

9. Zigo- y glomeromicetos

La morfología de los miembros de *Zygomycota* es diversa en cuanto a la reproducción y dispersión. Las esporas asexuales son unicelulares e incluyen esporangiosporas mitospóricas y conidios. La mayoría de las especies se reproducen por esporangiosporas, derivadas de la división del citoplasma esporangial, que son dispersadas por el viento o los animales después de la ruptura de la pared del esporangio. Las esporas asexuales de *Entomophthorales* tienen diferente ontogenia y se las considera conidios pues se producen en el extremo de una hifa diferenciada y carece de una pared esporangial; en general son descargadas con fuerza y algunas pueden germinar dando una espora secundaria.

Las meiosporas, llamadas zigosporas, son producidas con o sin la conjugación de hifas compatibles, tienen por lo común una pared gruesa y un aspecto globoso, pero en *Harpellales* se muestran bicónicos

Los zigomicetos carecen de estructuras fructíferas complejas y los más representativos tienen hifas aseptadas

durante todo o parte de su ciclo de vida. La mayoría de las especies son saprobias, pero algunas son patógenas facultativas de plantas, animales u otros hongos.

Muchos se encuentran en suelo, vegetales en descomposición y estiércol (*Mucorales*, *Mortierellales*, *Kickxellales*). Los *Zoopagales* y *Entomophthorales* son parásitos de insectos, rotíferos o amebas. Algunos *Zoopagales*, *Dimargaritales* y *Mucorales* pueden parasitar a otros hongos. Los *Endogonales* son saprofitos o ectomicorrízicos. *Harpellales* y *Asellariales* son endosimbiontes obligados de artrópodos (1).

Los miembros de *Glomeromycota* no presentan evidencia de reproducción sexual y son simbioses obligados que forman endomicorizas arbusculares, con un extenso micelio extrarradical de hifas aseptadas. Dentro de las células de la raíz originan unas estructuras ramificadas o enrolladas y a veces vesículas de almacenamiento. Las esporas son grandes, con paredes en capas y conteniendo varios cientos de núcleos; se hallan aisladas, en racimos o agregadas en esporocarpos (2). Están asociados con alrededor del 80% de los vegetales terrestres (3). Sólo se obtuvieron *in vitro* sobre cultivos del tejido radical de las plantas hospedantes (4).

Cuadro 9-1. Órdenes de *Zygomycota* (2, 3)

- ❖ *Zygomycota*: polifilético; zigosporas
 - *Mucoromycotina*: hifas aseptadas, saprobios o parásitos
 - *Mucorales*: esporangiosporas, esporangiolos monosporados o conidios
 - *Endogonales*: ectomicorrízicos
 - *Mortierellales*: esporangios sin columela; heterogametangios
 - *Entomophthoromycotina*: parásitos de artrópodos o saprobios
 - *Entomophthorales*: descargan los conidios con violencia
 - *Zoopagomycotina*: parásitos de protozoos, nemátodos u hongos
 - *Zoopagales*: talo simple, ramificado o no; artrosporas o conidios
 - *Kickxellomycotina*: saprobios, micoparásitos o simbioses obligados
 - *Dimargaritales*: merosporangio bispórico
 - *Kickxellales*: hifas septadas o no; esporocladio con esporangiolos unisporados
 - *Harpellales*: talo simple o ramificado, septado; trichosporas
 - *Asellariales*: talo ramificado, artrosporas; reproducción sexual desconocida

Cuadro 9.2. Órdenes de *Glomeromycota* (2, 3)

- ❖ *Glomeromycota*: endomicorrízicos; hifas aseptadas, sin evidencia de reproducción sexual
 - *Archaeosporales*: algunos simbioses con cianobacterias
 - *Diversisporales*: esporas sobre célula esporógena bulbosa o un sáculo esporífero
 - *Glomerales*: esporas aisladas o en esporocarpo complejo
 - *Paraglomerales*: esporas hialinas, pequeñas

Zygomycota

Mucorales

Reproducción asexual por esporangiolos con una o pocas esporas o esporangios multispорados (descargados violentamente en *Pilobolus*). Saprobios en suelo o estiércol, algunos micoparásitos y unos pocos parásitos facultativos de plantas y animales (3).

Mucoraceae

Esporangios con columela, no presenta esporangiolos, algunos miembros forman estolones y rizoides. Zigosporas lisas a verrucosas, desnudas o rodeadas de apéndices, suspensores en forma de lengua opuestos o paralelos (5). La mayoría esporulan fácilmente en los cultivos. En las especies heterotálicas cuando se siembran enfrentadas, a la luz diurna, las cepas de polaridad opuesta (+) y (-) aparecen las zigosporas a lo largo de la línea donde se encuentran los micelios (6).

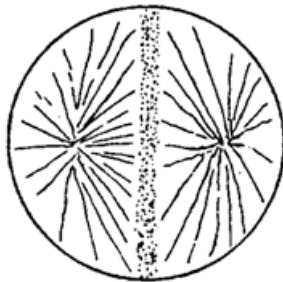


Figura 9-1. Cultivo bajo luz en caja de Petri donde las zigosporas se forman a lo largo de la línea de reunión de los dos micelios en una especie heterotálica.

Mucor (fig. 9-2 a 9-6)

Las colonias son algodonosas y llegan a abarcar toda la caja. Los esporangios son globosos y nacen de esporangióforos ramificados o no, la columela es grande y las esporas lisas o espinosas, pero nunca estriadas. La mayoría de las especies son heterotálicas (7). En general son mesófilos, crecen entre 10 y 40°C, con un óptimo entre 20 y 35°C, y una a_w mínima de 0,93 - 0,90; pero algunos son termófilos, tal el caso de *M. miehei* y *M. pusillus* que crecen entre 20 y 60°C (estas especies suelen ser ubicadas en el género *Rhizomucor*). Cuando *M. rouxii* y algunos otros, crecen en condiciones de semianaerobiosis presentan un cambio

del estado filamentoso a levaduriforme (dimorfismo) (8).

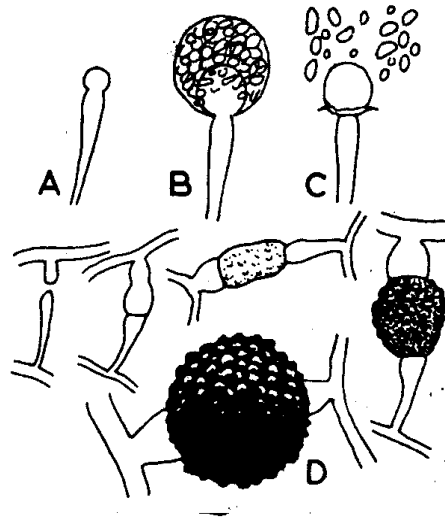


Figura 9-2. *Mucor hiemalis*. A, esporangióforo en desarrollo; B, esporangio maduro; C, columela y esporas; D, formación de la zigospora (6).

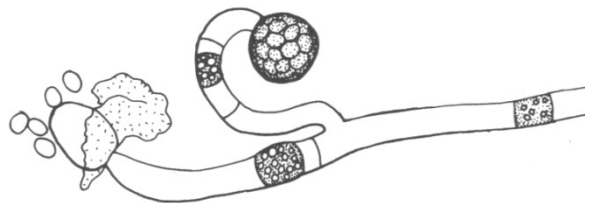


Figura 9-3. *Mucor racemosus*. Clamidosporas en las hifas (7).

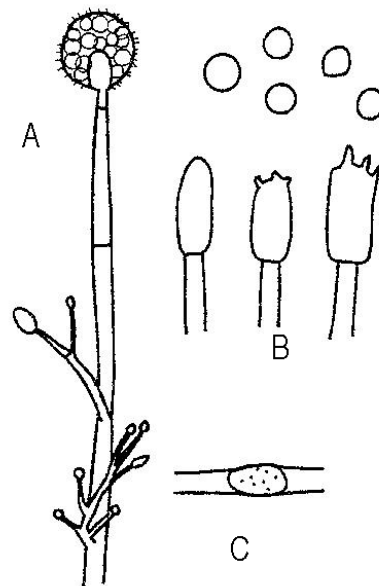


Figura 9-4. *Mucor plumbeus*. A, esporangióforos y esporangio; B, esporangiosporas y columela; C, clamidospora (9)

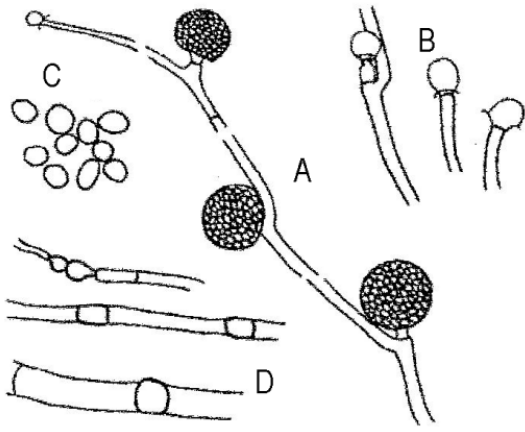


Figura 9-5. *Mucor circinelloides*. A, esporangióforo y esporangios; B, columelas; C, esporangiosporas; D, clamidosporas (8)

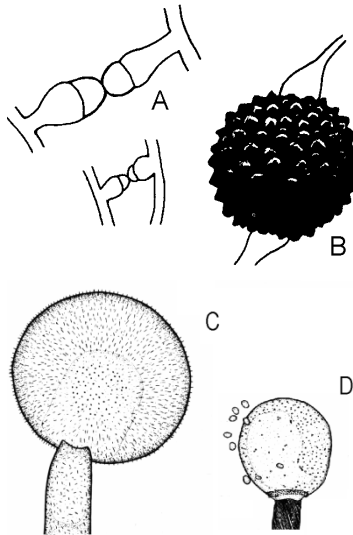


Figura 9-6. *Mucor mucedo*. A, desarrollo de una zigospora; B, zigospora madura; C, esporangio inmaduro; D, esporangio roto (6, 7).

Absidia (fig. 9-7 y 9-8)

Los esporangióforos tienen una dilatación subesporangial llamada apófisis. Forman hifas similares a estolones que presentan rizoides lejos de la base de los estípites, a diferencia de *Rhizopus* (8). Una vez liberadas las esporangiosporas, la columela suele colapsar. Las zigosporas están rodeadas por apéndices no ramificados que surgen de los suspensores. La mayoría de las especies son heterotálicas pero algunas, como *A. spinosa*, son homotálicas (7).

A. corymbifera crece a 14 - 50°C y a_w mínima 0,88 (8).

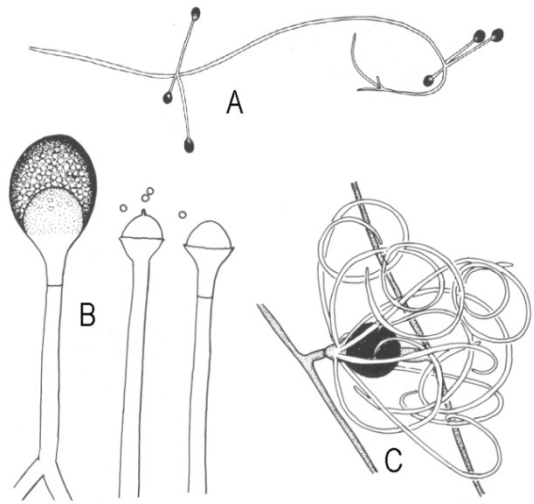


Figura 9-7. *Absidia glauca*. A, hifa; B, esporangios; C, zigospora madura con apéndices (7).

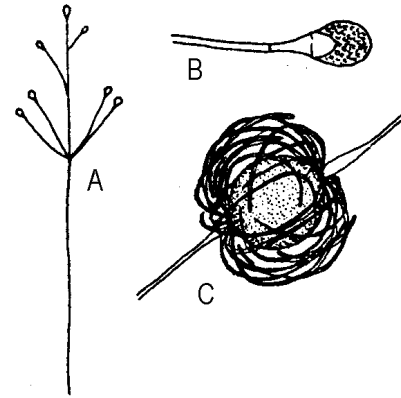


Figura 9-8. *Absidia spinosa*. A, esporangióforo; B, esporangio; C, zigospora con apéndices (6).

Rhizopus (fig. 9-9 y 9-10)

El micelio es algodonoso, los esporangióforos surgen en grupos de 3 a 5 de un racimo de rizoides. Luego de liberarse las esporangiosporas grandes y estriadas, las columelas esféricas colapsan adoptando forma de sombrilla. En general crecen a 5 - 37°C y a_w mínima 0,88. Al igual que algunos otros mucorales puede desarrollar en condiciones anaeróbicas (8). *R. sexualis* es homotálico, pero la mayoría son heterotálicos (7).

Syzygites (fig. 9-11)

Los esporangióforos son dicotómicos y fototrópicos, con esporangios de paredes delgadas. Requiere un alto grado de humedad para la formación de las zigosporas (7).

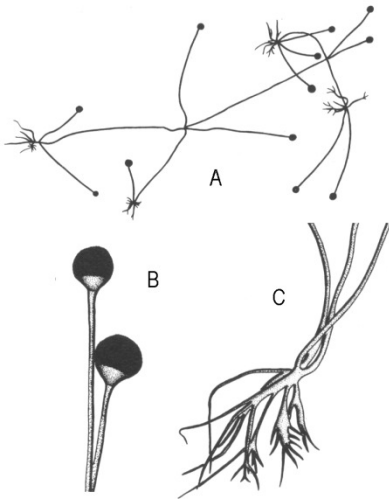


Figura 9-9. *Rhizopus stolonifer* A, estolones; B, esporangios; C, rizoides (7)

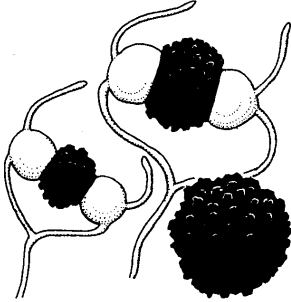


Figura 9-10. *Rhizopus sexualis*, etapas en el desarrollo de la zigospora (6).

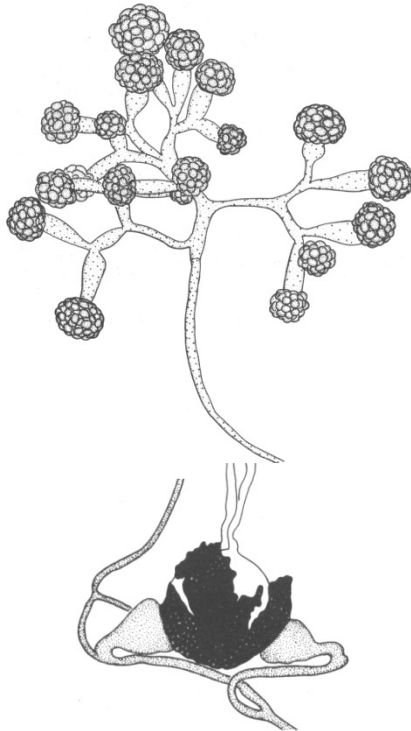


Figura 9-11. *Syzygites megalocarpus* A, esporangióforo ramificado; B, zigospora germinando (7)

Zygorynchus (fig. 9-12)

Son homotáticos. Las zigosporas son verrucosas y se originan por la fusión de heterogametangios. Los esporangióforos están comúnmente ramificados. La mayoría de las especies son mesófilas, pero *Z. psychrophilus* forma zigosporas a 5°C.

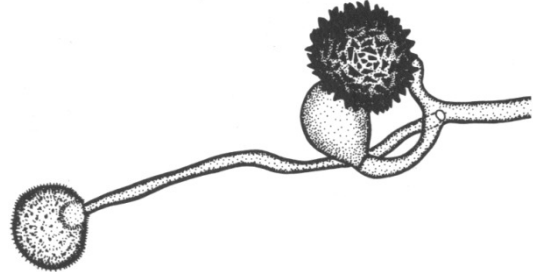


Figura 9-12. *Zygorynchus möelleri*. Esporangio y zigospora (7)

Chaetocladiaceae (fig. 9-13)

Chaetocladium es micoparásito facultativo. Los esporangióforos tienen ramas con extremos aguzados estériles y vesículas sobre las que se forman los esporangiolos monospóricos pedicelados. Las zigosporas tienen pared rugosa (5).

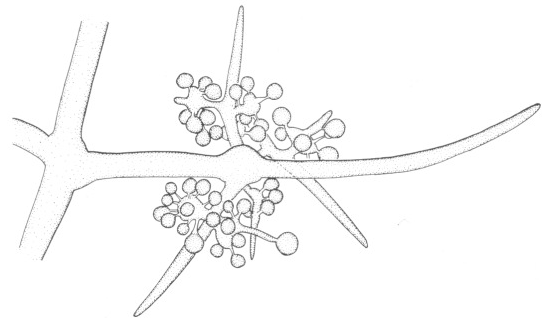


Figura 9-13. *Chaetocladium brefeldii*. Esporangióforo y esporangiolos (7).

Choanephoraceae (fig. 9-14)

Los esporangiolos (uni o multispóradados) y esporangios de *Choanephora* se forman sobre esporangióforos distintos y separados. Las esporas son oscuras. Las zigosporas son estriadas y nacen de suspensores superpuestos o con forma de lengua (5).

Syncephalastraceae (fig. 9-15)

Syncephalastrum forma esporangios cilíndricos con una fila de esporas (merosporangios) agrupados sobre una vesícula en el extremo del espo-

rangióforo. Es heterotático (3). Crece a 17-40°C y a_w mínima 0,84 (8).

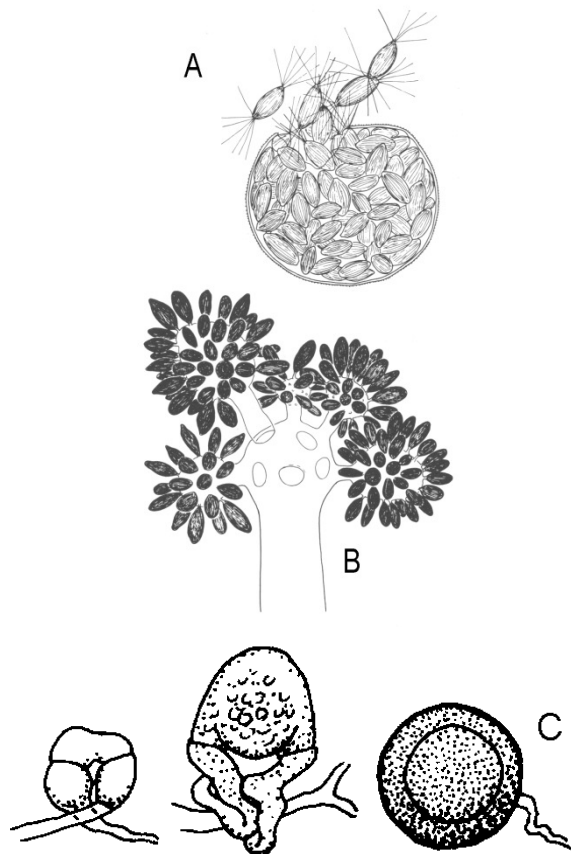


Figura 9-14. *Choanephora cucurbitarum* A, esporangio liberando esporangiosporas; B, esporangiolos; C, formación de la zigospora (6, 7)

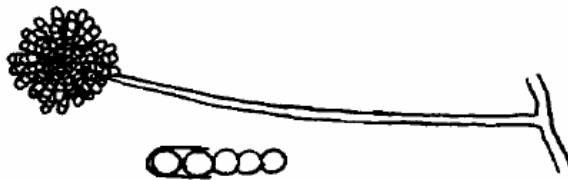


Figura 9-15. *Syncephalastrum racemosum*. A, esporangiífero con merosporangios; B, esporangiosporas (7).

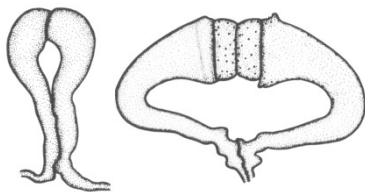


Figura 9-16. *Phycomyces blakesleeanus* Zigospora en formación (7)

Phycomycetaceae (fig. 9-16)

Phycomyces tiene esporangiíferos que suelen alcanzar una altura de unos veinte centímetros (ver fototropismo). Es heterotático y de los suspensores

surgen unos apéndice rígidos y ramificados dicotómicamente que protegen a la zigospora. Crece bien a 25°C pero produce zigosporas a 15°C y en la obscuridad. Se observa con frecuencia en estiércol (12).

Pilobolaceae (fig. 9-17)

Pilobolus tiene esporangiíferos fototrópicos que surgen de un trofocisto dilatado. Los esporangios son oscuros, con una vesícula subesporangial y cuando maduran son expulsados con gran fuerza hacia la luz. Comúnmente se lo puede obtener incubando estiércol fresco (12).

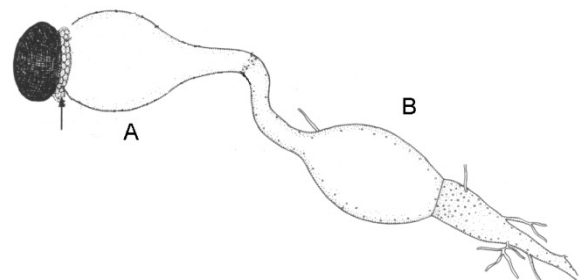


Figura 9-17. *Pilobolus* sp. A, esporangio con vesícula llena de líquido, la flecha indica la zona de ruptura. B, trofocisto (7)

Cunninghamellaceae (fig. 9-18)

Cunninghamella produce esporangiíferos cenocíticos que terminan en vesículas cubiertas de esporangiolos con pedicelo, monosporados (conidios). Es heterotático. Las zigosporas son oscuras y ornamentadas (12).

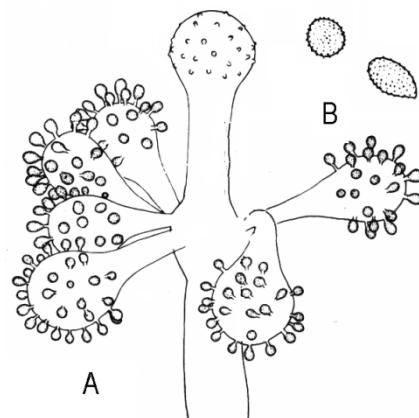


Figura 9-18. *Cunninghamella echinulata* A, conidióforo. B, conidios maduros (7)

Thamniaceae (fig. 9-19)

Thamnidium produce esporangios con un esporangiífero ramificado en la base, donde lleva numerosos esporangiolos

uni o multispórados. Las zigosporas tienen paredes rugosas. Es común en estiércol (12).

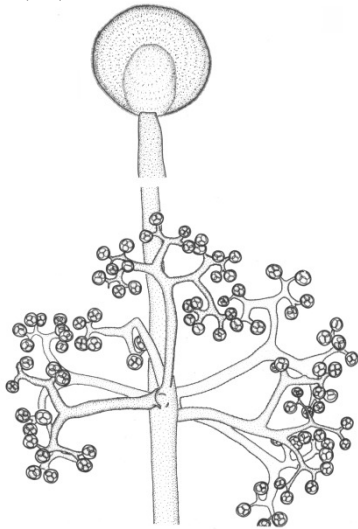


Figura 9-19. *Thamnidium elegans*. Esporangióforo con esporangio terminal inmaduro y esporangios (7)

Mortierellales (fig. 9-20)

Mortierella produce esporangios uni o multispórados y esporangióforos sin columela. Los zigosporos son lisos o rugosos, con suspensores heterógamos superpuestos. Suele presentar clamidosporas. Algunas especies son psicrofilas. Saprobios, se encuentran en suelo y estiércol (12). Se utiliza en la producción de ácido araquidónico (3).

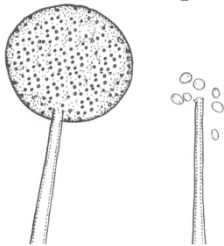


Figura 9-20. *Mortierella* sp. Esporangios, uno que ha estallado muestra la ausencia de columela (7)

Endogonales

Endogone forma esporocarpos que contienen sólo zigosporas, no se conocen esporangios. Es saprobio o está asociado en ectomicorrizas (12).

Zoopagales (fig. 9-21 y 9-22)

Parásitos de pequeños animales u otros hongos. Los haustorios de *Piptocephalis* y *Syncephalis* invaden las hifas de *Mucorales*. Forman merosporangios

multispórados y zigosporas ornamentadas (12).

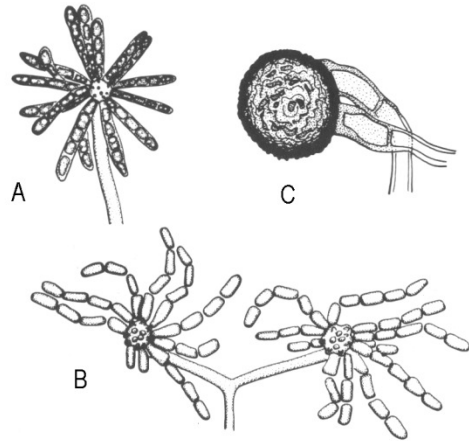


Figura 9-21. *Piptocephalis* sp. homotálico. A, esporangio. B, ruptura de los merosporangios que liberan las esporangiosporas. C, zigosporas (12).

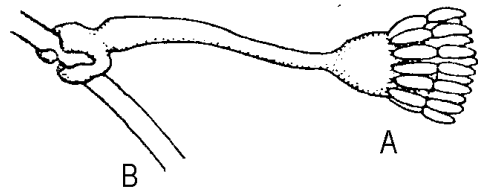


Figura 9-22. *Syncephalis nana* A, esporangio con merosporangios, adherido a una hifa (B) del hospedante (6).

Entomophthorales (fig 9-23 y 9-24)

Muchos de los géneros de este orden son parásitos de insectos. Una especie común es *Entomophthora muscae* que ataca a las moscas domésticas. Las hifas que crecen desde el cuerpo forman numerosos conidióforos que expulsan sus esporas al aire (12).

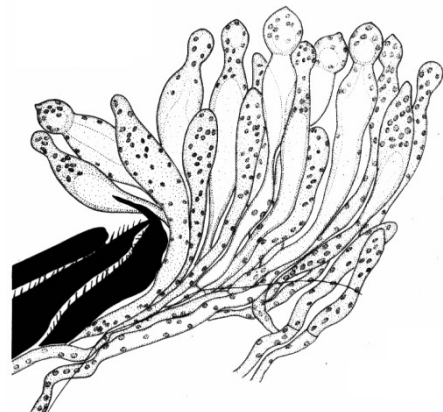


Figura 9-23. *Entomophthora muscae*. Conidióforos y conidios en formación (7)

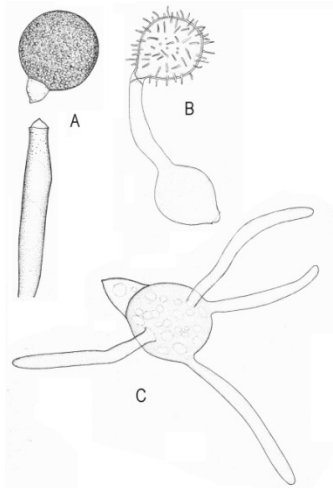


Figura 9-24. *Entomophthora coronata* A, conidio y conidióforo después de la descarga. B, conidio germinando para formar una hipnospora. C, conidio con tubos germinativos (7)

Kickxellales (fig. 9-25)

Coemansia y *Martensiomycetes* producen esporocladios que portan merosporangios monosporados sobre pseudofialides. Son saprobios en suelo y estiércol, pero algunas especies de *Martensella* con micoparásitas (12).

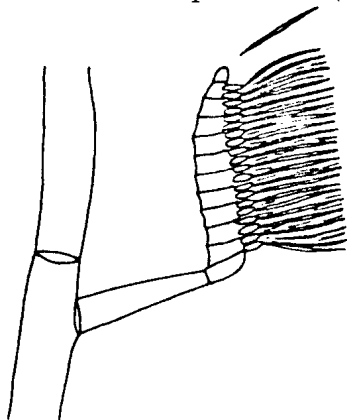


Figura 9-25. *Coemansia pectinata* Esporocladio con pseudofialides y merosporangios (6)

Dimargaritales (fig 9-26)

Son parásitos de *Mucorales* y otros hongos. Los esporangióforos ramificados producen merosporangios. *Dimargaris* forma zigosporas de paredes gruesas dentro de un zigosporangio hialino desarrollado a partir de hifas indiferenciadas (12).

Harpellales (fig 9-27)

Talo simple o ramificado, septado; reproducción asexual por trichosporas; forman zigosporas. Comensales, adheridos por una célula basal o

'holdfast' a la cutícula externa o al tracto digestivo de artrópodos (3).

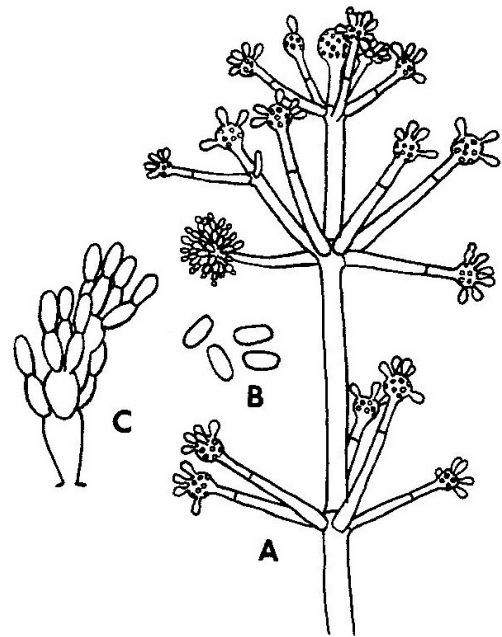


Figura 9-26. *Dimargaris verticillata*. A, Esporangióforo; B, esporas; C, merosporangios (13)

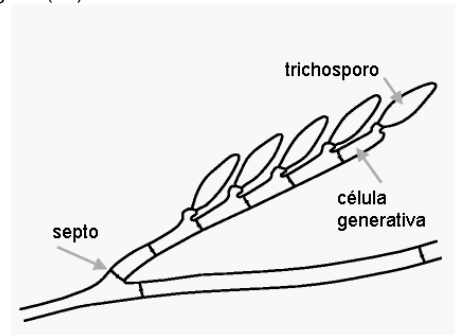


Figura 9-27. Reproducción asexual en *Smittium* (3)

Asellariales (fig 9-28)

Talo ramificado, septado, adherido por una célula cenocítica basal por la cual se adhiere al hospedante; reproducción asexual por artrosporas.

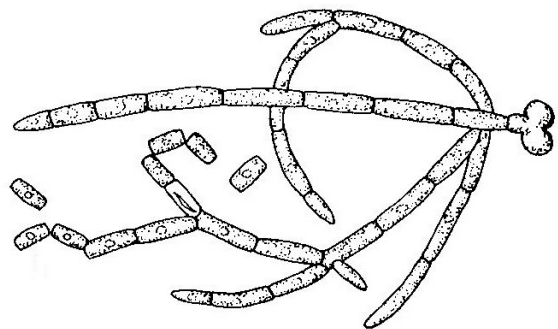


Figura 9-28. *Asellaria* (12)

Glomeromycota (fig. 9-29 y 9-30)

Son simbiontes obligados en las endomicorrizas arbusculares y no forman las zigosporas características de *Zygomycota*. Las esporas tienen un diámetro entre 20 a 800 μm , con paredes de hasta 30 μm de espesor formadas por varias capas, y contienen varios cientos de núcleos (2).

En la mayoría de las especies de *Glomus* las esporas se forman por brotación del extremo de una hifa, la que suele permanecer unida a la espora madura. Algunas especies tienen esporocarpos complejos de 1 a 20 mm de diámetro. Forman vesículas en las raíces que habitan (11).

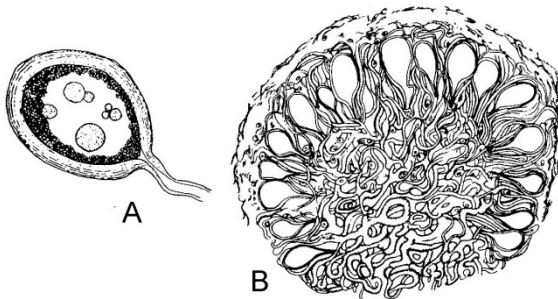


Figura 9-29. A, espora y B, esporocarpo, correspondientes a diferentes especies de *Glomus* (11).

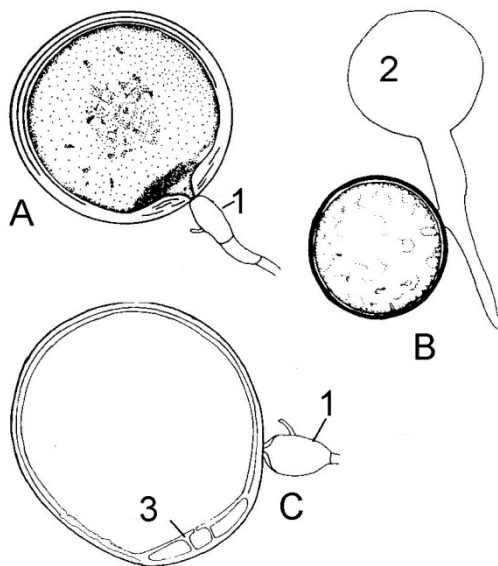


Figura 9-30. Esporas de: A, *Gigaspora*; B, *Acaulospora*; C, *Scutellospora*; 1, célula esporógena; 2, vesícula esporífera; 3, escudo germinativo (11).

Las esporas de *Gigaspora* y *Scutellospora* se originan sobre una célula esporógena bulbosa. *Gigaspora* germina

a través de una papila formada en el interior de la pared esporal y *Scutellospora* presenta un escudo germinativo. Ambos géneros no presentan vesículas en la raíz (2). Suelen albergar un gran número de endobiontes bacterianos dentro de las esporas (10).

Acaulospora y *Entrophospora* presentan una vesícula esporífera que colapsa una vez que la espora madura, mientras que *Archaeospora* forma sus esporas simultáneamente en las formas glomoides y acaulosporoides. *Paraglomus* forma unas esporas glomoides pequeñas e hialinas.

Geosiphon pyriformis es el único miembro del 'phylum' que presenta otro tipo de simbiosis, pues forma una endocitosis que contiene una cianobacteria del género *Nostoc* (2).

Referencias

1. White MM et al. 2006. *Mycologia* 98 : 872.
2. Redecker D, Raab P. 2006. *Mycologia* 98 : 885.
3. Moore D, Robson GD, Trinci APJ. 2011. *21st Century Guidebook to Fungi*. University Press, Cambridge.
4. Fernández Bidondo L et al. 2012. *Fungal Biology* 116: 729-735.
5. Kirk et al. 2001 *Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi*, 9ª ed. CAB International, Wallingford, Oxon
6. Dade HA, Gunnell J. 1969. *Class work with fungi*. 2ª ed. CAB, Kew, Surrey
7. Webster J, Weber RWS. 2008. *Introduction to Fungi*. 3ª ed. University Press, Cambridge, cap 7
8. Pitt JI, Hocking AD. 2009. *Fungi and Food Spoilage*. 3ª ed.
9. Watanabe T. 2002. *Pictorial Atlas of Soil and Seed Fungi*. 2ª ed. CRC Press, Boca Raton, Florida
10. Grube M, Berg G. 2009. *Fungal Biology Reviews* 23 : 72- 85.
11. Kendrick B. 2000. *The Fifth Kingdom*. 3ª ed. Focus Publishing, Newburyport, MA, cap. 17
12. Alexopoulos CJ, Mims CW, Blackwell M. *Introductory Mycology* 4ª ed. J Wiley & Sons, 1996, cap 6.
13. Barnett HL, Hunter BB. 1998. *Illustrated Genera of Imperfect Fungi*. 4ª ed. APS Press, St. Paul, Minnesota.