

# Vírus que infectam fungos fitopatogênicos\*

## *Virus infecting phytopathogenic fungi*

Maria Aurea Saboya Chiaradia Picarelli<sup>1</sup>, Danielle Gobatto<sup>1</sup>, Flavia Patrício<sup>2</sup>,  
Eliana Borges Rivas<sup>1</sup>, Addolorata Colariccio<sup>1\*\*</sup>

**RESUMO:** Micovírus são vírus que infectam todos os taxa de fungos. São geralmente crípticos (latentes), mas podem causar pequenas ou imperceptíveis alterações no hospedeiro. Nos fungos fitopatogênicos, os vírus podem interferir com os sintomas e, em alguns casos, reduzir a virulência de seu hospedeiro; por esta razão, são objeto de estudo, por serem um potencial agente de biocontrole e por serem ferramentas importantes para o conhecimento sobre os mecanismos de patogênese de fungos. A presente revisão teve o objetivo de reunir os dados de literatura relacionados aos aspectos gerais da biologia e do comportamento dos micovírus presentes em alguns fungos fitopatogênicos.

**PALAVRAS-CHAVE:** micovírus; biocontrole; hipovirulência; incompatibilidade vegetativa.

**ABSTRACT:** Mycovirus are viruses that infect all taxa of fungi. They are generally cryptic or latent, but they can induce minor or imperceptible changes in hosts. Mycoviruses can interfere with the symptoms induced by phytopathogenic fungi hosts, and in some cases they reduce the virulence of its host. Therefore, they are objects of study since they are potential biocontrol agents and are important tools for knowledge of fungal pathogenesis mechanisms. The aim of this review was to gather literature data concerning general aspects of biology and behavior of mycovirus, focusing some phytopathogenic mycovirus.

**KEYWORDS:** mycovirus; biocontrol; hypovirulence; vegetative incompatibility.

<sup>1</sup>Centro de Pesquisa e Desenvolvimento de Sanidade Vegetal, Instituto Biológico – São Paulo (SP), Brasil.

<sup>2</sup>Centro Experimental Central, Instituto Biológico – São Paulo (SP), Brasil.

\*Este artigo foi revisado após a data de aceite, pois a classificação das espécies de vírus foi atualizada em abril de 2017.

\*\*Autor correspondente: colariccio@biologico.sp.gov.br

Recebido em: 25/02/2016. Aceito em: 03/02/2017

## MICOVÍRUS

Micovírus são vírus que se replicam em células de fungos e que não possuem fase extracelular nem vetores conhecidos. Dessa forma, para garantir sua sobrevivência, geralmente causam pouco ou nenhum efeito sobre seus hospedeiros, porém há exceções.

Como os fungos, durante grande parte de seu ciclo de vida, produzem muitos tipos de esporos e trocam material citoplasmático na fusão de hifas vegetativamente compatíveis, os vírus que infectam fungos têm sua disseminação e dispersão asseguradas (MILGROOM; HILLMAN, 2011).

Os micovírus infectam fungos de todos os filos, tanto os verdadeiros como os oomicetos dos gêneros *Pythium* e *Phytophthora* (PEARSON et al., 2009). A presença de micovírus já foi relatada em cogumelos comestíveis, como *Agaricus*, *Lentinula*, *Pleurotus* e *Tcholoma* (KIM et al., 2013); em leveduras (*Saccharomyces*, *Schizosaccharomyces* e *Zygosaccharomyces*) (SCHMITT; BREINING, 2006); em fungos de importância médica, como *Candida*, *Aspergillus* e *Penicillium* (SANDE et al., 2010; REFOS et al., 2013); fungos entomopatogênicos (*Metarhizium anisopliae*, *Beauveria bassiana* e *Paecilomyces fumosoroseus*) (TIAGO et al., 2004); fungos endofíticos (*Torrubiella confragosa*) (HERRERO et al., 2009); e em muitas espécies de fungos fitopatogênicos.

O primeiro relato da ocorrência de vírus em fungos data de 1948, na Pensilvânia, em uma produção de cogumelos comestíveis *Agaricus bisporus*, cujos sintomas eram a má-formação e as perdas na produção. Entretanto, só em 1962 foram encontradas partículas virais isométricas e alongadas nos esporóforos dos cogumelos doentes (HOLLINGS, 1962), ano considerado como o nascimento da micovirologia (GHABRIAL; SUZUKI, 2009). Nessa mesma época, foi descoberto que os dsRNAs (do inglês, *double-stranded RNA*) virais presentes nos extratos de isolados de *Penicillium stoloniferum* induziam a síntese de interferon (BANKS et al., 1968), uma proteína antiviral produzida por animais, desencadeando interesse nesses micro-organismos (BUCK, 1988).

A maior parte do conhecimento sobre micovírus existente está relacionada a perdas na produção de cogumelos, a efeitos sobre leveduras durante a fermentação e, principalmente, à redução de virulência de fungos fitopatogênicos (MILGROOM; HILLMAN, 2011). Embora mais de 250 micovírus tenham suas sequências genômicas depositadas no *National Center for Biotechnology Information* (NCBI) (XIE; JIANG, 2014), poucos são os trabalhos sobre vírus que infectam fungos, quando comparados aos publicados sobre vírus cujos hospedeiros são plantas ou animais (PEARSON et al., 2009).

No Brasil, estudos sobre micovírus já foram realizados em fungos entomopatogênicos, como *Metarhizium anisopliae* (SANTOS et al., 2011), e fitopatogênicos, como *Colletotrichum gloeosporioides*, patógeno de caju (FIGUEIREDO et al., 2012), *Guignardia citricarpa*, patógeno de citros (MONTENEGRO,

2010), *Pseudocercospora griseola*, patógeno de feijão (LIMA, 2008), e *Rhizoctonia solani*, patógeno de feijão e soja (KURAMAE et al., 2002). Em estudo ainda não concluído, PICARELLI et al. (2015) detectaram a presença de dsRNAs de diferentes tamanhos e partículas virais isométricas em *R. solani*, patógeno de grama esmeralda.

Esta revisão reúne dados da literatura relacionados aos aspectos gerais da biologia e do comportamento dos micovírus presentes em fungos fitopatogênicos, considerando que são potenciais agentes de controle biológico, representando uma alternativa ao controle convencional dos fungos fitopatogênicos.

## TAXONOMIA DE MICOVÍRUS

Na taxonomia viral, independentemente do hospedeiro, são consideradas como características a gama de hospedeiros, o modo de transmissão na natureza, a morfologia e o tamanho da partícula, a presença ou a ausência de capsídeo e de envelope, o tipo e o número de segmentos de ácido nucleico, a organização genômica e a porcentagem de identidade entre as sequências genômicas (KING et al., 2012).

De acordo com as informações coletadas no *site* do *International Committee on Taxonomy of Viruses* (ICTV), na décima edição do *Report of ICTV* e nas demais literaturas, são 97 espécies aceitas de micovírus, classificadas em 23 gêneros, 15 famílias, uma subfamília (Spinareovirinae) e duas ordens (*Mononegavirales* e *Tymovirales* – famílias *Alphaflexiviridae* e *Gammaflexiviridae*) (Tabela 1). Três espécies e dois gêneros aguardam o parecer do ICTV para serem classificadas em nível de gênero e família, respectivamente.

Em comparação aos vírus que infectam plantas (23 famílias e 104 gêneros) (KING et al., 2012), a diversidade dos micovírus é muito menor. Essa diferença pode ser explicada por vários fatores, como o pequeno número de virologistas trabalhando com micovírus, o fato de esse patógeno comumente não induzir sintomas e pelo descarte de colônias anormais feito pela maioria de micologistas, que ainda não têm a informação de que elas poderiam ser úteis no estudo de micovírus (GHABRIAL; SUZUKI, 2009). Acrescenta-se a isso a questão das técnicas de detecção e caracterização. Aquelas empregadas em fitovirologia, como a purificação das partículas virais e a microscopia eletrônica de transmissão, não favorecem a detecção de micovírus que não possuem capsídeos, como ocorre com as espécies das famílias *Endornaviridae*, *Narnaviridae* e *Hypoviridae* (MILGROOM; HILLMAN, 2011).

Os micovírus possuem genoma de RNA, talvez pelo fato de os vírus com esse tipo de genoma possuírem altas taxas de mutação durante a replicação, possibilitando maior capacidade de adaptação a novos ambientes, tornando a população viral mais dinâmica e heterogênea (PEARSON et al., 2009).

Além disso, nos anos 1970, foi estabelecido um dogma de que o genoma de micovírus era de dsRNA ou ssRNA de senso positivo (do inglês, *positive-sense single-stranded RNA*), condicionando a pesquisa por metodologias específicas para a detecção desses genomas, em detrimento à detecção dos genomas de ssRNA de senso negativo ou DNA (MILGROOM; HILLMAN, 2011). Atualmente, constam do ICTV 75 espécies de micovírus de dsRNA e 21 espécies de ssRNA. Genoma de DNA foi descrito em 2010 quando YU *et al.* (2010) relataram um vírus de ssDNA circular no fungo fitopatogênico *Sclerotinia sclerotiorum*, o qual denominaram *Sclerotinia sclerotiorum hypovirulence-associated DNA virus 1* (SsHADV-1), que passou a ser denominada *Sclerotinia gemyrcircularvirus 1* pela 10ª edição do Report of ICTV.

Além daquelas aceitas pelo ICTV, outras espécies de vírus que infectam fungos fitopatogênicos são descritas na literatura, entre elas as identificadas pela técnica *deep sequencing* (RWAHNIH *et al.*, 2011).

Assim, os vírus descritos em fungos fitopatogênicos são, em sua maioria, os que possuem genoma de dsRNA em partículas (Tabela 1). Já os micovírus com genoma de ssRNA geralmente não possuem capsídeo, ocorrem em sua forma replicativa (dsRNA) e encontram-se no citoplasma, com exceção

de *Narnaviridae*, cujos representantes podem estar presentes também em mitocôndrios (GHABRIAL; SUZUKI, 2009).

Na Tabela 1 é apresentada a compilação da classificação dos vírus que infectam fungos fitopatogênicos, adaptada de GHABRIAL; SUZUKI (2009), BOINE (2012), DAS *et al.* (2014), LI *et al.* (2014), XIE; JIANG (2014), ZHENG *et al.* (2014), ZIJIN *et al.* (2014) e das informações disponibilizadas no *site* do ICTV (<http://www.ictvonline.org/virusTaxonomy.asp>, atualizado em abril/2017).

Micovírus da família *Chrysoviridae* possuem genoma constituído por quatro segmentos lineares de dsRNA, com tamanhos aproximados de 2,9, 3,0, 3,2 e 3,5 Kbp, que são encapsidados em quatro diferentes partículas isométricas, não envelopadas, de 35 a 40 nm de diâmetro (GHABRIAL; CASTÓN, 2012). Cada um dos segmentos codifica para uma proteína: a RNA polimerase dependente de RNA (RdRp) associada à partícula viral; a proteína do capsídeo; a P3 e a P4 de função ainda desconhecida. Em seus hospedeiros, os chrysovírus ocorrem em infecções latentes (GHABRIAL; CÁSTON, 2012), embora alguns, ainda não reconhecidos pelo ICTV, induzam hipovirulência (GHABRIAL *et al.*, 2015).

Os *Endornaviridae* apresentam genoma de um único segmento linear de dsRNA, com tamanho de 14,0 a 17,6 Kbp,

**Tabela 1.** Classificação dos vírus que infectam fungos e oomicetos fitopatogênicos, baseada no 10º Report of ICTV, ICTV *on line*.

| Genoma | Morfologia / tamanho do virion | Número de segmentos do genoma | Família  | Gênero                   | Espécie   | Acronímia | Fungo Hospedeiro                  |
|--------|--------------------------------|-------------------------------|--|--------------------------|---|-----------|-----------------------------------|
| dsRNA  | isométrico / 30-35 nm          | 4                             | <i>Chrysoviridae</i>                               | <i>Chrysovirus</i>       | <i>Amasia cherry disease associated chrysovirus</i> | ACDACV    | **                                |
|        |                                |                               |  |                          | <i>Cryphonectria nitschkei chrysovirus 1</i>        | CnCV1     | <i>Cryphonectria nitschkei</i>    |
|        |                                |                               |  |                          | <i>Fusarium oxysporum chrysovirus 1</i>             | FoCV1     | <i>Fusarium oxysporum</i>         |
|        |                                |                               |  |                          | <i>Helminthosporium victoriae 145S virus</i>        | HvV145S   | <i>Helminthosporium victoriae</i> |
|        |                                |                               |  |                          | <i>Verticillium dahliae dhrysovirus 1</i>           | VdCV1     | <i>Verticillium dahliae</i>       |
|        | sem capsídeo                   | 1                             | <i>Endornaviridae</i>                              | <i>Alphaendornavirus</i> | <i>Helicobasidium mompa endornavirus 1</i>          | HmEV1-670 | <i>Helicobasidium mompa</i>       |
|        |                                |                               |  |                          | <i>Erysiphe cichoracearum alphaendornavirus</i>     | EcEV      | <i>Erysiphe cichoracearum</i>     |
|        |                                |                               |  |                          | <i>Rhizoctonia cerealis alphaendornavirus 1</i>     | RcEV1     | <i>Rhizoctonia cerealis</i>       |
|        |                                |                               |  | <i>Betaendornavirus</i>  | <i>Phytophthora alphaendornavirus 1</i>             | PEV1      | <i>Phytophthora</i> spp           |
|        |                                |                               |  |                          | <i>Alternaria brassicicola betaendornavirus 1</i>   | AbEV1     | <i>Alternaria brassicicola</i>    |
|        |                                |                               | <i>Gremmeniella abietina betaendornavirus 1</i>    | GaBRV-XL                 | <i>Gremmeniella abietina</i>                        |           |                                   |
|        |                                |                               | <i>Sclerotinia sclerotiorum betaendornavirus 1</i> | SsEV1/11691              | <i>Sclerotinia sclerotiorum</i>                     |           |                                   |

Continua...

Tabela 1. Continuação.

| Genoma | Morfologia / tamanho do virion | Número de segmentos do genoma | Família                 | Gênero                | Espécie  | Acronímia                                  | Fungo Hospedeiro                |                                |                      |                    |  |           |                                |
|--------|--------------------------------|-------------------------------|-------------------------|-----------------------|--|--|---------------------------------|--------------------------------|----------------------|--------------------|--|-----------|--------------------------------|
| dsRNA  | esférico / 50 nm               | 2                             | <i>Megabirnaviridae</i> | <i>Megabirnavirus</i> | <i>Rosellinea necatrix megabirnavirus 1*</i>               | RnMBV1                                     | <i>Rosellinia necatrix</i>      |                                |                      |                    |  |           |                                |
|        |                                |                               |                         |                       | <i>Cherry chlorotic rusty spot associated partitivirus</i> | CCRSAPV                                    | **                              |                                |                      |                    |  |           |                                |
|        |                                |                               |                         |                       | <i>Chondrostereum purpureum cryptic virus 1</i>            | CPCV                                       | <i>Chondrostereum purpureum</i> |                                |                      |                    |  |           |                                |
|        |                                |                               |                         |                       | <i>Helicobasidium mompa partitivirus V70</i>               | HmPV70                                     | <i>H. mompa</i>                 |                                |                      |                    |  |           |                                |
|        |                                |                               |                         |                       | <i>Heterobasidion partitivirus 1</i>                       | HetRV1                                     | <i>Heterobasidion annosum</i>   |                                |                      |                    |  |           |                                |
|        |                                |                               |                         |                       | <i>Heterobasidion partitivirus 3</i>                       | HetRV3                                     | <i>H. annosum</i>               |                                |                      |                    |  |           |                                |
|        |                                |                               |                         |                       | <i>Heterobasidion partitivirus 12</i>                      | HetPV12                                    | <i>H.annosum</i>                |                                |                      |                    |  |           |                                |
|        |                                |                               |                         |                       | <i>Heterobasidion partitivirus 13</i>                      | HetPV13                                    | <i>H. annosum</i>               |                                |                      |                    |  |           |                                |
|        |                                |                               |                         |                       | <i>Heterobasidion partitivirus 15</i>                      | HetPV15                                    | <i>H. parviporum</i>            |                                |                      |                    |  |           |                                |
|        |                                |                               |                         |                       | <i>Rosellinia necatrix partitivirus 2</i>                  | RnPV2                                      | <i>Rosellinia necatrix</i>      |                                |                      |                    |  |           |                                |
|        | isométrico / 30-40 nm          | 2                             | <i>Partitiviridae</i>   | <i>Partitiviridae</i> | <i>Partitiviridae</i>                                      | <i>Ceratocystis resinifera virus 1</i>     | CrV1                            | <i>Ceratocystis resinifera</i> |                      |                    |  |           |                                |
|        |                                |                               |                         |                       |  | <i>Fusarium poae virus 1</i>               | FpV1                            | <i>Fusarium poae</i>           |                      |                    |  |           |                                |
|        |                                |                               |                         |                       |  | <i>Heterobasidion partitivirus 2</i>       | HetRV2                          | <i>H. parviflorum</i>          |                      |                    |  |           |                                |
|        |                                |                               |                         |                       |  | <i>Heterobasidion partitivirus 7</i>       | HetRV2                          | <i>H. parviporum</i>           |                      |                    |  |           |                                |
|        |                                |                               |                         |                       |  | <i>Heterobasidion partitivirus 8</i>       | HetRV8                          | <i>H. irregulare</i>           |                      |                    |  |           |                                |
|        |                                |                               |                         |                       |  | <i>Heterobasidion partitivirus P</i>       | HetRVP                          | <i>H. annosum</i>              |                      |                    |  |           |                                |
|        |                                |                               |                         |                       |  | <i>Rhizoctonia solani virus 717</i>        | RsV717                          | <i>R. solani</i>               |                      |                    |  |           |                                |
|        |                                |                               |                         |                       |  | <i>Rosellinia necatrix virus 1</i>         | RnV1                            | <i>Rosellinia necatrix</i>     |                      |                    |  |           |                                |
|        |                                |                               |                         |                       |  | <i>Discula destructiva virus 1</i>         | DdV1                            | <i>Discula destructiva</i>     |                      |                    |  |           |                                |
|        |                                |                               |                         |                       |  | <i>Discula destructiva virus 2</i>         | DdV2                            | <i>D. destructiva</i>          |                      |                    |  |           |                                |
|        |                                |                               |                         |                       |  | <i>Fusarium solani virus 1</i>             | FsV1                            | <i>Fusarium solani</i>         |                      |                    |  |           |                                |
|        |                                |                               |                         |                       |  | <i>Gremmeniella abietina RNA virus MS1</i> | GaRVMS1                         | <i>Gremmeniella abietina</i>   |                      |                    |  |           |                                |
|        |                                |                               |                         |                       |  | <i>Ophiostoma partitivirus 1</i>           | OPV1                            | <i>Ophiostoma himalulmi</i>    |                      |                    |  |           |                                |
|        |                                |                               |                         |                       |  | não classificados em nível de gênero       |                                 |                                |                      |                    | <i>Gaeumannomyces graminis virus O19/6-A</i> | GgVO19/6A | <i>Gaeumannomyces graminis</i> |
|        |                                |                               |                         |                       |  |  |                                 |                                |                      |                    | <i>Gaeumannomyces graminis virus T1-A</i>    | GgVT1-A   | <i>G. graminis</i>             |
|        |                                |                               |                         |                       |  |  | isométrico / 48 nm              | 4                              | <i>Quadriviridae</i> | <i>Quadrivirus</i> | <i>Rosellinea necatrix quadrivirus 1*</i>    | RnQV-1    | <i>R. necatrix</i>             |

Continua...

**Tabela 1.** Continuação.

| Genoma                        | Morfologia / tamanho do virion                  | Número de segmentos do genoma | Família  | Gênero                        | Espécie   | Acronímia                                     | Fungo Hospedeiro                 |                            |
|-------------------------------|---|-------------------------------|--|-------------------------------|---|---|----------------------------------|----------------------------|
| dsRNA                         | isométrico capsídeo duplo / 80 nm               | 11 ou 12                      | <i>Reoviridae</i><br>Subfamília <i>Spinareovirinae</i> | <i>Mycoreovirus</i>           | <i>Mycoreovirus 1*</i>  | CpMYRV 1                                      | <i>C. parasítica</i>             |                            |
|                               |   |                               |  |                               | <i>Mycoreovirus 2</i>   | CpMYRV 2                                      | <i>C. parasítica</i>             |                            |
|                               |   |                               |  |                               | <i>Mycoreovirus 3</i>   | RnMYRV-3                                      | <i>Rosellinia necatrix</i>       |                            |
|                               | isométrico / 30-40 nm                           | 1                             | <i>Totiviridae</i>                                     | <i>Victorivirus</i>           | <i>Totivirus</i>  | <i>Ustilago maydis virus H1</i>               | UmV-H1                           | <i>Ustilago maydis</i>     |
|                               |   |                               |  |                               |   | <i>Chalara elegans RNA virus 1</i>            | CeRV1                            | <i>Chalara elegans</i>     |
|                               |   |                               |  |                               |   | <i>Gremmeniella abietina RNA virus L1</i>     | GaRVL1                           | <i>G. abietina</i>         |
|                               |   |                               |  |                               |   | <i>Helicobasidium mompa totivirus 1-17</i>    | HmTV1-17                         | <i>H. mompa</i>            |
|                               |   |                               |  |                               |   | <i>Helminthosporium victoriae virus 190S*</i> | HvV190S                          | <i>H. victoriae</i>        |
|                               |   |                               |  |                               |   | <i>Magnaporthe oryzae virus 1</i>             | MoV1                             | <i>Magnaporthe oryzae</i>  |
|                               |   |                               |  |                               |   | <i>Magnaporthe oryzae virus 2</i>             | MoV2                             | <i>M. oryzae</i>           |
|                               |   |                               |  |                               |   | <i>Rosellinia necatrix victorivirus 1</i>     | RnVV1                            | <i>R. necatrix</i>         |
|                               |   |                               |  |                               |   | <i>Sphaeropsis sapinea RNA virus 1</i>        | SsRV1                            | <i>Sphaeropsis sapinea</i> |
|                               |   |                               |  |                               |   | <i>Sphaeropsis sapinea RNA virus 2</i>        | SsRV2                            | <i>S. sapinea</i>          |
| ssRNA<br>transcrição reversa  | isométrico / 35 nm                              | 2                             | Não classificado                                       | <i>Botybirnavirus</i>         | <i>Botrytis porri botybirnavirus 1</i>                              | BpRV1   | <i>Botrytis porri</i>            |                            |
|                               | irregular / 50 nm                               | 1 (retro-transposon)          | <i>Metaviridae</i>                                     | <i>Metavirus</i>              | <i>Cladosporium fulvum T-1 virus</i>                                | CfuT1V-cf                                     | <i>Cladosporium fulvum</i>       |                            |
| ssRNA(+)                      | sem capsídeo                                    | 1                             | <i>Alphaflexiviridae</i>                               | <i>Sclerodarnavirus</i>       | <i>Sclerotinia sclerotiorum debilitatiton-associated RNA virus*</i> | SsDRV   | <i>Sclerotinia sclerotiorum</i>  |                            |
|                               | flexuoso / 720 nm                               |                               |  | <i>Botrexvirus</i>            | <i>Botrytis virus X*</i>  | BVX   | <i>Botrytis cinerea</i>          |                            |
|                               | flexuoso / 720 nm                               | 1                             | <i>Gammaflexiviridae</i>                               | <i>Mycoflexivirus</i>         | <i>Botrytis virus F*</i>  | BVF   | <i>B. cinerea</i>                |                            |
|                               | sem capsídeo/ vesículas pleiomórficas/ 50-80 nm | 1                             | <i>Hypoviridae</i>                                     | <i>Hypovirus</i>              | <i>Chryphonectria hypovirus 1*</i>                                  | CHV 1   | <i>Chryphonectria parasítica</i> |                            |
|                               |   |                               |  |                               | <i>Chryphonectria hypovirus 2</i>                                   | CHV 2   | <i>C. parasítica</i>             |                            |
|                               |   |                               |  |                               | <i>Chryphonectria hypovirus 3</i>                                   | CHV 3   | <i>C. parasítica</i>             |                            |
|                               |   |                               |  |                               | <i>Chryphonectria hypovirus 4</i>                                   | CHV 4   | <i>C. parasítica</i>             |                            |
|                               | sem capsídeo                                    | 1                             | <i>Narnaviridae</i>                                    | <i>Mitovirus</i>              | <i>Chryphonectria mitovirus 1*</i>                                  | CMV 1   | <i>C. parasítica</i>             |                            |
|                               |   |                               |  |                               | <i>Ophiostoma mitovirus 3a</i>                                      | OMV3a   | <i>Ophiostoma novo-ulmi</i>      |                            |
|                               |   |                               |  |                               | <i>Ophiostoma mitovirus 4</i>                                       | OMV4  | <i>O. novo-ulmi</i>              |                            |
| <i>Ophiostoma mitovirus 5</i> |   |                               |  |                               | OMV5  | <i>O. novo-ulmi</i>                           |                                  |                            |
|                               |   |                               |  | <i>Ophiostoma mitovirus 6</i> | OMV6  | <i>O. novo-ulmi</i>                           |                                  |                            |
| ssRNA(-) ssRNA(-)             | filamentoso / 1.000 nm envelopado               | 1                             | <i>Mymonaviridae</i>                                   | <i>Sclerotimonavirus</i>      | <i>Sclerotinia sclerotimonavirus</i>                                | SsNSRV-1                                      | <i>Sclerotinia sclerotiorum</i>  |                            |
| ssDNA(+/-) ssRNA(-)           | isométrico 20-22 nm                             | 1 circular                    | <i>Genomoviridae</i>                                   | <i>Gemycircularvirus</i>      | <i>Sclerotinia gemycircularvirus 1*</i>                             | SsHADV-1                                      | <i>Sclerotinia sclerotiorum</i>  |                            |

\*Espécie-tipo; \*\*não identificado.

associado a RdRp (FUKUHARA; GIBBS, 2012). Esses vírus não possuem capsídeo, mas tanto o dsRNA genômico quanto a RdRp têm sido detectados dentro de vesículas citoplasmáticas (FUKUHARA; GIBBS, 2012). A única *open reading frame* (ORF) do genoma codifica para uma poliproteína clivada em polipeptídeos funcionais e com função desconhecida (FUKUHARA; GIBBS, 2012).

Na família *Megabirnaviridae*, no gênero *Megabirnavirus*, há apenas a espécie *Rosellinia necatrix megabirnavirus 1*, que possui genoma constituído por dois segmentos lineares de dsRNA de 7,2 e 8,9 Kb, separadamente encapsidados em partículas isométricas não envelopadas de 50 nm de diâmetro (SALAIPTH *et al.*, 2014). O segmento maior codifica para a proteína do capsídeo e para a RdRp, enquanto o menor está relacionado à hipovirulência e codifica pequenas proteínas com função desconhecida (KANEMATSU *et al.*, 2014).

Três dos cinco gêneros da família *Partitiviridae*, *Alphapartitivirus*, *Betapartitivirus* e *Gammapartitivirus*, possuem espécies de micovírus que, em geral, estão associadas a infecções latentes (GHABRIAL *et al.*, 2015). Os membros desses gêneros possuem dois segmentos genômicos lineares de dsRNA, com tamanho entre 1,4 e 2,4 Kbp, encapsidados separadamente em partículas de 30 e 43 nm de diâmetro, não envelopadas (GHABRIAL *et al.*, 2012). O segmento maior codifica para a RdRp, e o menor, para a proteína do capsídeo.

Em *Quadriviridae* possui um único gênero, *Quadrivirus*, com uma única espécie descrita, *Rosellinia necatrix quadrivirus 1*. Tal espécie possui quatro segmentos genômicos de dsRNA de tamanhos que variam entre 4,9 e 3,7 Kbp, encapsidados separadamente em partículas isométricas de aproximadamente 45 nm de diâmetro (LIN *et al.*, 2012). Um segmento codifica para a RdRp, dois segmentos codificam conjuntamente para a proteína do capsídeo, e a proteína codificada pelo último segmento não tem função conhecida. Não induzem alterações fenotípicas no hospedeiro (LIN *et al.*, 2012).

*Reoviridae* reúne espécies, no gênero *Mycroevirus*, com 11 ou 12 segmentos lineares de dsRNA, com tamanhos que variam entre 0,7 e 4,1 Kbp, e com uma única ORF cada. Esses segmentos são encapsidados em diferentes partículas icosaédricas de capsídeo duplo, com 80 nm de diâmetro (HILLMAN; SUZUKI, 2005; WEI *et al.*, 2004). Todas as espécies relatadas conferem hipovirulência a seus hospedeiros (GHABRIAL *et al.*, 2015).

Membros de *Totiviridae* que infectam fungos pertencem aos gêneros *Totivirus* e *Victorivirus*, os quais agrupam espécies com um único segmento genômico linear de dsRNA, com tamanho entre 4,6 e 7 Kbp, encapsidado em partícula isométrica, não envelopada, de 40 nm de diâmetro (LI *et al.*, 2011).

Os membros da família *Metaviridae* são retrotransposons com longas terminações repetidas (LTR – *Long Terminal Repeats*) em ambas as extremidades de seus genomas, referidos como LTR retrotransposon da família Ty3-*gypsy* (EICKBUSH *et al.*, 2012). Assim, os segmentos de DNA incorporados ao genoma do hospedeiro são provenientes de um genoma de RNA de senso

positivo que codifica para uma proteína capsidial (*gag*) e uma poliproteína, englobando uma protease, transcriptase reversa, RNase H e integrase (EICKBUSH *et al.*, 2012). Dos três gêneros dessa família, apenas em *Metavirus* encontramos espécies que infectam fungos fitopatogênicos.

Dois dos sete gêneros de *Alphaflexiviridae* possuem representantes que infectam fungos, ambos com apenas uma espécie descrita em cada, *Botrexvirus* (*Botrytis virus X*) e *Sclerodarnavirus* (*Sclerotinia sclerotiorum debilitation associated RNA virus*), diferindo pela presença ou pela ausência de capsídeo, respectivamente. A morfologia do capsídeo de *Botrexvirus* é alongada flexuosa, com 720 nm de comprimento e 13 nm de diâmetro (PEARSON; BAILEY, 2013). Embora o genoma desses dois gêneros de micovírus seja constituído por uma única molécula linear de ssRNA de senso positivo, o tamanho de *Botrexvirus* é maior (7 Kbp) e possui 5 ORFs (PEARSON; BAILEY, 2013), enquanto o de *Sclerodarnavirus* é menor (5,4 Kbp) e possui uma ORF que codifica apenas para RdRp (XIE *et al.*, 2006).

A família *Gammaflexiviridae* é composta de um único gênero, *Mycoflexivirus*, com apenas uma espécie descrita, *Botrytis virus F*. Seu genoma de um único segmento linear de ssRNA, senso positivo, com 6,8 Kbp, está contido em uma partícula de morfologia alongado-flexuosa de 720 nm de comprimento por 13 nm de diâmetro (HOWITT *et al.*, 2001; PEARSON; BAILEY, 2013). Em *B. cinerea* já foi relatada infecção mista com *Botrytis virus X* (PEARSON; BAILEY, 2013).

Membros da família *Hypoviridae*, com um único gênero, *Hypovirus*, possuem genoma de ssRNA, de senso positivo, não protegido por uma capa proteica, mas contido, com a polimerase, em uma vesícula pleomórfica de natureza lipídica, com 50 a 80 nm de diâmetro, cuja origem é a célula do fungo hospedeiro (NUSS; HILLMAN, 2012). O genoma de 9 a 13 Kbp codifica para uma poliproteína que inclui uma RdRp (NUSS; HILLMAN, 2012). A maioria dos vírus presentes nessa família está relacionada à hipovirulência de seu hospedeiro (GHABRIAL *et al.*, 2015).

*Narnaviridae* compreende dois gêneros, mas apenas *Mitovirus* infectam fungos. O genoma das espécies de *Mitovirus* é um segmento linear de ssRNA, senso positivo, com tamanho de 2,3 a 2,7 Kbp, não contido em capsídeo, mas sim em vesículas lipídicas (HILLMAN; CAI, 2013). O genoma de *Mitovirus*, que codifica apenas para a RdRp, está presente apenas em mitocôndrios (HILLMAN; CAI, 2013).

A família *Mymonaviridae* foi proposta para contemplar o vírus *Sclerotinia sclerotimonavirus* (ICTV, 2017). Esse vírus possui partículas alongado-flexuosas com aproximadamente 1.000 nm de comprimento por 25 a 50 nm de diâmetro, genoma linear de ssRNA de senso negativo com tamanho de 10 Kbp e está relacionado à hipovirulência (LIU *et al.*, 2014).

A espécie *Sclerotinia gemyrcircularvirus 1* SsHADV-1 tem como genoma um segmento de ssDNA circular de 2,2 Kbp, contido em partícula isométrica de 20 a 22 nm de diâmetro, está relacionada à hipovirulência (YU *et al.*, 2010).

## TRANSMISSÃO DE MICOVÍRUS

Na natureza, a transmissão de micovírus ocorre célula a célula, podendo ser horizontal ou vertical (LIU *et al.*, 2012). Uma vez no interior dos fungos, os vírus movimentam-se pelos septos através das correntes citoplasmáticas, não se conhecendo, atualmente, nenhum mecanismo específico responsável por esse movimento.

A transmissão vertical, por divisão de células na produção de esporos sexuais ou assexuais, é a mais comum e ocorre com frequência variável. Já foram relatadas taxas de 100% de transmissão de vírus na produção de esporos assexuais, o que dificulta a obtenção de isolados isogênicos sem micovírus (COENEN *et al.*, 1997). A transmissão por esporos sexuais é variável entre as espécies de fungos e de vírus, mas não é considerada um evento raro (PEARSON, 2009). Esse tipo de transmissão ocorre mais frequentemente em basidiomicetos (MILGROOM; HILLMAN, 2011), embora CHU *et al.* (2004) tenham encontrado taxas de até 100% de transmissão de dsRNA em conídios de *F. graminearum* e em ascósporos de *Gibberella zeae*.

A transmissão horizontal, dada pela fusão de hifas e pela troca de material citoplasmático com vírus, é bastante variável e depende da compatibilidade vegetativa entre as hifas, um mecanismo de reconhecimento geneticamente controlado (PEARSON *et al.*, 2009). A incompatibilidade vegetativa, caracterizada por compartimentação e lise das células envolvidas, é semelhante à reação de hipersensibilidade em plantas (PAOLETTI; SAUPE, 2009) e constitui a principal barreira ao sucesso do controle biológico por micovírus.

Quanto maior a diversidade da população do hospedeiro, menores são as taxas de transmissão de um dado vírus, embora a menor diversidade não seja garantia da transmissão, evidenciando a existência de outros fatores (NUSS, 2010).

Não obstante a transmissão de micovírus ser relativamente rara entre diferentes espécies e gêneros de fungos, quando ela ocorre possibilita a introdução do vírus em novos hospedeiros. Na natureza, a transmissão viral entre fungos de espécies distantes pode ocorrer por causa da semelhança genética entre os vírus que os infectam (MILGROOM; HILLMAN, 2011). Esse fato foi descrito em *Rhizoctonia solani* M2 virus infectando diversos grupos de anastomose de *R. solani* somaticamente incompatíveis, ocasionando ou não as mesmas alterações fenotípicas (CHARLTON *et al.*, 2008), e em *Ophiostoma mitovirus 3a* (OM3a), infectando *Ophiostoma novo-ulmi* e *Sclerotinia homoeocarpa*, induzindo efeitos opostos sobre a virulência desses dois hospedeiros (ZHOU; BOLAND, 1998).

A transmissão pode ser feita, experimentalmente, pela anastomose de hifas, entretanto foi obtida também pela infecção de protoplastos e fragmentos de hifas de *S. sclerotiorum* por partículas virais purificadas do SsHADV-1 (YU *et al.*, 2012), ou por técnicas moleculares como fusão de protoplastos, transformação, transfecção e genética reversa. Para o *Hypovirus* de *Cryphonectria parasitica*, causador da murcha das castanheiras na Europa e na América do Norte, a técnica da genética reversa está bem estabelecida (NUSS, 2005).

## ORIGEM E EVOLUÇÃO

Há duas hipóteses para a origem dos micovírus. Uma preconiza que a origem seria muito antiga, antes da separação entre os reinos de organismos. Ou seja, os micovírus e seus hospedeiros teriam coevoluído ao longo dos tempos, influenciando-se mutuamente (PEARSON *et al.*, 2009). Essa hipótese baseia-se no fato de que a transmissão horizontal dos vírus entre seus diferentes hospedeiros é evento raro, limitado por incompatibilidade vegetativa, que ocorre intracelularmente e sem vetores, e que, em geral, os micovírus não causam alterações evidentes em seus hospedeiros (BUCK, 1998). Corroboram essa hipótese de coevolução as pesquisas que identificaram a RdRp viral em mitocôndrios de *Ophiostoma novo-ulmi* infectados pelo micovírus OnuMV6 (COLE *et al.*, 2000) e as análises filogenéticas que sugerem que o gene da RdRp de *Sclerotinia sclerotiorum* mitovírus 1 está evolutivamente relacionado ao genoma de mitocôndrios de plantas (XU *et al.*, 2015). Além disso, os micovírus alongados e flexuosos *Botrytis virus X* (família *Alphaflexiviridae*) e *Botrytis virus F* (família *Gammaflexiviridae*) são, respectivamente, muito semelhantes aos vírus de plantas *Potexvirus* e *Allexivirus* (PEARSON *et al.*, 2009), mas diferem de ambos quanto à gama de hospedeiros e à ausência de proteínas de movimento. Mudança de hospedeiro pode induzir, no vírus, perda de partes de segmentos genômicos que não lhes sejam mais úteis (GHABRIAL; SUZUKI, 2009). O contrário também pode ocorrer. Ou seja, vírus de plantas que teriam evoluído de micovírus podem adquirir a capacidade de codificar proteínas de movimento (BOINE, 2012), permitindo o movimento célula a célula e à longa distância dentro da planta hospedeira.

A outra hipótese preconiza que a origem dos micovírus seria mais recente, com base no fato de que certas famílias de vírus possuem representantes que infectam hospedeiros de diferentes reinos, além de semelhanças genômicas entre eles (PEARSON *et al.*, 2009; SON *et al.*, 2015).

Foram obtidas, por experimentos *in silico* (LIU *et al.*, 2012), novas sequências de dsRNA por meio de sequências expressas (EST), disponíveis na base de dados do NCBI, encontrando 119 sequências relacionadas às famílias *Endornaviridae*, *Chrysoviridae*, *Partitiviridae* e *Totiviridae*, proveniente de biblioteca de cDNA, em hospedeiros não relatados para esses micovírus. Com base nesse resultado e em análises filogenéticas, LIU *et al.* (2012) propuseram que esses dsRNA poderiam ter coevoluído com os diferentes reinos de seus hospedeiros por um longo período evolutivo, ou também poderia ter ocorrido a transmissão horizontal entre esses reinos.

## TRANSMISSÃO DE MICOVÍRUS ENTRE HOSPEDEIROS VEGETATIVAMENTE INCOMPATÍVEIS

A incompatibilidade vegetativa é um mecanismo de reconhecimento *self/nonself* em fungos que resulta em morte

celular programada (PCD) (BIELA *et al.*, 2002), um processo semelhante à resposta de hipersensibilidade em plantas que impede que as células geneticamente incompatíveis se fundam, impossibilitando a troca de citoplasma, material genético e patógenos como os micovírus. É controlada por genes de incompatibilidade vegetativa ou heterocariótica (*vic* ou *het*) (MILGROOM; HILLMAN, 2011). Microscopicamente, essa incompatibilidade pode ser identificada pela granulação, vacuolização e condensação do citoplasma, afastamento da membrana plasmática da parede celular e morte da célula (BIELA *et al.*, 2002). Macroscopicamente, observa-se uma barreira de células mortas (MILGROOM; HILLMAN, 2011).

A reação de incompatibilidade heterogênica ou vegetativa é considerada um mecanismo de defesa dos fungos contra agentes que penetram nas hifas, como é o caso dos micovírus (IKEDA *et al.*, 2013).

Embora em um primeiro momento a reação de incompatibilidade vegetativa entre hifas possa dificultar a transmissão horizontal de micovírus, experimentos recentes *in situ* e *in vitro* têm demonstrado a sua ocorrência. XIE; JIANG (2014) demonstraram transmissão *in vitro* entre dois isolados incompatíveis de *S. sclerotiorum*. BRUSINI; ROBIN (2013) constataram que a eficiência de transmissão de *Cryphonectria hypovirus 1* (CHV1) entre isolados vegetativamente incompatíveis do fungo *Chryphonectria parasitica* era menor *in vitro* que *in situ*. YAEGASHI *et al.* (2013) também obtiveram transmissão de dsRNA *in situ* entre isolados incompatíveis de *Rosellinia necatrix*: em pomares, macieiras foram coinfectadas com dois isolados incompatíveis do fungo *R. necatrix*, um contendo um micovírus desconhecido, dsRNA N10, e outro não. Após três anos, os fungos incompatíveis foram novamente isolados das mesmas macieiras e ambos continham o micovírus dsRNA N10, comprovando-se, por pareamento de hifas e sequenciamento, que tanto os fungos quanto o micovírus tinham a mesma origem dos inicialmente inoculados.

A eficiência de transmissão *in situ* de micovírus pode ser explicada por fatores naturais que reduzem a resposta de incompatibilidade vegetativa do fungo, como a defesa da planta hospedeira diante do fungo, debilitando-o, e a diversidade de micro-organismos e condições ambientais presentes no campo (MILGROOM; HILLMAN, 2011).

Porém, como a eficiência de transmissão do vírus *in situ* também é maior entre espécies diferentes de fungos, talvez outros fatores, ainda desconhecidos, possam atuar como vetores. No mesmo experimento citado, YAEGASHI *et al.* (2013) relataram a presença de seis diferentes dsRNAs nos isolados de *R. necatrix* obtidos após os três anos de duração do experimento (micovírus pertencentes aos gêneros *Victorivirus* e *Partitivirus* e outros não identificados), conjecturando se foram transmitidos por outras espécies de fungos presentes no solo, ou mesmo por vetores como micófagos, microartrópodes e nematoides.

Experimentalmente, XIE; JIANG (2014), por meio de transfecção biolística de cDNA do hypovírus *Cryphonectria*

*hypovirus 1*, isolado de *Cryphonectria parasitica*, infectaram fungos dos gêneros *Valsa* e *Phomopsis*, da ordem Diaporthales, e com o cDNA do partitivírus *Rosellinia necatrix virus 1*, isolado de *Rosellinia necatrix* (ordem Xylariales), infectaram *Diaporthe*, *Cryphonectria* e *Valsa* (ordem Diaporthales) e *Glomerella* (ordem Glomerellales), todos pertencentes à subclasse Sordariomycetes. Por outro lado, não houve a transfecção do DNA genômico do SsHADV-1, isolado de *Sclerotinia minor*, para *Coniothyrium minitans*, fungos pertencentes a diferentes classes do mesmo subfilo (XIE; JIANG, 2014), apesar de *C. minitans* ser um micoparasita utilizado no controle biológico de *S. minor*. Esses experimentos sugerem a possibilidade da utilização da transfecção como técnica para aumentar a gama de hospedeiros de alguns micovírus de interesse, para posterior uso em controle biológico.

Ao contrário do que se preconizava, os micovírus podem ter um amplo círculo de hospedeiros e uma espécie de vírus pode infectar subgrupos de uma mesma espécie de fungo, como o dsRNA M2, que ocorre em diferentes grupos de anastomose de *R. solani* (CHARLTON; CUBETA, 2007); pode infectar diferentes espécies pertencentes a um mesmo gênero de fungo, como o *Botrytis porri botybirnavirus 1* (BpRV1), que ocorre nas espécies de fungos *Botrytis porri* e *B. squamosa* (WU *et al.*, 2012); ou pode infectar espécies pertencentes a diferentes gêneros de uma mesma família, como o BpRV1, que ocorre em *B. porri* e *Sclerotinia sclerotiorum*, ambos pertencentes à família *Sclerotiniaceae* (XIE; JIANG, 2014).

## INTERAÇÃO MICOVÍRUS–HOSPEDEIROS

Os micovírus são geralmente crípticos (latentes) (PEARSON, 2009), mas podem causar pequenas ou imperceptíveis alterações morfológicas e fisiológicas no hospedeiro. Se as alterações forem, eventualmente, deletérias ao desempenho de seu hospedeiro, afetarão sua própria sobrevivência (MILGROOM; HILLMAN, 2011).

MILGROOM; HILLMAN (2011) consideraram que a barreira à transmissão horizontal, imposta pela incompatibilidade vegetativa entre indivíduos, e a dependência da transmissão vertical contribuíram, ao longo do tempo, para que os micovírus evoluíssem para serem benéficos, ou seja, trazer benefícios aos fungos, ou benignos, isto é, não induzir alteração, positiva ou negativa, ao fungo. Por outro lado, esses autores acreditam que as alterações sutis observadas na taxa de crescimento, esporulação e virulência, que interferem na dinâmica do vírus e de seu hospedeiro, e o fato de os micovírus não ocorrerem em alta frequência, colocam em dúvida se eles são de fato tão benignos quanto possam parecer. Além disso, alterações no ambiente e na fisiologia do fungo e a ocorrência de infecções mistas podem interferir nas manifestações de virulência e até mesmo na transmissão dos micovírus entre seus hospedeiros (PEARSON *et al.*, 2009).

Alguns micovírus aumentam ou reduzem a virulência do seu hospedeiro, em interações que podem ser harmônicas,



como no caso do mutualismo, ou competitivas (SCHMITT; BREINING, 2006).

No mutualismo, os micovírus aumentam a virulência do hospedeiro, beneficiando-o. Por exemplo, *R. solani* AG-3 de batata e Rhizoctonia solani M1 virus (JIAN *et al.*, 1997), bem como *Nectria radicola*, patógeno de ginseng, e dsRNA L1 (AHN; LEE, 2001), beneficiam-se do aumento nas capacidades de colonização e reprodução induzido pelos vírus.

Existem outros tipos de mutualismo não presentes em fungos fitopatogênicos que possuem também efeitos benéficos. Na levedura *killer Saccharomyces cerevisiae* há dois tipos distintos de dsRNAs, L e M, que, juntos, induzem a produção de uma toxina letal para leveduras não *killer* (SCHMITT; BREINING, 2006). A interação entre o fungo endofítico *Curvularia protuberata*, o micovírus *Curvularia thermal tolerance virus* (CThTV) e a gramínea *Dichanthelium lanuginosum* propicia à gramínea o crescimento em solos geotermais, em altas temperaturas. Por outro lado, na ausência da infecção do fungo endofítico pelo micovírus, a gramínea não cresce nesses solos (BAO; ROOSSINCK, 2013). As interações entre plantas, fungos endofíticos e micovírus, frequentes em fungos endofíticos, podem ser muito úteis no cenário atual de mudanças climáticas (BAO; ROOSSINCK, 2013).

Embora pouco habituais, alterações como crescimento irregular, pigmentação anormal, reprodução sexual modificada e hipovirulência podem ocorrer (MOONIL *et al.*, 2015). As interações mais estudadas são aquelas em que os micovírus induzem hipovirulência, particularmente aquelas envolvendo o gênero *Hypovirus*, por representarem uma alternativa efetiva ao controle convencional de fungos fitopatogênicos (MILGROOM; HILLMAN, 2011). Na hipovirulência mediada por micovírus, a capacidade de o fungo fitopatogênico hospedeiro causar doença é “reduzida ou completamente perdida como consequência da infecção viral” (YU *et al.*, 2010).

Os mecanismos envolvidos na hipovirulência estão bem estabelecidos para os micovírus pertencentes ao gênero *Hypovirus* presentes em *C. parasitica* e incluem a supressão de silenciamento gênico no fungo hospedeiro (NUSS, 2005) e a interferência em um ou mais mecanismos de transdução de sinal, uma vez que as alterações não são citopáticas, e sim fenotípicas (NUSS, 2010), como redução na produção de esporos e na taxa de crescimento, além de alterações na morfologia da colônia e na produção de pigmentos (ANAGNOSTAKIS *et al.*, 1998; PEARSON, 2009).

Hipovirulência mediada por micovírus foi relatada em diversas interações fungo fitopatogênico *versus* vírus (Tabela 2). Entretanto, para que a hipovirulência induzida pelos micovírus seja empregada no controle biológico, além da obtenção de um isolado hipovirulento do fungo, é necessário que ele sobreviva em condições naturais e que seja capaz de transmitir o vírus indutor da hipovirulência (MILGROOM; HILLMAN, 2011). A incompatibilidade vegetativa é o principal entrave ao sucesso do controle biológico mediado por micovírus.

## EMPREGO DA HIPOVIRULÊNCIA NO CONTROLE BIOLÓGICO

O controle biológico mediado por micovírus em *C. parasitica*, *Helminthosporium victoriae* e *Sclerotinia* spp. tem sido bem-sucedido, sendo o sistema *C. parasitica*-micovírus considerado de maior sucesso em castanheiras, pois continua efetivo em condições de campo há vários anos (NUSS, 2005).

A murcha das castanheiras, doença causada pelo fungo *C. parasitica* em *Castanea sativa* e *C. dentata*, foi introduzida na Europa e nos Estados Unidos por intermédio de mudas infectadas vindas da Ásia, no fim do século XIX (ANAGNOSTAKIS, 2000). Nos Estados Unidos, 30 anos após sua introdução, a doença atingiu todas as regiões produtoras, dizimando as castanheiras. A dispersão de *C. parasitica* ocorre por esporos carregados por pequenos animais ou por ascósporos após a chuva, penetrando por meio de ferimentos nos troncos e ramos. Após atingir o câmbio vascular, tais fungos causam a morte da planta (ANAGNOSTAKIS, 2000). Na Itália, nos anos 1950, foi descoberto que os isolados hipovirulentos do fungo transmitiam essa característica aos isolados virulentos por anastomose de hifas (TURINA; ROSTAGNO, 2007), descoberta que possibilitou realizar um processo de “terapia” nas castanheiras europeias doentes (ANAGNOSTAKIS, 2000). Nos anos 1970, a técnica também foi usada nos Estados Unidos, porém com pouco sucesso. Na época, detectou-se a presença de dsRNAs nos isolados hipovirulentos de *C. parasitica* (ANAGNOSTAKIS *et al.*, 1998).

Sete espécies de micovírus, pertencentes às famílias *Hypoviridae*, *Narnaviridae*, *Reoviridae*, *Partitiviridae* e *Crysoviridae*, foram descritas em *C. parasitica*. Destas, *Cryphonectria hypovirus 1*, *Cryphonectria hypovirus 2*, *Cryphonectria hypovirus 3*, *Cryphonectria parasitica mitovirus 1*, *Cryphonectria parasitica mycoreovirus 1* e *Cryphonectria parasitica mycoreovirus 2*, pertencentes às três primeiras famílias, estão associadas à hipovirulência (LINDER-BASSO *et al.*, 2005; MILGROOM; HILLMAN, 2011; XIE; JIANG, 2014). CHV1 EP713, um hypovírus, é o mais estudado, por conta da sua alta taxa de replicação, bem como sua capacidade de alterar drasticamente o fenótipo de seu hospedeiro (GHABRIAL; SUZUKI, 2009). Tais características estão ligadas às capacidades de suprimir o silenciamento gênico do fungo e de promover a diminuição de três tipos de moléculas envolvidas na transdução de sinal — laccase, cryparina e feromônios —, alterando, assim, a morfologia e a pigmentação da colônia, reduzindo o crescimento micelial, a erupção de pústulas estromais e a formação de conídios. Essas alterações reduzem a virulência do fungo (TURINA; ROSTAGNO, 2007).

Em algumas espécies de *Sclerotinia* infectada por OM3a foram obtidas reduções de 50% das lesões causadas pelo fungo e de 90% da produção de escleródios, quando o isolado infectado, aplicado como controle biológico, foi vegetativamente compatível com o isolado que infectava a alfaca (ZHOU; BOLAND, 1997). Redução de 58% da doença conhecida

como *dollar spot* em gramados foi obtida com a utilização da suspensão de micélio de *S. homoeocarpa* infectado pelo OM3a, resultado semelhante ao obtido com a aplicação do fungicida clorotalonil (MILGROOM; HILLMAN, 2011).

No fungo *R. solani*, patógeno de solo que causa perdas em inúmeras culturas, foi relatada a ocorrência de micovírus pertencentes às famílias *Partitiviridae*, *Endornaviridae* e *Narnaviridae*, o que pode estar relacionado tanto à virulência

quanto à hipovirulência (TAVANTZIS; BANDY, 1988; DAS, 2013; JIAN et al., 1998). *Rhizoctonia solani* M2 virus, família *Narnaviridae*, induz a hipovirulência, por meio da redução da pigmentação do micélio, da taxa de crescimento e da produção de escleródios (TAVANTZIS et al., 2002). TAVANTZIS et al. (2002) demonstraram que a hipovirulência é por conta da codificação de um polipeptídeo, denominado de pA ou p83, que atua como um repressor defeituoso da rota do ácido

**Tabela 2.** Hipovirulência mediada por vírus em fungos fitopatogênicos.

| Fungo                             | Vírus  | Gênero   | Referência              |
|-----------------------------------|--|--|-------------------------|
| <i>Botryosphaeria dothidea</i>    | <i>Botryosphaeria dothidea</i> chrysovirus 1   | Provável<br><i>Chrysovirus</i>                           | WANG et al., 2014       |
| <i>Botrytis</i> spp.              | <i>Botrytis cinerea</i> mitovirus 1  | Provável<br><i>Mytovirus</i>                             | WU et al., 2010         |
|                                   | <i>Botrytis porri</i> RNA virus 1  | ?  | WU et al., 2012         |
| <i>Cryphonectria parasitica</i>   | <i>Chryphonectria hypovirus 1</i>  | <i>Hypovirus</i>   | SHAPIRA et al., 1991    |
|                                   | <i>Chryphonectria hypovirus 2</i>  |  | HILLMAN et al., 1992    |
|                                   | <i>Chryphonectria hypovirus 3</i>  |  | FULLBRIGHT et al., 1984 |
|                                   | <i>Mycoreovirus 1</i><br><i>Mycoreovirus 2</i>   | <i>Mycoreovirus</i>                                      | HILLMAN et al., 2004    |
| <i>Diaporthe ambigua</i>          | <i>Diaporthe ambigua</i> RNA virus   | ?  | PREISIG et al., 1996    |
| <i>Fusarium</i> spp.              | <i>Fusarium graminearum</i> virus 1 -DK2 1   | ?  | CHU et al., 2002        |
|                                   | <i>Fusarium graminearum</i> hypovirus 2 - JS16   | Provável<br><i>Hypovirus</i>                             | LI et al., 2015         |
|                                   | <i>Fusarium graminearum</i> mycovirus china 9  | ?  | DARISSA et al., 2012    |
| <i>Helicobasidium mompa</i>       | <i>Helicobasidium mompa</i> endornavirus 1   | <i>Endornavirus</i>                                      | IKEDA et al., 2003      |
| <i>Helminthosporium victoriae</i> | <i>Helminthosporium victoriae</i> virus 1905   | <i>Victorivirus</i>                                      | ZHAO et al., 2006       |
| <i>Magnaporthe oryzae</i>         | <i>Magnaporthe oryzae</i> chrysovirus 1 strain A   | Provável<br><i>Chrysovirus</i>                           | URAYAMA et al., 2010    |
|                                   | <i>Magnaporthe oryzae</i> chrysovirus 1 strain B   |  | URAYAMA et al., 2014    |
| <i>Plasmopara halstedii</i>       | <i>Plasmopara halstedii</i> virus  | ?  | GRASSE et al., 2013     |
| <i>Rhizoctonia</i> spp.           | <i>Rhizoctonia solani</i> M2   | Provável<br><i>Narnaviridae</i>                          | LAKSHMAN et al., 1998   |
|                                   | <i>Mycoreovirus 3</i>  | <i>Mycoreovirus</i>                                      | KANEMATSU et al., 2014  |
| <i>Rosellinia necatrix</i>        | <i>Rosellinia necatrix</i> megabirnavirus 1  | <i>Megabirnavirus</i>                                    | CHIBA et al., 2009      |
|                                   | <i>Rosellinia necatrix</i> megabirnavirus 2 + <i>Rosellinia necatrix</i> partitivirus 1*   | Prováveis<br><i>Megabirnavirus</i> e <i>Partitivirus</i> | LIN et al., 2012        |
| <i>Sclerotinia homeocarpa</i>     | <i>Ophiostoma mitovirus 3a</i>   | <i>Mitovirus</i>   | DENG et al., 2003       |
|                                   | <i>Sclerotinia gemycircularvirus 1</i>   | <i>Gemycircularvirus</i>                                 | YU et al., 2010         |
|                                   | <i>Sclerotinia sclerotiorum</i> debilitation-associated RNA virus  | <i>Sclerodarnavirus</i>                                  | XIE et al., 2006        |
|                                   | <i>Sclerotinia sclerotimonavirus</i>   | <i>Sclerotimonavirus</i>                                 | LIU et al., 2014        |
| <i>Sclerotinia sclerotiorum</i>   | <i>Sclerotinia sclerotiorum</i> partitivirus 1   | Provável<br><i>Partitivirus</i>                          | XIAO et al., 2014       |
|                                   | <i>Sclerotinia sclerotiorum</i> mitovirus 1 + <i>Sclerotinia sclerotiorum</i> mitovirus 2*   | Prováveis<br><i>Mytovirus</i>                            | XIE; GHABRIAL, 2012     |
|                                   | <i>Sclerotinia sclerotiorum</i> mitovirus 2 + <i>Sclerotinia sclerotiorum</i> mitovirus 3 + <i>Sclerotinia sclerotiorum</i> mitovirus 4* | Prováveis<br><i>Mytovirus</i>                            | KHALIFA; PERSON, 2013   |
|                                   | <i>Sclerotinia sclerotiorum</i> hypovirus 1 + satélites*   | Provável<br><i>Hypovirus</i>                             | XIE et al., 2011        |
|                                   | <i>Sclerotinia sclerotiorum</i> hypovirus 2  | <i>Hypoviridae</i>                                       | KHALIFA; PERSON, 2014   |
|                                   | <i>Sclerotinia sclerotiorum</i> hypovirus 2  | Provável<br><i>Hypovirus</i>                             | MARZANO et al., 2015    |

\*Interação das espécies de micovírus promovem hipovirulência.

quínico, induzindo sua expressão contínua e inibindo a rota do ácido chiquímico, pois as duas rotas compartilham intermediários metabólicos. Uma vez que a rota do ácido chiquímico culmina na produção de aminoácidos aromáticos, os quais, por sua vez, participam da produção de ácido fenilacético (PAA), responsável por alguns dos sintomas de rizoctoniose (LAKSHMAN *et al.*, 1998), a inibição da produção de tais compostos impede a manifestação da doença. Esses resultados demonstram a perspectiva real de biocontrole pelo uso de *Rhizoctonia solani* M2 virus.

A ocorrência do dsRNA M2 em isolados do gênero *Rhizoctonia* foi relatada nos grupos de anastomose AG-1, AG-4, AG-6 de *R. solani* e nos grupos AG-A, AG-F, AG-R e AG-U de outras espécies binucleadas de *Rhizoctonia*, grupos de anastomose com alta diversidade genética (CHARLTON *et al.*, 2008). Porém, o micovírus M2 nem sempre apresentou a mesma modulação fenotípica (CHARLTON *et al.*, 2008). Estudos mais recentes realizados com *R. solani* descrevem a ocorrência frequente de grandes dsRNAs, família *Endornaviridae*, e a ubiquidade desses dsRNAs (DAS *et al.*, 2014), embora a ocorrência de grandes dsRNAs em isolados virulentos desse fungo tenha sido relatada por TAVANTZIZ; BANDY (1988). No Brasil, em estudos realizados por PICARELLI (2015) e PICARELLI *et al.* (2015), também foi relatada a presença de grandes dsRNAs em isolados de *R. solani* AG-2-2-LP, coletados em grama esmeralda com sintomas de rizoctoniose, grupo já associado a essa doença em outros países.

Nos agroecossistemas, as condições de alta densidade de plantas, baixa diversidade de espécies e uniformidade de condições ambientais, da mesma forma que favorecem o desenvolvimento de patógenos, também podem favorecer a prevalência de um micovírus em seu hospedeiro (XIE; JIANG, 2014). Algumas vantagens podem ser enumeradas quando vírus associados à hipovirulência são transmitidos a fungos fitopatogênicos: a rápida inibição da extensão das lesões; o enfraquecimento do fungo provocado pela planta,

como resposta de defesa aos padrões moleculares associados ao patógeno (PAMPs); e efetores liberados no início da infecção (XIE; JIANG, 2014).

Porém, o principal problema para o uso do controle biológico de fungos fitopatogênicos mediado por vírus continua sendo a incompatibilidade vegetativa (NUSS, 2010; SON *et al.*, 2015). XIE; JIANG (2014) propuseram algumas estratégias para superá-la: utilizar compostos químicos que suprimam os mecanismos de PCD (XIE; JIANG, 2014), como substâncias que sequestram o oxigênio reativo (HUTCHISON *et al.*, 2005) ou compostos de zinco, que inibem enzimas responsáveis pela degeneração do vacúolo na apoptose, além de aumentarem a anastomose de hifas (IKEDA *et al.*, 2013); selecionar micovírus que, pela sua capacidade de suprimir o silenciamento gênico ou os mecanismos de PCD, atuam como facilitadores da introdução de micovírus indutores de hipovirulência (XIE; JIANG, 2014). Pesquisas sobre os ainda desconhecidos vetores de micovírus, sejam eles micoparasitas infectadas por micovírus, nematoides, insetos micófagos, ou outros artrópodes (XIE; JIANG, 2014), podem contribuir para a utilização de micovírus indutores de hipovirulência.

Técnicas de engenharia genética já permitem manipular o fenótipo de hospedeiro por meio de micovírus para entender as complexas interações entre plantas, fungos e micovírus, pois esse conhecimento é essencial para que tais patógenos possam ser utilizados como estratégia de controle de doenças de plantas, bem como as interações entre os diversos micovírus presentes nas infecções mistas, dada a frequência com que ocorrem.

Os fungos abrigam uma vasta gama de vírus ainda desconhecidos e que podem futuramente, com o desenvolvimento de novas técnicas, ser utilizados tanto na produção quanto na segurança agrícola, assim como nas áreas médica e ambiental. Por essa razão, estudos que têm os objetivos de identificar e caracterizar esses micovírus são de fundamental importância para o emprego do controle biológico.

---

## REFERÊNCIAS

AHN, I.P.; LEE, Y.H. A viral dsRNA up regulates the fungal virulence of *Nectria radicola*. *Molecular Plant Microbe Interactions*, v. 14, p.496-507, 2001.

ANAGNOSTAKIS, S.L.; CHEN, B.; GELETKA, L.M.; NUSS, D.L. Hypovirus transmission to ascospore progeny by field-release transgenic hypovirulent strain of *Cryphonectria parasitica*. *Phytopathology*, v.88, p.598-604, 1998.

ANAGNOSTAKIS, S.L. Revitalization of the Majestic Chestnut: Chestnut Blight Disease. *APSnet Features*, 2000. Disponível em: <<http://www.apsnet.org/publications/apsnetfeatures/Pages/ChestnutBlightDisease.aspx>>. Acesso em: 20 set. 2014.

BANKS, G.T.; BUCK, K.W.; CHAIN, E.B.; HIMMELWEIT, F.; MARKS, J.E.; TYLER, J.M. Viruses in fungi and interferon stimulation. *Nature*, v.218, p.542-545, 1968.

BAO, X.; ROOSSINCK, M.J. Multiplexed interactions: viruses of endophytic fungi. *Advances in Virus Research*, v.86, p.37-58, 2013.

BIELA, S.; SMITH, M.L.; AIST, J.R.; CORTESI, P.; MILGROOM, M.G. Programmed cell death correlates with virus transmission in a filamentous fungus. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, v.269, p.2269-2276, 2002.

- BOINE, B. *A study of the interaction between the plant pathogenic Botrytis cinerea and the filamentous ssRNA mycoviruses Botrytis virus X and Botrytis virus F*. 256p. Tese (Doutorado de Filosofia em Ciência Biológica) – Universidade de Auckland, Nova Zelândia, 2012.
- BRUSINI, J.; ROBIN, C. Mycovirus transmission revisited by in situ pairings of vegetatively incompatible isolates of *Cryphonectria parasitica*. *Journal of Virological Methods*, v.187, p.435-442, 2013.
- BUCK, K.W. From interferon induction to fungal viruses. *European Journal of Epidemiology*, v.4, p.395-399, 1988.
- BUCK, K. Molecular variability of viruses of fungi. In: BRIDGE, P.D.; COUTEAUDIER, Y.; CLACKSON, J.M. (Eds.). *Molecular variability of fungal pathogens*. Wallingford, UK: CAB International, 1998. p.53-72.
- CHARLTON, N.D.; CUBETA, M.A. Transmission of the M2 double-stranded RNA in *Rhizoctonia solani* Anastomosis Group 3 (AG-3). *Mycologia*, v.99, p.859-867, 2007.
- CHARLTON, N.D.; CARBONE, I.; TAVANTZIS, S.M.; CUBETA, M.A. Phylogenetic relatedness of the M2 double-stranded RNA in *Rhizoctonia* fungi. *Mycologia*, v.100, p.555-564, 2008.
- CHIBA, S; SALAIPETH, L.; LIN, Y.; SASAKI, A.; KANEMATSU, S.; SUZUKI, N. A novel bipartite dsRNA mycovirus from the white root rot fungus *Rosellinia necatrix*, molecular and biological characterization, taxonomic considerations, and potential for biocontrol. *Journal of Virology*, v.83, p.12801-12812, 2009.
- CHU, Y.M.; LIM, W.S.; YEA, S.-J.; CHO, J.D.; LEE, Y.-M.; KIM, K.-H. Complexity of dsRNA mycovirus isolated from *Fusarium graminearum*. *Virus Genes*, v.28, p.135-143, 2004.
- CHU, Y.M.; JEON, J.J.; YEA, S.J.; KIM, Y.H.; YUN, S.H.; LEE, Y.W.; KIM, K.H. Double-stranded RNA mycovirus from *Fusarium graminearum*. *Applied and Environmental Microbiology*, v.68, p.2529-2534, 2002.
- COENEN, A.; KEVEL, F.; HOEKSTRA, R.F. Factors affecting the spread of double-stranded RNA viruses in *Aspergillus nidulans*. *Genetics Research*, v.69, p.1-10, 1997.
- COLE, T.E.; HONG, Y.; BRASIER, C.M.; BUCK, K.W. Detection of an RNA-dependent RNA polymerase in mitochondria from a mitovirus-infected isolate of the Dutch elm disease fungus, *Ophiostoma novo-ulmi*. *Virology*, v.268, p.239-243, 2000.
- DARISSA, O.; GUNTER, A.; SCHÄFER, W. A dsRNA mycovirus causes hypovirulence of *Fusarium graminearum* to wheat and maize. *European Journal of Plant Pathology*, v.134, p.181-189, 2012.
- DAS, S.; FALLOON, R.E.; STEWART, A.; PITMAN, A.R. Molecular characterization of an endornavirus from *Rhizoctonia solani* AG-3 PT infecting potato. *Fungal Biology*, v.118, p.924-934, 2014.
- DAS, S. *Rhizoctonia solani* on potato in New Zealand: Pathogen characterization and identification of double-stranded RNA viruses that may affect their virulence. 241p. Tese (Doutorado de Filosofia) – Universidade Lincoln, Lincoln, Nova Zelândia, 2013.
- DENG, F.; XU, R.; BOLAND, G.J. Hypovirulence-associated double-stranded RNA from *Sclerotinia homeocarpa* is conspecific with *Ophiostoma novo-ulmi* Mitovirus 3a-Ld. *Phytopathology*, v.93, p.1407-1414, 2003.
- EICKBUSH, T.; BOEK, J.D.; SANDMEYER, S.B.; VOYTAS, D.F. Family Metaviridae. In: KING, A.M.Q.; ADMS, M.J.; CARSTENS, E.B.; LEFKOWITZ, E.J. (Eds.). *Virus Taxonomy: Ninth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses*. London: Elsevier/Academic Press, 2012. p.457-466.
- FIGUEIREDO, L.C.; FIGUEIREDO, G.S.; GIANCOLI, A.C.H.; TANAKA, F.A.O.; SILVA, L.A.O.; KITAJIMA, E.W.; FILHO, S.A.; AZEVEDO, J.L. Detection of isometric, dsRNA-containing viral particles in *Colletotrichum gloeosporioides* isolated from cashew tree. *Tropical Plant Pathology*, v.37, p.142-144, 2012.
- FULLBRIGHT, D.W. Effect of eliminating dsRNA in hypovirulent *Endothia parasitica*. *Phytopathology*, v.74, p.722-724, 1984.
- FUKUHARA, T.; GIBBS, M.J. Family Endornaviridae. In: KING, A.M.Q.; ADMS, M.J.; CARSTENS, E.B.; LEFKOWITZ, E.J. (Eds.). *Virus Taxonomy: Ninth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses*. London: Elsevier/Academic Press, 2012. p.519-521.
- GHABRIAL, S.A.; CASTÓN, J.R. In: KING, A.M.Q.; ADAMS, M.J.; CARSTENS, E.B.; LEFKOWITZ, E.J. (Eds.). Family Chrysoviridae. In: KING, A.M.Q.; LEFKOWITZ, E.; ADAMS, M.J.; CARSTENS, E.B. *Virus Taxonomy: Ninth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses*. London: Elsevier/Academic Press, 2012. p.509-513.
- GHABRIAL, S.A.; NIBERT, M.L.; MAISS, E.; LESKER, T.; BAKER, T.S.; TAO, Y.J. Family Partitiviridae. In: KING, A.M.Q.; LEFKOWITZ, E.; ADAMS, M.J.; CARSTENS, E.B. *Virus Taxonomy: Ninth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses*. London: Elsevier/Academic Press, 2012. p.523-534.
- GHABRIAL, S.A.; SUZUKY, N. Viruses of plant pathogenic fungi. *Annual Review of Phytopathology*, v.47, p.353-384, 2009.
- GHABRIAL, S.A.; CASTÓN, J.R.; JIANG, D.; NIBERT, M.L.; SUZUKI, N. 50-plus years of fungal viruses. *Virology*, v.479-480, p.356-368, 2015.
- GRASSE, W.; ZIPPER, R.; TOTSKA, M.; SPRING, O. Plasmopara halstedii virus causes hypovirulence in *Plasmopara halstedii*, the downy mildew pathogen of the sunflower. *Fungal Genetics and Biology*, v.57, p.42-47, 2013.
- HERRERO, N.; SÁNCHEZ, S.; ZABALGOGEAZCOA, I. Mycoviruses are common among different species of fungal endophytes of grasses. *Archives of Virology*, v.154, p.327-330, 2009.
- HILLMAN, B.I.; TIAN, Y.; BEDKER, P.J.; BROWN, M.P. A North American hypovirulent isolate of the chestnut blight fungus with European isolate-related dsRNA. *Journal of General Virology*, v.73, p.681-686, 1992.
- HILLMAN, B.I.; SUPYANI, S.; KONDO, H.; SUZULI, N. A reovirus of the fungus *Cryphonectria parasitica* that is infectious as particles and related to the *Coltivirus* genus of animal pathogens. *Virology*, v.78, p.892-898, 2004.

- HILLMAN, B.I.; SUZUKI, N. Viruses of the chestnut blight fungus, *Chryphonectria parasitica*. *Advances in Virus Research*, v.63, p.423-472, 2005.
- HILLMAN, B.I.; CAI, G. The family Narnaviridae: simplest of RNA viruses. *Advances in Virus Research*, v.86, p.149-176, 2013.
- HOLLINGS, M. Viruses associated with die-back disease of cultivated mushroom. *Nature*, v.196, p.962-965, 1962.
- HOWITT, R.L.J.; BEEVER, R.E.; PEARSON, M.N.; FORSTER, R.L.S. Genome characterization of Botrytis virus F, a flexuous rod-shaped mycovirus resembling plant 'potex-like' viruses. *Journal of General Virology*, v.82, p.67-78, 2001.
- HU, Z.; WU, S.; CHENG, J.; JIANG, D.; XIE, J. Molecular characterization of two positive-strand RNA viruses co-infecting a hypovirulent strain of *Sclerotinia sclerotiorum*. *Virology*, v.450, p.464-465, 2014.
- HUTCHISON, E.; BROWN, S.; TIAN, C.; GLASS, N.L. Transcriptional profiling and functional analysis of heterokaryon incompatibility in *Neurospora crassa* reveals that reactive oxygen species, but not metacaspases, are associated with programmed cell death. *Microbiology*, v.155, p.3957-3970, 2005.
- ICTV. International Committee on Taxonomy of viruses. Disponível em: <<http://www.ictvonline.org/virusTaxonomy.asp>>. Acesso em: 04 maio 2017.
- IKEDA, K.; NAKAMURA, H.; MATSUMOTO, N. Hypovirulent strain of the violet root rot fungus *Helicobasidium mompa*. *Journal of General Plant Pathology*, v.69, p.385-390, 2003.
- IKEDA, K.; INOUE, K.; KIDA, C.; UWAMORI, T. SASAKI, A.; KANEMATSU, S.; PARK, P. Potentiation of mycovirus transmission by zinc compounds via attenuation of heterogenic incompatibility in *Rosellinia necatrix*. *Applied Environmental Microbiology*, v.79, p.3684-3691, 2013.
- JIAN, J.; LAKSHMAN, D.K.; TAVANTZIS, S.M. Association of distinct double-stranded RNAs with enhanced or diminished virulence in *Rhizoctonia solani* infecting potato. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, v.10, p.1002, 1997.
- JIAN, J.; LAKSHMAN, D.K.; TAVANTZIS, S.M. A virulence-associated, 6.4-Kb, double-stranded RNA from *Rhizoctonia solani* is phylogenetically related to plant bromoviruses and electron transport enzymes. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, v.11, p.601-609, 1998.
- KHALIFA, M.E.; PEARSON, M.N. Molecular characterization of three mitoviruses co-infecting a hypovirulent isolate of *Sclerotinia sclerotiorum* fungus. *Virology*, v.441, p.22-30, 2013.
- KHALIFA, M.E.; PEARSON, M.N. Characterization of a novel hypovirus from *Sclerotinia sclerotiorum* potentially representing a new genus within the *Hypoviridae*. *Virology*, v.464, p.441-449, 2014.
- KANEMATSU, S.; SHIMIZU, T.; SALAIPETH, L.; YAEGASHI, H.; SASAKI, A.; ITO, T.; SUZUKI, N. Genome rearrangement of a mycovirus *Rosellinia necatrix megabirnavirus 1* affecting its ability to attenuate virulence of the host fungus. *Virology*, v.450-451, p.308-315, 2014.
- KIM, J.-M.; YUN, S.-H.; PARK, S.-M.; KO, H.-G.; KIM, S.-H. Occurrence of dsRNA mycovirus (LeV-FMRIO339) in the edible mushroom *Lentinula edodes* and meiotic stability of LeV-FMRIO339 among monocaryotic progeny. *Plant Pathology Journal*, v.29, p.460-464, 2013.
- KING, A.M.Q.; ADAMS, M.J.; CARSTENS, E.B.; LEFKOWITZ, E.J. *Virus Taxonomy: Ninth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses*. London: Elsevier/Academic Press, 2012. 1327p.
- KURAMAE, E.E.; NOZAKI, D.N.; FENILLE, R.C.; CERESINE, P.C.; SOUZA, N.L. Elemento extra-cromossomal dsRNA em *Rhizoctonia solani* AG4 HGI e AG2-2 IIIB e *Rhizoctonia* spp. binucleada associados às culturas de feijão e amendoim. *Summa Phytopathologica*, v.28, p.52-57, 2002.
- LAKSHMAN, D.K.; JIAN, J.; TAVANTZIS, S.M. A double-stranded RNA element from a hypovirulent strain of *Rhizoctonia solani* occurs in DNA form and is genetically related to the pentafuncional AROM protein of the shikimate pathway. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v.95, p.6425-6429, 1998.
- LI, H.; HAVENS, W.M.; NIBERT, M.L.; GHABRIAL, S.A. RNA sequence determinants of a couple termination-reinitiation strategy for downstream Open Reading Frame translation in *Helminthosporium victoriae* virus 190S and other victoriviruses (Family Totiviridae). *Journal of Virology*, v.85, p.7343-7352, 2011.
- LI, P.; ZHANG, H.; CHEN, X.; QIU, D.; GUO, L. Molecular characterization of a novel hypovirus from the plant pathogenic fungus *Fusarium graminearum*. *Virology*, v.481, p.151-160, 2015.
- LI, W.; ZHANG, T.; SUN, H.; DENG, Y.; ZHANG, A.; CHEN, H.; WANG, K. Complete genome sequence of a novel endornavirus in the wheat sharp eyespot pathogen *Rhizoctonia cerealis*. *Archives of Virology*, v.159, p.1213-1216, 2014.
- LIMA, S.S. Incidência e transmissão de dsRNA em *Pseudocercospora griseola*, agente causal da mancha-angular do feijoeiro comum (*Phaseolus vulgaris*). 42p. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2008.
- LIN, Y.H.; CHIBA, S.; TANI, A.; KONDO, H.; SASAKI, A.; KANEMATSU, S.; SUZUKI, N. A novel quadripartite dsRNA virus isolated from a phytopathogenic filamentous fungus, *Rosellinia necatrix*. *Virology*, v.426, p.42-50, 2012.
- LINDER-BASSO, D.; DYNEK, J.N.; HILLMAN, B.I. Genome analyses of *Cryphonectria hypovirus 4*, the most common hypovirus species in North America. *Virology*, v.337, p.192-203, 2005.
- LIU, H.; FU, Y.; XIE, J.; GHABRIAL, S.A. Discovery of novel dsRNA viral sequences by in silico cloning and implications for viral diversity, host range and evolution. *PLoS One*, 2012. Disponível em: <[www.plosone.org/search/simple?from=globalSimpleSearch&filterJournals=PLoSONE&query=discover+of+a+novel+dsRNA+viral+sequences+&x=14&y=11](http://www.plosone.org/search/simple?from=globalSimpleSearch&filterJournals=PLoSONE&query=discover+of+a+novel+dsRNA+viral+sequences+&x=14&y=11)>. Acesso em: 20 maio 2015.

- LIU, L.; XIE, J.; CHENG, J.; FU, Y.; LI, G.; YI, X.; JIANG, D. Fungal negative-stranded RNA virus that is related to bornaviruses and nyaviruses. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, v.111, p.12205-12210, 2014.
- LIU, R.; CHENG, J.; FU, Y.; JIANG, D.; XIE, J. Molecular characterization of a novel positive-sense single-stranded RNA mycovirus infecting the plant pathogenic fungus *Sclerotinia sclerotiorum*. *Viruses*, v.7, p.2470-2484, 2015.
- MAEJIMA, K.; HIMENO, M.; KOMATSU, K.; KAKISAWA, S.; YAMAJI, Y. Complete nucleotide sequence of a new double-stranded RNA virus from the rice blast fungus, *Magnaporthe oryzae*. *Archives of Virology*, v.153, p.389-391, 2008.
- MARSANO, S.Y.; HOBBS, H.A.; NELSON, B.D.; HARTMAN, G.L.; EASTBURN, D.M.; MCCOPPIN, N.K.; DOMIER, L.L. Transfection of *Sclerotinia sclerotiorum* with in vitro transcripts of a naturally occurring interspecific recombinant of *Sclerotinia sclerotiorum* hypovirus 2 significantly reduces virulence of the fungus. *Journal of Virology*, v.89, p.5060-5071, 2015.
- MILGROOM, M.G.; HILLMAN, B.I. The ecology and evolution of fungal viruses. In: HURST, D. J. (Ed.). *Studies in viral ecology: microbial and botanical host systems*. New Jersey: Wiley-Blackwell, 2011. v.1. cap.9, p.217-253.
- MOONIL, S.; JISUK, Y.; KOOK-HIUNG, K. Five questions about mycoviruses. *Plos Pathogen*, 2015. Disponível em: <<http://journals.plos.org/plospathogens/article?id=10.1371/journal.ppat.1005172>>. Acesso em: 30 nov. 2015.
- MONTENEGRO, D.H. *RNA dupla fita em Guignardia citricarpa: obtenção, cura, transmissão e alterações fenotípicas*. 2010. 93f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas – Área de Concentração Genética) – Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2010.
- NUSS, D.L. Hypovirulence: Mycovirus at the fungal-plant interface. *Nature Reviews*, v.3, p.632-642, 2005.
- NUSS, D.L. Mycoviruses. In: BORKOVICH, K.A.; EBBOLE, D.J. (Eds). *Cellular and Molecular Biology of Filamentous Fungi*. Washington, D.C.: AMS Press, 2010. Cap.12, p.145-152.
- NUSS, D.L.; HILLMAN, B.I. Family Hypoviridae. In: KING, A.M.Q.; ADAMS, M.J.; CARSTENS, E.B.; LEFKOWITZ, E.J. (Eds.). *Virus Taxonomy: Ninth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses*. London: Elsevier/Academic Press, 2012. p.1029-1033.
- PAOLETTI, M.; SAUPE, S.J. Fungal incompatibility: evolutionary origin in pathogen defense? *Bioessays*, v.31, p.1201-1210, 2009.
- PEARSON, M.N.; BEEVER, R.; BOINE, B.; ARTHUR, K. Mycoviruses of filamentous fungi and their relevance to plant pathology. *Molecular Plant Pathology*, v.10, p.115-128, 2009.
- PEARSON, M.N.; BAILEY, A.M. Viruses of *Botrytis*. *Advances in Virus Research*, v.86, p.249-272, 2013.
- PICARELLI, M.A.S.C. *Estudo de micovírus em Rhizoctonia solani como estratégia para o controle biológico de rizoctoniose em gramados*. São Paulo-SP. Dissertação (Mestrado em Sanidade, Segurança Alimentar e Ambiental no Agronegócio) – Instituto Biológico, São Paulo, 2015.
- PICARELLI, M.A.S.C.; GOBATTO, D.; PATRICIO, F.R.A.; RIVAS, E.B.; HARAKAVA, R.; COLARICCIO, A. Study on mycovirus in *Rhizoctonia solani* as a biological control strategy to *Rhizoctonia* disease of turfgrass. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE VIROLOGIA, 2015. *Virus Reviews @ Research*, v.20, Supplement 1, p.67, 2015.
- PREISIG, O.; WINGFIELD, B.D.; WINGFIELD, M.J. Reduction of Laccase activity and other hypovirulence-associated traits in dsRNA-containing strains of *Diaporthe ambigua*. *Phytopathology*, v.86, p.1311-1316, 1996.
- REFOS, J.M.; VONK, A.G.; EADIE, K.; LO-TEN-FOE, J.; VERBRUG, H.A.; DIEPENINGEN, A.D.; SANDE, W.W.J. Double-stranded RNA mycovirus infection of *Aspergillus fumigatus* is not dependent on the genetic make-up of the host. *PLoS One*, 2013. Disponível em: <<http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0077381>>. Acesso em: 20 jan. 2015.
- ROOSSINCK, M. The good viruses: viral mutualistic symbioses. *Nature Reviews Microbiology*, v.9, p.99-108, 2011.
- RWAHNIH, M.; DAUBERT, S.; ÚRBEZ-TORRES, J.; CORDERO, F.; ROWHANI, A. Deep sequencing evidence from single grapevine plants reveals a virome dominated by mycoviruses. *Archives of Virology*, v.156, p.397-403, 2011.
- SANDE, W.W.; LO-TEM-FOE, J.R.; BELKUM, A.; NETEA, M.G.; KULLBERG, B.J.; VONK, A.G. Mycoviruses: future therapeutic agents of invasive fungal infections in humans? *European Journal of Clinical Microbiology & Infectious Diseases*, v.29, p.755-763, 2010.
- SANTOS, V.; LOPES, M.S.; FREGOLENTE, M.C.D.; GATTI, M.S.V.; DELALIBERA JR., I. Riqueza de vírus de RNA de fita dupla em isolados de *Metarhizium anisopliae*. In: SIMPÓSIO DE CONTROLE BIOLÓGICO, 12., 18 a 21 de julho de 2011. *Anais...* 2011.
- SCHMITT, M.J.; BREINING, F. Yeast viral killer toxins: lethality and self-protection. *Nature Reviews Microbiology*, v.4, p.212-221, 2006.
- SHAPIRA, R.; CHOI, G.H.; NUSSO, D.J. Virus-like genetic organization and expression strategy for a double-stranded RNA genetic element associated with biological control of chestnut blight. *The EMBO Journal*, v.10, p.731-739, 1991.
- SON, M.; YU, J.; KIM, K.-H. Five questions about mycoviruses. *PLoS Pathology*, v.11, e1005172. DOI: 10.1371/journal.ppat.1005172.
- TAVANTZIS, S.M.; BANDY, B.P. Properties of a mycovirus from *Rhizoctonia solani* and its virion-associated RNA polymerase. *Journal of General Virology*, v.69, p.1465-1477, 1988.
- TAVANTZIS, S.M.; LAKSHMAN, D.K.; LIU, C. Double-Stranded RNA elements modulating virulence in *Rhizoctonia solani*. In: TAVANTZIS, S.M. *dsRNA Elements: Concepts and Applications in agriculture, forestry and medicine*. Boca Raton, FL: CRC Press, 2002. p.191-211.

- TIAGO, P.V.; FUNGARO, M.H.; de FARIA, M.R.; FURLANETO, M.C. Effects of double-stranded RNA in *Metarhizium anisopliae* var. *acridum* and *Paecilomyces fumosoroseus* on protease activities, conidia production, and virulence. *Canadian Journal of Microbiology*, v.50, p.335-339, 2004.
- TURINA, M.; ROSTAGNO, L. Virus-induced hypovirulence in *Cryphonectria parasitica*: still an unresolved conundrum. *Journal of Plant Pathology*, v.89, p.165-178, 2007.
- URAYAMA, S.; KATO, S.; SUZUKI, Y.; AOKI, N.; LE, M.T.; ARIE, T.; TERAOKA, T.; FULUHARA, T.; MORIYAMA, H. Mycoviruses related to chrysovirus affect vegetative growth in the rice blast fungus *Magnaporthe oryzae*. *Journal of General Virology*, v.91, p.3085-3094, 2010.
- URAYAMA, S.; SAKODA, H.; TAKAI, R.; KATOH, Y.; MINH LE, T.; FUKUHARA, T.; TERAOKA, T.; MORIYAMA, H. A dsRNA mycovirus, *Magnaporthe oryzae* chrysovirus 1-B, suppresses vegetative growth and development of rice blast fungus. *Virology*, v.448, p.265-273, 2014.
- WANG, L.P.; JIANG, J.J.; WANG, Y.F.; HONG, N.; ZHANG, F.; XU, W.X.; WANG, G.P. Hypovirulence of phytopathogenic fungus *Botryosphaeria dothidea*: association with a coinfecting chrysovirus and a partitivirus. *Journal of Virology*, v.88, p.7517-7527, 2014.
- WEI, C.Z.; OSAKI, H.; IWANAMI, T.; MATSUMOTO, N.; OHTSU, Y. Complete nucleotide sequence of genome segments 1 and 3 of Rosellinia anti-rot virus in the family Reoviridae. *Archives of Virology*, v.149, p.773-777, 2004.
- WU, M.; ZHANG, L.; LI, G.; JIANG, D.; GHABRIAL, S.A. Genome characterization of a debilitation-associated mitovirus infecting the phytopathogenic fungus *Botrytis cinerea*. *Virology*, v.406, p.117-126, 2010.
- WU, M.; JIN, F.; ZHANG, J.; YANG, L.; JIANG, D. Characterization of a novel bipartite double-stranded RNA mycovirus conferring hypovirulence in the pathogenic fungus *Botrytis porri*. *Journal of Virology*, v.86, p.6605-6619, 2012.
- XIAO, X.; CHENG, J.; TANG, J.; FU, Y.; JIANG, D.; BAKER, T. S.; GHABRIAL, S.A.; XIE, J. A novel *Partitivirus* that confers hypovirulence on plant pathogenic fungi. *Journal of Virology*, Washington, v.88, p.10120-10133, 2014.
- XIE, J.; WEI, D.; JIANG, D.; FU, Y.; LI, G.; GHABRIAL, S.A.; PENG, Y. Characterization of debilitation-associated mycovirus infecting the plant-pathogenic fungus *Sclerotinia sclerotiorum*. *Journal of General Virology*, v.87, p.241-249, 2006.
- XIE, J.; XIAO, X.; FU, Y.; LIU, H.; CHENG, J.; GHABRIAL, S.A.; LI, G.; JIANG, D. A novel mycovirus closely related to hypoviruses that infects the plant pathogenic fungus *Sclerotinia sclerotiorum*. *Virology*, v.418, p.49-56, 2011.
- XIE, J.; GHABRIAL, S.A. Molecular characterizations of two mitoviruses co-infecting a hypovirulent isolate of the plant pathogenic fungus *Sclerotinia sclerotiorum*. *Virology*, v.428, p.77-85, 2012.
- XIE, J.; JIANG, D. New insights into mycoviruses and exploration for the biological control of crop fungal diseases. *Annual Review of Phytopathology*, v.53, p.45-68, 2014.
- XU, Z.; WU, S.; LIU, L.; CHENG, J.; FU, Y.; JIANG, D.; XIE, J. A mitovirus related to plant mitochondrial gene confers hypovirulence on the phytopathogenic fungus *Sclerotinia sclerotiorum*. *Virus Research*, v.197, p.127-136, 2015.
- YAEGASHI, H.; NAKAMURA, H.; SAWAHATA, T.; SASAKI, A.; IWANAMI, Y.; ITO, T.; KANEMATSU, S. Appearance of mycovirus-like double-stranded RNAs in the white root rot fungus, *Rosellinia necatrix*, in an apple orchard. *FEMS Microbiology Ecology*, v.83, p.49-62, 2013.
- YU, X.; LI, B.; FU, Y.; XIE, J.; CHENG, J.; GHABRIAL, S.A.; LI, G.; YI, X.; JIANG, D. A geminivirus-related DNA mycovirus that confers hypovirulence to a plant pathogenic fungus. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v.107, p.8387-8392, 2010.
- YU, X.; LI, B.; FU, Y.; JIANG, D.; GHABRIAL, S.A.; LI, G.; PENG, Y.; XIE, J.; CHENG, J.; HUANG, J.; YI, X. Extracellular transmission of a DNA mycovirus and its use as a natural fungicide. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v.110, p.1452-1457, 2012.
- ZHAO, T.; HAVENS, W.M.; GHABRIAL, S.A. Disease phenotype of virus-infected *Helminthosporium victoriae* is independent of overexpression of the cellular alcohol oxidase/RNA-binding protein Hv-p68. *Phytopathology*, v.96, p.326-332, 2006.
- ZHENG, L.; MEILING, Z.; QIGUANG, C.; MINGHAI, Z.; ERXUN, Z. A novel mycovirus closely related to virus in the genus *Alphapartitivirus* confers hypovirulence in the phytopathogenic fungus *Rhizoctonia solani*. *Virology*, v.456-457, p.220-226, 2014.
- ZIJIN, H.; SONGSONG, W.; JIASEN, C.; YANPING, F.; DAOHONG, J.; JIATAO, X. Molecular characterization of two positive-strand RNA viruses co-infecting hypovirulent strain of *Sclerotinia sclerotiorum*. *Virology*, v.464-465, p.450-459, 2014.
- ZHOU, T.; BOLAND, G.J. Hypovirulence and double-stranded RNA in *Sclerotinia homeocarpa*. *Phytopathology*, v.87, p.147-153, 1997.
- ZHOU, T.; BOLAND, G.J. Biological control strategies for *Sclerotinia* diseases. In: BOLAND, G.J.; KUYKENDALL, L.D. *Plant microbe interactions and biological control*. Dekker, New York: CRC Press, 1998. p.127-156.