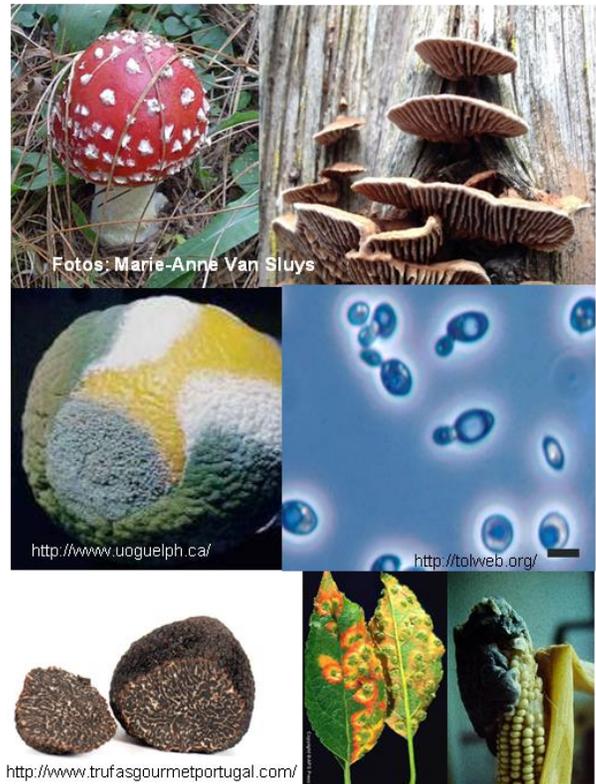


Texto Base: Aula 16

Fungos e suas múltiplas linhagens

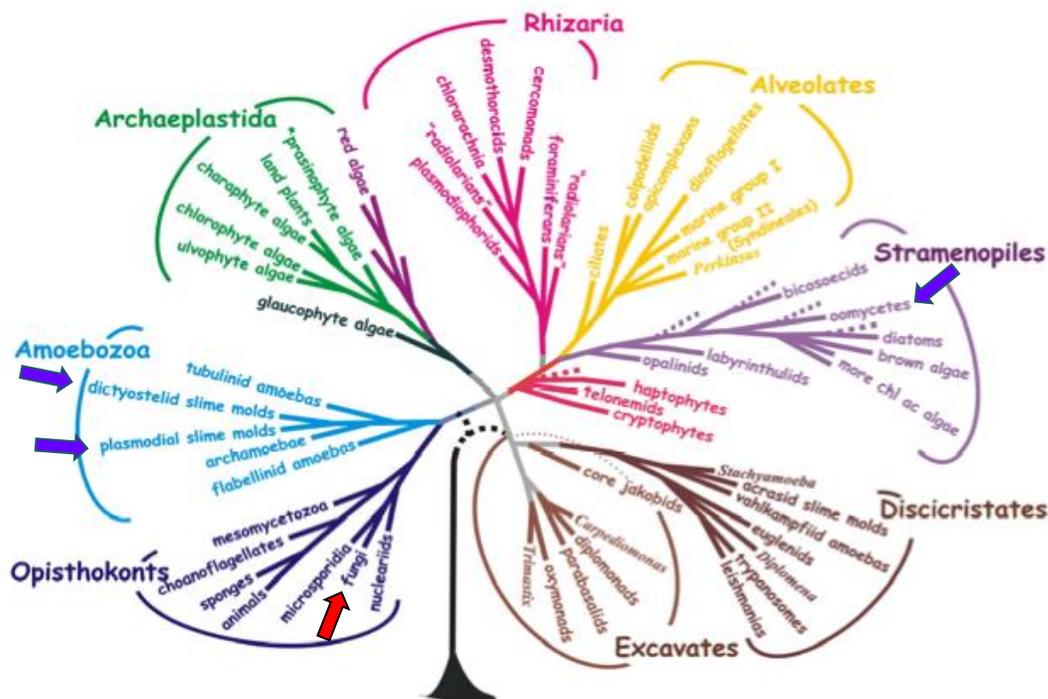
Autora: Valéria Cassano

Os fungos são organismos eucariotos muito diversificados, alguns muito familiares, como os cogumelos e as orelhas de pau, além de bolores, leveduras, trufas, e os fitopatógenos ferrugens e carvões, assim chamados pela coloração característica de seus esporos. Mais de 70.000 espécies de fungos foram descritas, mas estima-se que podem existir 1,5 milhão de espécies. Em linhas gerais, os fungos podem ser caracterizados como organismos heterótrofos, que se nutrem por absorção, possuem parede celular de quitina, tem glicogênio como substância de reserva, e se reproduzem primariamente por esporos. Além disso, os fungos não possuem tecidos verdadeiros e todo o seu corpo é chamado de talo. Podem ser unicelulares, como as leveduras, ou multicelulares e, nesse caso, filamentosos. Cada filamento é chamado de hifa, e seu conjunto, micélio.



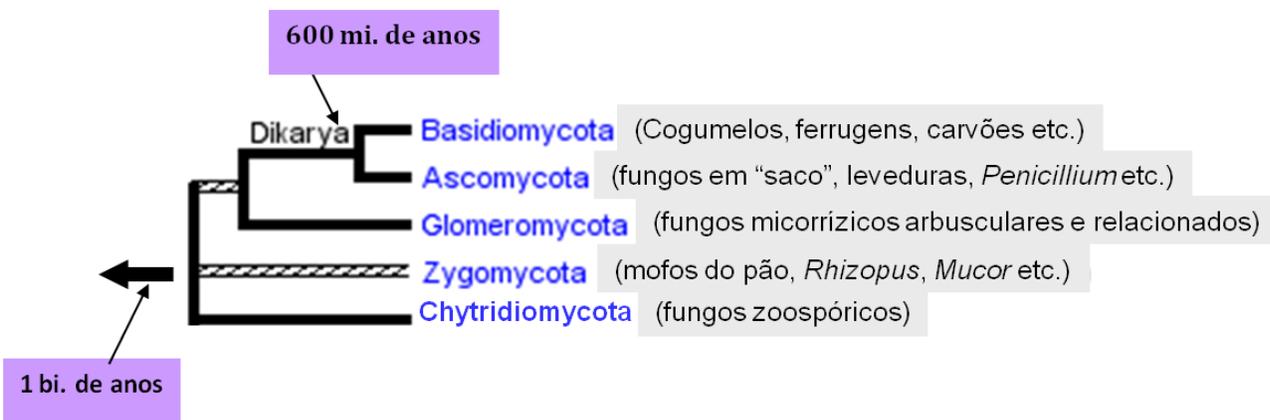
Posicionamento dos fungos e suas linhagens na árvore da vida

O termo fungo era empregado para denominar organismos que hoje se sabe estão pouco relacionados filogeneticamente. Não são mais considerados fungos verdadeiros os Oomycota, Myxomycota e Dictyosteliomycota, por exemplo. Os fungos verdadeiros estão posicionados na linhagem dos Opistocontes, que inclui também os animais e outros eucariotos unicelulares. Observe a posição desses grupos na árvore filogenética ilustrada abaixo. A linhagem dos Opistocontes, que literalmente significa *Opistho* (= posterior); *konta* (= flagelo), agrupa, portanto, organismos com células flageladas, cujo único flagelo liso possui inserção posterior, impulsionando a célula para frente. A presença de flagelo em posição posterior é a sinapomorfia dos Opistocontes, embora o flagelo tenha sido completamente perdido nas linhagens derivadas dos fungos verdadeiros. Dentro dos chamados fungos verdadeiros vamos estudar três grupos principais, tratados com Filos: Zygomycota, Ascomycota e Basidiomycota, além dos fungos liquenizados. A classificação dos fungos verdadeiros tem sofrido profundas mudanças com o advento da biologia molecular. Suas relações filogenéticas, entretanto, parecem ainda estar longe de serem totalmente elucidadas.



Representação esquemática de filogenia de consenso dos eucariotos, baseada na árvore proposta por Sandra Bauldauf (2008) – Na overview of the phylogeny and diversity of eukaryotes. *Journal of Systematics and Evolution* 46 (3): 263-273. A seta vermelha indica os fungos verdadeiros; as setas azuis indicam diferentes linhagens de organismos tratados antigamente como fungos: Oomycota, Myxomycota e Dictyosteliomycota.

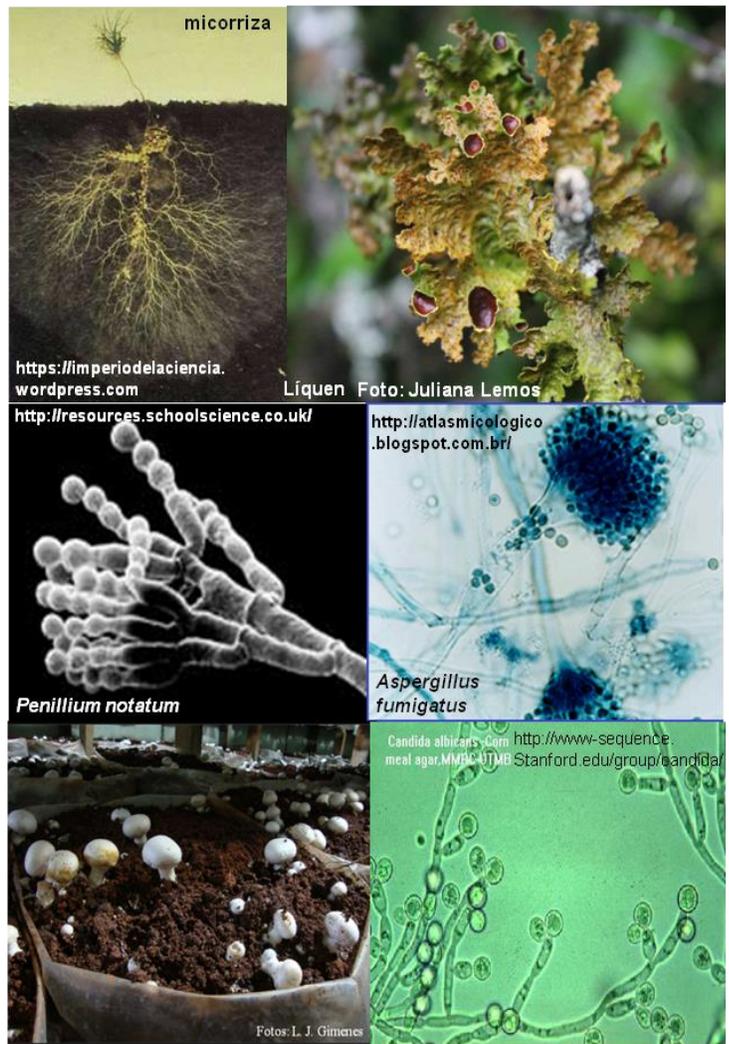
Uma proposta está representada na árvore abaixo em que as dúvidas de relações evolutivas estão destacadas em ramos hachurados. A linhagem mais antiga dos fungos se diferenciou dos animais por volta de 1 bilhão de anos. Chytridiomycota é a linhagem mais antiga e a única a apresentar esporos e gametas flagelados, um caráter considerado ancestral. As demais linhagens perderam o flagelo. Glomeromycota, antes inserido nos Zygomycota divide um ancestral com Ascomycota e Basidiomycota, que são as linhagens mais derivadas, tendo divergido do ancestral comum a cerca de 600 milhões de anos.



Árvore filogenética resumida do Projeto Tree of Life <http://tolweb.org/Fungi/2377>. Ramos hachurados indicam relações filogenéticas incertas.

Ocorrência e Importância

Os fungos têm ampla distribuição e ocupam os mais variados habitats, tanto aquáticos, marinhos e de água doce, quanto terrestres. Produzem esporos em grandes quantidades, que são muito resistentes e dispersados em sua maioria pelo ar. São sapróbios, em sua maioria, ou seja, decompõem matéria orgânica morta. Há, no entanto, os que se nutrem de organismos vivos atuando como parasitas. Muitos associam-se em simbiose mutualística formando líquens e micorrizas. No caso de líquens a associação é com cianobactérias ou algas verdes e nas micorrizas, com raízes de plantas terrestres. Os sapróbios são os principais decompositores de matéria orgânica da biosfera e responsáveis pela reciclagem de nutrientes, desempenhando um papel ecológico fundamental nos ecossistemas. Por outro lado, como decompositores podem causar prejuízos econômicos, sendo a causa do apodrecimento de alimentos, da madeira etc. São capazes de decompor quase todos os materiais devido a um verdadeiro arsenal de enzimas que quebram moléculas orgânicas, incluindo lignina e celulose. Desta forma, os fungos são de importância vital para os ecossistemas e para vários aspectos da economia. As importantes associações mutualísticas do tipo micorriza que ocorrem na natureza (80% das plantas formam associações desse tipo), são fundamentais para o cultivo e a produção de árvores e de plantas agrícolas. Nessa associação a planta fornece ao fungo carboidratos e este auxilia na obtenção de nutrientes para as plantas pelo enorme aumento da superfície de exploração e de absorção das raízes. Essa associação ainda confere às plantas proteção contra ataque de fungos patogênicos e nematódeos.



Por outro lado, há espécies que causam enorme prejuízo agrícola, sendo os mais importantes patógenos de plantas cultivadas como os carvões e as ferrugens do café, cana de açúcar, milho, trigo, pragas da batata e muitas hortaliças. Alguns bolores produzem metabólitos secundários como toxinas (aflatoxinas, *Penicillium flavus*, Ascomycota), que podem chegar a contaminar cereais mal estocados e podem ser potentes carcinogênicos, causar distúrbios digestivos em humanos ou levar a morte animais domésticos. Outros produzem alcaloides, tóxicos ou alucinógenos (como *Psilocybe*,

Basiobiomycota). Na alimentação humana, a levedura ou fermento *Saccharomyces cerevisiae* (Ascomycota) tem sido considerada a espécie domesticada mais importante economicamente, estando envolvida nos processos fermentativos responsáveis pela fabricação e produção do álcool etílico, cerveja, vinho, no processamento e aromatização do pão etc. A fabricação e aromatização de certos tipos de queijos (Camembert, Roquefort e Gorgonzola) são mediadas por espécies de *Penicillium*. Muitos fungos podem ser consumidos diretamente como alimento, apresentando grande interesse por serem muito nutritivos, como os comestíveis *Agaricus* (champignon), Shiitake (*Lentinula*) e Shimeji (*Pleurotus*), todos Basidiomycota. Na medicina e ciências, os fungos são de grande importância na produção de antibióticos (*Penicillium chrysogenum* - penicilina). Além disso, algumas espécies como *Saccharomyces cerevisiae* tem sido estudadas como organismos modelo nas áreas da genética, fisiologia, bioquímica e biologia molecular. Muitos fungos são parasitas de animais, inclusive a espécie humana, causando infecções como pneumonia (*Pneumocystis*, Ascomycota). Outros produzem micoses superficiais como candidíase (*Candida albicans*, Ascomycota) e aspergiloses (*Aspergillus fumigatus*, Ascomycota). Além do parasitismo, a simples presença de esporos no ar pode causar alergias.

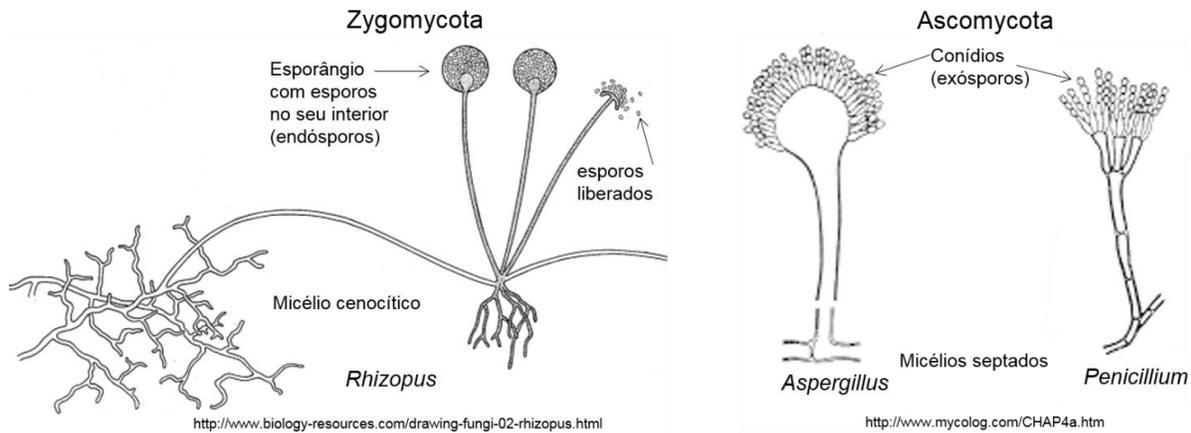
Morfologia

Os fungos podem ser unicelulares, e formar pequenas colônias, ou multicelulares. Nesses últimos, as hifas costumam ser filamentos alongados e ramificados compondo um sistema muito emaranhado chamado de micélio. Essa organização micelial aumenta a relação área/volume, o que propicia um modo eficaz de absorção de nutrientes, considerando que esses organismos vivem dentro do seu alimento. As hifas podem ser cenocíticas, ou seja, são tubos contínuos, não septados e com muitos núcleos em um citoplasma único (Crytridiomycota, Zygomycota e Glomeromycota) ou septadas (celulares), com septos transversais delimitando células que podem ter um ou dois núcleos (Ascomycota e Basidiomycota). Nas hifas septadas, os septos são incompletos havendo um poro central que permite a comunicação entre seus citoplasmas.

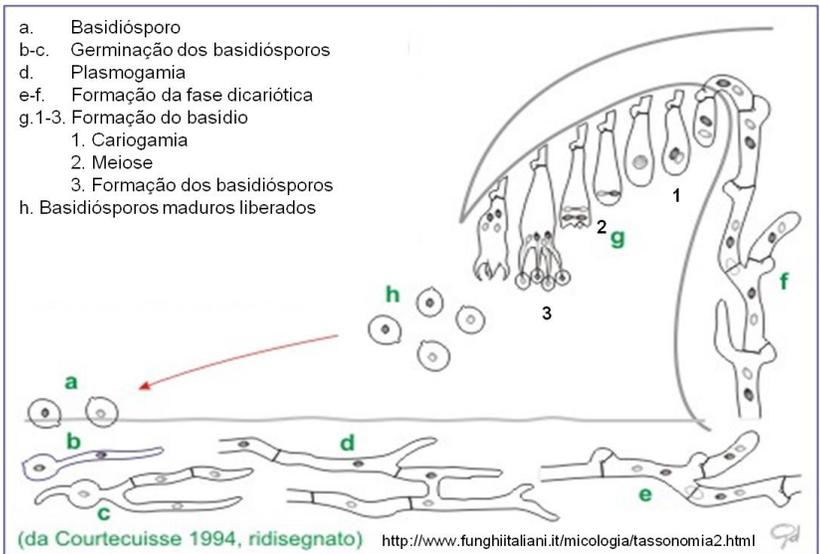
Reprodução

No ciclo de vida dos fungos geralmente há duas fases que se alternam, distinguindo-se uma fase assexual (envolve apenas mitose) e uma fase sexual (envolve meiose), em ambas há a formação de células especializadas, os esporos. Os fungos que não possuem essa alternância reproduzindo-se apenas de modo assexuado eram classificados no antigo filo Deuteromycota (fungos imperfeitos). No entanto, a comparação de sequências de DNA e caracteres morfológicos da fase assexuada tem permitido a inserção de fungos assexuados em Ascomycota ou em menor número em Basidiomycota. Deuteromycota não é mais reconhecido como um táxon formal na sistemática dos fungos. A reprodução assexuada pode ocorrer sem formação de células especializadas, como é o caso da fragmentação de hifas, do brotamento (formação de gemas ou brotos que se destacam gerando células filhas) ou da fissão (divisão transversal seguida pela

separação das células filhas). Brotamento e fissão são comuns nas leveduras. Na reprodução assexuada espórica os esporos formados são conhecidos como mitósporos (derivados da mitose), sendo móveis por meio de flagelo (zoósporos) ou imóveis (aplanósporos). Os esporos são produzidos no interior de esporângios (*angio* = urna; formadora de esporos), sendo denominados endósporos, ou externamente, na extremidade de hifas modificadas (exósporos, como por exemplo, os conídios).



A reprodução sexuada é resultante da plasmogamia (fusão de citoplasmas), cariogamia (fusão de núcleos) e meiose, sendo que ao final do processo sempre há formação de esporos do tipo meiósporos (derivados da meiose). O ciclo de vida de diferentes fungos varia em relação ao tempo de duração desses eventos. Em alguns fungos, a cariogamia ocorre logo após a plasmogamia, como em Chytridiomycota e Zygomycota. Na generalidade dos Ascomycota e dos Basidiomycota não ocorre cariogamia imediatamente após a



Exemplo de reprodução sexuada em Basidiomycota

plasmogamia, consequentemente, os núcleos compatíveis permanecem pareados e são chamados de dicárions, (*di* = dois; *Karyon* = núcleo). Essa fase dicariótica é representada por $n+n$ e pode persistir por longos períodos de tempo formando um micélio com hifas dicarióticas. Em certos fungos, os núcleos funcionam como gametas em hifas indiferenciadas. No entanto, pode ocorrer a formação de gametângios (= urna formadora de gametas) e gametas semelhantes morfológicamente. Em todos esses casos, usam-se arbitrariamente os símbolos (+) e (-) para as linhagens sexualmente compatíveis. Ocorre cariogamia com formação de um zigoto, única fase

diploide do ciclo. A meiose zigótica leva a formação de esporos sexuais, os meiosporos, denominados de zigósporo (Zygomycota), ascósporos (Ascomycota) e basidiósporos (Basidiomycota). A formação desses dois últimos geralmente leva ao desenvolvimento de corpos de frutificação, chamados de ascoma (= ascocarpo) e basidioma (= basidiocarpo), respectivamente. O corpo de frutificação é a parte visível do fungo. O micélio vegetativo passa, na maioria das vezes, despercebido, imerso no substrato, e só nos damos conta da existência de um fungo em determinado local quando o corpo de frutificação é formado.

Os grupos de fungos

Chytridiomycota

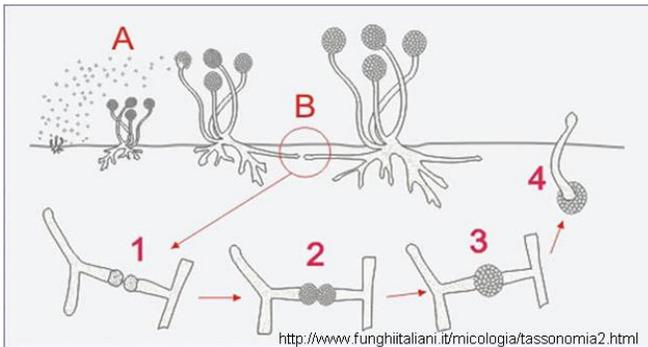
Os Chytridiomycota são tipicamente aquáticos, mas podem ser encontrados em ambientes terrestres úmidos. São sapróbios ou parasitas, afetando por exemplo, plantas, algas, outros fungos e até mesmo outros quitrídeos, animais invertebrados e anfíbios. Nestes, causa a doença epidérmica quitridiomycose, associada ao declínio global das populações de anfíbios.

Glomeromycota

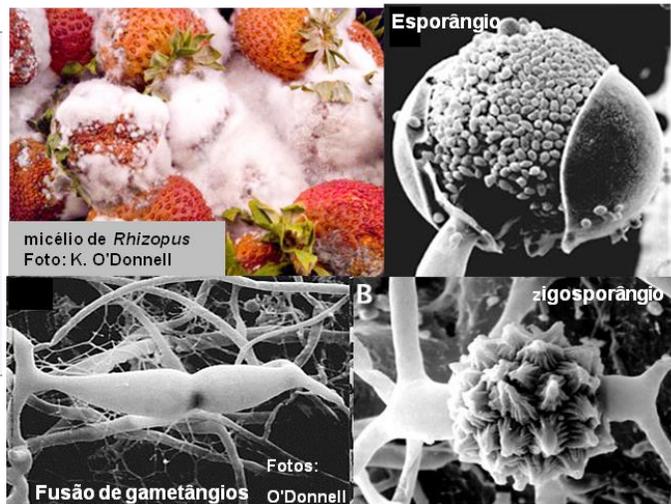
Todos os Glomeromycota são fungos micorrízicos arbusculares que formam obrigatoriamente endomicorrizas, em que as hifas penetram as células das raízes das plantas. É um grupo formado por apenas 150 espécies.

Zygomycota

Os Zygomycota representam cerca de 1% das espécies descritas de fungos verdadeiros. Ocupam ambientes terrestres e aquáticos. São, na maioria, sapróbios (bolors), caso do bolor negro do pão (*Rhizopus stolonifer*). Há espécies parasitas de animais, inclusive o homem, plantas, amebas e, especialmente, outros fungos. Há também as formadoras de ectomicorrizas, associação em que as hifas ficam externas à célula da raiz e simbiotes do intestino de larvas de insetos e crustáceos. Neste caso, absorvem nutrientes do lúmen intestinal de seus hospedeiros e, em contrapartida, os fungos fornecem vitaminas. Possuem micélio cenocítico que pode apresentar septos nas estruturas reprodutivas ou irregularmente distribuídos quando mais desenvolvido. Reproduzem-se assexuadamente por aplanósporos formados em esporângios. São definidos e distintos dos demais fungos por sua reprodução sexuada via zigósporo, um esporo de resistência que sofre meiose e germina quando as condições são favoráveis. O zigósporo constitui a sinapomorfia do grupo e é formado dentro de um zigosporângio, após a fusão de gametângios indiferenciados.

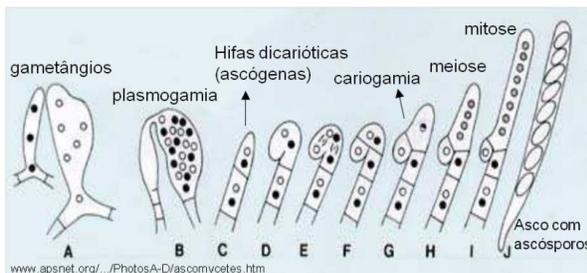


A) Reprodução assexuada via esporos; B) Reprodução sexuada: formação do zigósporo. 1) Fusão de hias; 2) Fusão de gametângios e início da formação do zigósporo; 3) zigósporo; 4) germinação do zigósporo (modificado de Rambelli 1981).



Ascomycota

Os Ascomycota ou “fungos em saco ou bolsa” (*ascus* = bolsa; *mycetus* = fungo) é um grupo muito representativo, correspondendo a cerca de 75% de todos os fungos descritos. Estão incluídos nesse grupo as leveduras, bolores ou mofos, trufas e morchelas comestíveis. São sapróbios ou simbiontes formadores de líquens e de ectomicorrizas. Podem também ser parasitas de plantas e animais, incluindo marinhos. Os Ascomycota se caracterizam por serem fungos multicelulares com micélio bem desenvolvido, tipicamente septado, com células uninucleadas, ou unicelulares, como as leveduras; se reproduzem assexuadamente por conídios e sexuadamente por ascósporos formados no interior de ascos. O asco é o caráter que define Ascomycota. O desenvolvimento do asco nas formas filamentosas ocorre no corpo de frutificação (ascoma). O asco origina-se após um processo de plasmogamia envolvendo gametângios, formação de hifas dicarióticas, fusão de núcleos (cariogamia), meiose seguida de mitose, dando origem a oito ascósporos como mostra a figura a seguir:



Basidiomycota

Os Basidiomycota (*basidion* = pequeno pedestal; *mikes* = fungo) correspondem a 37% das espécies descritas de fungos verdadeiros, incluindo leveduras e cogumelos. São os principais decompositores de madeira entre os fungos. Podem formar ectomicorrizas ou líquens, e há espécies parasitas de animais e plantas. A característica exclusiva do grupo é o basídio, célula na qual a cariogamia (fusão nuclear) e a meiose ocorrem, e onde são formados os basidiósporos, um tipo de

exósporo. Tipicamente, quatro esporos são produzidos em cada basídio, nas pontas de diminutas projeções chamadas esterigmas. Muitos Basidiomycota produzem basídios em corpos de frutificação, como os cogumelos. Os basídios desenvolvem-se sobre raios, chamados lamelas, que são formados na porção inferior do chapéu dos cogumelos típicos.



Líquens ou fungos liquenizados: simbiose entre algas e fungos

Os líquens são associações mutualísticas entre fungos (Ascomycota e Basidiomycota) e algas verdes ou cianobactérias. Mais de 98% dos líquens são formados por Ascomycota, enquanto há poucos gêneros de Basidiomycota envolvidos nesse tipo de associação. As algas verdes predominam como formadoras de talos liquênicos, correspondendo a 92% das associações, enquanto as cianobactérias compõem cerca de 8% dos talos. Na associação, a alga é autotrófica e realiza fotossíntese, fornecendo ao fungo açúcares e, quando uma cianobactéria fixadora de nitrogênio faz parte da associação, fornece também compostos nitrogenados. Por sua vez, o fungo que é heterótrofo, fornece estabilidade, estrutura e nutrientes minerais, assim como protege as algas das variações ambientais. Os líquens funcionam ecologicamente como organismos autótrofos, sendo considerados produtores primários. São pioneiros na ocupação de habitats, auxiliando no desgaste das rochas e formação do solo na sucessão ecológica. São amplamente distribuídos, ocupando ambientes extremos desde os pólos (Ártico e Antártica) até regiões desérticas, superfícies aquecidas de rochas, muros, solos, troncos, folhas, postes etc. A reprodução se dá principalmente por propágulos vegetativos, pelos quais os parceiros são dispersos juntos, principalmente pelo vento. Uma forma comum desse tipo de propagação é o soréδιο, formado por poucas algas envolvidas por hifas do fungo. A reprodução sexuada é feita pelo fungo pela formação de corpos de frutificação.



Bibliografia básica: Putzke, Jair & Putzke, Marisa Terezinha Lopes: Os Reinos dos Fungos, v.1, 3ª edição, Santa Cruz do Sul, RS: EDUNISC, 2013.