



### **Divisão Glomeromycota: aspectos históricos da taxonomia e classificação dos fungos micorrízicos arbusculares**

SIDNEY LUIZ STÜRMER – UNIVERSIDADE REGIONAL DE BLUMENAU,  
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS NATURAIS

sturmer@furb.br

As plantas nos mais diversos ecossistemas terrestres estabelecem algum tipo de associação simbiótica micorrízica nas suas raízes (Brundrett, 1991). Entre elas, a associação formada por fungos micorrízicos arbusculares (FMAs) é a mais comumente encontrada em plantas de florestas, dunas, savanas, desertos bem como em plantas de interesse agrícola. Os FMAs são simbiotróficos obrigatórios e desta forma dependem totalmente da planta para obtenção de compostos de carbono para seu crescimento e esporulação. Por outro lado, os FMAs auxiliam na absorção de nutrientes do solo de baixa mobilidade como o fósforo (Smith & Read, 1997). A associação micorrízica tem um papel importante não apenas nas relações planta-nutrientes, mas também influencia a manutenção da diversidade vegetal e contribui significativamente para a agregação das partículas de solo e para o estoque de carbono no solo (Smith & Read, 1997).

Os registros na literatura de organismos formadores de endomicorrizas datam da segunda metade do século XIX quando os irmãos L.R. Tulasne e C. Tulasne descreveram *Glomus microcarpus* e *Glomus macrocarpus*. Em 1922, Roland Thaxter em sua revisão da família Endogonaceae considerou os fungos micorrízicos dentro desta família com os gêneros esporocárpicos *Endogone* e *Sclerocystis*. T.H. Nicolson e J.W. Gerdemann, em 1968, descreveram quatro espécies de *Endogone* com clamidósporos e que formavam associação endomicorrízica. Até este momento, a prática era classificar os fungos endomicorrízicos dentro apenas do gênero *Endogone sensu lato* na Divisão Zygomycota. Em 1974, a primeira classificação linneana para os FMAs foi estabelecida por J.W. Gerdemann e J.M Trappe, os quais propuseram os gêneros *Acaulospora* e *Gigaspora* e transferiram algumas das espécies de *Endogone* para o gênero *Glomus*. Esses gêneros, os quais reconhecidamente estabelecem associações endomicorrízicas, foram colocados na mesma família Endogonaceae que abriga outros gêneros não micorrízicos, como *Glaziella* e *Modicella*, devido ao hábito esporocárpico da maioria das espécies. Essa classificação foi importante porque estabeleceu uma base taxonômica para esse grupo de organismos, embora fosse uma classificação filética sem o intuito de relacionar a taxonomia do grupo com sua história evolutiva. Após essa classificação, o gênero *Entrophospora* foi proposto por Ames & Schneider (1979) e o gênero *Scutellospora* separado de *Gigaspora* por Walker & Sanders (1986).

Além disso, o número de espécies novas descritas aumentou consideravelmente, embora as descrições não seguissem padronização para definir as estruturas subcelulares dos esporos, importantes para a identificação das espécies. Christopher Walker foi o primeiro a propor uma

nomenclatura para as estruturas dos esporos, as quais foram denominadas "paredes" e estavam arranjadas em "grupo de paredes". Essas estruturas eram tratadas de forma equivalente entre os vários gêneros, como se representassem estruturas homólogas, uma vez que foram definidas com base em fenótipos estáticos. Após, Joseph B. Morton e colaboradores iniciaram estudos de ontogenia comparativa dos esporos para definir as estruturas subcelulares dos esporos de acordo com sua origem espacial e temporal e, desta forma, prover subsídios para verificar os padrões e processos responsáveis pela geração e manutenção da diversidade morfológica.

Em 1990, J.B. Morton e G.L. Benny estabeleceram uma nova classificação baseada na análise filogenética. Nesta classificação, os fungos endomicorrízicos foram removidos da família Endogonaceae e colocados numa nova Ordem, Glomerales com duas subordens, Gigasporineae e Glomineae, dentro da Divisão Zygomycota. A subordem Gigasporineae é formada pela família Gigasporaceae, representada pelos gêneros *Gigaspora* e *Scutellospora*, organismos que produzem seus esporos numa célula bulbo, formam células auxiliares e possuem uma camada permanente envolvendo a camada laminar na parede dos esporos. A subordem Glomineae possui duas famílias, Glomeraceae com os gêneros *Sclerocystis* e *Glomus* e Acaulosporaceae com os gêneros *Acaulospora* e *Entrophospora*, os quais formam vesículas dentro das raízes e possuem uma ou mais camadas evanescentes que envolvem a camada laminar na parede dos esporos. Essa proposta de classificação serviu de base para que estudos em nível experimental pudessem ser propostos, embebidos em um contexto evolutivo e filogenético.

As propostas de classificação até o início dos anos 90 foram baseadas na análise morfológica das estruturas subcelulares dos esporos. As técnicas da biologia molecular entraram na arena da sistemática de FMAs com o trabalho de Simon et al. (1993) que propuseram uma árvore filogenética para os FMAs com base na seqüência de nucleotídeos do gene que codifica o RNA ribossômico 18S. A filogenia molecular conflitou com a filogenia morfológica, visto que colocava a família Acaulosporaceae (subordem Glomineae) compartilhando um ancestral comum com a família Gigasporaceae (subordem Gigasporineae) e deixando a família Glomeraceae como um grupo à parte. Uma das críticas que pode ser feita em relação à filogenia molecular é a escolha de taxa de FMAs com características derivadas; além disso a filogenia pode estar refletindo a filogenia do gene escolhido e não necessariamente do grupo de organismos em questão. Considerando não apenas a estrutura dos esporos, mas também aspectos do ciclo de vida dos FMAs, Morton (2000) propôs que a simbiose micorrizica arbuscular pode ter surgido em dois eventos distintos e que a ordem Glomerales é polifilética. Segundo essa hipótese, as duas subordens, Glomineae e Gigasporineae, representam duas linhas evolutivas que não compartilham de um ancestral comum. Independente da origem mono ou polifilética e das relações evolutivas entre as famílias da Ordem Glomerales, a proposta da Ordem e a distribuição dos gêneros em três famílias distintas foi amplamente aceita pelos micorrizologistas.

No início do século XXI, a sistemática dos FMAs passou por diversas modificações, alavancadas principalmente pela utilização da biologia molecular nas análises das relações filogenéticas desses organismos. Redecker et al. (2000) proveram a primeira análise molecular do gênero monoespecífico *Sclerocystis*. A análise filogenética da subunidade ribossomal 18S de *S. coremioides* demonstrou que essa espécie juntamente com *Glomus sinuosum* (previamente *Sclerocystis sinuosa*) faziam parte de um clado monofilético bem estabelecido dentro do gênero *Glomus*. Como resultado, *Sclerocystis coremioides* foi transferido para o gênero *Glomus*. Morton & Redecker (2001) descobriram dois clados que divergiam consideravelmente na sequência do DNA ribossomal quando comparados a outras espécies dentro da Ordem Glomerales. Combinando os dados moleculares com dados bioquímicos e imunológicos bem como caracteres morfológicos, os autores propuseram duas novas famílias, Archaeosporaceae com o gênero *Archaeospora* e Paraglomeraceae com o gênero *Paraglomus*. Uma mudança considerável não apenas nas relações filogenéticas dentro da Ordem Glomerales, mas também dentro do próprio Reino Fungi foi apresentada por Schußler et al. (2001), baseada em análises filogenéticas da subunidade menor do RNA ribossômico. Nessa classificação, os FMAs foram removidos da Divisão Zygomycota e colocados na nova Divisão Glomeromycota, a qual representa um grupo irmão para o clado compreendendo as Divisões Basidiomycota e Ascomycota. Dentro da Divisão Glomeromycota, os autores desmembraram a Ordem Glomerales em quatro Ordens: Paraglomerales, Archaeosporales, Diversisporales e Glomerales. Nesta proposta, três padrões chamam a atenção. Dentro da Ordem Archaeosporales foi incluída uma nova família, Geosiphonaceae, para abrigar o fungo *Geosiphon pyriformis*, o qual forma simbiose com cianobactérias. Na Ordem Diversisporales, os autores incluíram organismos bem distintos morfológicamente pertencentes aos gêneros *Acaulospora* e *Entrophospora* (Fam. Acaulosporaceae), *Gigaspora* e *Scutellospora* (Fam. Gigasporaceae) e *Glomus* (Fam. Diversisporaceae), divergindo assim radicalmente das propostas de classificação baseadas em características morfológicas. Finalmente, na Ordem Glomerales, os autores reconheceram dois grandes grupos que definiram como *Glomus* grupo A e *Glomus* grupo B. Essa filogenia molecular representa um avanço na classificação por reconhecer os FMAs como organismos distintos dos da Divisão Zygomycota, grupo ao qual pertenciam por razões históricas e por compartilharem similaridades morfológicas. Mais recentemente, um novo gênero, *Pacispora*, foi proposto por Oehl & Sieverding (2004) que compreende organismos com modo de formação de esporos semelhantes aos do gênero *Glomus* e que possuem paredes germinativas internas. Esse gênero está incluído dentro da Ordem Diversisporales na filogenia molecular. A taxonomia e a classificação dos FMAs tem mudado drasticamente nos últimos anos e seu estudo deve ser aprimorado para o estabelecimento de padrões e compreensão dos processos evolutivos dessa simbiose universal entre fungos e plantas.

### Referências Bibliográficas

- Ames, R.N. & Schneider, R.W. 1979. *Entrophospora*, a new genus in the Endogonaceae. *Mycotaxon*, 8:347-352.
- Brundrett, M. 1991. Mycorrhizae in natural ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 21:171-213.
- Gerdemann, J.W. & Trappe, J.M. 1974. Endogonaceae in the Pacific Northwest. *Mycologia Memoir*, 5:1-76.
- Morton, J.B. 2000. Evolution of endophytism in arbuscular mycorrhizal fungi of Glomales. In: Bacon, C.W & White, J. (ed.) *Microbial Endophytes*. New York: Marcel Dekker. 487 p.
- Morton, J.B. & Benny, G.L. 1990. Revised classification of arbuscular mycorrhizal fungi (Zygomycetes): a new order, Glomales, two new suborders, Glomineae and Gigasporineae, and two new families, Acaulosporaceae and Gigasporaceae, with an emendation of Glomaceae. *Mycotaxon*, 37:471-491.
- Morton, J.B. & Redecker, D. 2001. Two new families of Glomales, Archaeosporaceae and Paraglomaceae, with two new genera *Archaeospora* and *Paraglomus*, based on concordant molecular and morphological characters. *Mycologia*, 93:181-195.
- Nicolson, T.H. & Gerdemann, J.W. 1968. Mycorrhizal *Endogone* species. *Mycologia*, 60:313-325.
- Oehl, F. & Sieverding, E. 2004. *Pacispora*, a new vesicular-arbuscular mycorrhizal fungal genus in the Glomeromycetes. *Journal of Applied Botany*, 78:72-82.
- Redecker, D., Morton, J.B. & Bruns, T.D. 2000. Molecular phylogeny of the arbuscular mycorrhizal fungi *Glomus sinuosum* and *Sclerocystis coremioides*. *Mycologia*, 92:282-285.
- Schüßler, A., Schwarzott, D. & Walker, C. 2001. A new fungal phylum, the *Glomeromycota*: phylogeny and evolution. *Mycological Research*, 105:1413-1421.
- Simon, L., Bousquet, J., Lévesque, R.C. & Lalonde, M. 1993. Origin and diversification of endomycorrhizal fungi and coincidence with vascular land plants. *Nature*, 363:67-69.
- Smith, S.E. & Read, D.J. *Mycorrhizal Symbiosis*. 2 ed., London, Academic Press, 1997. 605 p.
- Thaxter, R. A revision of the Endogonaceae. *Proc. Amer. Acad. Arts Sci.*, 57:291-351.
- Walker, C. & Sanders, F.E. 1986. Taxonomic concepts in the Endogonaceae: III. The separation of *Scutellospora* gen. nov. from *Gigaspora* Gerd. & Trappe. *Mycotaxon*, 27:169-182.