

FUNGOS

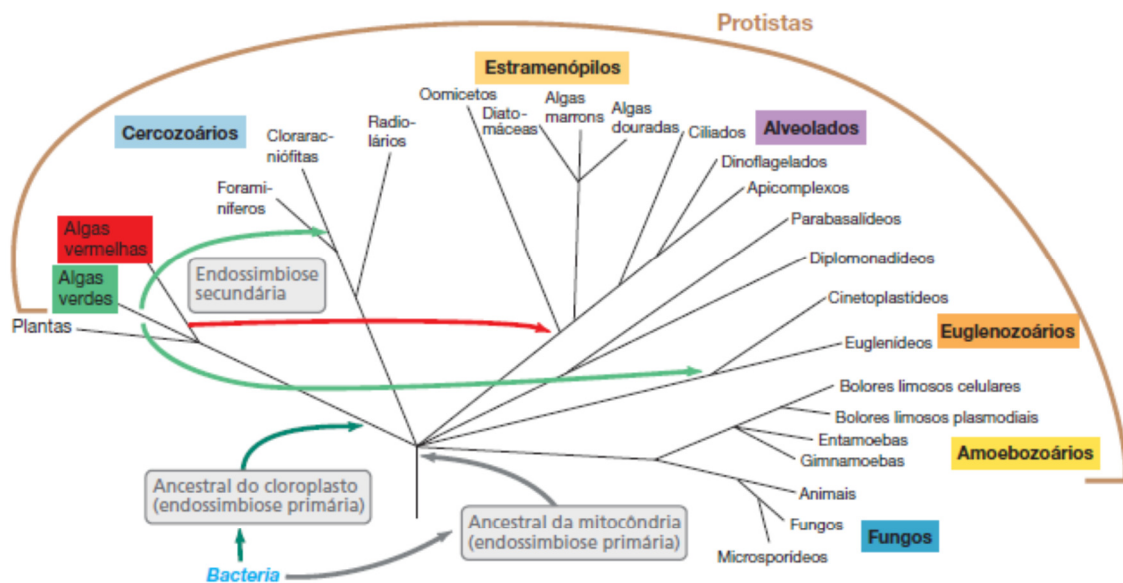


Figura 17.3 Árvore filogenética de Eukarya. Esta árvore é composta pela sequência de diversos genes e proteínas. As setas verde-escuro e vermelhas indicam os eventos de endossimbiose primária para a aquisição da mitocôndria (em vermelho) e cloroplasto (em verde). As setas verde-claro indicam os

eventos de endossimbiose secundária para a aquisição dos cloroplastos a partir das algas verdes e de vários protistas, e as setas vermelhas indicam a endossimbiose secundária para a aquisição dos cloroplastos a partir das algas vermelhas. Observe que a grande diversidade existente no mundo é de protistas.

Oomicetos

Os oomicetos, também denominados *bolores de água*, foram previamente agrupados com os fungos com base em seu crescimento filamentososo e na presença de hifas cenocíticas (i.e., multinucleada), propriedades morfológicas características dos fungos (Seção 17.9). Filogeneticamente, no entanto, os oomicetos encontram-se distantes dos fungos, sendo estreitamente relacionados com outros estramenópilos (Figura 17.3). Os oomicetos diferem dos fungos em outros pontos fundamentais. Por exemplo, as paredes celulares de oomicetos são geralmente compostas por celulose, e não por quitina como ocorre nos fungos, e apresentam células flageladas, as quais não existem em fungos, com algumas exceções. Apesar disso, ecologicamente, os oomicetos são similares aos fungos pelo fato de crescerem como uma massa de hifas, decompondo matéria morta vegetal e animal em habitats aquáticos.

Os oomicetos exerceram importante impacto na sociedade humana, principalmente as espécies que são patógenos vegetais (fitopatógenos). O oomiceto *Phytophthora infestans*, causador da requeima da batata, contribuiu para uma grande escassez de alimentos na Irlanda durante o século XIX. A escassez acarretou a morte de um milhão de irlandeses e a migração de pelo menos mais um milhão para a América do Norte. Outros fitopatógenos importantes incluem o *Pythium*, um patógeno comum em mudas de estufas, e *Albugo*, causador da "ferrugem branca" em diversas culturas agrícolas.

III • Fungos

Os fungos são um grupo grande, diverso e amplamente disseminado de organismos, consistindo de *bolores*, *cogumelos* e *leveduras*. Aproximadamente 100.000 espécies de fungos foram descritas, estimando-se a possibilidade de existirem até 1,5 milhão de espécies. Os fungos formam um grupo filogeneticamente distinto dos outros protistas e são um grupo de microrganismos estritamente relacionado com os animais (Figura 17.3).

nerais provenientes do solo, e muitos fungos beneficiam a vida humana por meio da fermentação e da síntese de antibióticos.

17.9 Fisiologia fúngica, estrutura e simbiose

Nesta seção descreveremos algumas características gerais dos fungos, incluindo sua fisiologia, estrutura celular e associação de simbiose desenvolvida com plantas e animais. Nas próximas seções examinaremos a reprodução e filogenia.

Nutrição e fisiologia

Os fungos são quimiorganotróficos – geralmente apresentando exigências nutricionais simples – sendo a maioria aeróbia. Eles alimentam-se por meio da secreção de enzimas extracelulares que digerem materiais poliméricos, como polissacarídeos ou proteínas, em monômeros que são assimilados como recurso de carbono e energia. Como decompositores, os fungos digerem animais mortos e material vegetal. Como parasitas de plantas ou animais, os fungos utilizam o mesmo mecanismo de nutrição, mas captam seus nutrientes a partir das células vivas de plantas e animais que infectam e invadem em vez do que ocorre com material orgânico morto.

A principal atividade ecológica dos fungos, especialmente basidiomicetos, consiste na decomposição de madeira, papel, tecido e outros produtos derivados dessas fontes naturais. A lignina, um complexo de polímeros que são constituídos em blocos por compostos fenólicos, é um importante constituinte de plantas lenhosas, em associação com a celulose, confere rigidez a elas. Na natureza, a lignina é decomposta quase que exclusivamente pelas atividades de certos basidiomicetos, denominados *fungos da podridão da madeira*. São conhecidos dois tipos de podridão da madeira: a *podridão parda*, em que a celulose é atacada preferencialmente e a lignina não é metabolizada, e a *podridão branca*, na qual tanto a celulose quanto a lignina são decompostas. Os fungos da podridão branca têm considerável interesse ecológico por desempenharem papel importante na decomposição de materiais lenhosos em florestas.

A maioria dos fungos é microscópica e terrestre. Eles habitam o solo ou matéria vegetal morta e desempenham um papel crucial na mineralização do carbono orgânico. Inúmeros fungos são parasitas de plantas, enquanto outros podem causar diversas doenças em animais, inclusive no ser humano. Certos fungos também podem estabelecer associações simbióticas com diversas plantas, auxiliando-as na aquisição de mi-

Morfologia fúngica, esporos e parede celular

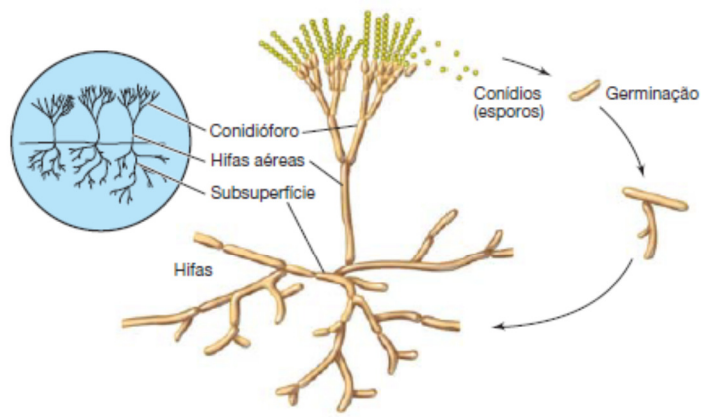
A maioria dos fungos é multicelular, formando uma rede de filamentos denominados *hifas*, a partir do qual os esporos assexuados são produzidos (Figura 17.19). As hifas são paredes celulares tubulares que envolvem a membrana citoplasmática. As hifas fúngicas frequentemente são septadas, com paredes transversais dividindo cada hifa em células separadas. Em alguns casos, no entanto, a célula vegetativa de uma hifa contém mais de um núcleo, frequentemente estão presentes centenas de núcleos devido à divisão repetida sem a formação de paredes transversais, condição denominada *cenocítica*. Cada filamento de hifa cresce principalmente a partir da extremidade, por meio da extensão da célula terminal (Figura 17.19).

As hifas normalmente crescem em conjunto, ao longo de uma superfície, formando tufo compactos macroscopicamente visíveis denominados *micélio* (Figura 17.20a). A partir do micélio, hifas aéreas crescem acima da superfície, e esporos denominados *conídios* são formados nas suas pontas (Figura 17.20b). Os *conídios* são esporos assexuados e podem ter pigmento negro, verde, vermelho, amarelo ou marrom (Figura 17.20). A presença de tais esporos confere à massa miceliana um aspecto pulverulento (Figura 17.20a) e a função de dispersão dos fungos para novos ambientes. Alguns fungos formam estruturas reprodutivas macroscópicas denominadas *corpos de frutificação* (*cogumelos* ou *puff balls*, por exemplo) em que milhões de esporos podem ser dispersos pelo vento, água ou animais (Figura 17.21). Em contraste com os fungos filamentosos, alguns fungos são unicelulares; eles são as *leveduras*.

A maioria dos fungos possui a parede celular constituída de *quitina*, um polímero de *N*-acetilglicosamina. A quitina apresenta-se disposta nas paredes como feixes microfibrilares, assim como a celulose nas paredes de células vegetais, para formar uma parede de estrutura grossa e resistente. Outros polissacarídeos, como mananas e galactomananas ou mesmo a celulose, podem substituir ou complementar a quitina na parede celular de alguns fungos. A parede celular dos fungos possui normalmente 80 a 90% de polissacarídeos, com somente uma pequena quantidade de proteínas, lipídeos, polifosfatos e íons inorgânicos formando a matriz de cimentação da parede.



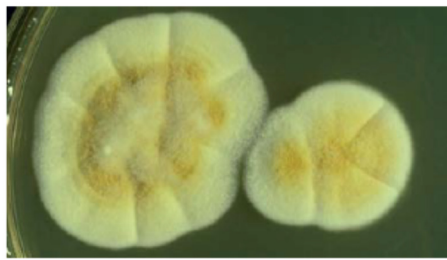
(a)



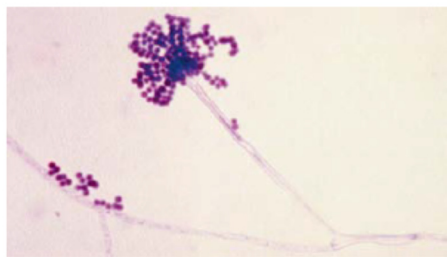
(b)

Figura 17.19 Estrutura fúngica e crescimento. (a) Fotomicrografia de um fungo típico. Estruturas esféricas nas extremidades das hifas aéreas são os esporos assexuados (conídios). (b) Diagrama do ciclo de vida de um bolor.

Os conídios podem ser dispersos pelo vento ou por animais e são de aproximadamente $2\ \mu\text{m}$ de diâmetro.



(a)



(b)

Figura 17.20 Fungos filamentosos (bolores). (a) Colônia de uma espécie de *Aspergillus* (ascomiceto) crescendo em placa de meio sólido. Observe as massas de células filamentosas (micélio) e os esporos assexuados que dão à colônia um aspecto pulverulento e emaranhado. (b) Conidióforo e conídios de *Aspergillus fumigatus* (Figura 17.19). O conidióforo tem comprimento aproximado de $300\ \mu\text{m}$ e os conídios têm largura aproximada de $3\ \mu\text{m}$.

Simbiose e patogênese

A maioria das plantas depende de certos fungos para facilitar sua captação de minerais a partir do solo. Os fungos formam associações simbióticas com as raízes de plantas, denominadas *micorrizas* (esse termo significa literalmente "raízes de fungos"). Os fungos de micorrizicos estabelecem contato físico íntimo com as raízes, auxiliando a planta na obtenção de fosfato e outros minerais, assim como de água a partir do solo. Em compensação, os fungos obtêm nutrientes, como açúcares, a partir da raiz da planta (↔ Figura 22.24). Há dois tipos de associações de micorriza. Um deles são as *ectomicorrizas*, formadas geralmente entre fungos basidiomicetos (Seção 17.14) e as raízes de plantas lenhosas, enquanto o segundo tipo consiste nas *endomycorrizas*, formadas entre fungos glomeromicetos (Seção 17.12) e diversas plantas não lenhosas. Alguns fungos também formam associações com cianobactérias ou algas verdes. Eles são os *líquens* que podem ser vistos crescendo pigmentados e incrustados na superfície de árvores e rochas. Exploraremos a biologia dos líquens e das micorrizas com mais detalhes nas Seções 22.1 e 22.5, respectivamente.

Os fungos podem invadir e causar doenças em plantas e animais. Os fungos fitopatogênicos podem causar danos a grandes plantações e são capazes de atacar plantas no mundo todo, em especial as culturas de frutas e grãos sofrem perdas anuais significativas devido à infecção fúngica. As doenças fúngicas humanas, chamadas de *micoses*, variam de diversas condições, desde doenças relativamente simples e de fácil cura, como o pé de atleta, a doenças mais sérias, sistêmicas e com risco de vida, como a histoplasmose. A Seção 32.2 descreve as principais doenças causadas pelos fungos.

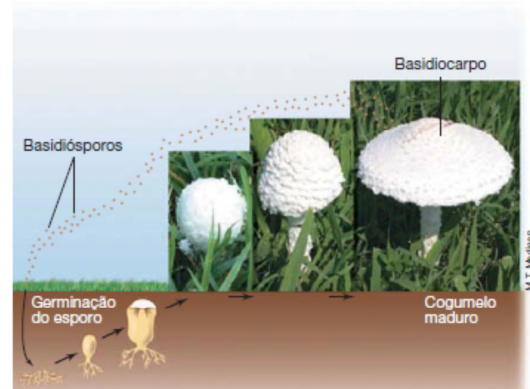


Figura 17.21 Ciclo de vida dos cogumelos. Os cogumelos desenvolvem-se geralmente no subsolo, emergindo na superfície de forma súbita (geralmente durante a noite), sendo desencadeados por um fluxo de umidade. Fotos dos estágios de formação de um cogumelo comum de grama (ver também Seção 17.14).

MINIQUESTIONÁRIO

- O que são conídios: Como um conídio difere de uma hifa? E de um micélio?
- O que é quitina e onde ela está presente nos fungos?
- Diferencie micorrizas e líquens.

17.10 Reprodução e filogenia dos fungos

Os fungos reproduzem-se *assexuadamente* de três formas: (1) pelo crescimento e pela disseminação de filamentos de hifas; (2) pela produção assexuada de esporos (conídio; Figuras 17.20 e 17.21); ou (3) pela simples divisão celular, como ocorre nas leveduras com brotamento (Figura 17.22). A maioria dos fungos também forma esporos sexuais, geralmente como parte de um ciclo de vida elaborado. Alguns fungos, como o já bem conhecido bolor *Penicillium* (fonte do antibiótico penicilina), por muito tempo se pensou que não possuíam um estágio sexuado e se reproduziam apenas por conídios. Mas atualmente já foi demonstrado que o *Penicillium* (e provavelmente todos os fungos desta classe taxonômica, os *Deuteromycetes*) possui um estágio sexuado em seus ciclos de vida.

Esporos sexuais dos fungos

Alguns fungos produzem esporos como resultado da reprodução sexuada. Os esporos desenvolvem-se pela fusão de gametas unicelulares ou de hifas especializadas, denominadas *gametângios*. Alternativamente, esporos sexuais podem ser originados pela fusão de duas células haploides, originando uma célula diploide, que então sofre meiose e mitose originando esporos haploides individuais. Dependendo do grupo, são produzidos diferentes tipos de esporos sexuais. Esporos produzidos no interior de um saco fechado (asco) são denominados *ascósporos*. Muitas leveduras produzem ascósporos, e abordaremos esta situação em relação à levedura comum de panificação, *Saccharomyces cerevisiae*, na Seção 17.13. Os esporos sexuais produzidos nas extremidades de uma estrutura claviforme (basídio) são denominados *basidiósporos* (Figura 17.21 e ver Figura 17.30c). Os *zigósporos*, produzidos por fungos zigomicetos,

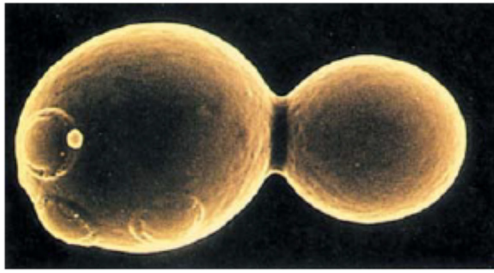


Figura 17.22 A levedura comum de padaria e de cerveja *Saccharomyces cerevisiae* (ascomiceto). Nesta micrografia eletrônica de varredura colorida, observe a divisão por brotamento e a cicatriz de brotamento prévio. A célula sozinha mede aproximadamente 6 μm de diâmetro.

como o bolor comum do pão, *Rhizopus* (Seção 17.12), são estruturas visíveis macroscopicamente e resultam da fusão de hifas e de troca genética. Eventualmente, o zigósporo amadurece e produz esporos assexuados, que se dispersam pelo ar e germinam, originando novos micélios fúngicos. Os fungos quitrídios produzem esporos sexuados móveis, chamados de zoósporos.

Os esporos sexuados de fungos são, em geral, resistentes à desidratação, ao aquecimento, ao congelamento e a alguns agentes químicos. No entanto, os esporos fúngicos sexuados são menos resistentes ao calor do que os endósporos bacterianos (↔ Seção 2.16). Tanto um esporo assexuado como um sexuado de um fungo é capaz de germinar e desenvolver-se, originando uma nova hifa e micélio.

A filogenia dos fungos

Os fungos compartilham com os animais um ancestral comum mais recente do que com qualquer outro grupo de organismos eucarióticos (Figura 17.3). Acredita-se que os fungos e os animais divergiram há aproximadamente 1,5 bilhão de anos. Provavelmente a linhagem fúngica mais antiga seja a dos quitridiomycetes, um grupo incomum de fungos com motilidade nas células com esporos flagelados (zoósporos, Seção 17.11). Dessa forma, a ausência de flagelos na maioria dos fungos indica que a motilidade é uma característica que foi perdida em épocas diferentes nas várias linhagens fúngicas.

Um quadro detalhado da filogenia fúngica é apresentado na árvore evolutiva da Figura 17.23. A filogenia apresentada nessa figura, baseada no sequenciamento comparativo do RNA ribossomal 18S (eles podem ser utilizados na determinação de relações relativamente próximas entre eucariotos, mas não as distantes, ver Seção 17.2), define várias classes fúngicas distintas: Chytridiomycetes, Zygomycetes, Glomeromycetes, Ascomycetes e Basidiomycetes. A Figura 17.23 também apoia o conceito de que os quitridiomycetes sejam filogeneticamente basais a todos os demais grupos fúngicos e que os grupos mais derivados de fungos sejam os basidiomycetes e os ascomycetes, que incluem os cogumelos (Figura 17.21 e ver Figura 17.30), e os ascomycetes, incluem leveduras como *Saccharomyces* (Figura 17.22) e os bolores como *Aspergillus* (Figura 17.20).

MINIQUESTIONÁRIO

- Por que o bolor *Penicillium* é economicamente importante?
- Qual a principal diferença entre ascósporos e conídios?
- Qual o principal grupo de macrorganismos com que os fungos estão mais estritamente relacionados?

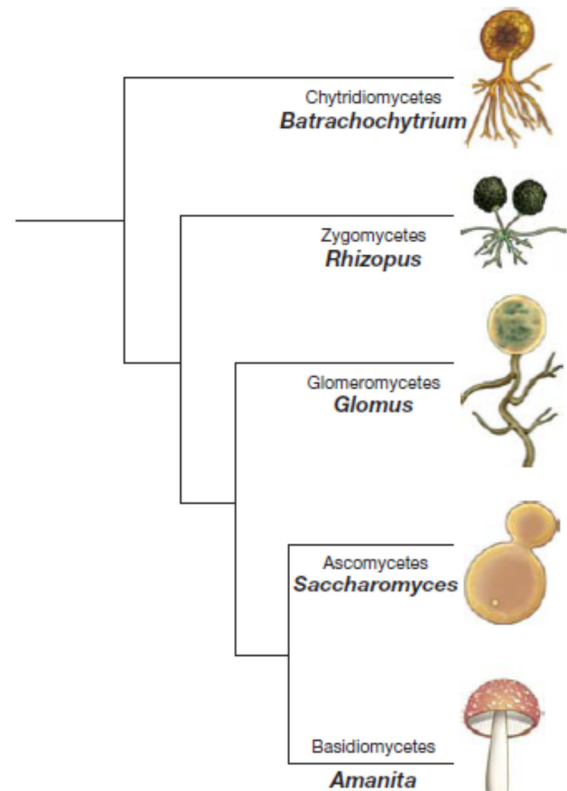


Figura 17.23 Filogenia dos fungos. Esta árvore filogenética geral, baseada na sequência dos genes RNAr 18S, retrata as relações entre os principais grupos de (filos) fungos. Um gênero típico é listado em cada grupo e é representado na árvore.

17.11 Chytridiomycetes

Principais gêneros: *Allomyces*, *Batrachytrium*

Os quitridiomycetes, ou *quitrídios*, são a linhagem fúngica de divergência mais antiga (Figura 17.23). Sua denominação refere-se à estrutura do corpo de frutificação, que contém os esporos sexuados (zoósporos). Estes esporos são incomuns entre os esporos fúngicos por serem flagelados e móveis, e são ideais para a dispersão desses organismos em ambientes aquáticos, principalmente água doce e solos úmidos, onde são comumente encontrados.

São conhecidas muitas espécies de quitrídios e algumas são constituídas por células únicas, enquanto outras formam colônias com hifas. Eles incluem formas de vida livre que degradam matéria orgânica, como *Allomyces*, e parasitas de animais, plantas e protistas. O quitrídio *Batrachytrium dendrobatidis* causa a quitridiomycose em sapos (Figura 17.24), uma condição em que o organismo infecta a epiderme do sapo, interferindo em sua capacidade de respirar pela pele. Os fungos quitrídios foram implicados na mortandade intensa de anfíbios ao redor do mundo, possivelmente em resposta ao aumento da temperatura ambiental associado ao aquecimento global que estimula a proliferação dos quitrídios e aumenta a suscetibilidade do animal, decorrente da perda do hábitat e poluição aquática.

Alguns quitrídios são anaeróbios obrigatórios, uma característica altamente incomum nas células eucarióticas, e habitam o rúmen de animais ruminantes. O rúmen é uma parte



Figura 17.24 Quitridiomicetos. Células do quitrídio *Batrachochytrium dendrobatidis* coradas de cor-de-rosa, crescendo na superfície da epiderme de um sapo.

do sistema digestório ruminante onde a celulose é quebrada em polissacarídeos relacionados (↔ Seção 22.7). O quitrídio *Neocallimastix*, por exemplo, é um habitante do rúmen e converte energia da fermentação de açúcares em ácidos, álcool e H_2 . As células de *Neocallimastix* não possuem mitocôndrias, e em vez disso possuem hidrogenossomas que auxiliam no seu estilo de vida fermentativo, degradando piruvato em acetato, CO_2 e H_2 (↔ Figura 2.64).

Aspectos não solucionados da filogenia de quitrídios sugerem que esse grupo não é monofilético. Alguns organismos atualmente classificados como quitrídios podem, na realidade, exibir relação mais próxima com espécies de outros grupos fúngicos, como os zigomicetos. Assim como ocorre com os protistas, grande parte da evolução dos fungos ainda deve ser elucidada.

MINIQUESTIONÁRIO

- Qual grupo de animais pode ser afetado pelos quitrídios?
- Qual é a característica dos quitrídios que os distingue dos demais fungos?
- O que é fisiologicamente incomum no quitrídio *Neocallimastix*?

17.12 Zygomycetes e Glomeromycetes

Gêneros principais: *Rhizopus*, *Encephalitozoon*, *Glomus*

Consideramos aqui dois grupos de fungos, os Zygomycetes, conhecidos principalmente por seu papel na deterioração de alimentos, e os Glomeromycetes, fungos importantes em certas associações micorrízicas. Os zigomicetos são comumente encontrados no solo e em material vegetal em decomposição. Todos estes fungos são cenocíticos (multinucleados), e a característica unificadora é a formação de esporos sexuais chamados de *zigósporos* (Seção 17.10).

Rhizopus, o bolor comum do pão

O bolor preto do pão, *Rhizopus* (Figura 17.25a) é um zigomiceto comum. Esse organismo realiza um ciclo de vida complexo que inclui tanto a reprodução assexuada quanto a sexuada. Na fase assexuada, os micélios formam esporângios, no interior dos quais os esporos haploides são produzidos. Quando liberados, esporos geneticamente idênticos são dispersos e germinam, originando micélios de crescimento vegetativo. Na fase sexuada, gametângios miceliais de diferentes compatibilidades (análogos a macho e fêmea, ver Seção 17.13) se fundem para

produzir uma célula com dois núcleos chamada de *zigosporângio*, que pode permanecer dormente e resistir a dessecação ou a outras condições desfavoráveis. Quando as condições são favoráveis, os diferentes núcleos haploides se fundem para formar um núcleo diploide, seguido por meiose que produz os esporos haploides. Assim como na fase assexuada, a liberação dos esporos, neste caso esporos geneticamente diferentes, dispersa o organismo, permitindo o crescimento vegetativo de hifas.

Microsporídios e Glomeromycetes

Os microsporídios são pequenos (2 a 5 μm) e parasitas unicelulares de animais e protistas. Baseado no sequenciamento do gene do RNA ribossomal 18S e na ausência de mitocôndrias, acreditava-se que os microsporídios formavam uma linhagem de *Eukarya* de ramificação precoce. Contudo, a composição dos genes e o sequenciamento de proteínas têm mostrado que os microsporídios estão mais proximamente relacionados com os zigomicetos (Figura 17.3).

Os microsporídios adaptaram-se à vida parasita pela eliminação ou perda de vários aspectos essenciais da biologia eucariótica; eles são ainda mais simples estruturalmente que outros eucariotos desprovidos de mitocôndria. O microsporídeo *Encephalitozoon* (Figura 17.25b), por exemplo, é desprovido de mitocôndrias, hidrogenossomas e do aparelho de Golgi (↔ Figura 2.60). Além disso, o organismo possui um genoma muito pequeno com somente 2,9 pares de megabases e contém aproximadamente 2.000 genes somente (i.e., 1,5 par de megabases e 2.600 genes menores que o da bactéria *Escherichia coli*). O genoma de *Encephalitozoon* é desprovido de genes de vias metabólicas principais, como do ciclo do ácido cítrico, indicando que esse patógeno deve ser altamente dependente de seu hospedeiro até mesmo para os processos metabólicos mais básicos. O *Encephalitozoon* é causador de doenças debilitantes de intestino, pulmão, olhos, músculos e alguns outros órgãos internos, mas é incomum entre adultos saudáveis com o sistema imune normal. Contudo, as doenças microsporídias têm crescido em frequência em indivíduos com o sistema imune comprometido, tais como aqueles com Aids ou que utilizam medicamentos imunossupressores por um longo período de tempo.

Os glomeromicetos correspondem a um grupo relativamente pequeno e único de fungos simbióticos obrigatórios em que todas as espécies formam associações com plantas e são denominados *endomicorrizas* (Seção 17.9 e ↔ Seção 22.5). Aproximadamente 80% das espécies de plantas da Terra

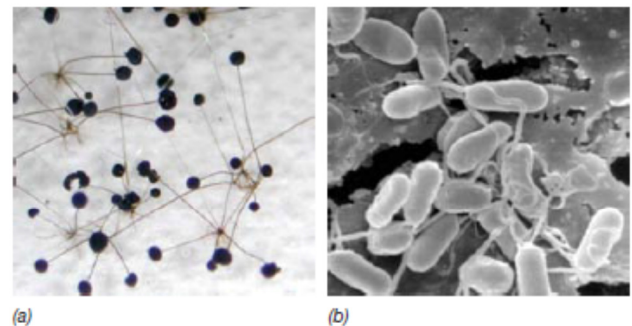


Figura 17.25 Zigomicetos e microsporídios. (a) Micélio corado do bolor *Rhizopus* mostrando o esporângio esférico com os esporos assexuais. (b) Micrografia eletrônica de transmissão de células de *Encephalitozoon intestinalis*.

formam associações em que as hifas de fungos penetram nas células das plantas e auxiliam na aquisição, pela planta, de minerais a partir do solo e em troca recebem carbono fixado da planta. Acredita-se que os glomeromicetos, na forma de simbioses de plantas, desempenham importante papel na capacidade de plantas vasculares primitivas colonizarem o solo. Pelo que se sabe, esses organismos têm apenas reprodução assexuada e a maioria apresenta morfologia cenocítica. Esporos de *Glomus* (Figura 17.23), o principal gênero de endomicorizas, são coletados de raízes de plantas cultivadas e usados como inóculo na agricultura para assegurar uma associação simbiótica vigorosa.

MINIQUESTIONÁRIO

- Contraste o hábitat dos zigomicetos e dos glomeromicetos.
- O que é incomum no genoma dos microsporídios?
- Como o fungo *Glomus* auxilia na aquisição de nutrientes pelas plantas?

17.13 Ascomycetes

Gêneros principais: *Saccharomyces*, *Candida*, *Aspergillus*

Os Ascomycetes constituem um grupo grande e altamente diverso de fungos, que variam desde espécies unicelulares, como a levedura de padaria *Saccharomyces* (Figura 17.26 e Figura 17.22), até as espécies que crescem na forma de filamentos, como o bolor comum *Aspergillus* (Figura 17.20). O grupo ascomiceto, do qual são encontrados representantes em ambientes aquáticos e terrestres, recebe essa denominação em virtude da produção de ascas, células onde dois núcleos haploides, provenientes de diferentes tipos de linhagens sexuais, unem-se para formar o núcleo diploide que eventualmente sofre meiose originando os ascósporos haploides. Em adição aos ascósporos, os ascomicetos reproduzem-se assexuadamente pela produção de conídios que se formam por mitose nas extremidades de hifas especializadas, denominadas *conidióforos* (Figura 17.20). Ambas as leveduras, saprofíticas ou patogênicas, como a *Candida albicans*, são comuns na natureza. Aqui enfocamos na levedura *Saccharomyces* como um modelo de ascomiceto.

Saccharomyces cerevisiae

As células de *Saccharomyces* e outros ascomicetos unicelulares são normalmente esféricas, ovais ou cilíndricas, e a divisão celular ocorre geralmente por brotamento. No processo de brotamento, uma nova célula é formada como uma pequena protuberância da célula antiga; o broto gradualmente

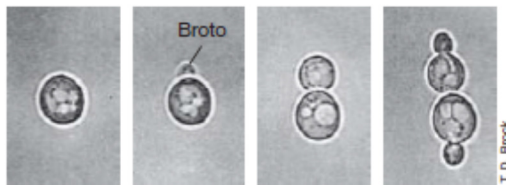


Figura 17.26 Crescimento por brotamento em *Saccharomyces cerevisiae*. Micrografia de contraste de fase de uma série em diferentes tempos, mostrando o processo de divisão do broto começando de uma célula única. Observe o núcleo acentuado. Uma célula sozinha de *S. cerevisiae* tem aproximadamente 6 μm de diâmetro.

aumenta de tamanho e, então, separa-se da célula parental (Figuras 17.22 e 17.26).

As células leveduriformes são geralmente maiores do que as células bacterianas e podem ser distinguidas das bactérias microscopicamente devido seu tamanho maior e pela presença óbvia de estruturas celulares internas, como o núcleo e vacúolos citoplasmáticos (Figura 17.26). As leveduras crescem em habitats ricos em açúcar, como em frutas, flores e cascas de árvores. As leveduras são normalmente aeróbias facultativas, crescendo aerobiamente, bem como por fermentação. Diversas leveduras vivem simbioticamente com animais e seres humanos (↔ Seção 32.2). As leveduras comerciais mais importantes são as leveduras de panificação e da cerveja, que são espécies de *Saccharomyces*. A levedura *S. cerevisiae* tem sido estudada como um modelo eucarioto por muitos anos e foi o primeiro eucarioto a ter o seu genoma completamente sequenciado (↔ Seção 6.6).

Linhagens sexuais e reprodução sexuada em *Saccharomyces*

Saccharomyces podem se reproduzir por via sexuada, em que duas células se fundem. No interior da célula fundida, denominada *zigoto*, ocorre meiose e eventualmente são formados ascósporos. O ciclo de vida do *S. cerevisiae* é descrito na Figura 17.27. As células de *S. cerevisiae* podem ser encontradas na forma vegetativa em ambos os estágios haploides e diploides. *S. cerevisiae* forma dois diferentes tipos de células haploides chamadas de *linhagens sexuais*. Estes são designados como α (alfa) e *a* (codificadas pelos genes α e *a*), eles são análogos aos gametas masculinos e femininos. Os genes α e *a* regulam a produção de hormônios peptídicos fator α ou fator *a*, que são excretados pela levedura durante o cruzamento. Esses hormônios ligam-se às células do tipo de linhagem sexual oposta, promovendo modificações em sua superfície celular, de forma a permitir a fusão; uma vez ocorrido o acasalamento, os núcleos fundem-se, originando um zigoto diploide (Figura 17.28). O zigoto cresce vegetativamente por brotamento, mas em condições de privação nutricional ele sofrerá meiose, originando novamente os ascósporos (Figura 17.27).

Linhagens haploides de *S. cerevisiae* são predispostas geneticamente a ser *a* ou α , mas, no entanto, são capazes de alternar sua linhagem sexual. Esta alternância ocorre quando o gene de cruzamento ativo é substituído por um entre dois genes "silenciados", como mostra a Figura 17.29. Há uma única região em um dos cromossomos de *S. cerevisiae*, denominada locus *MAT* (do inglês, *mating type*), onde apenas um gene *a* ou α pode ser inserido. Nesse locus, o promotor *MAT* controla a transcrição de qualquer gene que esteja presente. Quando um gene *a* encontra-se nesse locus, a célula será do tipo de linhagem sexual *a*, por outro lado, se for um gene α , a célula será do tipo linhagem sexual α . Em outras regiões do genoma da levedura, existem cópias dos genes *a* e α que não são expressos, e eles são fonte para o gene inserido. Quando ocorre a alternância (Figura 17.29), o gene apropriado, *a* ou α , é copiado a partir de seu sítio silencioso, e inserido no locus *MAT*, substituindo o gene presente. O gene do tipo de linhagem sexual antigo é removido e descartado, e o novo gene é inserido. Qualquer gene que seja inserido no locus *MAT* regulará o tipo de linhagem sexual da levedura. Isto é possível para células de uma cultura

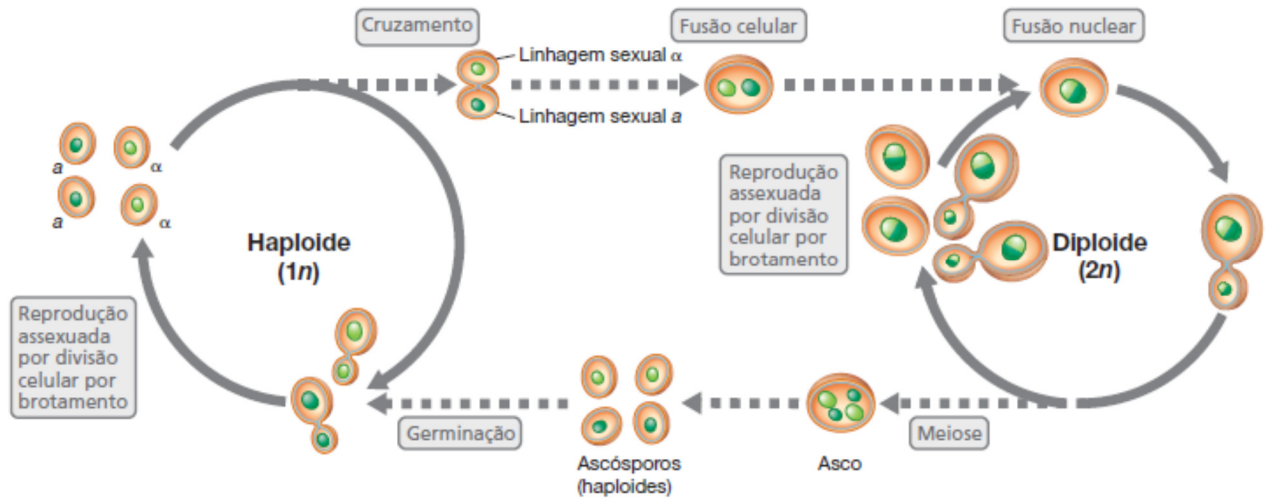


Figura 17.27 Ciclo de vida de uma levedura ascomicética típica, *Saccharomyces cerevisiae*. As células podem crescer vegetativamente por

longos períodos como células haploides ou diploides antes dos eventos do ciclo de vida (linhas tracejadas), gerando alternância na forma genética.

pura de *S. cerevisiae* derivada de uma única célula de linhagem sexual, seguida de uma alternância de linhagem sexual em uma ou mais células na cultura.

17.14 Cogumelos e outros Basidiomycetes

Gêneros principais: *Agaricus*, *Amanita*

Os Basidiomycetes constituem um grande grupo de fungos, com mais de 30.000 espécies descritas. Muitos correspondem aos comumente reconhecidos cogumelos e cogumelos venenosos, dos quais alguns são comestíveis, como o cogumelo *Agaricus* produzido comercialmente. Outros, como o cogumelo *Amanita* (Figura 17.30a), são altamente venenosos. Outros basidiomicetos incluem *puffballs*,* *smuts*,** ferrugens e um importante patógeno fúngico humano, *Cryptococcus* (↔ Seção 32.2). O que define a característica dos Basidiomycetes é o basídio, uma estrutura na qual os basidiósporos são formados por meiose. O basídio, conhecido como “pequeno pedestal” (Figura 17.30c), dá o nome a esse grupo.

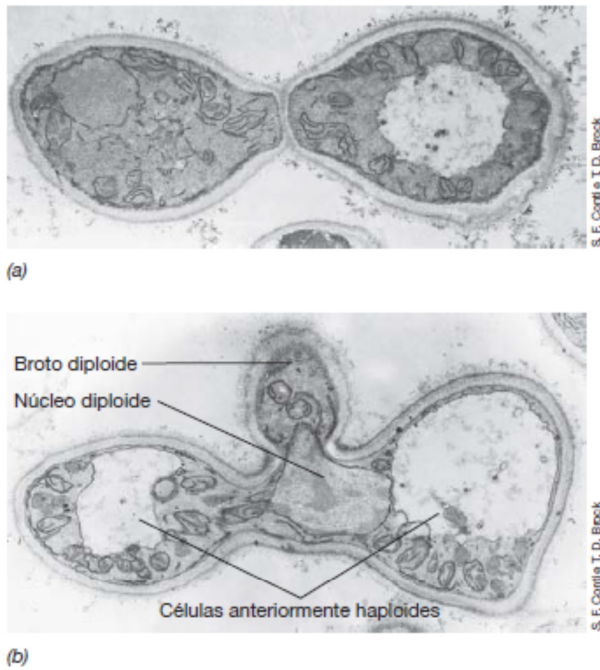


Figura 17.28 Micrografia eletrônica do cruzamento da levedura ascomicética *Hansenula wingei*. (a) Duas células se fundiram a partir do ponto de contato. (b) Estágio tardio do cruzamento. Os núcleos das duas células fundiram-se, sendo originado um broto diploide, situado perpendicularmente às células em cruzamento. Este broto torna-se o progenitor de uma linhagem de células diploides. Uma célula de *Hansenula* tem aproximadamente 10 μm de diâmetro.

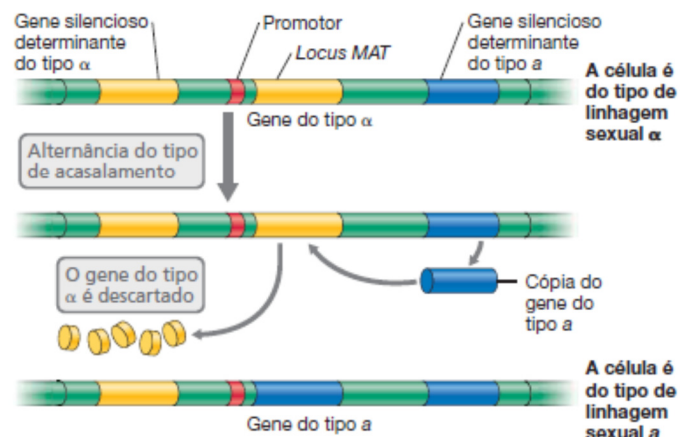


Figura 17.29 O mecanismo de cassete que alterna uma levedura ascomicética da linhagem sexual α para a. O cassete inserido no locus *MAT* determina a linhagem sexual. O processo apresentado é reversível, de forma que a linhagem a também pode reverter à linhagem α.

MINIQUESTIONÁRIO

- Os ascósporos são células haploides ou diploides?
- Explique como uma única célula haploide de *Saccharomyces* pode eventualmente formar uma célula diploide.

* *Puffballs*: tipo de fungo cujo aspecto lembra uma bola inflada.
 ** *Smuts*: fungos causadores dos carvões.

Durante a maior parte de sua existência, um cogumelo desenvolve-se como um simples micélio haploide, crescendo vegetativamente no solo, em restos de folhas ou em troncos em decomposição. A fase reprodutiva sexuada dos basidiomicetos origina o conhecido cogumelo (Figuras 17.21 e 17.30). Nesse processo, os micélios de linhagens sexuais diferentes fundem-se, e o crescimento mais rápido do micélio dicariótico (dois núcleos por célula) formado por essa fusão sobrepõe-se aos micélios parentais haploides. Em seguida, quando as condições ambientais são favoráveis, geralmente após períodos de clima úmido e frio, o micélio dicariótico desenvolve-se em um corpo de frutificação.

O corpo de frutificação do cogumelo, denominado *basidiocarpo*, começa como um micélio que se diferencia em uma pequena estrutura com forma de botão subterrâneo e esta se expande até formar um basidiocarpo adulto que pode ser visto acima do solo, o cogumelo (Figuras 17.21 e 17.30). Os basídios dicarióticos são formados na face inferior do basidiocarpo, em regiões achatadas denominadas *lamelas*, que se encontram ligadas ao píleo do cogumelo (Figura 17.30b, c). Os basídios realizam então uma fusão dos dois núcleos, formando basídios com núcleos diploides. Os dois ciclos de divisão meiótica originam quatro núcleos haploides nos basídios e cada núcleo torna-se um basidiósporo. Os basidiósporos geneticamente distintos podem, então, ser dispersos pelo vento a novos habitats, iniciando-se novamente o ciclo, germinando em condições favoráveis e desenvolvendo-se como micélios haploides (Figura 17.21).

MINIQUESTIONÁRIO

- Quais basidiomicetos são comestíveis?
- Os basidiósporos são haploides ou diploides?

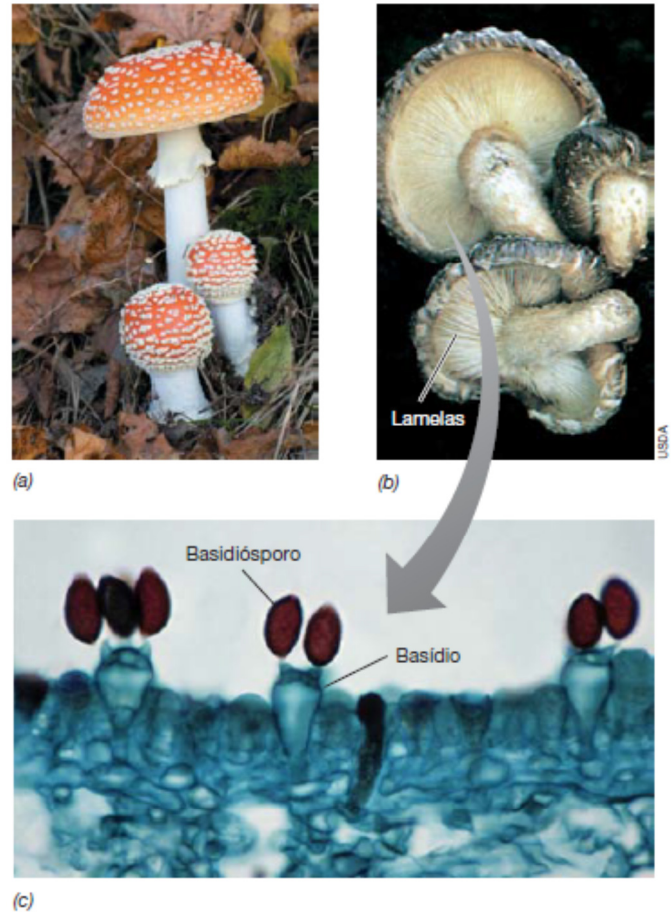


Figura 17.30 Cogumelos. (a) *Amanita*, um cogumelo altamente venenoso. (b) Lamelas na parte de baixo do corpo de frutificação do cogumelo contendo basídios com esporos. (c) Micrografia óptica dos basídios e basidiósporos do cogumelo *Coprinus*.