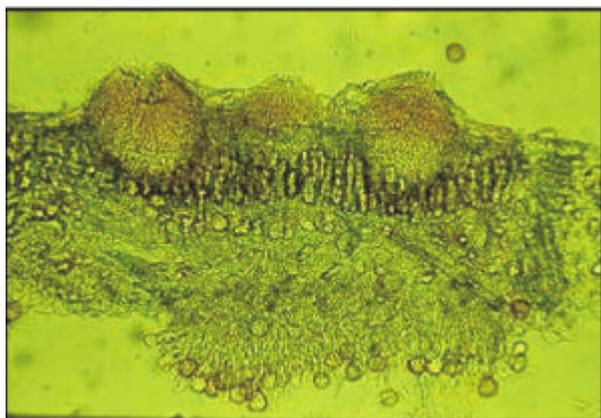


Fig. 10 - *Uromyces neurocarpii*.

UREDÍNIOS E UREDINIOSPOROS (II)

Os uredínios são formados a partir do micélio dicariótico e formam esporos dicarióticos, denominados uredíniosporos. Estes se originam por simples segmentação da parte final de uma hifa não ramificada e que é freqüentemente referida como pedicelo. Uma segunda geração de uredínios e de uredíniosporos pode resultar de uma infecção por uredíniosporos e são, por isso, chamadas estruturas repetitivas, funcionando como conídios. Esse tipo de reprodução é, também, chamada de anamórfica ou clonal, por repetir exatamente as características genéticas da geração anterior. Na maioria das ferrugens, os uredínios não são limitados por quaisquer estruturas peridiais. Em algumas ferrugens, entretanto, são encontradas células marginais não esporogênicas que limitam o soro e que são denominadas paráfises. As paráfises apresentam formas variáveis podendo ser clavadas, capitadas etc. e, usualmente, apresentando a parte apical com paredes espessadas. Essas estruturas são, freqüentemente, utilizadas na sistemática para separação de gêneros e/ou espécies. Algumas espécies de ferrugens podem apresentar uredínios com uredíniosporos catenulados como é o caso do gênero *Coleosporium*. Os uredíniosporos são muitas vezes capazes de germinar sem que haja qualquer período de repouso, desde que hajam condições ambientais favoráveis. Essa germinação ocorre através de poros denominados poros germinativos. Em muitas espécies, porém os uredíniosporos possuem substâncias auto-inibidoras ou estimuladoras que, dependendo de vários fatores ambientais, impedem ou controlam a germinação, mesmo que as condições ambientais sejam favoráveis. Todos esses fatores envolvidos nos

processos de germinação dos diferentes tipos de esporos das ferrugens são os responsáveis pelas complicados mecanismos de sobrevivência das diferentes espécies.

Os uredíniosporos são binucleados e, via de regra, unicelulares sendo suas superfícies usualmente ornamentadas delicadamente, equinuladas, ou verrugosas de forma uniforme ou não. A posição e o número de poros germinativos presentes nos uredíniosporos, e que nem sempre são facilmente visíveis, são razoavelmente constantes para uma determinada espécie e, por isso mesmo, são características úteis para a identificação das ferrugens através de seu estado anamórfico clonal. Quanto a posição nos esporos, os poros germinativos podem ser: dispersos, equatoriais, unizonados, bizonados, supra equatoriais ou basais, hospedeiro e espessura das paredes na parte distal ou basal, são elementos que também auxiliam na identificação das espécies (Fig. 11).

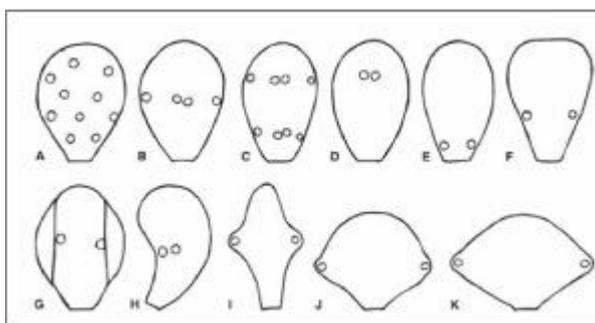


Fig. 11 - Alguns exemplos de localização de poros germinativos: A. poros dispersos; B. poros equatoriais; C. poros bizonados; D. superequatorial, poros unizonados; E. poros unizonados basais; F. poros subequatoriais; G. poros equatoriais com vesícula; H. poros equatoriais unizonados; I. poros equatoriais com ângulos laterais; J. poros equatoriais de esporos em forma de helmo; K. poros unizonados de esporos elipsóides (Fonte: CUMMINS; HIRATSUKA, 2003).

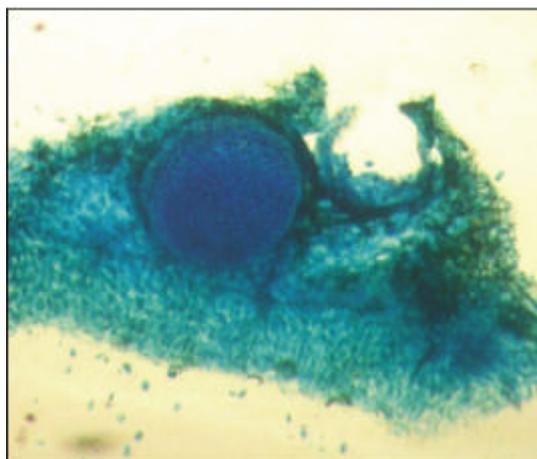


Fig. 12 - *Puccinia crassipes* em Ipomea.

Algumas espécies de ferrugens apresentam uredínios e uredíniosporos (II) que não diferem morfológicamente dos soros e esporos produzidos pela fase ecial (I) de *P. graminis*. Eles são reconhecidos como clonais por serem repetitivos. Isso ocorre, por exemplo, com a ferrugem *Puccinia crassipes* (Fig. 12), que parasita plantas da família Convolvulaceae. Para tal caso a notação empregada é II^I (uredínios ecidióides). Essas ferrugens são denominadas formas opsis, ou seja, possuem uredínios ecidióides.

TÉLIOS OU TELIOSSOROS (III)

Na maioria dos gêneros de ferrugens, os teliosporos são organizados em télios bem diferenciados. Porém, em alguns gêneros, essa organização é irregular e o termo é mais aplicado pelo propósito de uniformidade. Assim, por definição, os teliosporos sempre germinam produzindo basídios. Os télios e os teliosporos são as estruturas empregadas para a identificação e classificação das formas teleomórficas ou “perfeitas” das ferrugens.

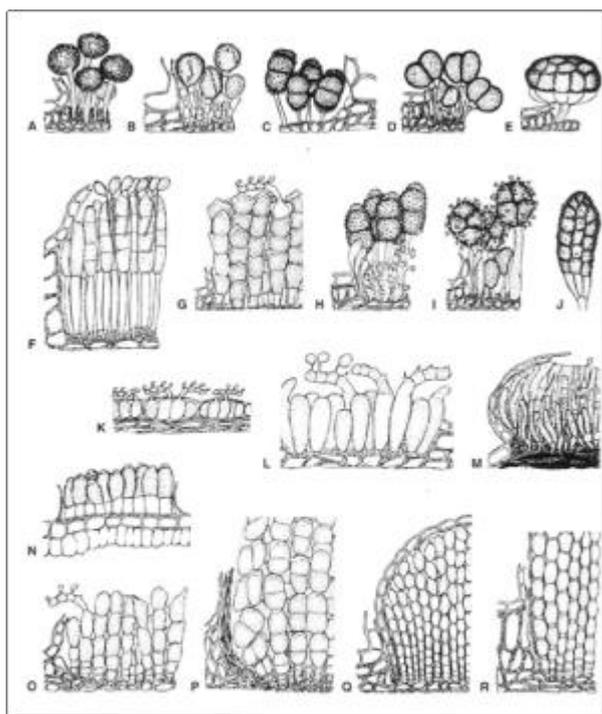


Fig. 13 - Variações morfológicas de teliosporos (Fonte: CUMMINS; HIRATSUKA, 2003).

Assim, existirão tantos tipos de télios e teliosporos quantos forem os gêneros e espécies de Uredinales. Apenas para exemplificar essa variabilidade, em *Uromyces* o teliosporo tem apenas uma célula, em *Puccinia* é bicelular, e é multicelular com septos transversais em *Phragmidium*. Em *Ravenelia*, o teliosporo é multicelular com septos nos dois sentidos. Em *Hemileia*, os teliosporos são também unicelulares,

como em *Uromyces*, mas são hialinos, têm paredes finas e se formam por entre os estômatos, sobre células especiais denominadas esporogênicas, não formando pústulas. Em vários gêneros os teliosporos uni ou pluricelulares estão imersos nos tecidos do hospedeiro formando cadeias com ou sem células intercalares ou ainda irregularmente arranjados. Todas essas características são utilizadas para a identificação das formas perfeitas das ferrugens (gêneros teleomórficos) (Fig. 13).

CICLOS VITAIS DE FERRUGENS

O ciclo vital de *Puccinia graminis* tem sido tomado como modelo básico para o estudo das Uredinales fazendo com que estudantes, e mesmo profissionais já com alguma experiência, tenham a falsa idéia de que este seja o ciclo vital das ferrugens, quando é apenas um exemplo de uma das suas possíveis variações.

Entretanto, como o ciclo de vida de *P. graminis* é um dos ciclos mais complexos e o modelo biológico mais bem estudado, merece ser analisado com certo detalhamento, para que possamos, com mais profundidade, entender outras variações dos ciclos vitais das Uredinales em geral.

CICLO VITAL DE *Puccinia graminis*

Puccinia graminis, o agente causal da doença mais intensivamente estudada, a ferrugem do colmo do trigo, exemplifica o ciclo completo e heteroécio de uma ferrugem com os 5 tipos de esporos conhecidos. Na primavera, o tipo de esporo denominado teliosporo bicelular, com paredes grossas e resistentes, sendo capaz de sobreviver ao período de inverno, germina produzindo e liberando basidiosporos que infectam as folhas de berberis (*Compositae - Berberis spp.*). A germinação dos basidiosporos, a penetração das folhas e o crescimento do parasita levam à formação e desenvolvimento de um micélio haplóide e auto-estéril no interior das folhas (talo). Sob a epiderme e na face superior da folha desenvolvem-se, sobre manchas amareladas, espermogônios diminutos e que, quando observados ao microscópio, apresentam formado de frasco. Os espermogônios rompem a epiderme e extrudam as espermásias, que são esporos muito pequenos e unicelulares, embebidas no néctar espermogonial - líquido viscoso contendo açúcares - que é atrativo para diversos tipos de insetos. Essas espermásias são extrudadas pelo ostíolo que é um orifício do espermogônio existente na parte superior da estrutura por onde também aparecem as extremidades de um tipo especializado de hifas denominadas receptivas. Os insetos, atraídos pelo néctar espermogonial, que é rico em açúcares, se encarregam de promover a fecundação cruzada, quando circulam

de uma para outra lesão, colocando as espermácias em contato com as hifas receptivas de espermogônios geneticamente compatíveis, ou do grupo heterotálico recíproco (+ e -). A espermatização pode também ser promovida por outros agentes físicos, que não insetos como, por exemplo, ácaros, água da chuva, sereno noturno etc. Então, a espermácia funde-se com a hifa receptiva (plasmogamia) e o núcleo espermial migra para dentro da estrutura através da hifa receptiva, até atingir uma célula muito desenvolvida, o primórdio ecial ou óvulo, iniciando a dicaríofase. Essa célula binucleada (N + N) torna-se uma célula basal. É análoga ao zigoto e desenvolve uma estrutura soral em forma de taça denominada écio, na face inferior das folhas do berberis, passando a produzir cadeias de esporos binucleados, os eciosporos, que são interligados por células denominadas interciliares. Este tipo de frutificação é um multiplicador da recombinação gênica, ou seja, do novo ovo ou zigoto. Em outras palavras, os écios são estruturas que têm como função a multiplicação do ovo ou zigoto, originado da fusão (N + N) que consiste uma nova recombinação genética decorrente do processo sexual.

Os eciosporos recombinantes dispersam-se principalmente pelos ventos e outros agentes de disseminação. Sobre a planta hospedeira germinam produzindo um tubo germinativo no qual cada núcleo se divide independentemente por mitose, de forma conjugada. Infectam apenas membros da família das Gramineae (trigo etc.), levando ao estabelecimento do micélio dicariótico intercelular que se nutre através de haustórios. O micélio dicariótico manifesta-se desenvolvendo primeiro os uredínios que produzirão uredíniosporos binucleados capazes de reinfectar o trigo e produzir diversas gerações consecutivas. Os uredíniosporos são esporos assexuais, por isso mesmo também chamados esporos clonais ou conídios. São facilmente transportados pelos ventos a imensas distâncias e responsáveis pela rápida disseminação da ferrugem e conseqüente ocorrência das grandes epifitias. Sob o ponto de vista genético, as novas gerações de uredíniosporos são exatamente iguais aos eciosporos (N + N) recombinante que lhes deram origem e sua maior ou menor infectividade para o trigo esta relacionada com a recombinação sexual resultante.

Como uma síntese do que foi até aqui discutido conclui-se que o *Berberis* (dicotiledônea) é o hospedeiro do talo monocariótico (N) e o trigo (monocotiledônea) hospedeiro do talo dicariótico (N + N).

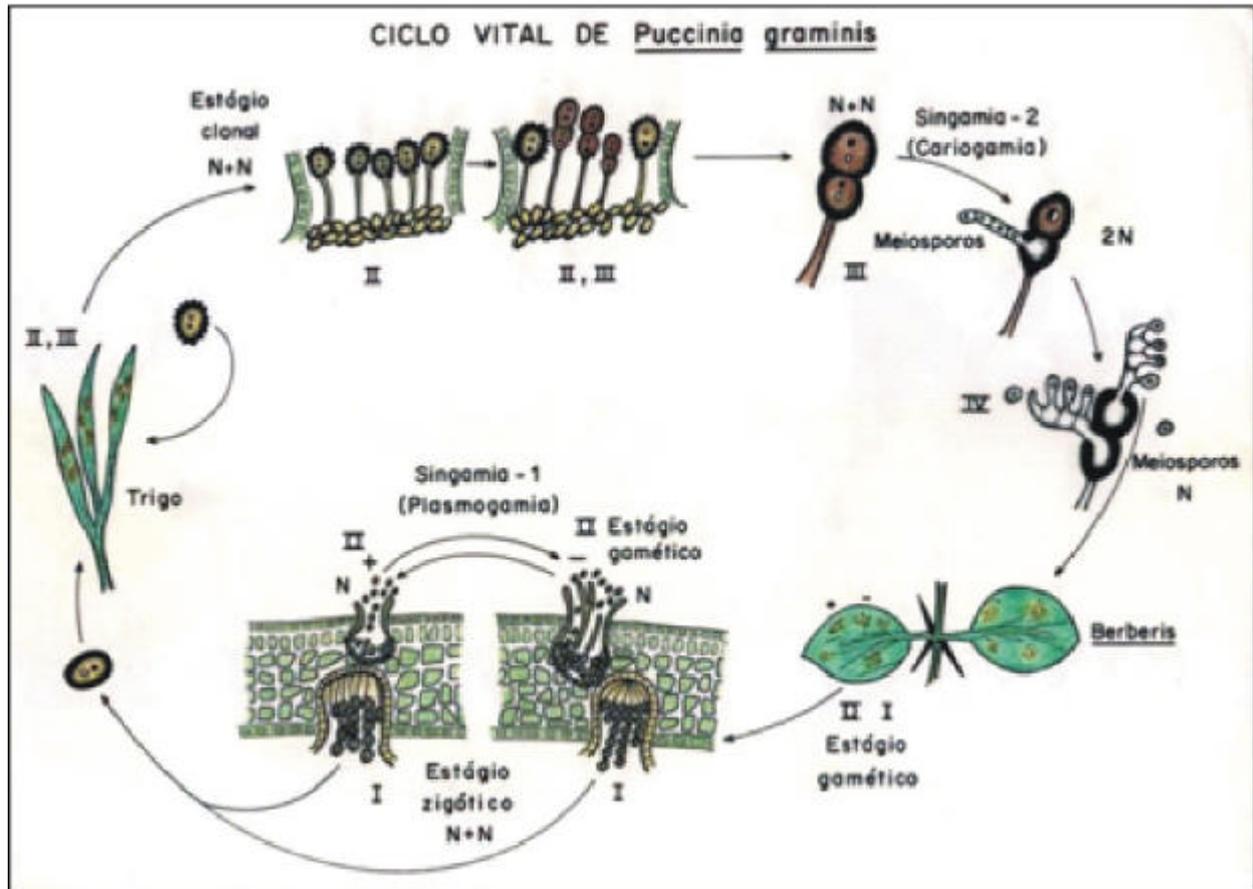
A formação dos télíos e teliosporos acontece no final da estação de crescimento do hospedeiro estando, amiúde, ligada ao advento de condições ambientais desfavoráveis como, por exemplo, baixas temperaturas, modificações bioquímicas e senescência da planta hospedeira. Enfim, manifestam-se como o resultado de uma série de fatores intrínsecos e extrínsecos. Os télíos podem manifestar-se separadamente, ou, como acon-

tece com bastante freqüência, em uma mesma pústula que anteriormente produzia uredíniosporos, podendo mesmo ser encontrados soros com dois tipos de esporos (soros mistos). Os teliosporos apresentam, no caso de *P. graminis*, duas células binucleadas e dicarióticas (N + N), com paredes grossas, e mantêm-se viáveis em condições ambientais adversas, sendo capazes de germinar após um período de maturação que corresponde, na natureza, à dormência de inverno. Na germinação, o primeiro fenômeno é a cariogamia (N + N → 2N) e cada uma das células do teliosporo germina para produzir um metabasídio cilíndrico que, finalmente, se transforma em um basídio septado transversalmente, composto de 4 células que dão origem aos quatro basidiosporos desenvolvidos na parte terminal de uma organela denominada esterigma. Quanto aos aspectos citológicos do processo de germinação, nos estágios finais do período de maturação dos teliosporos, como já referido, e início da germinação, tem lugar a fusão do par de núcleos do dicarion (N + N → 2N) e, durante o processo de desenvolvimento do basídio, ocorre a meiose, resultando em 4 basidiosporos haplóides, que são liberados no meio ambiente com função específica de reinfectar o berberis, dar origem ao micélio monocariótico, reiniciando um novo ciclo (Fig. 14).

VARIAÇÕES DOS CICLOS VITAIS

Enquanto são conhecidos apenas dois modelos básicos de ciclos vitais, ou seja, o longo e o curto, pelo menos 14 variações desses ciclos já foram determinadas por diversos autores. HENNEN; FIGUEIREDO (dados não publicados) organizaram, para fins didáticos, um Quadro com 14 variações dos ciclos, sendo algumas delas bastante prováveis, ainda hipotéticas. Nesse Quadro foram também incluídas as ferrugens nas quais apenas os anamorfos eram conhecidos (ferrugens imperfeitas propriamente ditas), representadas principalmente pelos gêneros *Aecidium* e *Uredo*.

Muitos anos de observações de campo e experimentos de inoculações artificiais é que permitiram que se chegasse ao conhecimento que se tem hoje sobre os ciclos das ferrugens. Como existe um certo número de ferrugens que apresentam ciclos semelhantes ao de *P. graminis* e de outras ferrugens bem estudadas, freqüentemente é possível predizer o estágio do ciclo vital (gamético, zigótico, clonal etc.) pela morfologia das estruturas esporíferas e pelos tipos de esporos por elas produzidos. Entretanto, essa generalização pode levar a sérias confusões devido à variabilidade de muitas espécies, nas quais, sob o ponto de vista da biologia e estágio do ciclo vital (gamético, zigótico etc), não coincide com a morfologia da estrutura esporífera e esporos apresentados para o mesmo estágio em *P. graminis* e espécies com ciclos afins. Isto se deve a várias alterações morfológicas envolvidas no processo evolutivo das Uredinales.

Fig. 14 - Ciclo vital de *Puccinia graminis*.

De acordo com muitos autores (HENNEN; BURITICÁ, 1980), as ferrugens teriam se originado nas regiões tropicais, eram autoécias e possuíam, inicialmente, apenas o estado telial (III). Depois evoluíram com seus hospedeiros, migrando mais tarde para outras regiões do globo. Os ciclos de vida de muitas espécies tornaram-se expandidos. Na luta pela sobrevivência, certas espécies desenvolveram novas estruturas esporíferas, incorporaram outros hospedeiros e seus ciclos tornaram-se complexos como é o caso de *P. graminis*. Com o prosseguimento dos processos evolutivos, após expandidas, muitas ferrugens sofreram também processos de redução. Essas formas

reduzidas têm sido mais bem estudadas e por isso contam com maior suporte teórico científico.

Como já foi comentado anteriormente, a notação para identificar os estados esporíferos aqui utilizada para fins didáticos apresenta certas falhas por misturar conceitos morfológicos e fisiológicos. Entretanto, enquanto um novo sistema não for idealizado pelos micólogos, consideramos essa notação como a mais adequada para que, de uma forma simples, seja possível sintetizar idéias e permitir um melhor entendimento das variações dos ciclos de vida das ferrugens mais comumente encontradas em nosso meio (Quadro 3).

Quadro 3 - Notação prática para a identificação da morfologia dos estados esporíferos de algumas ferrugens.

Soro	Notação	Designação	Exemplos (gêneros onde ocorre)
Écio Ecidíóide	I	-	Vários gêneros
Écio Uredóide	I ^u	Bracky Forma	<i>Tegillium</i> sp., <i>Ravenelia</i> sp., <i>Puccinia psidii</i> (?), <i>Uromyces neurocarpi</i>
Uredínio Uredóide	II	-	Vários gêneros
Uredínio Ecidioide	II ⁱ	Opsis Forma	<i>Puccinia crassipes</i>
Télio Telióide	III	-	Vários gêneros
Télio Ecidíóide	III ⁱ	Endo Forma	<i>Endophyllum</i> sp., <i>Puccinia pampana</i>
Télio Uredóide	III ^u	-	<i>Hemileia vastatrix</i> (?), <i>Puccinia oxalidis</i>

Tanto as microformas (0 III; III) como as endoformas (0 III^I; III^I), podem ter sido originadas por um processo evolutivo bastante especulado por Tranzschel (MALCOLM; HENDERSON, 1966; CUMMINS; HIRATSUKA, 1983, 2003). Essa teoria, denominada "Lei de Tranzschel", refere-se à redução do ciclo vital de certas ferrugens, quer elas sejam heteroécias ou autoécias, pela transferência da função telial para a estrutura ecial. Em outras palavras, a informação genética que leva ao fenômeno da cariogamia e meiose, que ocorre no teliosporo ($N + N \rightarrow 2N$) através desse processo evolutivo, é transferida para o estado esporífero seguinte, o eciosporo, que pode ou não estar em um hospedeiro diferente conforme a ferrugem seja heteroécia ou autoécia. Antes de completar o raciocínio convém salientar que, quando se usa o processo de notação ou fórmula para identificar um determinado ciclo de vida como, por exemplo, o de *P. graminis* - 0 I II III, em geral se omite a notação para os basidiosporos (IV), uma vez que ele é uma consequência da germinação do teliosporo. Pois se completa ela deveria ser assim expressa 0 I II III-IV.

Denomina-se "via endofilóide" quando ocorre apenas a transferência da função telial (0 I II III \rightarrow 0 III^I e I II III \rightarrow III^I), ou seja, a cariogamia e a meiose passam a ocorrer na estrutura ecial e os eciosporos, mantendo a mesma morfologia, passam a germinar como teliosporos produzindo basídios e basidiosporos. Neste caso, o "hábito", que é a forma como se distribuem os soros eciais na superfície do hospedeiro de

forma mais ou menos concêntrica, também é mantido. Espécies com essa característica são denominadas endoformas ou formas-endo. Denomina-se "via telioide" quando, além da transferência da função, há também a transferência da morfologia telial (0 I II III \rightarrow 0 III^{III} e I II III \rightarrow III^{III}), mantendo-se apenas o hábito, ou seja, forma peculiar que se distribui os soros de forma concêntrica, na superfície do hospedeiro. Neste segundo caso os teliosporos da forma microcíclica derivada são morfologicamente idênticos aos da espécie de ciclo longo da qual ele se originou (espécie mãe). Obviamente, quando a espécie antepassada tiver sido heteroécia, a espécie derivada tornar-se-á microcíclica no hospedeiro intermediário, ou seja, os da fase ecial. Existem na literatura exemplos de espécies de ferrugens que apresentam duas populações distintas: uma macrocíclica heteroécia e outra microcíclica infectando apenas hospedeiro intermediário. A conexão entre elas pôde ser feita porque os teliomorfos (teliosporos) são morfologicamente idênticos.

Há ainda a considerar alguns casos não relatados na literatura, em que o processo evolutivo se deu de forma intermediária e a espécie derivada (via endontelióide) apresenta, simultaneamente, características dos térios e dos écios da espécie mãe. Este parece ser o caso dos gêneros pertencentes à família Pucciniosiraceae e do gênero *Didimopsis*. A Figura 15 ilustra a teoria dos fenômenos envolvidos pela Lei de Tranzschel.

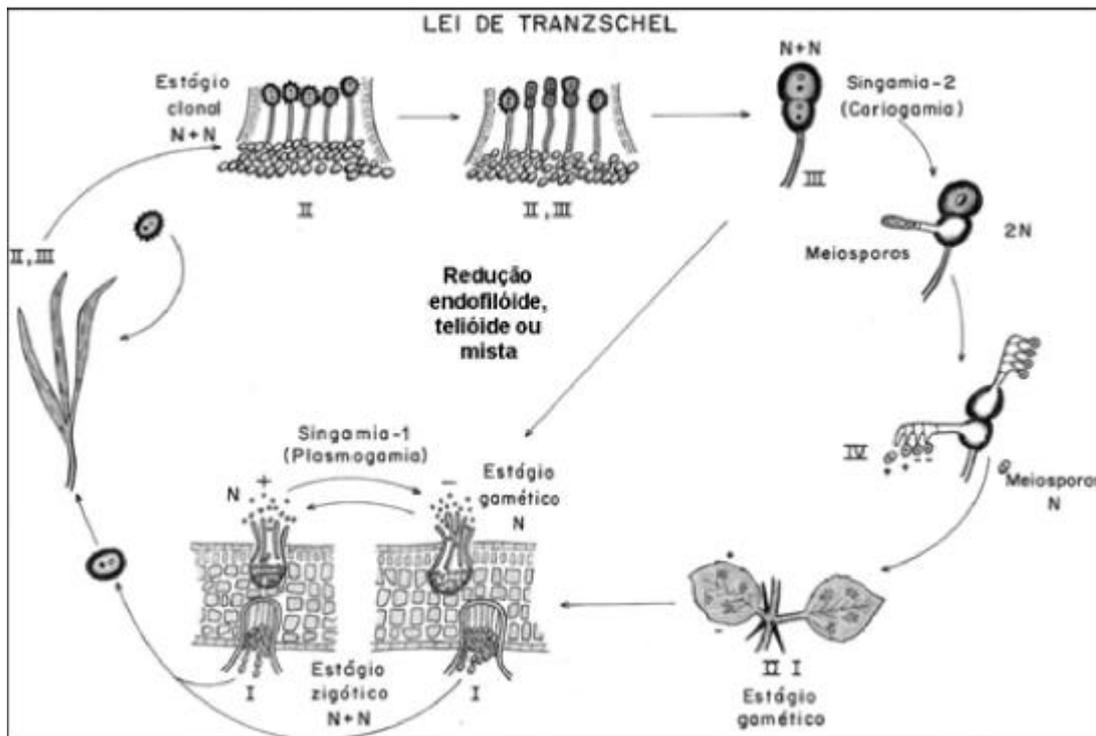


Fig. 15 - Ciclo vital de uma ferrugem com ciclo semelhante ao de *Puccinia graminis* e a Lei de Tranzschel.

Baseadas nas teorias evolutivas que resultaram em variação das estruturas morfológicas dos estados esporíferos ou redução de ciclos vitais, as informações aqui apresentadas procuram dar uma idéia através de exemplos de algumas poucas variações, das muitas existentes nos ciclos das ferrugens. Os exemplos a seguir relacionados, foram colhidos da literatura pertinente e também da experiência própria adquirida em pelo menos 20 anos de estudos sobre as ferrugens do Brasil, sendo a maioria deles tomados de espécies de ferrugens que ocorrem em nosso meio. Aos nomes científicos das espécies exemplo, segue, entre parêntesis, o nome das famílias das plantas hospedeiras sobre as quais as espécies ocorrem.

Segue adiante uma síntese esquemática dos ciclos vitais até hoje conhecidos, derivados de um sistema ou processo evolutivo nos quais os termos especiais utilizados constituem uma adaptação dos termos empregados por vários autores. O Quadro 4, que segue após a síntese esquemática do provável processo evolutivo, apresenta um resumo desta síntese, também são apresentados exemplos de ferrugens que provavelmente passaram por esse processos.

1) REDUÇÃO DAS CÉLULAS NO TELIOSPORO *Puccinia* (III bicelular) → *Uromyces* (III unicelular)

Exemplos: *Puccinia arechevaletae* (Sapindaceae), *P. heterospora* (Malvaceae), *P. lateritia* (Rubiaceae)

Estas ferrugens são espécies microcíclicas (III) e apresentam uma posição intermediária entre *Puccinia* e *Uromyces*. Seus soros mostram predominantemente teliosporos unicelulares do tipo *Uromyces* (mesosporos) e apenas alguns poucos bicelulares, do tipo *Puccinia*. Seus ciclos vitais podem ser expressos pela seguinte notação - III.

2) PERDA DA FASE UREDINIAL OU CLONAL 0 II II III → 0 I III (Demiforma)

Exemplo: *Gymnosporangium juniperi-virginianum*, *G. claviceps*

Trata-se de uma espécie heteroécia característica de regiões temperadas. Os télios e os teliosporos manifestam-se causando infecções sistêmicas em *Juniperus*. Os basidiosporos produzidos pela germinação dos teliosporos *in locu* são dispersados pelo ar, pela água das chuvas ou insetos, e infectam as folhas de plantas do gênero *Malus* (Rosaceae) no qual são produzidos écios do tipo roestelióide e eciosporos que tornam a infectar o *Juniperus*, causando infecções sistêmicas infectando o ciclo. Nesta espécie, a fase clonal (II) é omitida. O ciclo pode ser assim representado - 0 I III (demiforma).

3) MODIFICAÇÃO DO ÉCIO AECIÓIDE PARA ÉCIO UREDINÓIDE

0 I II III → 0 I I^{II} II III (Bracky-forma)

Exemplos: *Uromyces neurocarpi*, *Puccinia punctiformis*, *Puccinia carthami*, *Ravenelia* spp.

Teglium sp. Trata-se de uma ferrugem autoécia de ciclo completo que parasita *Vitex polygona*, *Vitex montevidensis* e outras espécies de *Vitex* (Verbenaceae). Seus écios são uredóides. Tratam-se de formas denominadas Bracky.

Ravenelia spp.: Seguem esse mesmo padrão. Existem em nosso meio várias espécies autoécias de ciclo completo que parasitam plantas da família Leguminosae, como espécies dos gêneros *Calliandra*, *Lonchocarpus*, *Mimosa*, *Acacia*, *Cassia* etc.

4) MODIFICAÇÃO DO UREDÍNIO UREDINÓIDE PARA UREDÍNIO ECÍOIDE

0 I II III → 0 I II^I III (Opsiforma).

Puccinia crassipes. Ferrugem bastante freqüente no Brasil, afeta plantas da família Convolvulaceae do gênero *Ipomoeae*. Nessa ferrugem a forma clonal ou uredinial tem a mesma aparência dos écios que são aecidióides.

Outros exemplos: *Puccinia langenophora*, *Puccinia palmeri*. Essas forma são derivadas das formas Opsis. Heteropsis se forem heteroécias, e autopsis se forem autoécias.

5) PERDA DOS ÉCIOS E UREDÍNIOS (Lei de Tranzschel com via telióide)

0 I II III → 0 III (Microforma).

Dietelia duguetiae. Ferrugem bastante freqüente em *Duguetia furfuraceae* (Annonaceae) que ocorre em vegetação de cerrado em diversas áreas do Brasil. Trata-se de uma microforma que apresenta apenas espermogônios e télios, ou seja, 0 III.

6) PERDA DOS ESPERMOGÔNIOS, ÉCIOS E UREDÍNIOS (Lei de Tranzschel com via telióide)

0 I II III → III (microforma).

Puccinia cnici-oleracei. Ferrugem bastante freqüente em muitas áreas do País; ocorre em vários gêneros da família Compositae como *Emilia*, *Spilanthes* etc. Apresenta apenas télios. Neste caso também estão as ferrugens [*P. arechevaletae* (Sapidaceae), *P. heterospora* (Malvaceae) e *P. lateritia* (Rubiaceae) etc].

Observação sobre os itens 5 e 6 - *Dasysporagregaria*: Ferrugem que infecta *Xylopiia* spp. (Annonaceae), é freqüente nas áreas de cerrado de São Paulo e outras regiões do País. Trata-se de uma ferrugem microcíclica. Os estudos realizados indicam a provável existência de duas populações distintas dessa espécie. Uma apresentando espermogônios e outra não. Os ciclos vitais seriam assim representados: 0 III e III. Portanto poderia servir como exemplos dos itens 5 e 6.

Quadro 4 - Síntese esquemática dos ciclos vitais até hoje conhecidos.

	Estados esporíferos										Ciclo	Comentários	Exemplos
	Anamorfos					Anamorfos							
	Anamorfos		Anamorfos			Anamorfos		Anamorfos					
Gamético 0	Zigótico I	Clonal II	Perfeito III	Meiótico IV	Especiais	Auto hetero	Auto hetero	Auto hetero	Auto hetero	Auto hetero	Auto hetero	Auto hetero	Auto hetero
1	+ / -	I	II	III	IV	Heteroforma	hetero	longo	longo	Eciosporos catenulados, uredíniosporos pedicelados ou catenulados.	<i>Puccinia graminis</i> , <i>Cronartium rubicola</i> , <i>Tranzschelia punctata</i> , <i>Coleosporium tussilaginis</i>		
2	+ / -	I	II	III	IV	Autoforma	auto	longo	longo	Eciosporos catenulados, uredíniosporos pedicelados.	<i>Uromyces appendiculatus</i> , <i>Melampsora lini</i> , <i>Puccinia helianthi</i>		
3	+ / -	I	II ¹	III	IV	Opsisforma	auto	longo	longo	Écios e uredínios morfologicamente semelhantes, seus esporos são catenulados.	<i>Puccinia lagenophora</i> , <i>Puccinia palmeri</i>		
4	+ / -	I ¹¹	II	III	IV	Brachyforma	auto	longo	longo	Écios e uredínios morfologicamente semelhantes, seus esporos são pedicelados.	<i>Puccinia cathami</i> , <i>Puccinia obtengens</i> , <i>Puccinia punctiformis</i>		
5	+ / -	I	-	III	IV	Demiforma (Heteropsis)	hetero	longo	longo	Eciosporos catenulados, uredínios ausentes, heteroécias.	<i>Gymnosporangium clavipes</i> , <i>Gymnosporangium</i> spp.		
6	+ / -	I	-	III	IV	Demiforma (Autopsis)	auto	longo	longo	Eciosporos catenulados, uredínios ausentes, atóécias.	<i>Puccinia podophylli</i>		
7	+ / -	I ¹¹	-	III	IV	Brachydemí	auto	longo	longo	Eciosporos pedicelados, uredínios ausentes.	<i>Tracheospora intrusa</i> , <i>Puccinia oxyriae</i> (?)		
8	+ / -	-	-	III ¹	IV	Microforma (endo)	auto	curto	curto	Télios e teliosporos semelhantes a écios e eciosporos da espécie mãe, esporos catenulados.	<i>Endophyllum</i> sp., <i>Kunkelia</i> sp., <i>Endocronartium</i> sp.		
9	+ / -	-	-	III	IV	Microforma (telióide)	auto	curto	curto	Ciclo curto, teliosporos assemelham-se aos da espécie mãe, isto é, telióide.	<i>Puccinia heterospora</i> , <i>Puccinia horiana</i> a maioria das ferrugens microcíclicas		

Continua

Quadro 4 - Continuação

	Estados esporíferos						Ciclo	Comentários	Exemplos	
	Anamorfos		Anamorfos		Termos	Ciclo				
	Gamético 0	Zigótico I	Clonal II	Perfeito III						Meiótico IV
10	+ / -	-	-	III ^(eu)	IV	Microforma (endotelióide)	auto	curto	Mista, ferrugem intermediária	Participantes da família Puccinosiraceae, <i>Didymopora solani-argentei</i> , <i>Didymopora cactae</i> Teórica
11	+ / -	-	-	III ^u	IV	Microforma (teórica)	auto	curto	Télios e teliosporos seriam semelhantes aos das espécies-mãe, quais são pedicelados semelhantes a uredo.	
12	?	?	II	III, III ^u	IV	Bitelioforma	auto/ hetero	longo	Dois tipos de télios telióides e uredóides, do mesmo talo ou provenientes de diferentes populações da mesma espécie, teliosporos (ambos tipos) pedicelados.	<i>Puccinia oxalidis</i> , <i>Hemileia vastatrix</i> (a confirmar)
13	+	-	-	III', III	IV	Biteliomórfica	auto/ hetero	longo	Dois tipos de télios, telióides e ecidióides, provenientes do mesmo talo, teliosporos pedicelados (telióides) e catenulados (ecidióides).	<i>Puccinia panpeana</i> (<i>Puccinia paulensis</i>)
14	+ / -	I, -	II, -	III	IV	Instável	auto/ hetero	longo/ curto	Espécies com ciclos de vida variáveis, algumas vezes denominados ciclos de vida instáveis.	<i>Pileolaria brevipes</i> , <i>Uropixys petalostemonis</i> , <i>Uromyces suksdorfii</i> <i>Puccinia podophyllii</i>
15	??	?	II	III	IV	Hemiforma	?	longo	Ciclos de vida desconhecidos, écios e talvez espermogônios a serem descobertos.	A maioria das ferrugens incluindo <i>Hemileia vastatrix</i> , <i>Puccinia arachidis</i> , <i>Puccinia striiformis</i> , <i>Phakopsora pachyrhizi</i>

+: presente / -: ausente / ?: ignorado / II': uredínio ecidióide / II^u: écio uredinióide / III': télio ecidióide

7) PERDA DOS ÉCIOS E UREDÍNIOS E TRANSFERÊNCIA DA FUNÇÃO TELIAL PARA A ESTRUTURA ECIAL (Lei de Tranzschel via ecióide)

0 I II III → 0 III^I (endoforma).

Exemplos:

7.1. *Endophyllum* spp. Várias ferrugens deste gênero e que podem parasitar diversas famílias botânicas são microcíclicas e apresentam teliose e ecióides (endoformas).

7.2. *Endophyllum diospyri*. Trata-se de uma ferrugem que ocorre sobre plantas do gênero *Diospyrus* spp. (Ebenaceae) na região Norte-Nordeste do Brasil.

8) TRANSFERÊNCIA DA FUNÇÃO TELIAL PARA OS ÉCIOS (Tranzschel com trilha telio-endofilóide)

0 I II III → III^{III-I}

Exemplos:

8.1. *Didimopsora solani-argentei*. Ferrugem que ocorre sobre *Solanum argenteum* (Solanaceae). É uma espécie microcíclica cujos soros teliais apresentam-se morfologicamente com aspecto intermediário entre o télio telióide e o télio ecióide. Nesse caso também se situa a espécie *Puccinosira triunfetae*. Parecem tratar-se

de ferrugens que tiveram o seu ciclo reduzido de acordo com os padrões da "Lei de Tranzschel" seguindo, entretanto, uma trilha mista "télio-endofilóide".

9) TRANSFERÊNCIA DA FUNÇÃO TELIAL PARA OS ÉCIOS, PERDAS DOS UREDÍNIOS E MANUTENÇÃO DOS TÉLIOS TELIÓIDES (Lei de Tranzschel com transferência parcial da função, resultando em uma espécie biteliomorfica)

0 I II III → 0 III^I III

Exemplo:

9.1. *Puccinia pampeana* - *Endophyllum pampeanum* (Fig. 16) Trata-se de uma ferrugem bastante curiosa, de importância econômica, que parasita plantas do gênero *Capsicum* (Solanaceae). Comumente referido no Brasil como *Puccinia paulensis* ou ainda *Puccinia capsicola*. Esta espécie é bileliomorfica (bitelioforma) e sua biologia e ciclo vital foram bastante estudados no Laboratório de Micologia Fitopatológica do Instituto Biológico de São Paulo (HENNEN *et al.*, 1984; FIGUEIREDO *et al.*, 1987). Seu ciclo vital é único, apresentando um télio ecióide e outro telióide. A infecção ocorre somente através de basidiosporos que são produzidos por III^I ou por III.

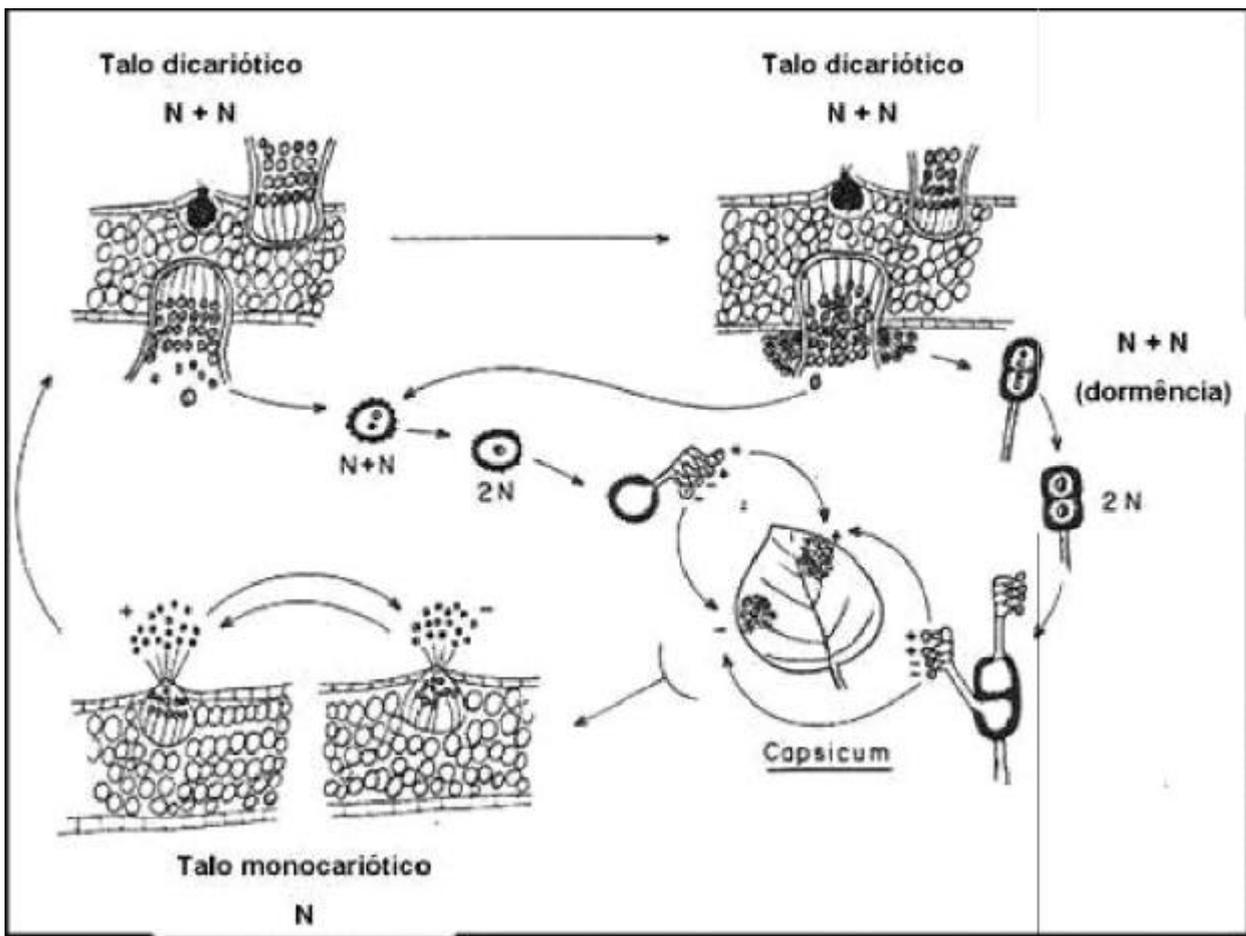


Fig. 16 - Ciclo

Convém frisar que a existência de dois teliomorfos para uma mesma entidade biológica não foi prevista no Código Internacional de Nomenclatura Botânica. Isso dificulta aspectos referentes à conceituação e nomenclatura da espécie.

10) MODIFICAÇÃO DO ÉCIO ECIÓIDE PARA ÉCIO UREDÓIDE E PERDA DOS ESPERMÓGONIOS OU FERRUGEM AUTOÉCIA ORIGINALMENTE COM ÉCIOS UREDÓIDES (ciclos especulativos com várias evidências científicas).

10.1. *Puccinia psidii*. Ferrugem bastante conhecida no Brasil e de grande importância econômica, parasita plantas da família Myrtaceae como eucalipto, goiabeira, jambeiro, jaboticabeira, uvaia etc. De acordo com estudos realizados no Laboratório de Micologia Fitopatológica do Instituto Biológico pela inoculação de basidiosporos livres de urediniosporos, há evidências de que os basidiosporos infectam o mesmo hospedeiro (Myrtaceae) produzindo estruturas idênticas à forma uredinial (FIGUEIREDO; COUTINHO, 1984). A ferrugem não apresenta espermogônios e seus écios seriam uredinióides. Neste caso seu ciclo vital poderia ser assim esquematizado: I^I II III. Estes estudos ainda necessitam confirmação final por meio de monitoramento do processo de infecção e formação de soros. Trata-se, portanto, de um tipo de ciclo teórico, com certas evidências científicas. Caso esta teoria venha a ser comprovada poderia ser uma indicação para a determinação do ciclo de várias ferrugens de interesse econômico hoje conhecidas como hemi-formas.

10.2. Ciclo de *Hemileia vastatrix* (teórico). O ciclo de vida deste importante patógeno do café é ainda um enigma que tem desafiado, por longos anos, micologistas e fitopatologistas de grande experiência. Dadas certas particularidades de sua biologia como: dificuldade na identificação das formas teliomórficas no campo, germinação dos teliosporos "in situ" e ausência de período de dormência etc., *Hemileia vastatrix* constitui um modelo biológico difícil de ser estudado. Baseadas em algumas evidências ou indicações, porém sem provas concretas, HENNEN; FIGUEIREDO (1984) especularam que o ciclo vital de *Hemileia vastatrix* poderia ser considerado como um organismo com duas populações com ciclos diferentes e que poderiam ser assim esquematizados: um com ciclo longo, ou seja I^I II III, e outra microcíclica, proveniente de um processo de redução desse ciclo por um processo de endofilização: I^I II III III^I (endoforma).

REFERÊNCIAS

AINSWORTH, B.C. *Ainsworth & Bisby's Dictionary of the fungi*. New Surrey: Commonwealth Mycological Institute, 1971. 663p.

ARTHUR, J.C. Terminology of the spores-structures in the Uredinales. *Botanical Gazette*, v.39, p.219-222, 1905

ARTHUR, J.C. Uredilales. *North American Flora*, v.7, p.1-848, 1907-1940.

ARTHUR, J.C. Terminology of the Uredinales. *Botanical Gazette*, v.80, p.219-223, 1925.

ARTHUR, J.C. *The plant rusts (Uredinales)*. New York: John Wiley, 1929. 446p.

COFFEY, M.D. Obligate parasites of higher plants, particularly rust fungi. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, v.29, p.297-323, 1925.

CUMMINS, G.B. *Illustrated genera of rust fungi*. Minneapolis: Burgess Publ., 1959. 131p.

CUMMINS, G.B. *Rust fungi on legumes and compositae in North America*. Tucson: Univ. Arizona Press, 1978. 424p.

CUMMINS, G.B.; HIRATSUKA, Y. *Illustrated genera rust fungi*. St. Paul: American Phytopathological Society, 1983. 152p.

CUMMINS, G.B.; HIRATSUKA, Y. *Illustrated genera rust fungi*. St. Paul: American Phytopathological Society, 2003. 225p.

CUMMINS, G.B.; HIRATSUKA, Y. Families of Uredinales. *Reports of the Tottori Mycological Institute*, v.22, p.191-208, 1984.

CUMMINS, G.B.; STEVENSON, J.A. A check list of North American rust fungi (Uredinales). *Plant Disease Reporter*, v.240, p.109-193, 1959. Supplement.

CUTTER JUNIOR, V.M. Studies on the isolation and growth of plant rusts in host tissue cultures and upon synthetic media I Gymnosporangium. *Mycologia*, v.51, p.248-295, 1959.

DIETEL, P. Reihe Uredinales. *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, v.6, p.24-97, 1928.

DIETEL, P. Einige Neue Uredineen. *Hedwigia*, v.36, p.297-299, 1897a.

DIETEL, P. Urediniae brasiliensis a cl. E. Ule lectae. *Hedwigia*, v.36, p.26-37, 1897b.

FIGUEIREDO, M.B.; CARVALHO JUNIOR, A.A. de. Efeito da lavagem dos soros na germinação dos teliosporos telióides de *Puccinia pampeana*. *Summa Phytopatologia*, v.20, n.2, p.101-104, 1994a.

FIGUEIREDO, M.B.; CARVALHO JUNIOR, A.A. de. O emprego de *Coleosporium plumierae* em bioensaios envolvendo germinação de esporos de ferrugens. *Summa Phytopatológica*, v.20, n.2, p.127-129, 1994b.

- FIGUEIREDO, M.B.; CARVALHO JUNIOR, A.A. de. Presença de um auto-inibidor nos teleosporos telíóides de *Puccinia pampeana* e o seu papel na sobrevivência da espécie. *Summa Phytopatológica*, v.21, n.3, p.200-205, 1995.
- FIGUEIREDO, M.B.; COUTINHO, L.N. A germination chamber obtaining pure basidiospores of rust fungi. In: SIMPÓSIO SOBRE FERRUGENS DO CAFEEIRO, 1983, Oeiras, Portugal. *Comunicações*. Oeiras: Centro de Investigação de Ferrugens do Cafeeiro, 1984. p.61-65.
- FIGUEIREDO, M.B.; PIMENTEL, C.P.V.; RUSSOMANNO, O.M.R.; COUTINHO, L.N. Biologia da espécie biteliomórfica *Puccinia pampeana* (Speg.) - *Endophyllum pampeanum* (Speg.) Lindq. ferrugem da pimenta e do pimentão (*Capsicum* spp.) *Arquivos do Instituto Biológico*, São Paulo, v.54, n.1/4, p.1-10, 1987.
- HENNEN, J.F.; BURITICÁ, P.C. A brief summary of rust taxonomic and evolutionary theory. *Reports of the Tottori Mycological Institute*, v.18, p.243-256, 1980.
- HENNEN, J.F.; FIGUEIREDO, M.B. *Intrapas* a new genus of Fungi Imperfecti (Uredinales) from Brazilian Cerrado. *Mycologia*, v.71, p.836-840, 1979.
- HENNEN, J.F.; FIGUEIREDO, M.B. The life cycle of *Hemileia vastatrix*. In: SIMPÓSIO SOBRE FERRUGENS DO CAFEEIRO, 1983, Oeiras, Portugal. *Comunicações*. Oeiras: Centro Invest. Ferrugens Cafeeiro, 1984.
- HENNEN, J.F.; HENNEN, M.M.; FIGUEIREDO, M.B. Índice das ferrugens (Uredinales) do Brasil *Arquivos do Instituto Biológico*, São Paulo, v.49, p.1-201, 1982. Suplemento.
- HENNEN, J.F.; FIGUEIREDO, M.B.; PIMENTEL, C.P.V.; RUSSOMANNO, O.M.R. The life cycle and taxonomy of *Puccinia pampeana* (Speg.) Lindq. on *Capsicum* spp. and other Solanaceae. *Reports of the Tottori Mycological Institute*, n.22, p.209-220, 1984.
- HENNEN, J.F.; SOTÃO, H.; FIGUEIREDO, M.B. Plant rust fungi (Uredinales) in the Brazilian Amazon área. In: CONGRESSO LATINO AMERICANO DE BOTÂNICA, 5., Ciudad de Habana, Cuba. *Resumos*. Ciudad de Habana: 1990. p.198.
- HIRATSUKA, Y.; CUMMINS, G.B. Morphology of spermogonia of the rust fungi. *Mycologia*, v.55, p.487-507, 1963.
- HIRATSUKA, Y. Recent controversies and terminology of rust fungi. *Reports of the Tottori Mycological Institute*, v.12, p.94-104, 1975.
- HIRATSUKA, N.; HIRATSUKA, Y. Morphology of spermogonia and taxonomy of rust fungi. *Reports of the Tottori Mycological Institute*, v.18, 257-268, 1980.
- HOLM, L. Some notes on rust terminology. *Reports of the Tottori Mycological Institute*, n.10, p.183-187, 1973.
- KATSUHIKO, A.; KATSUYA, K. Occurrence of different races during axenic culture of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* race 45. *Annals of the Phytopathological Society of Japan*, n.51, p.421-425, 1985.
- LAUNDON, G.F. Terminology in the rusts fungi. *Transactions British Mycological Society*, n.50, p.189-194, 1967.
- LAUNDON, G.F. Uredinales. In: AINSWORTH, G.C.; SPARROW, F.K.; SUSSMAN, A.S. (Ed.). *The Fungi and Advance Treatise*. New York: Academic Press, 1973. p.247-279.
- MALCOLM, W.; HENDERSON, D.M. *British rust fungi*. Cambridge: Cambridge University Press, 1966. 384p.
- MARTINS, E.M.F.; CARVALHO JUNIOR, A.A.; FIGUEIREDO, M.B. Obtenção de culturas axênicas esporulantes de *Melampsora epitea* Thüm, ferrugem do chorão (*Salix* sp.) a partir de uredíniosporos puros. *Arquivos do Instituto Biológico*, São Paulo, v.62, p.58, 1995. Suplemento. Trabalho apresentado na REUNIÃO ANUAL DO INSTITUTO BIOLÓGICO, 8., 1995, São Paulo. Resumo 071.
- PETERSEN, R.H. The rust fungus life cycle. *Botanical Review*, n.40, p.453-513, 1974.
- SAVILE, D.B.O. Evolution of the fungi (Uredinales) as reflected by their ecological problems. *Evolutionary Biology*, n.9, p.137-207, 1976.
- SCOTT, K.J.; MAC LEAN, D.J. Culturing of rust fungi. *Annual Reviews of Phytopathology*, n.7, p.123-146, 1969.
- SILVEIRA, V.D. *Micologia*. 4.ed. Rio de Janeiro: Interamericana, 1981. 332p.
- SYDOW, P.; SYDOW, H. *Monographia uredinearum*. Leipzig: Fratres Bontraiger, 1902-1924. v.1/4.
- THIRUMALACHAR, M.J.; MUNDKUR, B.B. Genera of rusts I. *Indian Phytopathology*, v.2, p.65-101, 1949a.
- THIRUMALACHAR, M.J.; MUNDKUR, B.B. Genera of rusts II. *Indian Phytopathology*, v.2, p.193-244, 1949b.
- THIRUMALACHAR, M.J.; MUNDKUR, B.B. Genera of rusts III. *Indian Phytopathology*, v.3, p.4-42, 1949c.
- WELLMAN, F.A. *Tropical American plant diseases*. Metuchen: Scarecrow Press, 1972. 989p.

Recebido em 10/7/06

Aceito em 13/3/08