

Material Complementar ao livro Sistemática Vegetal I: Fungos

Elisandro Ricardo Drechsler dos Santos

baseado no capítulo original de

Paulo Antunes Horta Junior



UNIVERSIDADE FEDERAL
DE SANTA CATARINA



Ministério da
Educação

GOVERNO FEDERAL
BRASIL
PÁTRIA EDUCADORA

Florianópolis, 2015.

Governo Federal

Presidente da República Dilma Vana Rousseff
Ministro de Educação Renato Janine Ribeiro
Diretor de educação a Distância/CAPES Jean Marc Georges Mutzig

Universidade Federal de Santa Catarina

Reitora Roselane Neckel
Vice-Reitora Lúcia Helena Martins Pacheco
Núcleo UAB/UFSC Sônia Maria Silva Corrêa de Souza Cruz
Pró-Reitoria de Graduação Julian Borba
Pró-Reitoria de Pós-Graduação Joana Maria Pedro
Pró-Reitoria de Pesquisa Jamil Assereuy Filho
Pró-Reitoria de Extensão Edison da Rosa
Pró-Reitoria de Planejamento e Orçamento Antônio Cezar Bornia
Pró-Reitoria de Administração Antônio Carlos Montezuma Brito
Pró-Reitoria de Assuntos Estudantis Denise Cord
Secretaria de Aperfeiçoamento Institucional Marcelo Minghelli
Secretaria de Cultura Zilma Gesser Nunes
Secretaria Especial de Gestão de Pessoas Elci Terezinha de Souza Junckes
Centro de Ciências da Educação Nestor Manoel Habkost
Centro de Ciências Biológicas Sonia Gonçalves Carobrez

Curso de Licenciatura em Ciências Biológicas na Modalidade a Distância

Diretora Unidade de Ensino Sonia Gonçalves Carobrez
Coordenadora de Curso Viviane Mara Woehl
Coordenadora de Tutoria Leila da Graça Amaral

Coordenação Pedagógica LANTEC/CED
Coordenação de Ambiente Virtual Michel Kramer Borges de Macedo
Comissão Editorial Viviane Mara Woehl, Alexandre Verzani Nogueira, Milton Muniz

Projeto Gráfico Material Impresso e on-line

Coordenação Prof. Haenz Gutierrez Quintana
Equipe Henrique Eduardo Carneiro da Cunha, Juliana Chuan Lu, Laís Barbosa, Ricardo Goulart Tredezini Straioto

Equipe de Desenvolvimento de Materiais

Laboratório de Novas Tecnologias – LANTEC/CED
Coordenação Pedagógica das Licenciaturas a Distância UFSC/CED/CFM
Coordenação Geral Marina Bazzo de Espíndola
Vice-Coordenação Carla Cristina Dutra Búrigo
Coordenação de Formação Carla Cristina Dutra Búrigo
Coordenação de Desenvolvimento de Materiais Impressos e Multimídias Juliana Cristina Faggion Bergmann
Coordenação de Avaliação Zenilde Durli

Design Gráfico

Supervisão Roberto Gava Colombo
Adaptação do Projeto Gráfico Laura Martins Rodrigues, Thiago Rocha Oliveira
Diagramação Isadora Bernardo Cardoso
Ilustrações Priscila Esmeraldino, Roberto Gava Colombo

Design Educacional

Supervisão Sila Marisa de Oliveira
Design Educacional Sila Marisa de Oliveira
Revisão gramatical Sila Marisa de Oliveira

Sumário

1. Fungos	3
1.1 Ocorrência e distribuição	8
1.2 Morfologia	9
1.3 Parede celular	10
1.4 Reserva.....	11
1.5 Reprodução	11
1.6 Classificação.....	15
1.7 Fungos verdadeiros	18
1.7.1 Filo Chytridiomycota	18
1.7.2 Filo Zygomycota.....	20
1.7.3 Filo Glomeromycota.....	24
1.1.4 Filo Ascomycota	25
1.7.5 Filo Basidiomycota	30
2. Pseudofungos	34
2.1. Myxomycota	34
2.2 Filo Oomycota	37
3. Origem, evolução e filogenia	39
Resumo	41
Referências	42
Glossário	43

Fungos

Este encarte tem por objetivo apresentar aspectos da biologia e diversidade dos fungos. Dessa forma estudaremos a particularidade de ser um fungo, destacando características morfológicas e reprodutivas que permitem separar FUNGI como Reino. Além disso, dois filos de organismos que já foram considerados fungos também serão apresentados aqui, mas como pseudofungos, Oomycota e Myxomycota, pertencentes aos Chromista e Protozoa, respectivamente.

1. Fungos

Os fungos são hoje representados por mais de 100.000 espécies, embora, a cada ano, mais de 4.000 espécies novas sejam descritas. Estima-se que a diversidade do Reino ultrapassa 5 milhões de espécies, representado, depois dos insetos, o grupo de organismos mais diverso do planeta. Tradicionalmente, são tratados em disciplinas da botânica, embora sejam reconhecidamente distintos de organismos fotossintetizantes.

Os fungos são organismos eucarióticos, heterotróficos com nutrição absorptiva e reserva energética de glicogênio. A estrutura somática pode ser leveduriforme ou filamentosa e haploide ou dicariótica na maior parte do seu ciclo de vida. Os filamentos são conhecidos como hifas e são rodeadas por paredes celulares de quitina. Geralmente reproduzem-se assexuada e sexuadamente, principalmente por esporos. Esta definição, como qualquer outra, está sujeita a ser incompleta, mas engloba de maneira satisfatória boa parte da diversidade desses organismos (Figura 1.1).

Os fungos são fundamentais para o funcionamento dos ecossistemas, sendo decompositores primários da matéria orgânica e responsáveis pela reciclagem de nutrientes. Junto com as bactérias heterotróficas, os fungos

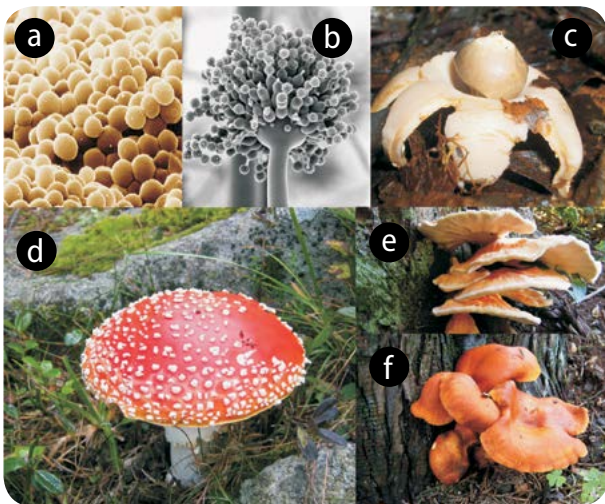


Figura 1.1 – Micodiversidade: (a - b) organismos microscópicos; (c - f) "esporóforos do tipo basidiomas" representantes de diferentes táxons (escalas: a = 30 µm; b = 50 µm; c = 10mm; d = 50 mm).

são os principais decompositores do planeta, sendo os responsáveis pela decomposição da lignina. A decomposição libera dióxido de carbono para a atmosfera e devolve para o solo os compostos nitrogenados e outras substâncias. Desta maneira estes compostos podem ser reutilizados pelas plantas e eventualmente por animais, representando o papel dos fungos para a reciclagem destas substâncias. Sendo assim, os fungos são fundamentais para a manutenção e equilíbrio dos ecossistemas ao atuarem como “elo” de ligação entre os componentes bióticos e abióticos do meio ambiente.

Como decompositores, entretanto, podem representar prejuízos para o homem, sendo capazes de atacar tecidos, tintas, papelões, couros, ceras, combustíveis, petróleo, madeira, papéis, isolamento de cabos e fios, lentes de equipamentos ópticos, ou seja, quase qualquer material concebível. Equipados com enzimas que quebram moléculas orgânicas, incluindo lignina e celulose, os fungos são, muitas vezes, incômodos e extremamente destrutivos. O congelamento do alimento é necessário, pois inibe a atuação desses decompositores (Figura 1.2).

Além das espécies saprobiontes, que decompõe matéria orgânica morta, há os fungos simbiotes, que ao se relacionar com outros organismos (mutualismo, parasitismo, etc.), também exercem um papel de extrema importância para a manutenção dos ecossistemas. Os tipos de relações entre os fungos e outros organismos são extremamente diversos. Alguns fungos são de suma importância na natureza, pois formam associações mutualísticas do tipo micorriza (com raízes) (Figura 1.2). Basta lembrar que mais de 90% das plantas formam associações deste tipo e provavelmente muitas árvores não poderiam viver sem estas associações. Os líquens, muitos dos quais ocupam habitats extremamente

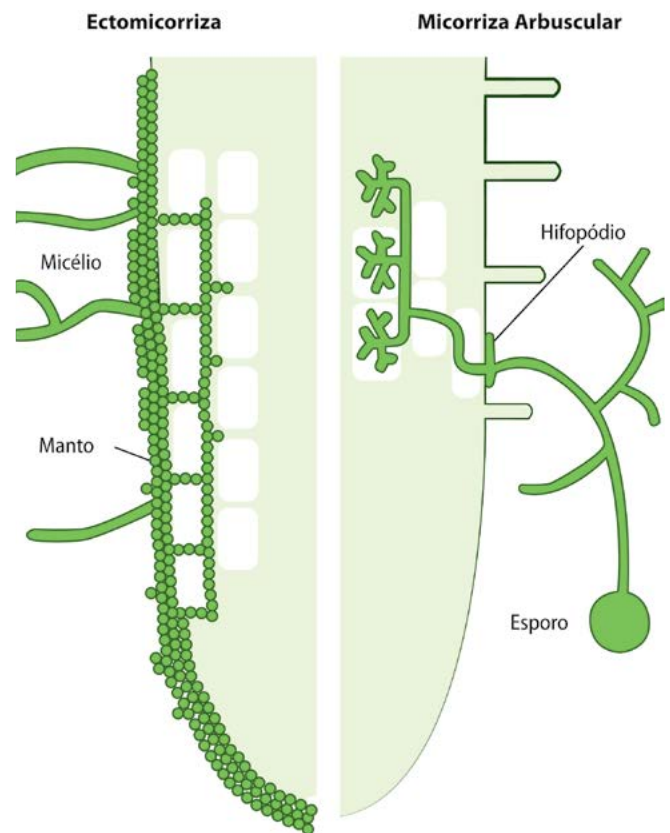


Figura 1.2 – Desenho esquemático mostrando os dois principais tipos de micorriza: ectomicorrizas (lado A) e endomicorrizas ou micorrizas arbusculares (lado B). Fonte: retirado e traduzido de Bonfante & Genre (2010, NATURE COMMUNICATIONS | 1:48 | DOI: 10.1038/ncomms1046).

hostis, são associações simbióticas entre fungos e células de algas ou de cianobactérias (Figura 1.3). Fungos em insetos também podem apresentar simbiose. Numa dessas relações, os fungos que produzem celulase e outras enzimas necessárias para digerir materiais vegetais são cultivados por formigas em “jardins de fungos”. As formigas suprem o fungo com pedaços de folhas e gotas que excretam, e se alimentam das partes em crescimento do fungo, mantendo-o em seus ninhos. Nem o fungo, nem as formigas conseguem viver separadamente. Esse tipo de relação com fungo também pode acontecer com cupins (Figura 1.4a).



Figura 1.3 – Exemplos de relações simbióticas entre fungos e algas formando líquens: a) forma crostosa; b) forma foliosa; e c) forma fruticosa.



Figura 1.4 – Exemplos de interação de fungos e insetos. A. imagem de cupins cultivando fungos (Fonte: <http://phys.org/news/2015-04-agriculture-termites-fungi.html>). B. imagem de Formiga “zumbi”, sendo atacada por fungo entomopatogênico (Fonte: David Hughes).

Até mesmo os casos de parasitismo ou predatismo na natureza são importantes, na medida em que os fungos, entomopatogênicos por exemplo, fazem o controle populacional de seus hospedeiros.

Este é o caso dos fungos conhecidos tradicionalmente como *Cordyceps* Fr., que utilizam especificamente espécies de insetos para desenvolver parte do seu ciclo de vida. Embora pareça trágico ver uma formiga ser atacada por um fungo, como é o caso das formigas 'zumbis', não há dano para as espécies envolvidas, pois esta relação ecológica, entre outras, está evolutivamente estabelecida, ajustada e é dependente, no que diz respeito ao equilíbrio das relações.

Outras relações simbióticas envolvem grande variedade de fungos, conhecidos como endófitos, que vivem dentro de folhas ou caules de plantas aparentemente saudáveis. Muitos produzem metabólitos secundários tóxicos que parecem proteger seus hospedeiros contra outros fungos patogênicos, ataque de insetos e o pastoreio por mamíferos. Quanto à importância na agricultura, o cultivo e a produção de árvores como o pinheiro ou morango, têm sido beneficiados pelas micorrizas. Essa associação com os pinheiros, por exemplo, aparentemente torna as árvores mais resistentes às rigorosas condições de frio e de seca que ocorrem nas zonas limites de seu crescimento. Conhecendo esta importância, o homem tem selecionado certas linhagens de fungos mais favoráveis para essa associação.

Outros fungos também apresentam enorme interesse agrícola, não pelos seus benefícios, mas pelos prejuízos que causam. Os fungos são os mais importantes patógenos (ecto e endoparasitas) de plantas cultivadas, citando como exemplo as ferrugens do café, da cana-de-açúcar, do milho, do trigo, pragas da batata e várias hortaliças, os carvões, entre outros. Considerável soma de recursos são gastos com a utilização de fungicidas, que não representam uma solução definitiva para o problema.

Os fungos ocorrem também como parasitas dos animais, citando-se como exemplos as infestações internas aos tecidos que podem ser mortais ao homem: *Pneumocystis* P. Delanoë & Delanoë (tipo pneumonia), *Coccidioides* G.W. Stiles (febre valley), *Ajellomyces* McDonough & A.L. Lewis (blastomicose e histoplasmosose) e *Cryptococcus* Kütz. (criptococose). Outros fungos causam micoses superficiais: *Microsporum* Gruby (dermatose), *Candida* Berkhout (candidiose) e *Aspergillus fumigatus* Fresen. (aspergilose). Além do parasitismo, a simples presença de esporos no ar pode causar alergias ao homem (Figura 7.5).



Figura 1.5 – Problemas resultantes da atuação dos fungos vão desde simples bolores (a) ao desenvolvimento de doenças em plantas (b e c) e animais (d).

Alguns bolores produzem metabólitos secundários como toxinas (aflotoxinas) em cereais mal estocados, podendo contaminar aves e mamíferos domésticos pelo consumo de rações, ou diretamente o homem. As aflotoxinas são toxinas potentes e cancerígenas, causando distúrbios digestivos e até a morte. Outros fungos produzem alcaloides tóxicos e/ou alucinógenos.

Saccharomyces cerevisiae Meyen (tipo de levedura, fermento) tem sido considerada a mais importante dentre as espécies utilizadas pelo homem (Figura. 7.6 A). A espécie está envolvida em processos fermentativos responsáveis pela produção do álcool etílico, cerveja, vinho, no processamento e aromatização de pães, entre outros. Outras espécies estão envolvidas na produção industrial de glicerina, vitaminas e ácidos orgânicos, como o ácido cítrico, que também ocorre nas frutas cítricas, e o ácido giberélico, um hormônio vegetal. A fabricação e aromatização de muitos tipos de queijos (Camembert, Roquefort e Gorgonzola) são mediadas por *Penicillium roqueforti* Thom (Figura 7.6 B). Muitos fungos podem ser consumidos diretamente como alimento, apresentando grande interesse por serem muito nutritivos como o champignon que são espécies do gênero *Agaricus*

(Figura 1.6 C). No Brasil ainda são consumidos em pequena escala, ao contrário do que ocorre na Europa, América do Norte e nos países orientais.



Figura 1.6 - Imagens de fungos com importância econômica: a) leveduras (*Saccharomyces cerevisiae*) b) queijo roquefort, que leva na sua fabricação cepas específicas de fungos da espécie *Penicillium roqueforti*; c) champignon.

Uma das mais importantes descobertas da medicina foi a utilização de antibióticos, principalmente a penicilina, produto derivado do gênero *Penicillium* Link. Algumas espécies como *Saccharomyces cerevisiae* tem sido estudada como organismo modelo para compreensão de inúmeros processos na área da genética, fisiologia, bioquímica e biologia molecular.

1.1 Ocorrência e distribuição

Além de fonte de matéria orgânica, os fungos dependem de água líquida para seu crescimento, essencial para todo o processo vital. A maioria depende de oxigênio para a respiração, sendo, portanto, aeróbios. Alguns podem ser anaeróbios facultativos, pois respiram na presença de O_2 e fermentam na sua ausência.

Considerando a grande diversidade do grupo, é de se esperar que haja uma grande variação de fatores que influenciam a vida de fungos. Assim, temperaturas entre $20^{\circ}C$ e $30^{\circ}C$ são ideais para o crescimento da maioria dos fungos, mas muitos crescem ou pelo menos sobrevivem em temperaturas extremas, como a temperatura do nitrogênio líquido (sobrevivência a $-195^{\circ}C$). O pH ligeiramente ácido, ao redor de 6, é ideal para a grande parte dos representantes do grupo, diferindo das bactérias que se reproduzem melhor em

meio alcalino. A luz tem papel importante na diferenciação e morfogênese das estruturas reprodutivas de muitas espécies, principalmente o comprimento dos dias em relação às noites, o fotoperíodo.

Se deixarmos exposto um meio de cultura em uma placa de Petri em poucos segundos teremos a contaminação por fungos. Isso ocorre porque estes organismos produzem esporos resistentes que são muito comuns no ar, dispersando-se facilmente.

1.2 Morfologia

Os fungos podem ser unicelulares, coloniais ou pluricelulares. São caracterizados por uma estrutura somática geralmente constituída de filamentos alongados microscópicos, denominados hifas. O conjunto de hifas que compõe o corpo do fungo é chamado micélio, que pode formar estruturas reprodutivas macroscópicas morfologicamente complexas (ex. cogumelos e orelhas de pau) (Figura 1.7).

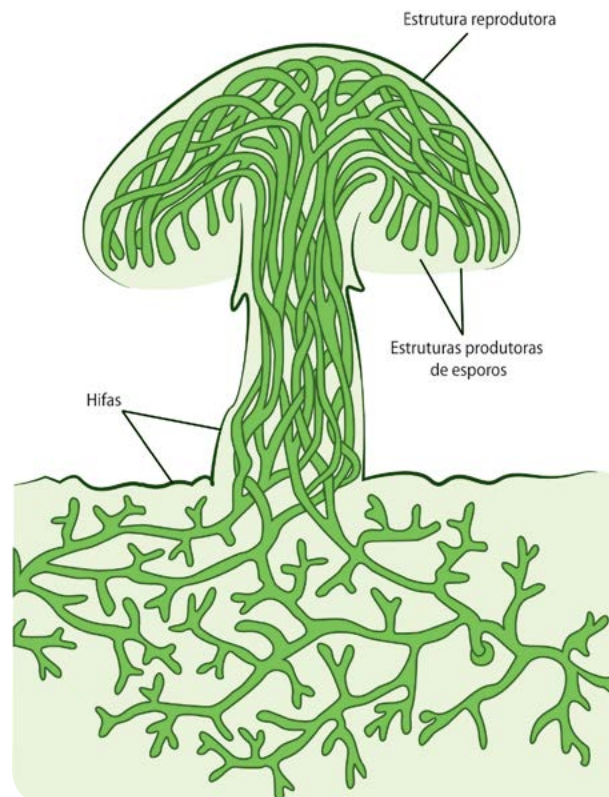


Figura 1.7 –Micélio constituído por filamentos chamados hifas, desenvolvendo estrutura reprodutiva (basidioma ou basidiocarpo), no exemplo é possível ver um cogumelo.

Ao microscópio óptico, as hifas são muito simples, são tubos com parede celular e citoplasma. As hifas podem ser cenocíticas (sem compartimentos criados pela presença de septos) ou septadas (Figura 1.8). Os septos são projeções da parede celular em direção ao centro do tubo, mas que não se encontram no centro da hifa e, portanto formam um poro. Estas paredes transversais dão um aspecto de compartimentos para a hifa, ou seja, as hifas não cenocíticas ou regularmente septadas são multicompartimentadas. Como dito, os septos apresentam poros que podem ser observados no microscópio eletrônico. Este septo pode ser simples ou mais complexo (fíbula, grampo de conexão ou ansa), bem como o poro também pode ser simples ou complexo (doliporo-parentossomo). O poro doliporo-parentossomo apresenta porção central mais volumosa quando comparado ao poro simples.



Figura 1.8 – Esquema evidenciando as variações e tipos de hifas.

Algumas hifas podem ser especializadas a determinadas funções como as do tipo rizóide, que fixam alguns tipos de fungo ao substrato. Em fungos parasitas, é comum a existência de apresórios e haustórios, que fixam o fungo ao seu hospedeiro e que absorvem os nutrientes diretamente do interior do organismo hospedeiro, respectivamente.

1.3 Parede celular

A parede celular é muito complexa quimicamente, apresentando uma matriz externa mucilaginosa, formada por um polissacarídeo solúvel. As espécies de fungos verdadeiros apresentam uma parede formada por uma matriz de fibras de quitina. Já os Oomycetes apresentam uma parede formada por celulose, um

Para ir mais longe:

Considerando a composição da parede celular dos oomicetos, quais seriam os táxons já estudados que poderiam ser relacionados a estes organismos?

dos motivos para considerar esse grupo como pseudofungos. Os protistas Myxomycetes, também considerados pseudofungos, não apresentam parede celular. É importante ressaltar que a quitina, apesar de ser um componente típico do exoesqueleto de artrópodos, também pode estar presente na parede celular de algumas algas verdes, como, por exemplo, em *Oedogonium*.

1.4 Reserva

O glicogênio é a principal substância de reserva dos fungos e dos animais. O glicogênio, bem como o amido, são polissacarídeos constituídos por uma cadeia de monômeros de glicose. O amido é composto por duas frações: a amilose, formada por uma cadeia linear, pouco ramificada, e a amilopectina, muito ramificada. O glicogênio assemelha-se a esta última cadeia do amido, sendo ainda mais ramificado.

1.5 Reprodução

Nos fungos, assim como nas algas e em vários outros organismos, ocorrem dois tipos de reprodução: a reprodução assexuada (envolvendo apenas a mitose) e a sexuada (resultado da plasmogamia, cariogamia e meiose). A reprodução assexuada é mais importante para a multiplicação e dispersão, enquanto a reprodução sexuada tem como principal função a produção de variabilidade genética da progênie.

Entre os fungos existem algumas espécies que podem produzir órgãos sexuais, são os chamados gametângios, que formam os gametas. Isogametângios e isogametas são termos utilizados àqueles com morfologia indistinguível, e heterogametângios para designar gametângios ‘masculinos’, anterídeos e femininos, ascogônios, e heterogametas morfologicamente distinguíveis. A maioria dos fungos, entretanto, não produz tais estruturas diferenciadas ‘femininas’ e ‘masculinas’. Entre os que produzem gametângios estão alguns Zygomycota.

Dois tipos de reprodução assexuada podem ser classificados: a reprodução 'somática' e a espórica.

- **São exemplos de reprodução 'somática':** gemação ou brotamento; fissão (divisão transversal) seguida pela separação de células filhas, e fragmentação de hifas.
- **São exemplos de reprodução espórica:** a produção de mitósporos (derivados de mitose) (figura 1.9) podendo ser móveis (zoósporos) ou imóveis (aplanósporos). Os fungos com zoósporos dominam em ambiente aquático ou são parasitas de plantas e animais e dependentes de líquidos, enquanto aqueles aplanósporos dominam em ambiente terrestre.

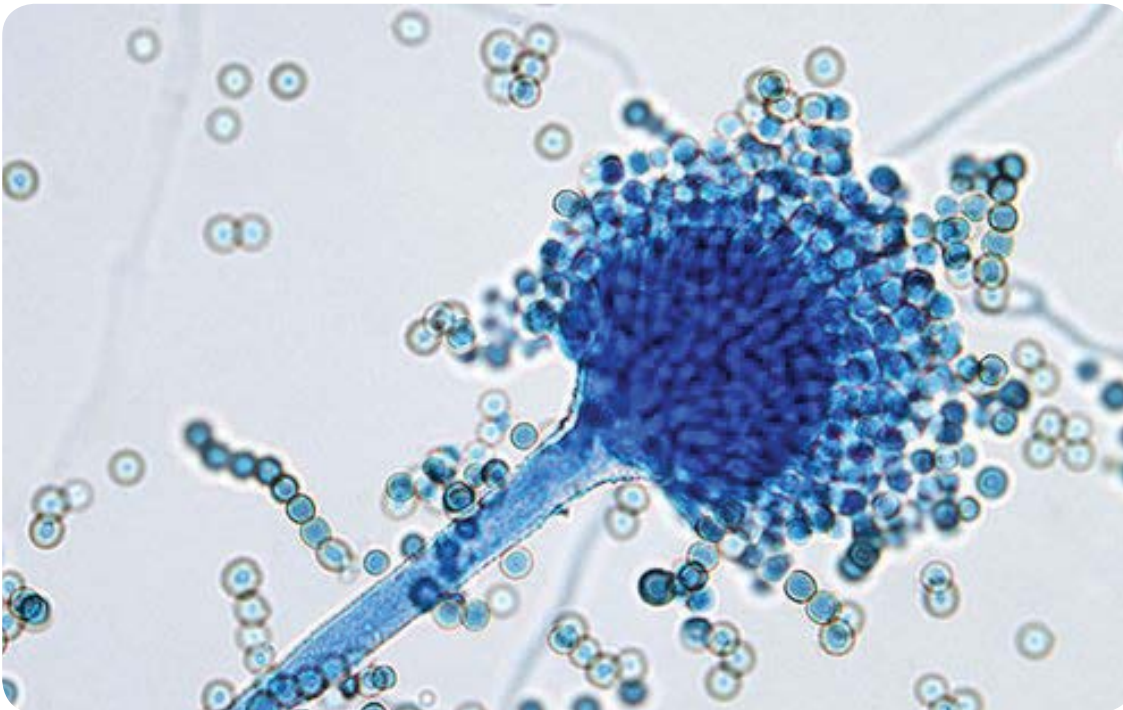


Figura. 1.9. Conidióforo de *Aspergillus* sp. liberando vários conídios (mitósporos)

Os aplanósporos (esporos sem flagelos), produzidos no interior de esporângios são denominados endósporos, enquanto os produzidos externamente são ditos exósporos (ex. conídio). Podem ser uni ou pluricelulares, e uma mesma espécie pode produzir até quatro tipos diferentes de esporo, morfologicamente distintos, como é o caso de certas espécies de ferrugem (*Puccinia* P. Micheli).

Na reprodução assexuada, os esporos são produzidos em grande número e resistentes às condições ambientais diversas. Podem ser

ativa ou passivamente liberados e dispersos por diversos meios. Esporos de fungos conhecidos como ferrugem do trigo, do gênero *Puccinia*, podem ser encontrados na atmosfera a até 10 km de altitude, tendo sua dispersão sido referida a partir do México até o Canadá. Podem ser ainda dispersos pela água dos rios ou das chuvas, ou pela superfície de insetos e outros animais.

Assim como nas algas, a reprodução sexuada envolve tanto a isogamia quanto a heterogamia (anisogamia e oogamia), condições baseadas na morfologia e dimensões dos gametas, como visto anteriormente, no caso dos fungos que produzem esporos/gametas flagelados. Ao final do processo, sempre há a formação de esporos tipo meiosporos (derivados de meiose).

Gametângios femininos e masculinos podem ocorrer em indivíduos distintos ou em único indivíduo. Quando os dois sexos estão presentes no mesmo indivíduo, os gametas masculinos e femininos podem ou não ser compatíveis. Os somas são apenas distintos pelo comportamento, sendo atribuídos os sinais (+) e (-) para indivíduos sexualmente compatíveis.

Assim, não se aplica aos Fungos a terminologia hermafrodita, ou monoico e dioico. Denominam-se espécies heterotáticas quando os indivíduos apresentam sexos separados ou quando apresentam ambos os sexos, mas estes são auto-incompatíveis. Espécies homotáticas estão representadas por indivíduos com ambos os sexos autocompatíveis.

O processo de encontro dos gametas (fusão) é morfológica e fisiologicamente diverso. Hormônios envolvidos neste processo têm sido caracterizados em todos os grupos de fungos. Morfologicamente são distinguidos cinco processos ou tipos de reprodução sexuada:

- a) **Conjugação ou copulação de planogametas** – fusão de gametas móveis.
- b) **Espermatização** – o gameta ‘feminino’, que pode ser uma hifa receptiva, permanece fixo ao talo enquanto o ‘masculino’ (aplânosporo) desprende-se do micélio aderindo ao ‘feminino’ (semelhante ao que ocorre nas algas vermelhas).
- c) **Somatogamia** – hifas somáticas pouco ou não diferenciadas entram em contato, e ocorre a fusão e a transferência de núcleos.

d) **Contato de gametângios** – hifas diferenciadas (gametângios) entram em contato e ocorre a transferência de núcleos.

e) **Conjugação ou copulação de gametângios** – fusão de hifas diferenciadas (gametângios) e, conseqüentemente, dos núcleos.

Um interessante fenômeno genético foi descoberto em estudo de Ascomycota em laboratório, o ciclo parassexual. Hoje se sabe que muitas espécies de fungo podem apresentar este tipo de ciclo. No ciclo parassexual a recombinação pode ocorrer no micélio e a haploidização acontece por mitose e não por meiose, que caracterizaria um processo sexual. O primeiro requerimento para que ocorra este ciclo é a presença de heterocariose, ou seja, presença de dois tipos de núcleo no micélio. Isto pode ocorrer por mutação ou por fusão de micélios com diferentes tipos de núcleo. Os próximos eventos requeridos são a fusão dos diferentes tipos de núcleos resultando em núcleos diplóides seguida de mitose e haploidização por não disjunção. Acredita-se que a haploidização neste caso ocorra por aneuploidia que consiste em perda gradual de cromossomos até tornar-se haplóide (figura 1.10).

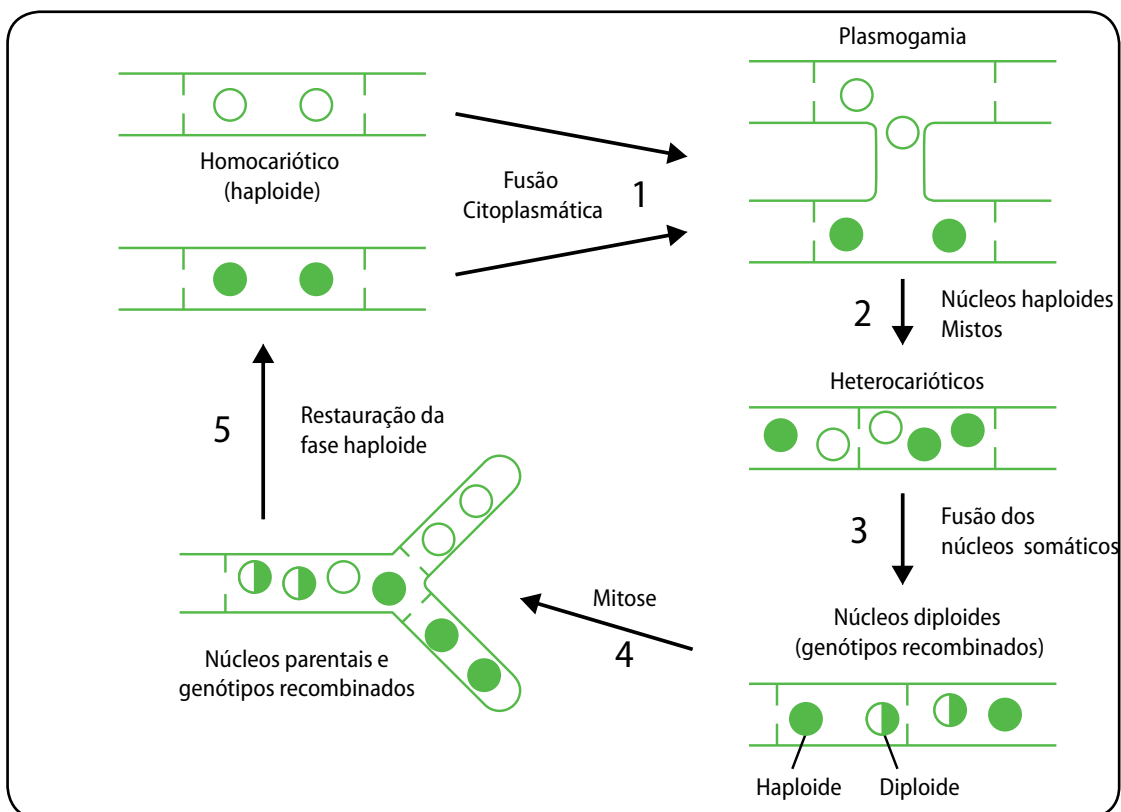


Figura. 1.10 – Esquema mostrando a reprodução parassexual, desde a plasmogamia até a haploidização perda gradual de cromossomos por mitoses sucessivas.

Uma das características mais marcantes dos fungos envolve a divisão nuclear, que é intranuclear. Os processos de meiose e mitose são diferentes do que se observa em plantas, animais e em muitos protozoários. O envelope nuclear não desintegra durante a divisão celular e sofre uma constrição na porção mediana, rompendo-se; só então a carioteca se refaz ao redor dos núcleos filhos. Com exceção dos fungos quitrídios (Chitridiomycota), os fungos não apresentam centríolos. Corpos polares do fuso (SPBs) cumprem a função de organizar a formação de microtúbulos (fusos) durante a mitose ou meiose.

1.6 Classificação

Whittaker (1969) posicionou os fungos em um reino próprio, Fungi. Esta classificação ainda manteve alguns problemas, pois alguns representantes foram mantidos no referido reino por mera comodidade. Estudos moleculares e ultraestruturais levaram a uma verdadeira revolução na interpretação da história evolutiva e dos respectivos grupos que representam os fungos. Em primeiro lugar, verificou-se que estes organismos estão espalhados com representantes em diferentes reinos. As espécies mais tradicionais, como cogumelos, orelhas-de-pau, leveduras e bolores foram reunidas em um reino próprio denominado Fungi (fungos *sensu stricto*), e estão mais proximamente relacionados aos animais, do que propriamente com as plantas. São heterótrofos como os animais, mas sua nutrição acontece por absorção e não ingestão. Ainda, particularmente, apresentam quitina na parede celular, ergosterol na membrana celular, reserva de glicogênio, e são haploides (n), mas também podem ser dicarióticos ($n + n$, em Asco e Basidiomycota) na maior parte do seu ciclo de vida. Organismos que não apresentam esta combinação de caracteres, caso de alguns pseudofungos aquáticos por exemplo, os Oomycetes, que foram posicionados junto às algas heterocontes (Stramenopila), porque além da estrutura somática diploide ($2n$) apresentam parede celular composta por celulose. O outro grupo tradicionalmente problemático, os Myxomycetes, estão atualmente posicionados junto aos Protistas (Tabela 1.1), pois além de apresentar estrutura somática diploide ($2n$), sua nutrição acontece por ingestão e não absorção como nos fungos verdadeiros.

Reino	Filo	Número de Espécies
Protista	Acrasiomycota	12
	Dictyosteliomycota	46
	Myxoamoebae	750
	Plasmodiophoromycota	45
Chromista	Hydrochytriomycota	24
	Labyrinthulomycota	42
	Oomycota	700
Fungi	Ascomycota	64.200
	Basidiomycota	32.000
	Chytridiomycota	800
	Glomeromycota	200
	Zygomycota	1.000

(*) Ascomycota e Basidiomycota formam o sub-reino Dikarya e, juntos, compreendem aproximadamente 98% das espécies conhecidas do reino Fungi.

Tabela 7.1: Classificação recente dos organismos tradicionalmente tratados como fungos e número aproximados das espécies descritas (modificado de Hawksworth 1997 e atualizado de Kirk et al. 2008)

Neste texto, será dada ênfase aos grupos que foram tradicionalmente tratados como fungos e que atualmente se sabe que constituem representantes de outros grupos. O Reino Fungi, segundo métodos de biologia molecular (Figura 1.11), representa um grupo monofilético composto, tradicionalmente, por cinco principais Filos: Chytridiomycota, Zygomycota, Glomeromycota, Ascomycota e Basidiomycota. Estes podem ser agrupados, como já dito, pela presença de quitina na parede celular, pela nutrição absorptiva, glicogênio como substância de reserva e pela estrutura somática haploide ou dicariótica na maior parte do seu ciclo de vida.

- Os **Chytridiomycota** são organismos predominantemente aquáticos, com células flageladas caracterizadas com um único flagelo liso inserido posteriormente.
- Os **Zygomycota** são principalmente terrestres, apresentam hifas cenocíticas, não sendo, portanto, um grupo monofilético.
- Os **Glomeromycota** são fungos endomicorrízicos, simbioses mutualistas com mais de 90% das plantas vasculares, que não se conhece o tipo de reprodução sexual.

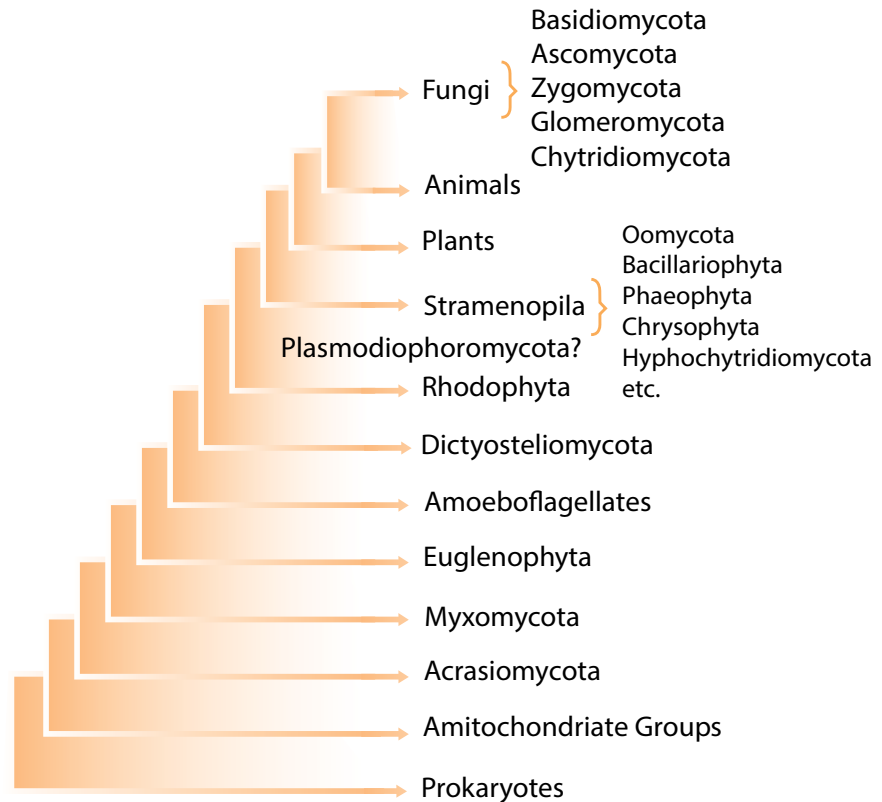


Figura 1.11 – Cladograma apresentando os representantes do reino Fungi e demais grupos tradicionalmente estudados neste tópico (Oomycota e Myxomycetes). A análise filogenética baseada nos dados de Sogin (1992) e Bruns et al. (1993) evidencia a origem distinta dos Oomicetos e Mixomicetos.

- Os **Ascomycota** apresentam hifas regularmente septadas e estruturas de reprodução típicas, os ascos;
- Os **Basidiomycota** apresentam hifas regularmente septadas e estruturas de reprodução típicas, os basídios.

Chytridiomycota, Zygomycota e Glomeromycota representam o grande desafio para os micólogos sistematas, especialistas que estudam a diversidade de espécies e suas relações de parentesco. Estes filos juntos compreendem menos de 5% das espécies conhecidas do Reino. Ainda, por apresentarem somente espécies microscópicas que demandam difíceis e diferentes metodologias de estudo, há poucos especialistas envolvidos na reconstrução da sua história evolutiva e do reconhecimento das espécies existentes nestes grupos de fungos. Ascomycota e Basidiomycota estão atualmente compreendidos no subreino Dikarya, pois além de serem os únicos com espécies que apresentam estrutura somática filamentosa (hifas, micélio) regularmente septada podem apresentar fase

dicariótica. Ou seja, são haploides ou dicarióticos na maior parte do seu ciclo de vida. Somente os fungos em fase dicariótica é que podem formar estruturas reprodutivas macroscópicas (ex.: cogumelos e orelhas de pau), mas nem todas as espécies destes filos são macroscópicas. Neste sentido, as espécies microscópicas, além da necessidade de diferentes metodologias para seu estudo, também representam um grande desafio para os taxonomistas.

Outros grupos tradicionalmente tratados como fungos encontram-se nos reinos Protista (**Myxomycota**) e Stramenopila (**Oomycota**), são os pseudofungos.

1.7 Fungos verdadeiros

1.7.1 Filo Chytridiomycota

Os quitridiomicetos, ou quitrídios, são predominantemente aquáticos, consistindo um grupo com cerca de 800 a 1000 espécies conhecidas (Figura 1.12). Entretanto, alguns quitrídios são também encontrados em ambientes terrestres podendo, em casos extremos, serem encontrados no solo de desertos. Os quitrídios não são só variáveis em seu nicho, mas também são muito variáveis quanto a aspectos reprodutivos e do histórico de vida. Apresentam quitina em sua parede e assim como os outros fungos verdadeiros, armazenam glicogênio.

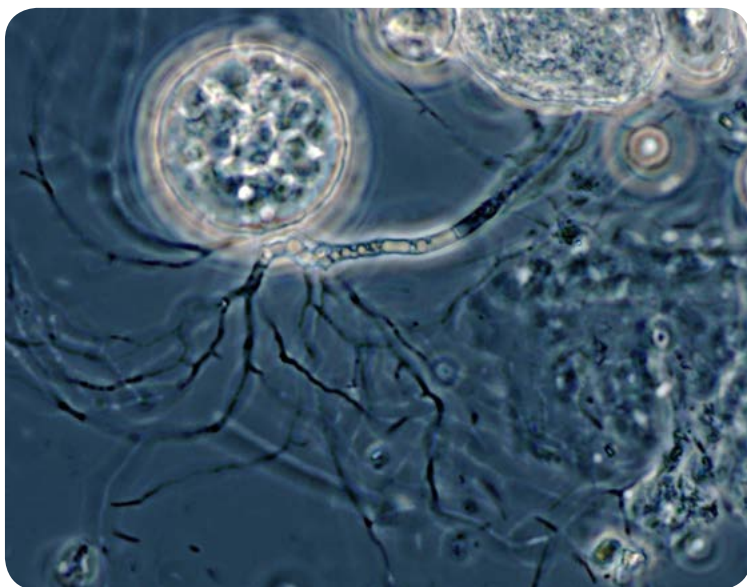


Figura 1.12 – Hifas e esporângio de um Quitridiomiceto (Patterson; Laderman, 2001).

Características básicas

(Grego Chytridion = pequeno pote = a estrutura que contém os esporos);

- entre 800 a 1000 espécies conhecidas;
- Principalmente aquáticos;
- Micélio cenocítico;
- Septos presentes somente na delimitação de estruturas reprodutivas;
- Reprodução por conjugação ou copulação planogamética (gametas flagelados);
- Zoósporos flagelados (s/ mastigonema).

Os processos de divisão celular são semelhantes aos observados em outros fungos verdadeiros, sendo intranucleares, ou seja, o envelope nuclear permanece intacto até as fases finais da telófase. Os quitrídios são cenocíticos, com presença de poucos septos, de forma irregular, somente na presença de estruturas reprodutivas. Podem ser diferenciados de outros fungos pela presença do flagelo (Figura 1.13).

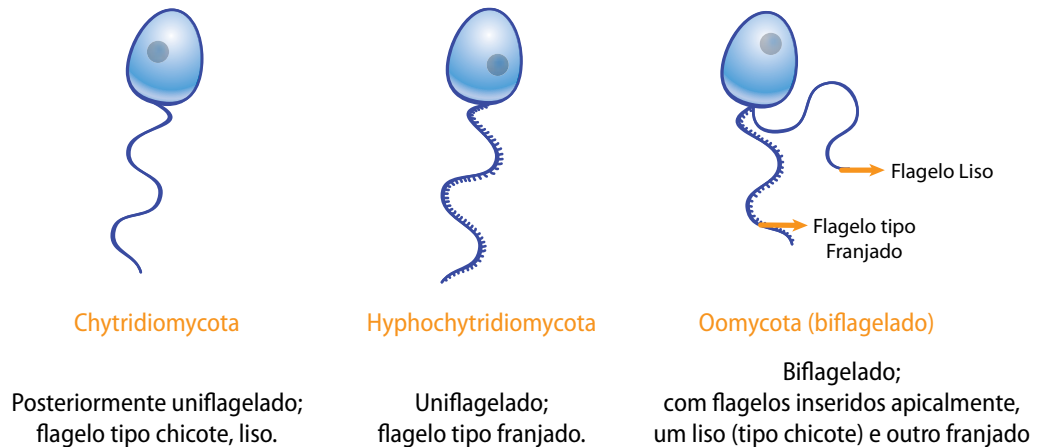


Figura 1.13 – Célula flagelada encontrada em grupos conhecidos tradicionalmente como fungos, destacando as diferenças observadas em Chytridiomycota em relação aos grupos Oomycota e Hyphochytridiomycota.

De modo geral são eucárpicos, mas algumas espécies unicelulares podem ser holocárpicas, onde o organismo todo se transforma em uma estrutura de reprodução. Estas espécies são monocêntricas, ou seja, apresentam um único esporângio. Outras espécies formam micélio e podem ser policêntricas, formando mais de um esporângio. Podem ser parasitas de plantas, algas, protozoários e oomicetos aquáticos. A espécie *Batrachochytrium dendrobatidis* Longcore, Pessier & D.K. Nichols é a responsável pelo declínio de populações de anfíbios (sapos) de vários continentes do planeta. Este tipo de quitridiomycose é cutânea, ou seja, os fungos atacam a pele dos hospedeiros e os esporângios podem ser observados a partir de microscopia das células epidérmicas dos anfíbios. Há também patógenos de plantas podendo causar desde infestações pouco significativas em lavouras de milho até sérios danos nos cultivos de batatas (ex.: espécie *Synchytrium endobioticum* (schilb.) Percival). Algumas espécies são sapróbias e utilizam como substrato insetos mortos e outras estão associadas a organismos vivos.

Os quitridídeos do rúmen (diferentes espécies de diferentes gêneros: *Neocallimastix* Vávra & Joyon, *Piromyces* J.J. Gold, I.B. Heath & Bauchop, *Caecomycetes* J.J. Gold, *Anaeromyces* Breton et al., etc.) podem viver em uma condição anaeróbica produzindo enzimas que degradam fibras, e conseqüentemente, sendo importantes na digestão pelos animais ruminantes.

Três tipos de reprodução sexual são reconhecidos neste grupo de fungos: 1. Copulação planogamética, que acontece a partir da fusão de gametas idênticos (isogâmica) e/ou de diferentes tamanhos (anisogâmica) ou formas (heterogâmica); 2. Copulação gametangial que envolve a fusão de gametângios e a passagem de conteúdo genético; e 3. Somatogamia, que é a união da estrutura somática (hifas) dos fungos. A reprodução assexual também acontece a partir da produção de zoósporos em zoosporângios. Durante o ciclo de vida pode haver alternância isomórfica ou heteromórfica de gerações. No caso mais conhecido, o gênero *Allomyces* E.J. Butler apresenta alternância de gerações isomórfica (diplobionte), ou seja, pode haver indivíduos diploides ou haploides. Os esporângios ou zoosporângios ($2n$), produzem zoósporos uniflagelados (n) através de meiose. Estes zoósporos se desenvolvem em estruturas somáticas morfológicamente idênticas aos esporângios, e produzem gametângios, que por sua vez produzem gametas de tamanhos diferentes (Figura 1.14).

1.7.2 Filo Zygomycota

A maioria dos Zygomycota cresce no ambiente terrestre, em contato com o ar, o que pode ser deduzido pela ausência de esporos e gametas flagelados. Cerca de 1000 espécies são conhecidas para o filo, podendo ser além de saprófitas, parasitas de plantas e animais, ou ainda formar micorrizas. Os gêneros *Rhizopus* Ehrenb. e *Mucor* P. Micheli ex L. representam os desagradáveis bolores ou mofos (Figura 1.15).

A reprodução sexuada ocorre por copulação gametangial e a partir da união dos gametângios acontece a produção de um zigosporângio,

Características básicas

(Grego Zygos = união/fusão. Zigósporo, um tipo único de esporo de resistência);

- aproximadamente mil espécies conhecidas;
- Micélio cenocítico;
- Septos presentes somente na delimitação das estruturas de reprodução;
- Reprodução por copulação de gametângios e formação de zigósporo;
- Ausência de gametas ou esporos flagelados;
- São colonizadores primários: ocupam rapidamente substratos úmidos (frutas e legumes) com açúcares disponíveis, mas também podem ser simbioses.

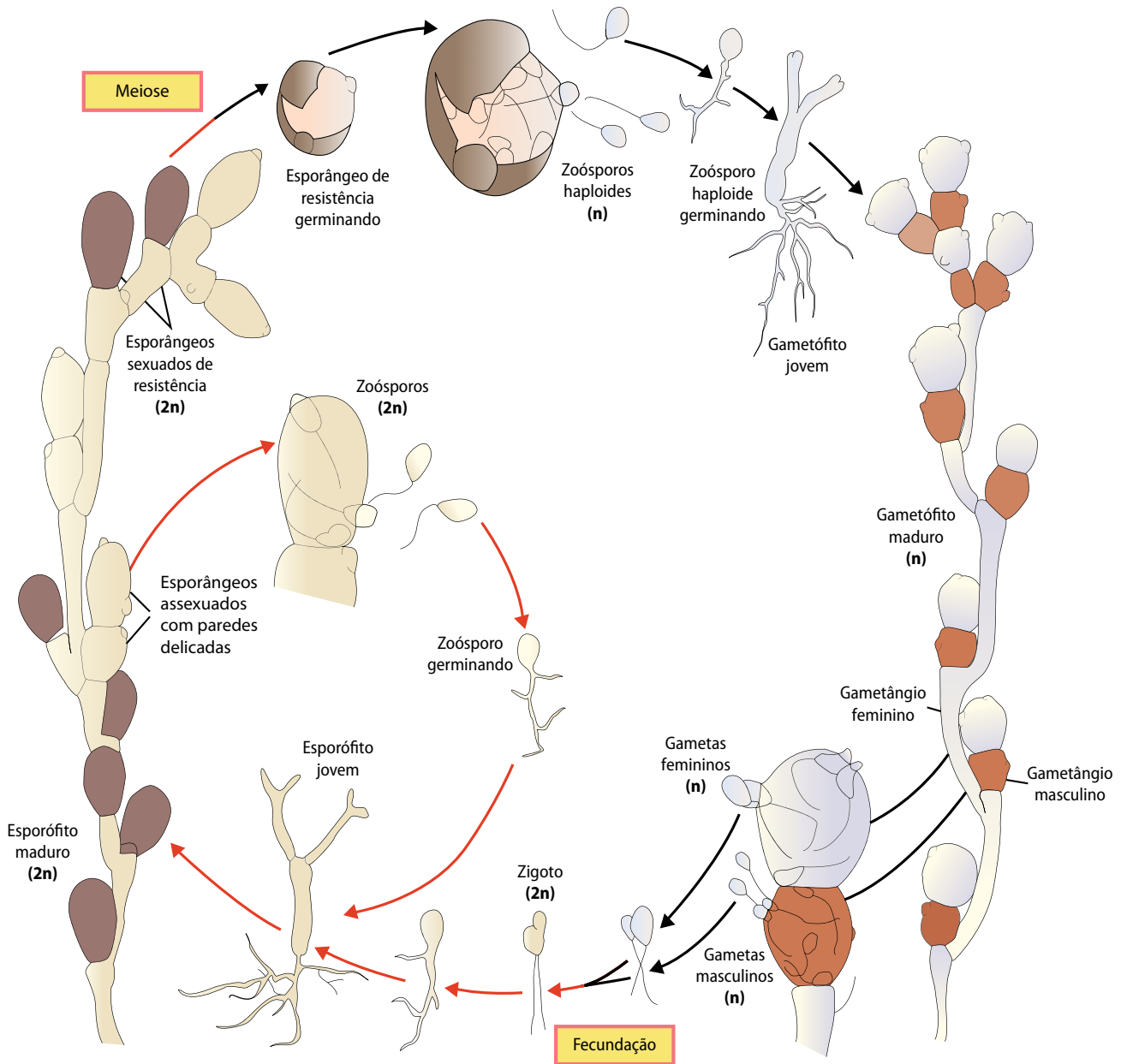


Figura 1.14 – Ciclo de vida de Chytridiomycota (Raven et al., 2001).

que caracteriza o filo. As espécies podem ser homotáticas ou heterotáticas. A reprodução assexuada pode acontecer por fragmentação do micélio (artroporos), formação de clamidósporos e/ou por produção de esporos em estruturas reprodutivas assexuais (ex.: esporângios). O filo pode ser bem ilustrado a partir dos gêneros *Rhizopus* e *Pilobolus* Tode.

Em *Rhizopus*, o micélio é cenocítico, haplóide, formado por hifas muito ramificadas, imersas no substrato (rizoides) que se espalham

por um sistema de estolões superficiais. Macroscopicamente, têm uma aparência aveludada de cor branca e por isso são conhecidos como mofos ou bolores. A reprodução assexuada caracteriza-se por esporos produzidos em esporângios na extremidade de esporangióforos eretos que se originam junto aos rizóides. Os esporos se dispersam pelo ar e ao germinarem, produzem novos micélios idênticos ao anterior. A reprodução sexuada envolve a conjugação de gametângios compatíveis, que após plasmogamia e cariogamia formam um zigósporo, que quando maduros, apresentam parede ornamentada e reforçada, funcionando como esporos de resistência. A meiose ocorre na germinação do zigósporo, originando diretamente um esporângio (Figura 1.16).

O gênero *Pilobolus* é um exemplo bem conhecido por causa de seus esporângios (reprodução assexuada). Cresce em excremento fresco de diversos herbívoros, cerca de três a oito dias após a defecação, estando entre os primeiros decompositores. O gênero apresenta interessante sistema fisiológico de dispersão dos esporos e de coevolução, envolvendo herbívoros, gramíneas e larvas do trato digestivo desses animais. Os esporangióforos podem atingir até 5 cm de comprimento, sendo transparentes e fototrópicos positivos (crescem em direção à luz), desenvolvendo em sua extremidade uma porção dilatada (vesícula subesporangial) sobre a qual o esporângio contém os esporos. A vesícula funciona como uma lente que concentra a luz em determinado ponto otimizando a relação fototrófica (Figura 1.17).

Alguns gêneros causam doenças em plantas, como o próprio *Rhizopus*. Outros gêneros formam relações simbióticas, como as endomicorrizas, enquanto outros podem ser parasitas de animais, sendo utilizados no controle biológico de pragas (ex.: nematoides).

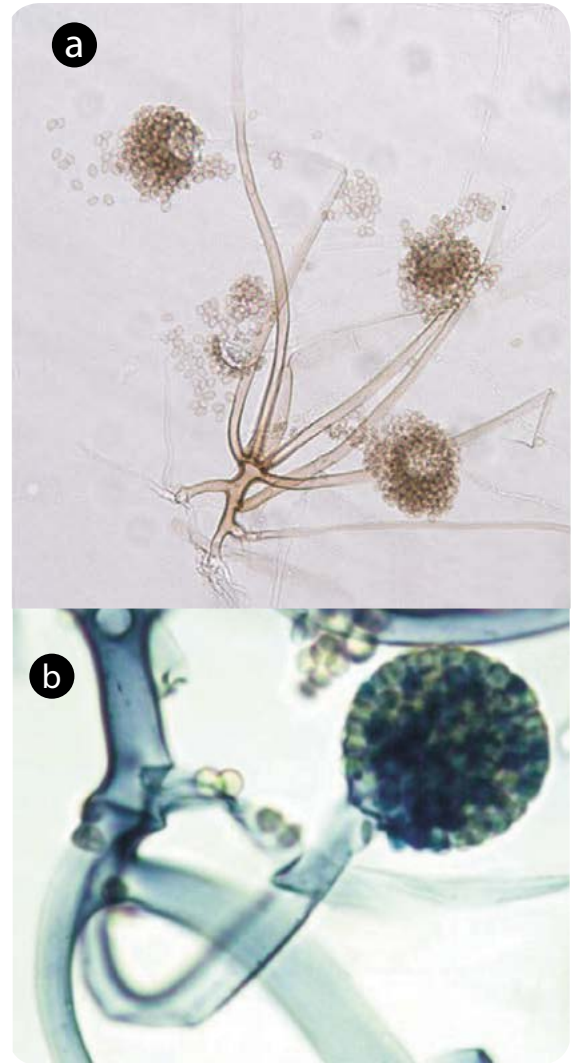


Figura 1.15 – Imagens ilustrando os gêneros *Rhizopus* (a) e *Mucor* (b).

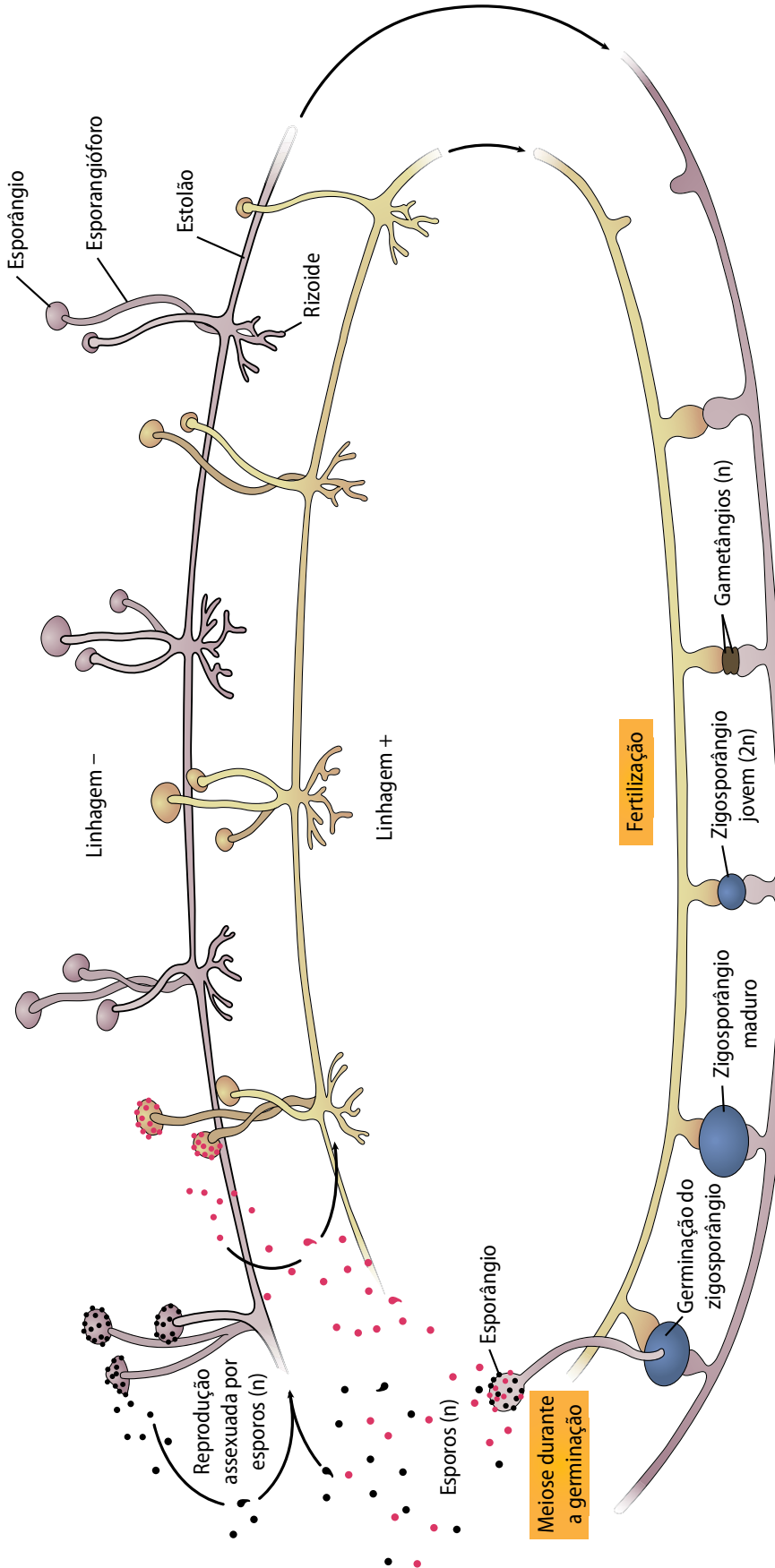


Figura 1.16 – Ciclo de vida de Zygomycota (Rave n et al., 2001).

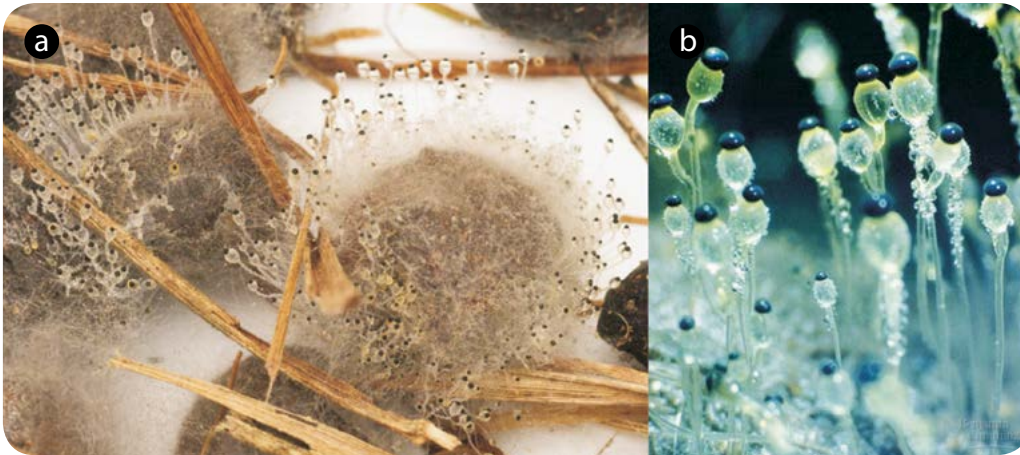


Figura 1.17 - Figuras ilustrando o aspecto geral (a) e um detalhe (b) da estrutura de reprodução do gênero *Pilobus*.

1.7.3 Filo Glomeromycota

Estes fungos, até recentemente, eram reconhecidos como uma ordem (Glomales) de Zygomycota, mas Schüßler e colaboradores em 2001 propuseram que estas espécies, por apresentarem biologia e morfologia particular, fossem elevadas à categoria de filo, ou seja, os Glomeromycota. As análises moleculares corroboraram os Glomeromycota como linhagem monofilética e, embora apresentem micélio cenocítico, se mostram nas filogenias como um grupo irmão do sub-reino dikarya, ou seja, de Ascomycota e Basidiomycota.

Embora seja um filo relativamente pequeno, ou seja, com pouco mais de 200 espécies, são muito importantes no que diz respeito aos aspectos ecológicos e evolutivos. São conhecidos como mutualistas obrigatórios das plantas, atuando como endomicorrízicos, ou seja, estão estreitamente relacionados com as raízes de mais de 90% das plantas vasculares, trazendo vários benefícios como: ampliar a área de absorção de água, nutrientes, etc. e fornecer proteção contra patógenos do solo que atacam as raízes. Por isso, recentemente, vem sendo alvo de estudos para o melhor uso na agricultura. Foram chamados por muito tempo de Fungos Vesículo-Arbusculares (FMA), pois produzem vesículas para estocagem de nutrientes e

Características básicas

(Grego Glomero = bola + mykes = fungo; refere-se aos esporos deste grupo de fungos)

- Mais de 200 espécies conhecidas de endomicorrizas (vesículo-arbusculares);
- Simbiontes mutualistas obrigatórios com mais de 90% das plantas vasculares;
- Micélio cenocítico;
- Septos geralmente ausentes, presentes somente perto dos esporos;
- Reprodução sexuada (meiose) não é conhecida.

arbúsculos para as trocas de nutrientes entre a célula vegetal e o fungo. Desta forma, além de terem um sítio reprodutivo, também obtêm os açúcares oriundos da fotossíntese das plantas. As vesículas são intercelulares, mas os arbúsculos penetram a parede das células vegetais ficando entre elas e a membrana plasmática.

Do ponto de vista evolutivo, há teorias que explicam que estes fungos foram muito importantes para a conquista do ambiente terrestre pelas plantas, tendo em vista sua relação de mutualismo com as mesmas. De fato, o fóssil mais antigo de fungos, datado de aproximadamente 400 milhões de anos, justamente do período que as plantas estavam se irradiando na terra, parece ser de um esporo deste grupo de fungos.

Como não se conhece reprodução sexuada neste grupo de fungos, é nos esporos que os taxonomistas encontram os principais caracteres morfológicos para a determinação das espécies. As análises moleculares vem ajudando a interpretar a história evolutiva e relações filogenéticas entre as espécies.

1.1.4 Filo Ascomycota

Ascomycota compreende mais de 64.000 espécies descritas e inclui um grande número de fungos familiares com grande importância econômica. Incluem espécies patogênicas de plantas, como é o caso das pragas que assolam a agricultura, e de animais,

Características básicas

Grego Askos= bolsa + miketes=fungos; refere-se a estrutura onde acontece a cariogamia, meiose e maturação dos esporos sexuais de modo interno)

- Mais de 64 mil espécies são conhecidas neste, que é considerado o maior filo dos fungos;
- Simbiontes (parasitas, mutualistas, etc.) e/ou Sapróbios;
- Estrutura somática leveduriforme ou filamentosa (micélio);
- Hifas regularmente septadas (septos simples);
- Septos centralmente perfurados (poro simples), que podem ser obstruídos por Corpos de Woronin;

- O **asco** (saco) é característico do filo, contém endósporos resultado da meiose, em número de 4 ou múltiplo de 4, mas geralmente são 8;

- Reprodução sexuada acontece por contato ou copulação gametangial, somatogamia e/ou espermatização;
- Algumas espécies podem produzir estruturas reprodutivas macroscópicas (Pezizomycotina);
- Reprodução assexuada acontece principalmente pela produção de exósporos especializados (conídios), na extremidade dos conidióforos;
- Na maior parte do seu ciclo de vida são haploides ou dicarióticos.

como é o caso dos entomopatógenos (*Cordyceps* s.l.) que utilizam um inseto para realizar parte do seu ciclo de vida. Um exemplo clássico é o das formigas “zumbis”, que depois de infectadas pelo fungo apresentam comportamento totalmente alterado, sendo geralmente encontradas mortas e presas pelas mandíbulas em ramos ou folhas de árvores, com as estruturas reprodutivas do fungo emergidas do corpo do inseto. Também há patógenos da espécie humana, mas de modo geral os Ascomycota são também conhecidos pelo que podem oferecer de benefícios ao ser humano, é o caso das trufas, das leveduras e dos produtores de penicilina.

Quanto à estrutura somática filamentosa, o micélio, embora seja regularmente septado, funcionalmente é cenocítico, pois os poros dos septos permitem a passagem de organelas de um compartimento a outro da hifa. O micélio na maior parte do seu ciclo de vida é haploide ou dicariótico.

A reprodução assexuada acontece de modo geral por esporos formados por mitose (mitósporos). Como exemplo, temos os conídios (exósporos) produzidos na extremidade dos conidióforos (Figura 1.18).

A reprodução sexuada é muito variável no grupo, podendo acontecer tanto por contato ou copulação de gametângios, por somatogamia e/ou espermatização. A presença dos ascos, onde acontece a cariogamia, meiose e maturação interna dos esporos, delimita de maneira precisa o grupo. A reprodução sexuada nos Ascomycota sempre envolve a formação do asco, dentro do qual, ascósporos haploides são formados após a meiose. A formação dos ascos ocorre normalmente dentro de uma estrutura complexa composta de hifas entrelaçadas e firmemente compactadas – o ascoma, que pode ou não estar imerso em uma estrutura miceliar macroscópica chamada estroma. A camada de ascos é denominada himênio, ou camada himenial. Muitos ascomas são macroscópicos e podem ser classificados de acordo com sua morfologia:

- Cleistotécio – ascoma completamente fechado;
- Peritécio – ascoma aberto por um poro e himênio protegido;
- Apotécio – ascoma aberto, com himênio exposto.

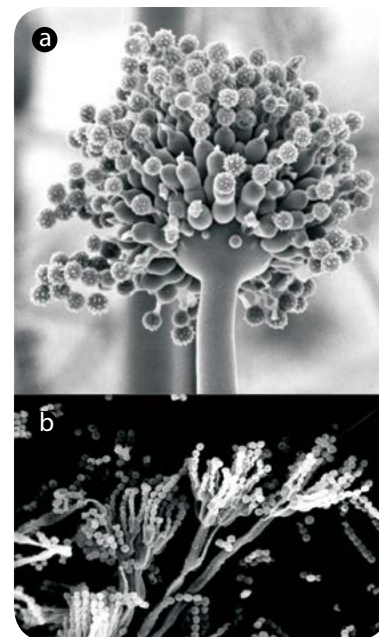


Figura 1.18 – Fotografia tirada no microscópio eletrônico de varredura de conídios observados em Ascomycota - a) *Aspergillus* e b) *Penicillium*.

Para ir mais longe:

A terminologia utilizada para descrever a reprodução de Ascomycota apresenta semelhanças com a utilizada em outro grupo de organismos já estudado. Que grupo é esse? Existem relações evolutivas entre estes grupos?

A reprodução sexuada pode ocorrer no mesmo micélio que produz conídios assexuadamente. A formação de gametângios multinucleados chamados anterídeos (masculinos) e ascogônios (femininos) precede a reprodução sexuada, por contato ou copulação. Os núcleos masculinos passam para dentro do ascogônio por uma ramificação dessa estrutura, denominada tricogine. A plasmogamia ocorre nesse momento, mas não a cariogamia. Os núcleos masculinos se pareiam com os femininos e as hifas ascógenas começam a crescer para fora do ascogônio. Com o desenvolvimento dessas hifas, os pares de núcleos compatíveis migram para dentro delas e a divisão celular ocorre de tal maneira que as células resultantes são invariavelmente dicarióticas ($n+n$), o que significa que possuem dois núcleos haploides compatíveis.

Esta fase dicariótica pode ser formada também a partir da não formação de gametas ou gametângios, é o caso da somatogamia e/ou espermatização. Esta união somática ou de um mitosporo com uma hifa receptiva, acontecerá entre haploides compatíveis e o estabelecimento da fase dicariótica ($n + n$), como no caso da reprodução que envolve gametângios, também resultará na formação de ascos. Os ascos se formam na ponta das hifas ascógenas dicarióticas. Comumente, é a célula apical da hifa dicariótica que cresce até formar um gancho ou crozier. Nessa célula recurvada, os dois núcleos se dividem de tal maneira que as fibras de seus fusos de divisão ficam paralelas entre si. Dois dos núcleos filhos ficam próximos na ponta do gancho, um dos outros dois núcleos fica perto da ponta da hifa e o outro fica perto do septo basal do gancho. Dois septos são então formados: eles dividem o gancho em três células, das quais a do meio se transforma no asco. É nessa célula que a cariogamia ocorre para formar o núcleo diploide ($2n$). Logo após a cariogamia e formação do zigoto, o asco jovem começa a se alongar. O núcleo diplóide sofre então meiose, seguida geralmente por uma divisão mitótica, originando um asco com oito núcleos haploides (n), que são envolvidos por porções do citoplasma para formar e maturar os ascósporos internamente (Figura 1.19).

CICLO DE VIDA - ASCOMYCOTA

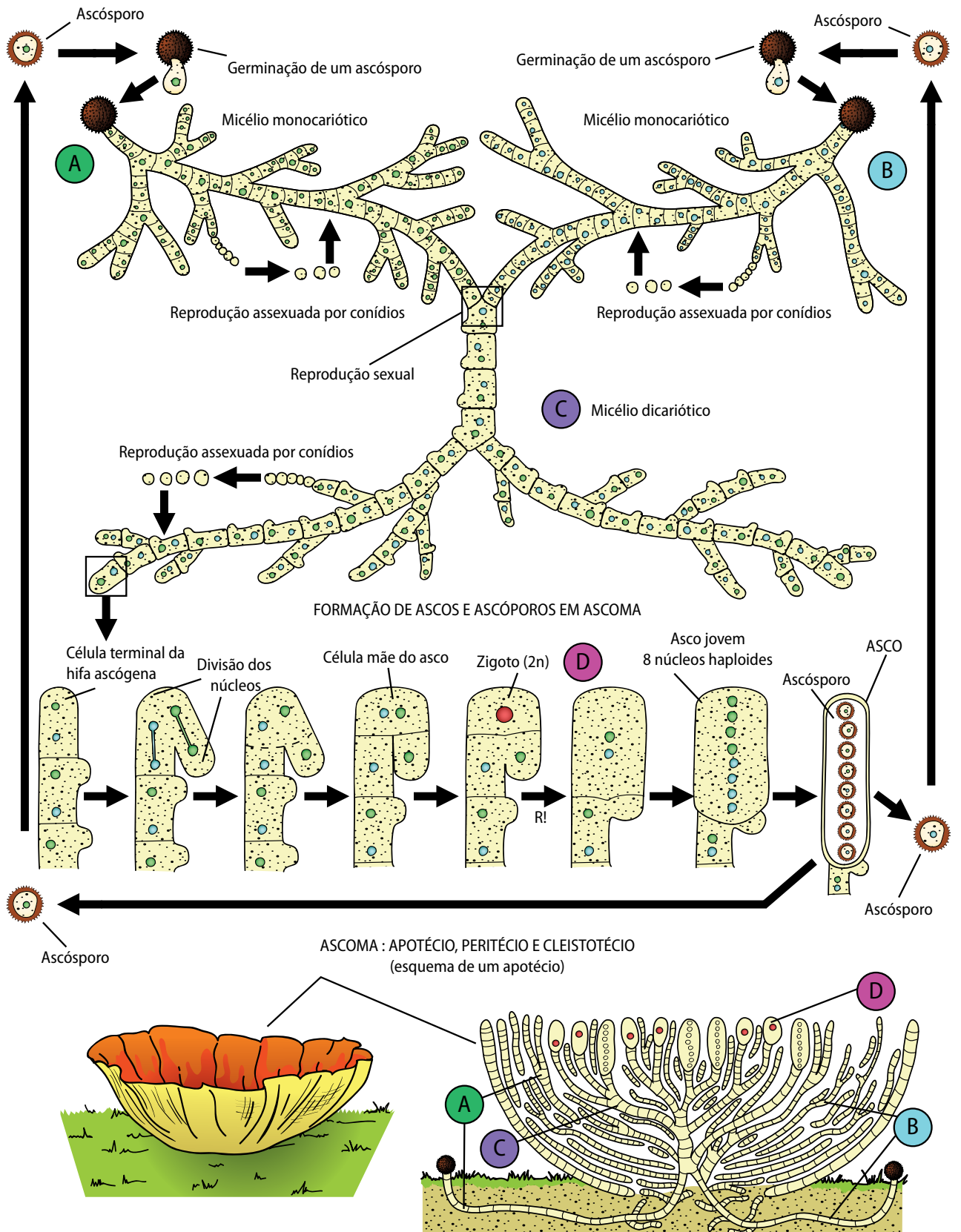


Figura 1.19 – Ciclo de vida de Ascomycota.

Alguns fungos se destacam entre as espécies de Ascomycota. Como já dito, neste filo encontramos tanto organismos macro e micro que são danosos, representados por espécies patógenas de plantas e de animais, quanto organismos úteis como fonte de medicamentos ou mesmo de grande importância econômica, como é o caso das leveduras. Das espécies microscópicas, *Saccharomyces cerevisiae* Meyen ex E.C. Hansen, que é um importante produtor de álcool, como por exemplo no processo de preparação da cerveja, também é útil na produção de pães, entre outros. Esta espécie é considerada, dentre todas as espécies utilizadas pelo homem, uma das mais importantes do ponto de vista econômico. A seleção de leveduras iniciou-se com os trabalhos de Pasteur sobre o vinho (1860), demonstrando que a fermentação é um processo biológico. Dos Ascomycota filamentosos microscópicos, os gêneros *Aspergillus* P. Micheli ex Haller e *Penicillium* Link são conhecidos como mofo ou bolores e podem produzir poderosas toxinas (aflotoxinas). O gênero *Penicillium* é responsável pela produção de penicilina e está envolvido no processo de produção de queijos dos tipos Gorgonzola e Roquefort.

Dentre os gêneros comestíveis macroscópicos destacam-se as espécies de *Tuber* P. Micheli., conhecidas como trufas, muito apreciadas na alta gastronomia internacional. As espécies do gênero *Morchella* Dill. também são muito apreciadas. No primeiro caso, são fungos hipógeos, ou seja, os ascomas (cleistotécios) crescem associados a raízes embaixo da terra, mas no caso das espécies de *Morchella*, também micorrízicas, as estruturas reprodutivas macroscópicas parecidas com cogumelos, são ascomas apotecioides modificados que crescem na superfície do solo. Outros ascomas (apotecios) bem conhecidos são os formados em talos liquênicos. As espécies de líquens, tanto crostosas, foliosas e/ou fruticulosas, são associações entre um fotobionte (algas) e um micobionte (fungos, geralmente Ascomycota). Os taxonomistas liquenólogos reconhecem as espécies principalmente a partir da morfologia dos apotecios. De fato, esta associação também parece ter sido muito importante do ponto de vista evolutivo, pois os líquens, além de serem considerados bioindicadores de qualidade do ar, pertencem a um grupo seletivo de organismos capazes de ocupar lugares com

condições ambientais extremas, como é o caso dos líquens que vivem sobre rochas, nos desertos ou até mesmo nas regiões polares e de altitude do planeta.

1.7.5 Filo Basidiomycota

Os Basidiomycota apresentam muitas semelhanças com os Ascomycota. A estrutura somática durante maior parte do ciclo de vida é haploide, podendo a partir da reprodução sexuada (somatogamia ou espermatização) ser dicariótica, com a produção de esporos meióticos em estruturas características denominadas **basídios** (Figura 1.20).

Não existem gametângios diferenciados e ocorre a união de hifas somáticas (somatogamia) distintas (heterotáticas). Após a fertilização, forma-se um micélio dicariótico, chamado secundário em oposição ao micélio primário ou haploide. O micélio secundário pode crescer indefinidamente, e manter-se dicariótico (Figura 1.21). Algumas espécies podem apresentar os grampos de conexão, conhecidos também como fíbulas ou ansas, que se assemelham ao Crozier dos Ascomycota, mas quando presente ocorrem em todos os septos do micélio dicariótico. Nem todas as espécies de Basidiomycota apresentam grampos de conexão. Em condições ambientais específicas acontece uma diferenciação e a formação de uma estrutura

Características básicas

(Grego Basidium=pequeno pedestal + miketes=fungos; refere-se à estrutura onde acontece a cariogamia, meiose e maturação dos esporos sexuais de modo externo)

- Mais de 32 mil espécies são conhecidas;
- Simbiontes (parasitas, mutualistas, etc.) e/ou Sapróbios;
- São principalmente filamentosos (micélio) e regularmente septados, com septos simples ou complexos (com grampos de conexão, as fíbulas);
- Septos centralmente perfurados, mas geralmente com um poro do tipo doliporo;
- O **basídio**, característico do filo, é uma estrutura especializada na produção de esporos exógenos em número de 4, ou múltiplos de 2, formados como resultado da cariogamia e meiose (meiosporos);
- Reprodução sexuada por somatogamia ou espermatização;
- Algumas espécies podem produzir estruturas reprodutivas macroscópicas (Agaricomycotina);
- Reprodução assexuada por exósporos (conídios) produzidos em conidióforos;
- Na maior parte do seu ciclo de vida são haploides ou dicarióticos.

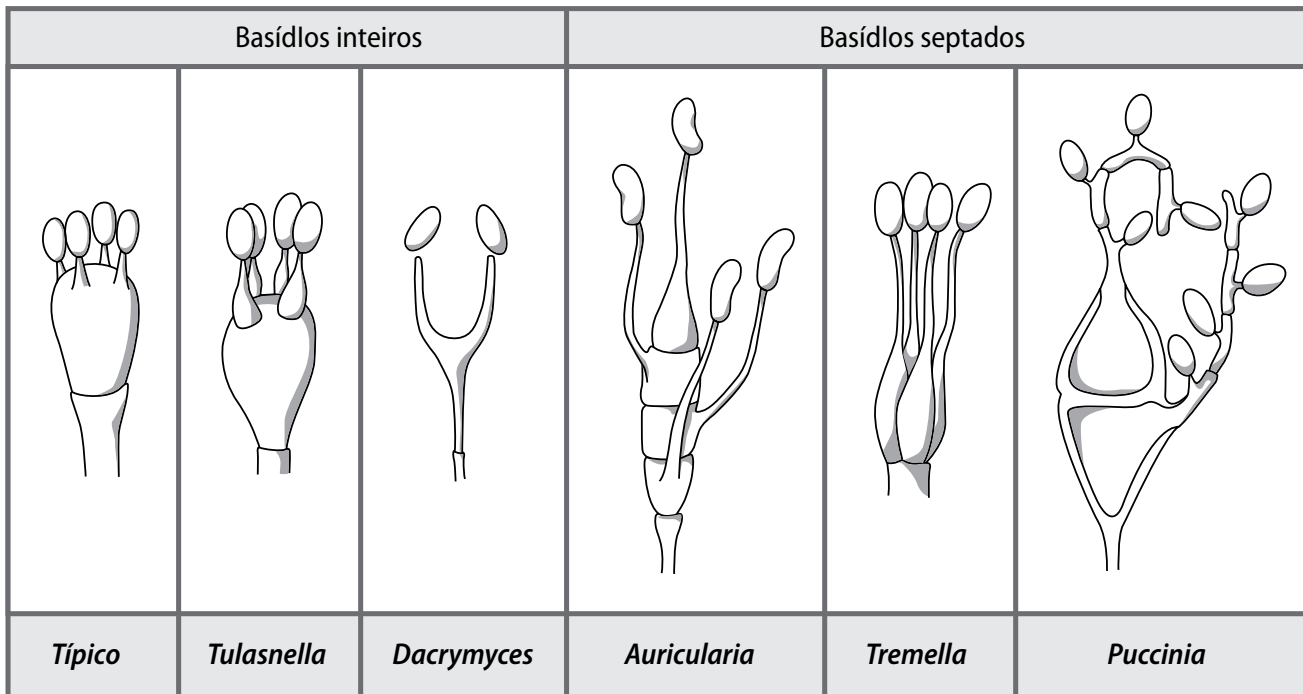


Figura 1.20 – Desenho esquemático de vários tipos de basídios (<http://www.unex.es/polen/LHB/basidiomicetos/basidio3.htm>).

reprodutiva macroscópica, o basidioma, ainda dicariótico. No basidioma, especificamente nos basídios, que formam a porção hime-nial, ocorre a cariogamia ($2n$) seguida da meiose, que reestabelece a condição haploide (n) nos esporos (basidiosporos), que por sua vez são maturados externamente ao basídio (Figura 1.20). Assim, basídios e ascos são considerados homólogos, mas diferentes, pois independentemente do número, um forma seus meiosporos externamente, enquanto no outro acontece internamente.

Assim como nos Ascomycota, os basídios se originam em uma região específica do basidioma, conhecida como himênio, que macroscopicamente no basidioma pode configurar um tipo específico de himenóforo (lamelar, tubular, liso, denteado, etc.). Algumas espécies de Basidiomycota apresentam ciclos de vida mais complexos, como é o caso da ferrugem (gênero *Puccinia* P. Micheli), onde ocorre até quatro tipos de esporos, sendo a principal semelhança com o ciclo anterior a formação de basídio que envolve a cariogamia.

Neste Filo, é reconhecido o maior grupo de macrofungos, são os cogumelos e orelhas-de-pau, entre outras formas. Essas espécies produzem estruturas reprodutivas macroscópicas, primeiros a serem estudados e descritos por micólogos quando ainda aceitavam-se os

fungos como Criptógamos no reino das Plantas. O primeiro sistema de classificação dos fungos foi estabelecido no século XIX por Persoon (*Synopsis Methodica Fungorum*), para este grupo de macrofungos, onde foram classificados duas classes, Angiotécio e Gimnotécio. A primeira classe agrupava as espécies que não apresentavam himenóforo visível e por consequência a liberação dos esporos acontece de modo passível, ou seja, depende de um agente externo. Já em Gimnotécio, a região onde são produzidos os esporos (micro = himênio e macro = himenóforo) fica exposta em algum momento do desenvolvimento do basidioma e a liberação dos esporos acontece de modo ativo (balitosporos), pela presença de um apêndice hilar entre o esterigma do basídio e o ápculo do basidiospоро (Fig. 21).

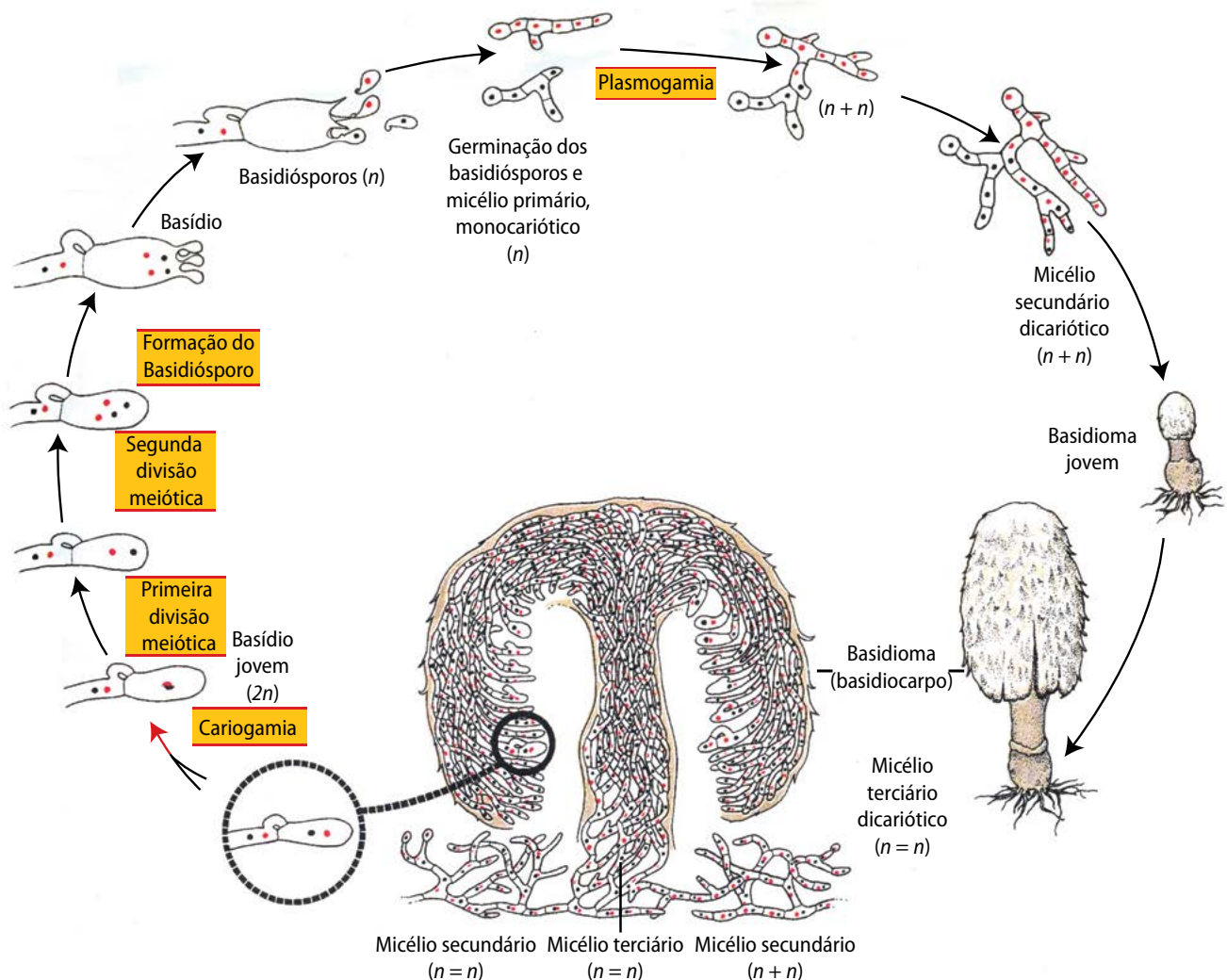


Figura 1.21 – Ciclo de vida de Basidiomycota (RAVEN et al., 2001).

Em seguida, Fries (*Systema Mycologicum*) aprimorou esta classificação, agrupando as espécies que apresentavam basidiomas com himenóforos lamelados, poroides, com dentes e lisos, nas respectivas famílias, Agaricaceae, Polyporaceae, Hydnaceae e Corticeaceae. Com o advento da microscopia e molecular muitas foram as alterações nesta classificação, e atualmente, os sistemas buscam a partir da história evolutiva dos grupos e das relações filogenéticas entre as espécies um arranjo mais natural para os sistemas de classificação. Embora as análises moleculares tenham chegado para ficar, devem ser encaradas como complementares no estudo dos fungos. A morfologia (macro, micro e/ou ultraestrutural) ainda e sempre será muito importante, pois é nela que residem as principais hipóteses dos táxons.

Os Basidiomycota são cosmopolitas, ou seja, ocorrem em todas as regiões do planeta e exercem um importante papel na manutenção dos ecossistemas, sendo sapróbios, ao fazer a decomposição da matéria orgânica morta, ou nos seus diversos tipos de relações simbióticas (parasitismos, mutualistas, etc.). Dentre os sapróbios, estão os decompositores de madeira, únicos organismos capazes de decompor inteiramente a lignina, uma molécula recalcitrante da estrutura da madeira. Por causa desta atividade biológica, algumas espécies (ex.: *Phanerochaete chrysosporium* Burds.) são inclusive utilizadas como biorremediadoras, ou seja, atuam como remediadores de áreas degradadas ou contaminadas, mas também podem ser úteis na despolimerização de poluentes da indústria de corantes e celulose.

Com relação aos simbioses, há muitas espécies que são patógenas de plantas e estão diretamente envolvidas na dinâmica e renovação das florestas, espécies de Ganodermataceae e Hymenochaetaceae, por exemplo. Economicamente, estes patógenos representam uma grande importância para as sociedades, por exemplo, alguns casos: 1. O cogumelo *Moniliophthora perniciosa* (Stahel) Aime & Phillips-Mora, que dizimou plantações inteiras de cacau no Brasil; 2. *Ustilago maydis* (DC.) Corda é um parasita que causa o carvão do milho; 3. *Puccinia graminis* Pers causa uma doença chamada ferrugem nas culturas do trigo, cevada, centeio, e em algumas outras espécies de Gramíneas. Por outro

lado, os fungos ectomicorrízicos são mutualistas, ou seja, aqueles cogumelos que estão associados com as raízes das plantas auxiliam na proteção e na aquisição de nutrientes, enquanto isso a planta retribui ao fungo com carboidratos da fotossíntese.

Dentre os cogumelos, micorrízicos ou não, há muitas espécies que são utilizadas para alimentação da espécie humana, por exemplo, *Lentinula edodes* (Berk.) Pegler, popularmente conhecida como shitake; algumas espécies de *Pleurotus* (Fr.) P. Kumm. ou cogumelo-ostra; e o *Agaricus campestris* L., que pode ser encontrado em qualquer supermercado, o famoso champignon. A espécie *Agaricus blazei* Murrill, ou cogumelo-do-sol, além de comestível é reconhecida pelas suas propriedades medicinais. Ainda, a orelha-de-pau *Ganoderma lucidum* (Curtis) P. Karst., que é conhecida na Ásia como cogumelo-rei (reishi em japonês) é utilizada milenarmente para o fortalecimento do sistema imunológico. Também de modo tradicional há muitas espécies de cogumelos, principalmente do gênero *Psilocybe* (Fr.) P. Kumm., que são utilizadas em rituais espirituais, pois apresentam propriedades alucinógenas. Dentre as espécies tóxicas o gênero de cogumelos *Amanita* se destaca, por exemplo, *A. muscaria* (L.) Lam. pode ser muito venenosa, já *A. phalloides* Secr., conhecida em português como cicuta verde, ataca o fígado e rins e pode levar a morte em poucas horas se não houver um transplante.

2. Pseudofungos

2.1. Myxomycota

Como já mencionado, o filo Myxomycota pertence ao reino Protista, tendo sido incluído neste livro pelo seu histórico de estudos junto aos fungos. Os representantes desse filo produzem esporos, característica comum aos fungos, algas e outras plantas, mas o caráter ameboide dos plasmódios e mixamebas, desprovidos de parede celular, e seu modo de nutrição, englobando partículas sólidas (fagocitose), lembram

Características básicas

(Grego myxo= secreção viscosa; myketes= fungos)

- Aproximadamente 750 espécies conhecidas;
- Ciclo de vida com até três fases: plasmodial, esporangial e de resistência (esclerócio);
- Parede celular ausente, presente só nos esporos;
- Estrutura somática diploide na maior parte do ciclo de vida;
- Estrutura somática (plasmódio) com movimentos ameboides;
- Nutrição por ingestão (fagocitose);
- Reprodução por esporos e, quando apresentam, são dois flagelos.



Figura 1.22 – Plasmódios de *Hemitrichia serpula*, que exemplificam formas observadas entre os Myxomycota (http://farm4.static.flickr.com/3292/2857495217_c55d1b3683.jpg?v=0>).

mais os animais. Plasmódios podem ser cultivados em meio de cultura sem partículas orgânicas, o que sugere que estes organismos são capazes de obter seu alimento também por absorção. O grupo é relativamente homogêneo com cerca de 700 a 750 espécies. Cresce em locais sombreados e úmidos, principalmente sobre madeira e folhas em decomposição no interior de matas.

O plasmódio é a estrutura somática, constituído por uma massa citoplasmática (cenocítica) multinucleada, envolta por membrana plasmática, sem parede celular (Figura 1.22). Centríolos estão presentes, e a mitose é similar à que ocorre em plantas e animais. Sua aparência é gelatinosa, irregular, de 10 cm a alguns metros de diâmetro, deslocando-se sobre o substrato através de movimentos ameboides, não possuindo forma ou tamanho bem definido. Os movimentos ameboides são produzidos por proteínas contrácteis e quando observado à lupa, por transparência, verifica-se intenso movimento interno, caracterizado por correntes citoplasmáticas. Movendo-se pelo substrato, o plasmódio fagocita partículas orgânicas sólidas, bactérias e esporos que são digeridos em vacúolos digestivos. Possuem pigmentos que dão cores variadas como o amarelo ou alaranjado, sendo sua coloração dependente do pH e do tipo de alimento ingerido. Plasmódios de *Hemitrichia* Rostaf. chamam atenção pela coloração e aspecto reticulado. A cor, entre outras características morfológicas dos plasmódios, são utilizadas pelos taxonomistas para o reconhecimento das espécies. A fase de esporângio também é muito utilizada para a taxonomia do grupo. Os esporângios são diferenciados quando o ambiente torna-se progressivamente mais seco; são morfológicamente complexos (Figura 1.23). As espécies de *Stemonitis* Gled. apresentam esporângios marrom escuros bem próximos entre si e são comumente encontradas no Brasil. Quando maduros atingem alguns



Figura 1.23 – Diferentes formas de corpos de frutificação encontrados entre os Myxomycota.

milímetros de comprimento e têm aparência dessecada, rompendo-se para a liberação dos esporos que se dispersam através do ar.

Os esporos são resistentes ao dessecamento e germinam quando as condições são favoráveis. Na germinação, são liberadas células flageladas ou células ameboides, dependendo da umidade ambiental. Essas células podem se interconverter e se comportarem como gametas (reprodução gamética). Após a formação do zigoto ($2n$), divisões mitóticas sucessivas diferenciam o plasmódio. A meiose ocorre nos esporângios para formação dos esporos. Entretanto, alguns mixomicetos exibem um histórico de vida apomítico, ou seja, a reprodução sexuada não ocorre e todas as fases observadas são diploides. Algumas espécies utilizam ambos os tipos de reprodução. Em alguns membros deste grupo, esporângios diferenciados e alongados não são produzidos e o plasmódio inteiro pode se transformar em um “plasmodiocarpo”, que mantém a forma primária do plasmódio, no qual o plasmódio forma um grande montículo que é essencialmente um único e grande esporângio. Em locais onde o ambiente seca rapidamente, como nos desertos, os plasmódios podem se transformar em formas de resistência chamadas esclerócios.

Características básicas

(Grego Oo= ovo; myketes= fungos)

- Aproximadamente 700 espécies aquáticas conhecidas;
- Estrutura somática diploide e filamentosa, mas a parede celular é de celulose e betaglucano. Ausência de quitina;
- Reprodução esporica através de zoósporos (endósporos) biflagelados, sendo um dos flagelos liso e o outro provido de fibrilas (heterocontes);
- Reprodução gamética por contato de gametângios (anterídios e oogônios).

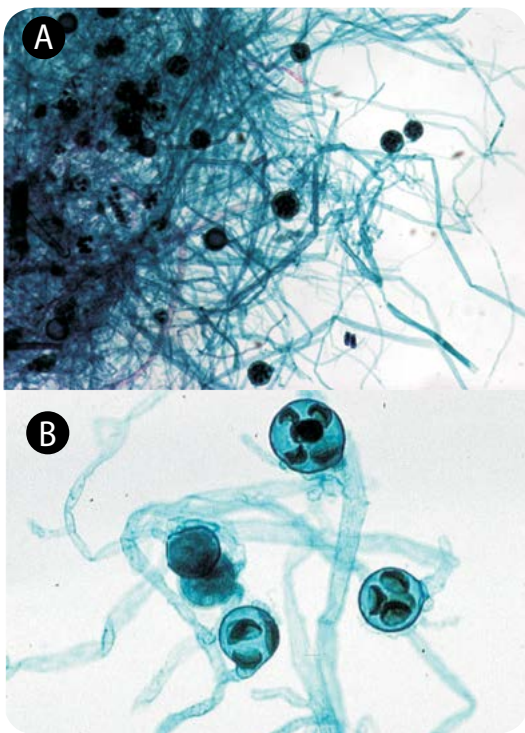


Figura 1.24 - Aspecto geral (a) e detalhe (b) de estruturas de reprodução e “hifas” de *Saprolegnia*, gênero que ilustra os Oomycetes.

2.2 Filo Oomycota

O nome desse filo se deve à formação de oosferas no interior de oogônios. Os representantes apresentam flagelos, sendo dependentes da água do meio. A meiose é gamética (ocorre na formação de gametas) resultando em uma estrutura somática diplóide.

O respectivo filo não é mais considerado como pertencente ao grupo dos fungos, tendo sido deslocado para o reino Chromista ou Stramenopila, juntamente com algas pardas, diatomáceas e crisofíceas. O grupo tem entre seus representantes os “bolores” aquáticos (Figura 1.24), que formam um halo esbranquiçado em torno de insetos, outros animais e em sementes em decomposição na água (saprobiontes), ou atuam como parasitas superficiais de peixes e anfíbios.

A estrutura somática filamentosa dá aparência de hifas ramificadas, cenocíticas, apresentando septos completos somente na formação de estruturas reprodutivas (gametângios masculinos e femininos, e esporângios), mas os septos não apresentam poros. A reprodução assexuada se dá a partir de zoósporos biflagelados heterocontes. A reprodução sexuada (gamética) é oogâmica. Os gametas femininos, ou ovos, são produzidos em uma estrutura que recebe o nome de oogônio e um anterídio produz os anterozoides ou gametas masculinos (Figura 1.25). A fecundação resulta na produção de um zigoto com parede espessa denominado oósporo. A estrutura somática pode ser homo ou heterotática. O oósporo serve como um esporo de resistência que pode sobreviver por um bom tempo até que condições adequadas para o desenvolvimento se restabeleçam.

Dentre os representantes aquáticos, destacam-se dois gêneros: *Saprolegnia* Nees (homotático) e *Achlya* Nees (heterotático), que

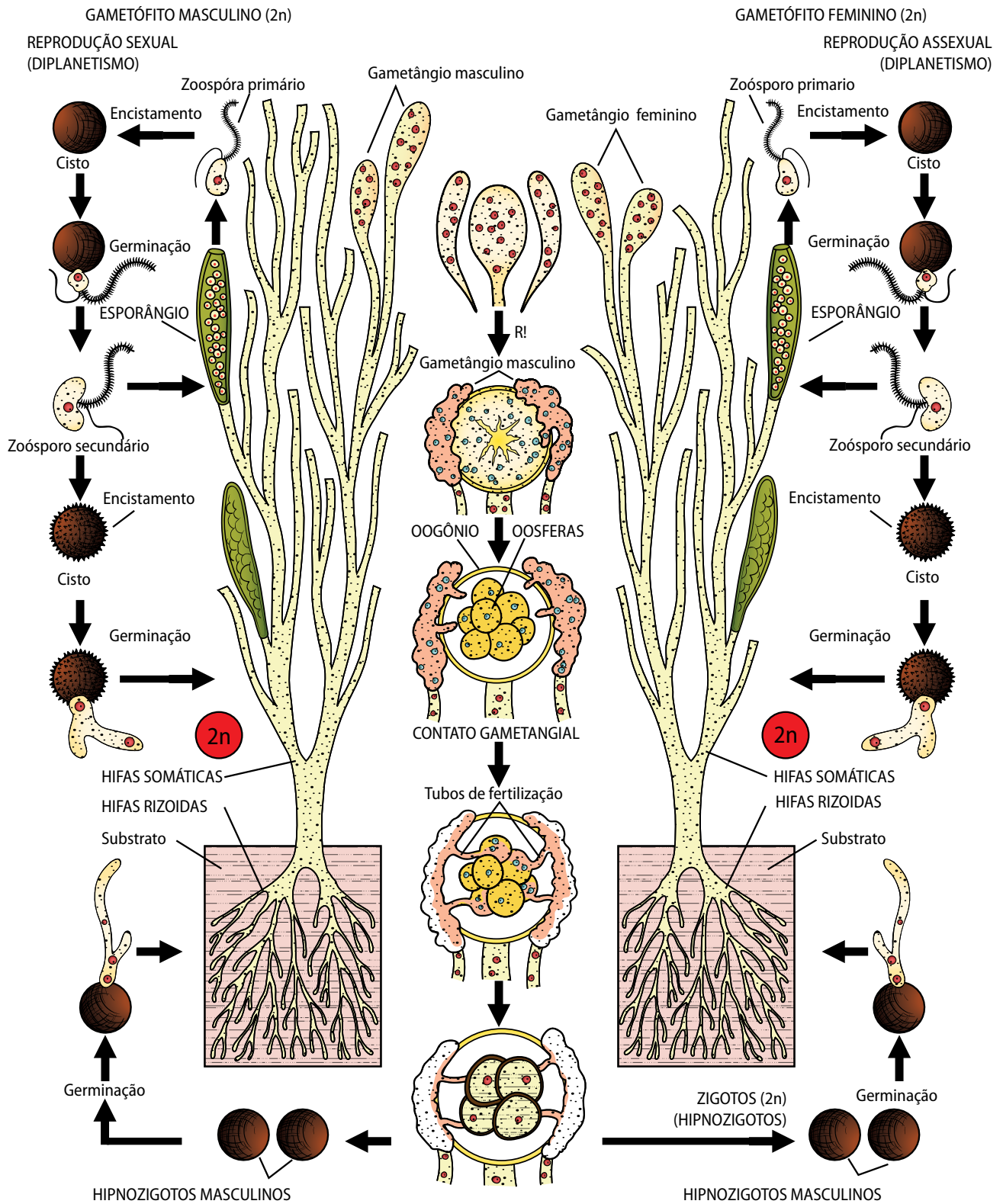


Figura 7.25 – Ciclo de vida de um Oomycota.

podem ser parasitas de peixes. Dentre os representantes terrestres destacam-se os parasitas de plantas comercialmente importantes como *Plasmopara* J. Schröt. que já causaram sérios prejuízos na indústria de vinhos francesa. O gênero *Phytophthora* de Bary foi responsável por quase um milhão de mortes causadas pela fome que assolou a Irlanda em meados do século XIX devido aos danos na produção de batatas. O gênero *Pythium* Nees pode estar associado a sérios problemas observados em gramíneas, dentre estas aquelas utilizadas em campos de futebol.

3. Origem, evolução e filogenia

Os fungos são um grupo de organismos eucariontes, heterótrofos, cuja nutrição acontece por absorção, com estrutura somática leveduriforme e/ou filamentosa (micelial), são haploides e/ou dicarióticos durante maior parte do seu ciclo de vida, apresentam parede celular de quitina e, de modo geral, se reproduzem por esporos. Embora sejam estudados por micólogos, por terem sido classificados entre as plantas, tradicionalmente são incluídos em disciplinas vinculadas à botânica, que atualmente abrange não somente plantas, mas também algas e fungos. A origem dos ancestrais destes organismos pode ser explicada pela teoria da endossimbiose, assim como no caso das algas e demais vegetais. Alguns autores acreditavam que a origem dos fungos teria se dado a partir de um ancestral clorofilado, unicelular, flagelado e sem parede celular, que teria perdido a capacidade de produzir clorofila, passando a ser parasita de tecidos animais e plantas ou saprofito. Exemplo de organismos com estas características pode ser observado entre as algas verdes, onde no gênero *Rhodochytrium* Lagerh. observa-se a produção de carotenoides apesar da clorofila não ser mais produzida. Este gênero vive parasitando o tecido de plantas vasculares. Estágios intermediários são observados em certas algas unicelulares que apresentam clorofila, mas são endoparasitas obrigatórios de plantas aquáticas (ex. *Chlorochytridium* Vischer e *Eremosphaera* De Bary).

De fato, este grupo ancestral, que poderia ter uma organização simples como um coanoflagelado, representa o elo de ligação entre os animais e os fungos. Atualmente, em relação aos fungos verdadeiros, não há mais dúvidas de que eles representam uma linha evolutiva independente e um dos primeiros eventos evolutivos que determinaram a linhagem dos fungos, acredita-se que tenha sido a perda da fase fagotrófica.

Os fungos verdadeiros apresentam como grupo irmão, mas posição filogenética relativamente incerta, o filo Microsporidea. Aproximadamente 1300 espécies pertencem a este grupo de organismos eucarióticos e parasitas de animais. Há muitas teorias novas para explicar a organização e sistema de classificação dos grupos basais da filogenia dos fungos. Entre outros filós e grupos recentemente considerados basais, estão os fungos aquáticos, tradicionalmente conhecidos como Chytridiomycota. Estes fungos apresentam centríolos e em parte do seu ciclo de vida um flagelo, estruturas que não são observadas nos filós Zygo, Glomero, Asco e Basidiomycota. Em virtude disto, acredita-se que o segundo importante evento evolutivo na construção e diversificação do reino Fungi, como conhecido atualmente, é a perda do flagelo e substituição dos centríolos por Corpos do Fuso Polar (em inglês tem a sigla SPBs), que também atuam na formação do fuso e separação das cromátides, mas de modo diferente dos centríolos. O terceiro importante evento evolutivo da linhagem dos fungos está diretamente relacionado com os organismos do sub-reino Dikarya (Asco e Basidiomycota), que além de apresentarem septação regular do micélio, podem apresentar a fase dicariótico em algum momento do seu ciclo de vida. Estes caracteres não são observados em Chytridio, Zygo e/ou Glomeromycota. A septação regular do micélio, permitiu ainda que as estruturas fúngicas se desenvolvessem de modo macroscópico, por isso os macrofungos são reconhecidos entre os Asco e Basidiomycota, mas nem todas as espécies de Dikarya são macroscópicas, somente os Pezizomycotina e Agaricomycotina.

Além destes caracteres as análises moleculares atuais contribuem de forma significativa para o entendimento dos fungos como um grupo monofilético e de suas relações de parentesco internas. Comparações moleculares utilizando-se o sequenciamento

do RNA ribossômico corroboram que os fungos são evolutivamente mais relacionados com os animais do que com as plantas. Sendo assim, a teoria de que os eucariotos apresentam uma história evolutiva única, sendo o ancestral comum um organismo semelhante aos atuais coanoflagelados, se fortalece com a abordagem molecular.

Ainda, a partir da molecular, os Chytridiomycota e Zygomycota, embora polifiléticos, foram corroborados como grupos basais do reino, enquanto Ascomycota e Basidiomycota apresentam-se como grupos monofiléticos derivados, formando uma linhagem irmã dos Glomeromycota.

Estudos filogenéticos com Oomycetes revelam que estes organismos formam um grupo monofilético juntamente com algas heterocontes. O mesmo é corroborado para Myxomycota, mas como pertencente à linhagem dos Protozoa.

Resumo

Os fungos são hoje representados por mais de 100.000 espécies embora a cada ano, quase 3.000 espécies novas sejam descritas. Estima-se que a diversidade do grupo ultrapasse 5 milhões de espécies representando, depois dos Insetos, o grupo de organismos mais diverso do planeta.

Os fungos são fundamentais para o funcionamento dos ecossistemas, sendo decompositores primários da matéria orgânica e responsáveis pela reciclagem de nutrientes. Junto com as bactérias heterotróficas, os fungos são os principais decompositores do planeta.

Os fungos representam organismos com vasta importância econômica, tanto por serem utilizados direta ou indiretamente na alimentação humana, por serem utilizados na fabricação de medicamentos, ou por causarem doenças diversas em animais e plantas.

O reino Fungi está representado tradicionalmente por cinco filos. Os **Chytridiomycota** são organismos predominantemente aquáticos, com células flageladas caracterizadas com um único flagelo liso inserido posteriormente. Os **Zygomycota** são tradicionalmente separados dos demais grupos por apresentarem

hifas cenocíticas, não sendo monofiléticos. Os **Glomeromycota** são fungos micorrízicos mutualistas com mais de 90% das plantas, cuja reprodução sexuada não se conhece. Os **Ascomycota** apresentam hifas septadas e estruturas de reprodução típicas, os ascos. Os **Basidiomycota** apresentam hifas septadas e estruturas de reprodução típicas, os basídios. Estes dois últimos filos representam mais de 95% das espécies conhecidas de fungos e por serem regularmente septados e apresentarem fase dicariótico pelo menos em parte do seu ciclo de vida estão classificados no sub-reino Dikarya. Outros grupos tradicionalmente tratados como fungos encontram-se nos reinos Protista (**Myxomycota**) e Stramenopila (**Oomycota**).

Referências

Alexopoulos, C.J., C.W. Mims & M. Blackwell. 1996. *Introductory Mycology*. John Wiley & Son: New York. 4ed. 869p.

Carlile, M. J. , Warkinson, S. C. & Gooday, G. W. 2004. *The Fungi*. Amsterdam, Elsevier. 2 ed. reimpressa. 588p.

Esposito, E. & Azevedo, J.L. 2004. *Fungos: uma introdução à biologia, bioquímica e biotecnologia*. EDUCS, Caxias do Sul, 510 p.

Evert, R.F. & Eichhorn, S.E. 2014. *Raven Biologia Vegetal*. Guanabara-Koogan, Rio de Janeiro. 8 ed. 876pp.

Guerrero, R.T. e Silveira, R.M.B. 1996. *Glossário Ilustrado de Fungos: Termos e Conceitos à Micologia*. 2 ed. UFRGS, Porto Alegre. 93 pp.

Kendrick, B. 2000. *The Fifth Kingdom*. 3 Ed. Focus. (Ver também *The Fifth Kingdom website* - <http://www.mycolog.com>).

Kirk P., Cannon P.F., Minter D.W., Stalpers J.A. 2008. *Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi*. 10th edn. CAB International, Wallingford, UK.

Mueller, G., Bills, G.F. e Foster, M.S. 2004. *Biodiversity of Fungi: Inventory and monitoring methods*. ed. Elsevier Academic Press, San Diego. 777 pp.

Glossário

Agar: Ficocoloide encontrado em algas vermelhas (ver definição de ficocolóide).

Alginato: Ficocolóide encontrado em algas pardas (ver definição de ficocolóide).

Caliptra: Nome dado à estrutura em forma de capuz que recobre a cápsula dos musgos e das hepáticas e se desenvolve a partir da parede do arquegônio.

Carragenana: Ficocoloide encontrado em algas vermelhas (ver definição de ficocolóide).

Desmotubulos: São extensões tubulares do retículo endoplasmático contidos nos plasmodesmos.

Endolíticos: Vive no interior de rochas.

Esporopolenina: Substância que reveste o esporo de briófitas evitando sua desidratação.

Exploração: O termo exploração está relacionado à retirada do recurso do ambiente utilizando máquinas ou não, para fins de beneficiamento, transformação e utilização. Portanto, o maior impacto no meio ambiente é causado pela exploração. O termo exploração é tradicionalmente utilizado como sinônimo do anterior, entretanto, relaciona-se à fase de prospecção: busca e reconhecimento da ocorrência dos recursos naturais, e estudos para determinar se os depósitos ou populações têm valor econômico.

Fagotrófico: Organismo heterotrófico ou mixotrófico que ingere alimento sólido, ao contrário do osmotrófico que se alimenta de substâncias orgânicas dissolvidas na água.

Feromônios: Substâncias que funcionam como mensageiros entre seres da mesma espécie, desencadeando respostas fisiológicas e comportamentais.

Ficólogo(a): Termo que se refere a quem estuda as algas.

Ficocolóides: Substâncias químicas (ágar, carragenana e alginato) presentes nos diferentes grupos de macroalgas que são utilizadas como geleificantes ou espessantes pela indústria farmacêutica, de cosméticos e alimentícia. Estas substâncias são frequentemente utilizadas na produção de géis, gelatinas e cremes diversos.

Frústulas: O termo frústula ou tecas denominam a parede externa das diatomáceas.

Glicogênio: O glicogênio é um polissacarídeo encontrado em animais.

Haustórios: Estruturas absorvitivas que ou penetram ativamente no citoplasma de células do hospedeiro.

Higroscópico: Substância capaz de absorver ou reter água.

Isocontes: Flagelos iguais na forma e tamanho.

Lorica: Invólucro (envoltório, parede) rígido que recobre alguns tipos de algas.

Meristoderme: Presente na ordem Laminariales (Phaeophyceae), região meristemática situada logo abaixo das células da epiderme do talo das espécies do referido grupo.

Mixamebas: Células haplóides, amebóides, independentes e móveis, podem funcionar como gametas.

Paramilo: Material de reserva, correspondendo a agregações lineares de glicose.

Pirenóide: O pirenóide é uma massa fundamentalmente proteica, incolor, que se observa no estroma dos plastos de muitas algas dos mais variados grupos.

Procariótico(a): Organismo ou célula que possuem uma organização muito simples, com o material genético (DNA) espalhado pelo citoplasma.

RuBisCO ou Rubisco: Abreviatura de ribulose-bisfosfato carboxilase oxigenase.

Saprotrófico: Estágio morfogenético distinto que absorve substâncias do meio, como alguns fungos atuais.

Tilacóides: Tilacóides são uma espécie de lamelas formadas por estruturas membranosas observadas no interior dos cloroplastos.