

Instituto de Botânica - IBt
Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Vegetal e Meio Ambiente
Programa de capacitação de monitores e educadores

FUNGOS EM AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS

Pyramidospora casuarinae Nilsson

Carolina Gasch Moreira ¹ & Iracema Helena Schoenlein-Crusius ²

1 - Aluna de Doutorado do curso de Pós-Graduação em Biodiversidade Vegetal e Meio Ambiente

2 - Orientadora e Pesquisadora do Núcleo de Micologia e Liquenologia

Maio de 2010

Introdução

Conhecidos popularmente como **mofos**, **bolores**, **cogumelos** e **leveduras**, os **fungos** são microrganismos que apresentam grande importância para as indústrias alimentícia e farmacêutica. Além da importância econômica, atuam na ciclagem dos nutrientes, agindo junto às bactérias na decomposição de matéria orgânica em ambientes aquáticos e terrestres (Alexopoulos *et al.* 1996).

Até a década de 1960, devido às “semelhanças” visuais, os fungos eram classificados como plantas primitivas no Reino *Plantae*. A classificação dos seres vivos sempre foi organizada de acordo com as semelhanças existentes entre os organismos, assim eram divididos em três Reinos, *Monera* (bactérias), *Plantae* e *Animalia*. Com a evolução nos estudos morfológicos e acúmulo de evidências bioquímicas, Whittaker (1969) adicionou ao sistema de classificação mais dois Reinos: *Fungi* e *Protista*, levando em conta o que presumivelmente refletia as relações evolutivas ou filogenéticas dos mesmos (Alexopoulos *et al.* 1996).

Este tipo de agrupamento considera a ancestralidade dos organismos vivos, a fim de posicioná-los em agrupamentos (clados) monofiléticos, ou seja, que possuem um ancestral em comum e que os classifica hierarquicamente, refletindo as relações evolutivas existentes entre os organismos vivos. Esta “regra”, denominada **classificação filogenética**, rege a classificação dos seres vivos hoje e sofre constantes alterações, à medida que estudos bioquímicos, morfológicos, ultra-estruturais e principalmente moleculares, avançam apontando diferenças e semelhanças entre os indivíduos

Na década de 1990, os organismos agrupados dentro do Reino *Fungi* foram separados em três Reinos: *Fungi*, *Stramenopila* e *Protista* (Figura 1), seguindo a classificação filogenética e considerando a condição polifilética (que não compartilha o mesmo ancestral) desses microrganismos. Desta forma, dentro do Reino *Fungi* foram agrupados microrganismos relacionados filogeneticamente, que alguns autores denominam como “fungos verdadeiros” ou simplesmente Fungos, com letra inicial maiúscula. No Reino *Stramenopila* foram agrupados alguns dos microrganismos antes denominados como “fungos zoospóricos” e no Reino *Protista* quatro Filos polifiléticos: um formado por parasitas obrigatórios possivelmente relacionados filogeneticamente aos protistas ciliados e outros três formados por “slime mold”, traduzindo ao pé da letra “mofos limosos”, que possuem fase amebóide unicelular e se alimentam por fagocitose (Alexopoulos *et al.* 1996). Hoje esses organismos podem ser referidos como organismos plasmodiais (Grandi 2007).

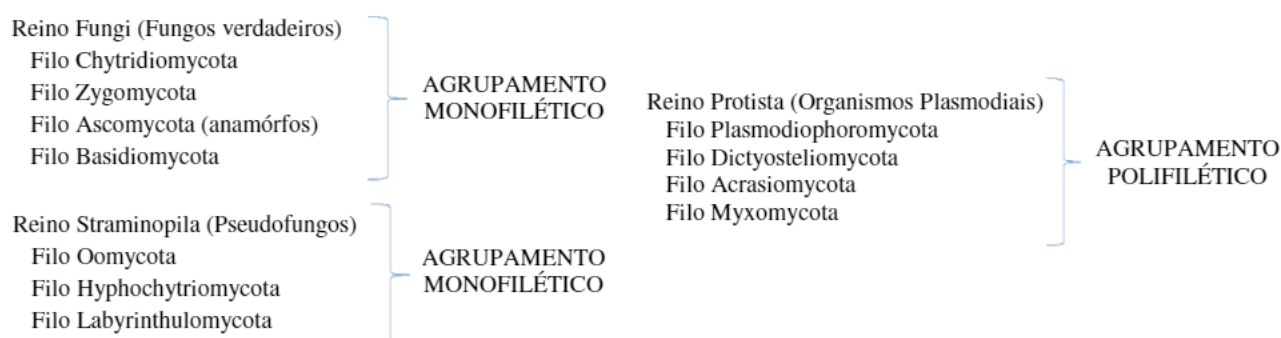


Figura 1. Classificação dos fungos, pseudofungos e organismos plasmodiais na década de 1990 (Alexopoulos *et al.* 1996).

Em 2001 e posteriormente em 2008, novas classificações para os fungos, organismos zoospóricos e plasmodiais foram publicadas e podem ser consultadas em Kirk *et al.* (2001, 2008)

(Figuras 2 e 3). Hoje, assume-se a divisão em três Reinos: *Fungi*, *Chromista*, no qual estão locados os organismos zoospóricos denominados pseudofungos e *Protista* (Kirk *et al.* 2008). Todos esses microrganismos antes denominados fungos e que não dividem relação evolutiva tão próxima, continuam a ser estudados pelos micologistas (pesquisadores que estudam os fungos), pois possuem relações próximas quando são avaliadas características biológicas como morfologia, fisiologia, formas de nutrição e ecologia (Alexopoulos *et al.* 1996).

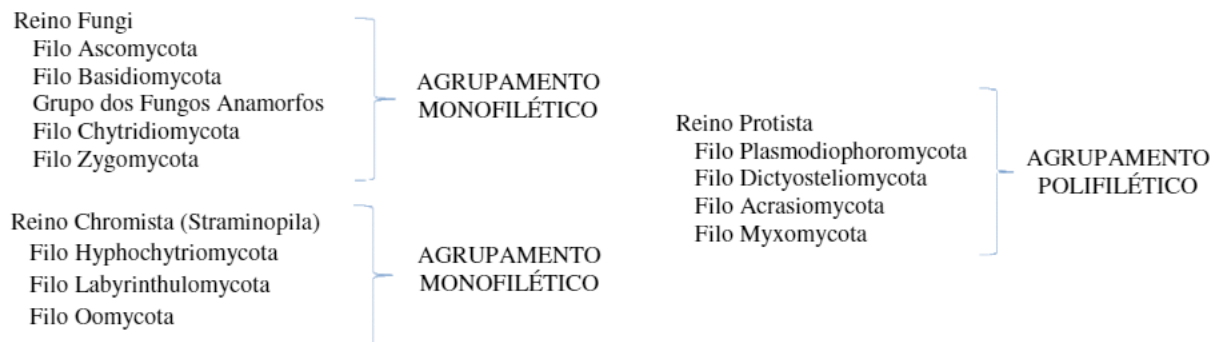


Figura 2. Classificação dos fungos, pseudofungos e organismos plasmodiais publicada em 2001 (Kirk *et al.* 2001).

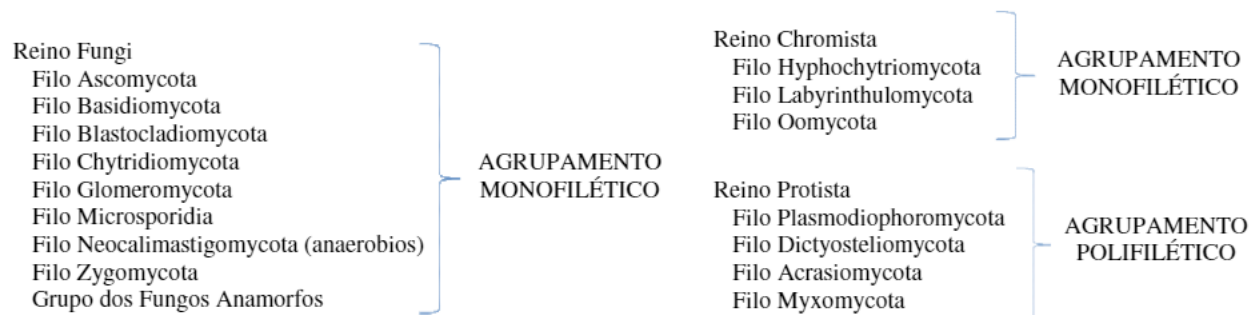


Figura 3. Classificação dos fungos, pseudofungos e organismos plasmodiais publicada em 2008 (Kirk *et al.* 2008).

Os fungos, pseudofungos e organismos plasmodiais, com algumas exceções, são aeróbios, mas podem apresentar resistência às baixas concentrações de oxigênio ou até mesmo à falta de oxigênio, diminuindo o metabolismo e mantendo-se em dormência na forma de estruturas de resistência. Não são dependentes da luz para crescimento, mas esta pode favorecê-lo e até mesmo, em algumas espécies, pode ser responsável pela indução da formação de estruturas de reprodução (Alexopoulos *et al.* 1996, Hibbet *et al.* 2007).

A grande maioria desses microrganismos é sapróbia, ou seja, se alimenta de matéria orgânica morta (Figura 4), mas diversas espécies apresentam comportamento parasita (Figuras 5 e 6), podendo atacar plantas, animais, algas, outros fungos e o homem. Com exceção das espécies parasitas obrigatórias, os fungos que apresentam comportamento parasita ocasional são também capazes de decompor matéria orgânica morta, assim como algumas espécies de fungos conhecidas como eminentemente sapróbias podem tornar-se parasitas, ou seja, agem de acordo com a oportunidade apresentada pelo ambiente, pelas condições do substrato e eventualmente pela suscetibilidade do hospedeiro (Alexopoulos *et al.* 1996).

Muitas espécies de fungos podem também apresentar relação de mutualismo com animais, plantas e algas. Os animais ruminantes e alguns outros mamíferos herbívoros apresentam fungos em seu estômago, responsáveis pela degradação da celulose ingerida pelo herbívoro (Webster & Weber

2007). A maioria das plantas pode apresentar associações micorrízicas, que ocorrem entre as raízes e fungos encontrados no solo adjacente (Figura 7). As plantas podem, ainda desenvolver associações com fungos endofíticos, que utilizam suas folhas e pecíolos como habitat sem causar dano. Outra associação muito conhecida são os líquens, que decorrem da combinação entre espécies de fungos e algas verdes ou cianobactérias (Figura 8).



Figura 4. Fungos sapróbios decompondo tomates (Foto: C.G. Moreira).



Figura 5. Infecção de *Pestalotiopsis palmarum* (Cooke) Steyaert em folhas de *Caryota mitis* Lour. (Fonte: Pessoa *et al.* 2008)



Figura 6. Parasitismo em seres humanos, (<http://www.dermatologia.net.>).



Figura 8. Líquen, associação de fungo com alga verde (Foto: C.G. Moreira).

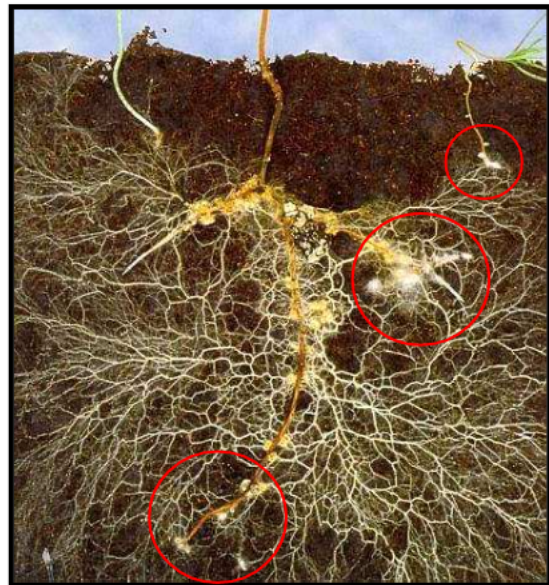


Figura 7. Pontos circundados em vermelho são fungos em associação a com a raiz da planta – micorrizas (<http://sarcozona.org>).

Então, como definir os fungos?

Primeiramente separando os grupos existentes.

Os Fungos podem ser definidos como microrganismos eucariontes, aclorofilados, heterótrofos, alimentando-se por absorção, que possuem parede celular constituída por quitina e β -glucano, apresentam material de reserva energética na forma de glicogênio ou lipídeos, podem ser unicelulares e/ou multicelulares, microscópicos e/ou macroscópicos, com reprodução assexuada e/ou sexuada, resultando na formação de esporos (Kirk *et al.* 2008).

Os pseudofungos ou organismos zoospóricos pertencentes aos Filos *Hyphochytriomycota*, *Labyrinthulomycota* e *Oomycota* (Reino *Chromista*), são microscópicos, eucariontes, aclorofilados, heterótrofos, alimentando-se por absorção, unicelulares ou multicelulares com hifas cenocíticas, com parede celular constituída por celulose e algumas espécies com pequenas quantidades de quitina, apresentam flagelos em suas estruturas de reprodução assexuadas (zoósporos) e sexuais (planogametas) (Kirk *et al.* 2008).

Além dos pseudofungos, os fungos pertencentes aos Filos *Chytridiomycota*, *Blastocladiomycota*, *Neocallimastigomycota* e os microrganismos classificados no Filo *Plasmodiophoromycota* (Reino *Protista*), também apresentam como característica a produção de esporos flagelados, ou seja, móveis, por isso todos esses microrganismos eram denominados pelos micologistas como “fungos zoospóricos”. Hoje, devido a realocação dos pseudofungos no Reino *Chromista* e dos *Plasmodiophoromycota* no Reino *Protista*, são denominados “organismos zoospóricos”, já que muitos dos organismos antes denominados “fungos zoospóricos”, não estão classificados dentro do Reino *Fungi*.

O corpo dos fungos, com exceção das leveduras (Figura 10), é formado por filamentos ramificados denominados hifas, que são septadas (Figura 11) ou cenocíticas (sem septos). O agrupamento de hifas é denominado micélio (Figuras 12 e 13), que pode se organizar de diversas formas, sendo responsável pela formação das estruturas de reprodução, tanto microscópicas como macroscópicas (Figura 14).

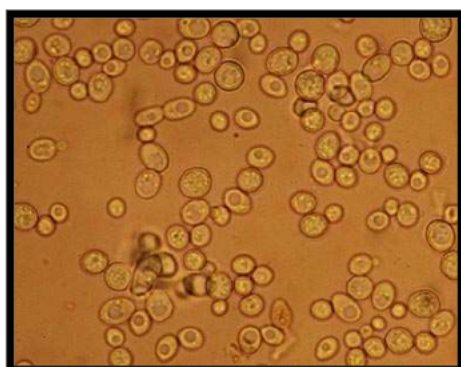


Figura 10. Células de leveduras
(www.bugs.bio.usyd.edu.au)

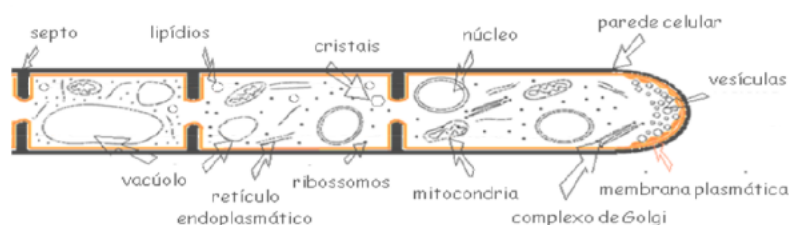


Figura 11. Desenho esquemático de uma hifa septada
(www.fungionline.org.uk).

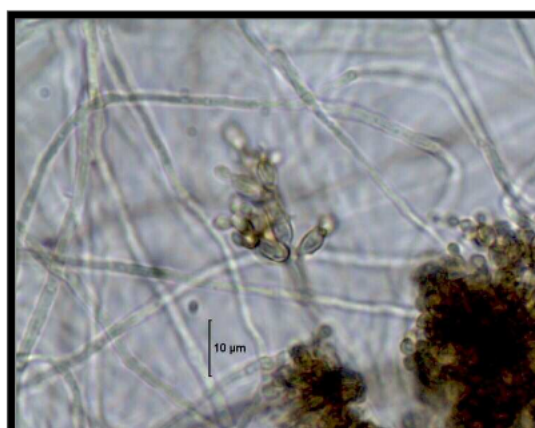


Figura 12. Micélio de *Cladosporium* sp.
(Foto: C.G. Moreira).

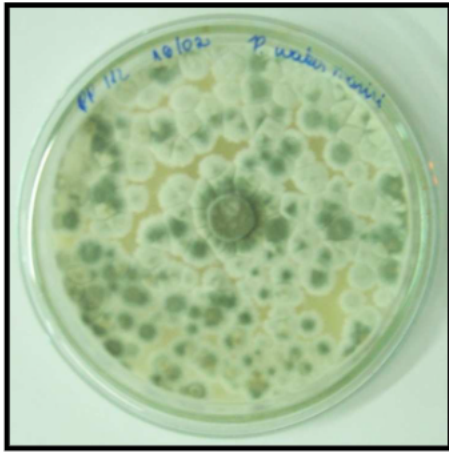


Figura 13. Micélio de *Penicillium* sp. em meio de cultura (Foto: J.P. Takahashi).



Figura 14. Cogumelo - *Amanita crebresulcata* Bas (Foto: N. Menolli Jr.).

Entre os Fungos estão os ascomicetos, basidiomicetos, blastocladiomicetos, quitrídiomicetos, glomeromicetos, zigomicetos, microsporídias (parasitas obrigatórios), neocalimastigomicetos (anaeróbios) e os fungos anamorfos, este um grupo artificial que será melhor explicado adiante (Hibbett *et al.* 2007, Kirk *et al.* 2008).

O **Filo Ascomycota** é formado por organismos desde microscópicos até macroscópicos, filamentosos ou leveduriformes (Figura 15). Podem se reproduzir sexuadamente ou assexuadamente. A reprodução sexuada é caracterizada pela formação de ascomas (Figura 16), anteriormente chamados de “corpos de frutificação”, nos quais são produzidos os ascos e dentro desses os ascósporos, responsáveis pela dispersão (Figura 17). Os ascomas podem se apresentar macroscópicos ou, no caso de microscópicos, em formato de taça (apotécio), garrafa (peritécio) e de esfera fechada (cleistotécio), de acordo com o grupo dentro do Filo (Kirk *et al.* 2008).

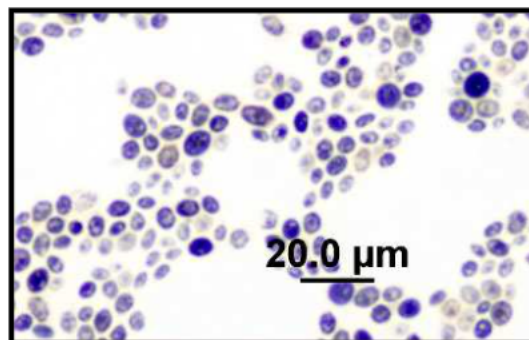


Figura 15. *Saccharomyces cerevesiae* (<http://www.deanza.edu>).



Figura 16. Gênero *Peziza* sp. (<http://www.deanza.edu>).

Ascomas
macroscópicos

Ascos com
ascósporos

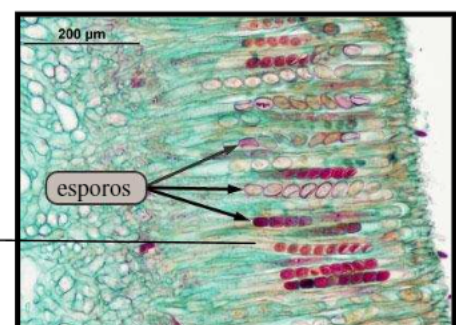
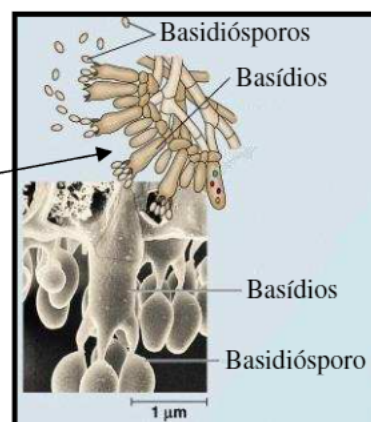
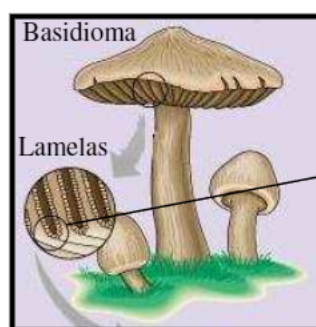


Figura 17. *Peziza* sp. (<http://www.deanza.edu>).

O Filo *Basidiomycota* é composto por fungos denominados cogumelos (Figura 18), orelhas-de-pau, gasteróides, ferrugens e carvões e algumas leveduras. Da mesma forma que os ascomicetos, podem se reproduzir sexuada e assexuadamente, com a formação de basidiomas na reprodução sexuada (Figura 19), nos quais são produzidos os basidiósporos (Kirk *et al.* 2008).



Figura 18. Basidioma de *Volvariella bombycina* Schaeff. ex Fr.) Singer (Foto: N. Menolli Jr.).



Copyright © Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

Figura 19. Produção de esporos nos basidiomicetos (<http://www.biology.lsu.edu/heydrjay/1002/Chapter24/lifecycle/lifecycle.html>).

Os Filos *Blastocladiomycota*, *Chytridiomycota* e *Neocallimastigomycota*, até a classificação publicada na 9ª edição do “The Dictionary of the Fungi” (Kirk *et al.* 2001), eram agrupados no Filo *Chytridiomycota*. Hoje, assume-se a separação em três diferentes filis, segregação pautada em estudos moleculares, morfológicos e ultra-estruturais (Hibbett *et al.* 2007, Kirk *et al.* 2008).

O Filo *Chytridiomycota* (quitrídiomicetos) é composto por microrganismos que possuem talo monocêntrico (Figura 20), policêntrico (Figura 21) ou micélio cenocítico, com parede quitinosa e septos apenas para delimitação das estruturas de reprodução. Assim como os pseudofungos, são de origem aquática, mas podem ser encontrados nos ambientes terrestres úmidos ou em solos secos na forma de estruturas de resistência. Podem ser sapróbios ou parasitas de algas, microanimais, outros fungos, anfíbios e plantas (Nascimento & Pires-Zottarelli 2009). Reproduzem-se assexuadamente pela produção de zoósporos, que possuem apenas um flagelo posterior (Figura 22) e sexualmente pela fusão de gametas flagelados que resultam em um zigoto flagelado (Kirk *et al.* 2008, Nascimento & Pires-Zottarelli 2009).

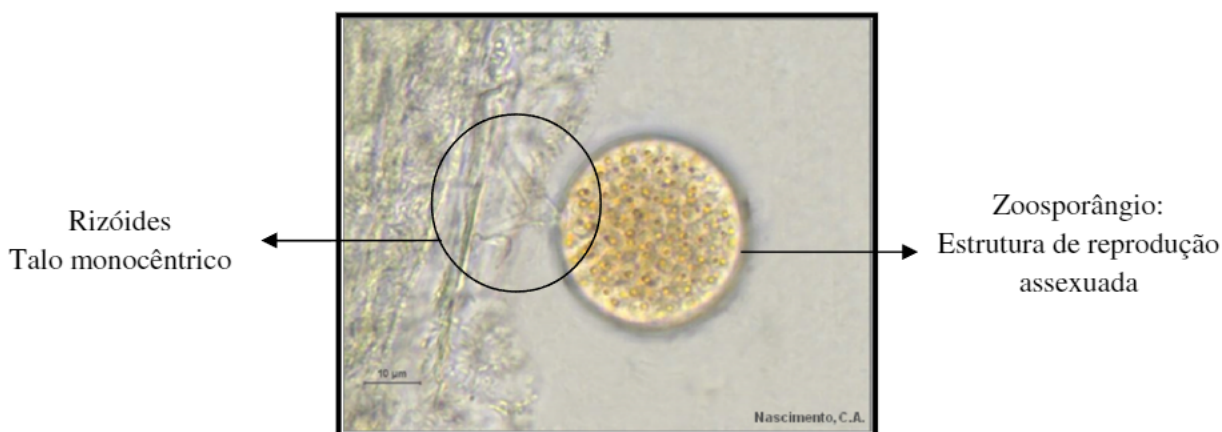


Figura 20. *Chytridiomyces aureus* Karling (Foto: C.A. Nascimento).

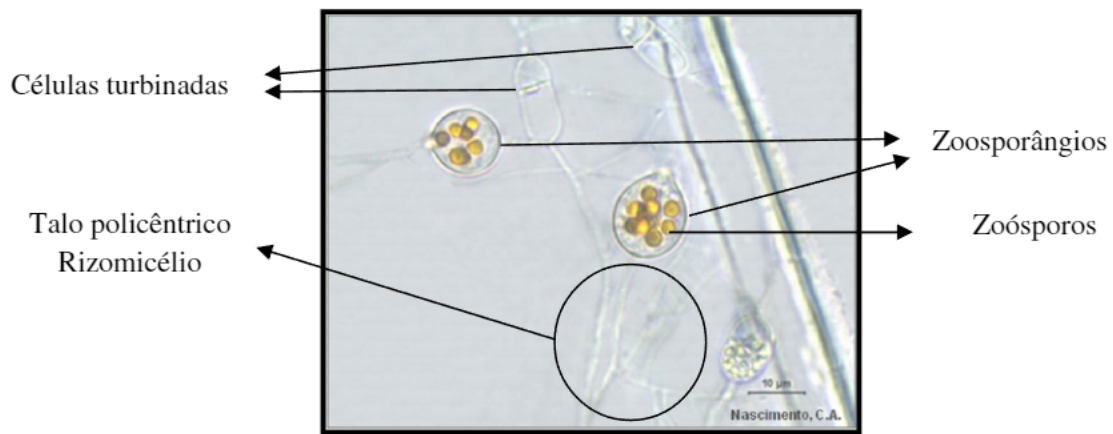


Figura 21. *Cladochytrium replicatum* Karling
(Foto: C.A. Nascimento).

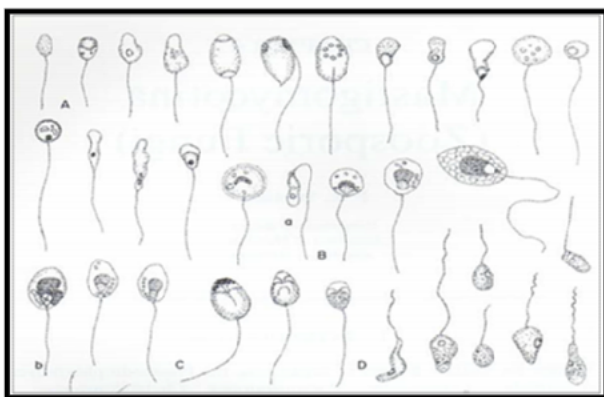


Figura 22. Diferentes formas de zoósporos, que possuem apenas um flagelo posterior (Fonte: Sparrow 1960).

O Filo *Blastocladiomycota* é formado por microrganismos muito semelhantes às quitrídias, do qual é diferenciado pela presença de uma capa nuclear nos zoósporos (Figura 23). Podem ser sapróbios ou parasitas de plantas, animais invertebrados e fungos. Habitam os ambientes aquáticos e terrestres, sendo a maioria obrigatoriamente aeróbia, com exceção de algumas espécies de *Bastocladia* spp. que podem se apresentar como anaeróbia facultativa (Webster & Weber 2007, Kirk *et al.* 2008)

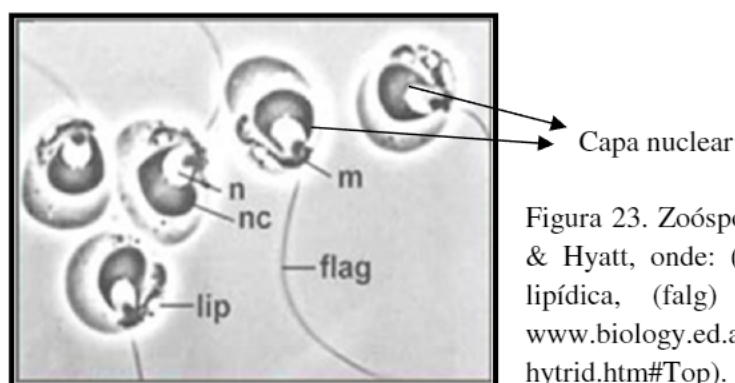


Figura 23. Zoósporos de *Blastocladia emersonii* Cantino & Hyatt, onde: (n) núcleo, (nc) capa nuclear, (lip) gota lipídica, (falg) flagelo e (m) mitocôndria (Foto: www.biology.ed.ac.uk/research/groups/jdeacon/microbes/cytrid.htm#Top).

O Filo *Neocallimastigomycota* é constituído por fungos anaeróbios encontrados no sistema digestivo de herbívoros e, possivelmente, em ambientes aquáticos e terrestres sem oxigênio (Webster & Weber 2007, Kirk *et al.* 2008). Formam micélio pequeno e compacto e, diferentemente

dos microrganismos pertencentes aos dois Filos anteriores, podem apresentar zoósporos multiflagelados (Kirk *et al.* 2008).

Mais informações e fotos desses fungos podem ser encontradas no endereço da internet <http://www.bsu.edu/classes/ruch/msa/description.html>.

O **Filo Zygomycota**, até a 9ª edição do “The Dictionary of the Fungi” (Kirk *et al.* 2001), formava um grupo único de fungos, apesar de ser polifilético. No mesmo ano de publicação deste dicionário, Schüssler *et al.* (2001) propuseram a separação do Filo Zygomycota em dois, elevando a Ordem Glomales para Filo Glomeromycota, porém mantendo o restante dos zigomicetos em Zygomycota. Posteriormente, Hibbet *et al.* (2007) dividiram o Filo Zygomycota em quatro Subfilos: *Mucoromycotina*, *Entomophthoromycotina*, *Kickxellomycotina* e *Zoopagomycotina*, divisão consolidada na 10ª edição do “The Dictionary of the Fungi” (Kirk *et al.* 2008). Os zigomicetos são microrganismos na maioria sapróbios, eventualmente parasitas. Possuem micélio ramificado e cenocítico quando jovens e, quando desenvolvidos, podem apresentar septos que possuem microporos. A parede celular é constituída por quitina e quitosano, ou no caso dos microrganismos pertencentes ao tricomycetos, por galactosamina e polímeros de galactose. Podem apresentar reprodução assexuada e sexuada, sendo a assexuada mais comum (Figuras 24 e 25).

Os organismos pertencentes ao **Filo Glomeromycota** formam um grupo monofilético, aparentemente não relacionado aos microrganismos pertencentes aos Zygomycota, mas sim dividindo um ancestral comum em relação aos Ascomycota e Basidiomycota. São denominados fungos micorrízicos arbusculares, microrganismos simbioses obrigatórios em raízes de plantas. A simbiose ocorre através de uma “troca”: a planta cede ao fungo carboidratos (seiva elaborada) e este aumenta a superfície de exploração e de absorção das raízes através do micélio, auxiliando na obtenção de fosfato e outros nutrientes para as plantas (Schüssler *et al.* 2001).

Mais de 80% das plantas vasculares possuem associações micorrízicas arbusculares, que são imprescindíveis para a nutrição das mesmas. Por isso, a diversidade desses fungos reflete diretamente sobre a diversidade e estado de saúde das plantas (Schüssler *et al.* 2001).



Figura 24. Micélio e esporângios de *Absidia cylindrospora* Hagem (Foto: J.I. de Souza).

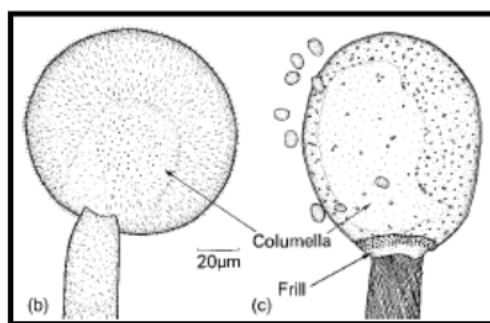


Figura 25. Esquema do esporângio (reprodução assexuada) jovem e maduro de *Mucor mucedo* L. (Fonte: Webster & Weber 2007).

O **Filo Microsporidia** é constituído por microrganismos antes classificados como protistas. São parasitas obrigatórios de animais (peixes, crustáceos e insetos) e de protistas, reproduzem-se por esporos sem flagelos e apresentam parede celular constituída por quitina. Comumente são utilizados como agentes de biocontrole e algumas espécies podem também causar doenças em

humanos. A realocação deste grupo junto aos fungos verdadeiros ocorreu como resultados de estudos moleculares, que comprovaram a relação filogenética entre estes microrganismos e os Fungos (Kirk *et al.* 2008).

Os **fungos anamorfos** ou **conidiais**, antes denominados *Deuteromycetes*, fungos imperfeitos ou fungos mitospóricos, apresentam como característica fundamental a reprodução assexuada, que pode ocorrer através da produção de conídios, que são estruturas semelhantes aos esporos mas formados apenas por mitose (Figuras 26 e 27), ou por diferenciação das hifas somáticas (Alexopoulos *et al.* 1996, Grandi 1998, Kirk *et al.* 2008). Podem se apresentar na forma filamentosa ou leveduriforme, na qual ocorre reprodução por brotamento e formação de pseudomicélio (Alexopoulos *et al.* 1996, Kirk *et al.* 2008).

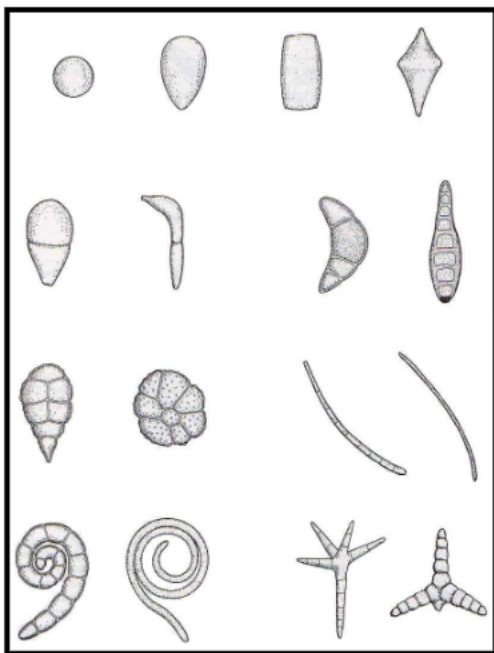


Figura 26. Diferentes formas de conídios (Fonte: Alexopoulos *et al.* 1996)



Figura 27. Diferentes formas de conídios (Foto: C.G. Moreira)

As estruturas de reprodução características destes fungos são os conidióforos e conídios (Grandi 1998). Podem ser formadas em meio ao micélio do fungo (Figura 28) ou organizadas em estruturas denominadas sinemas (Figura 29), esporodóquios (Figura 30), acérvulos (Figura 31) e picnídios (Figura 32) (Barnett & Hunter 1998). Algumas espécies podem apresentar mais de um tipo de estrutura assexuada, assim, em um mesmo micélio pode-se observar dois ou mais tipos de conídios (Figura 33), produzidos em estruturas diferentes, mas pertencentes ao mesmo fungo (Grandi 1998). Além disso, estes fungos podem apresentar produção de estruturas assexuadas em uma das fases do seu ciclo de vida e em outro momento podem apresentar formação de estruturas sexuadas. Quando isto ocorre, o tipo de reprodução sexuada exibida pela espécie define em qual dos Filos, *Ascomycota* ou *Basidiomycota*, ela será incluída (Grandi 1998, Marvanová 2007, Kirk *et al.* 2008).

Assim como os ascomicetos e basidiomicetos, os fungos anamorfos podem ser encontrados na maioria dos ecossistemas, como sapróbios, parasitas e mutualistas (Alexopoulos *et al.* 1996, Grandi 1998, Kirk *et al.* 2008).

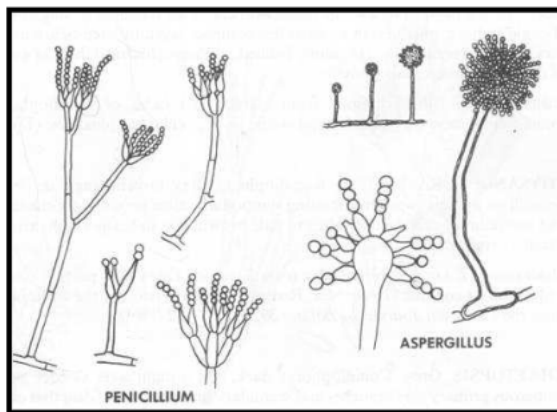


Figura 28. Conidióforos no micélio (Fonte: Barnet & Hunter 1998).

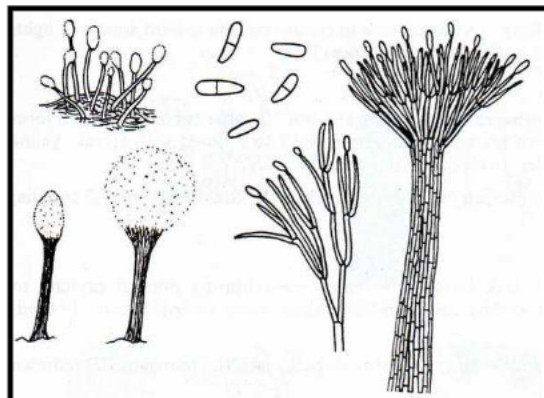


Figura 29. Sinemas (Fonte: Barnet & Hunter 1998).

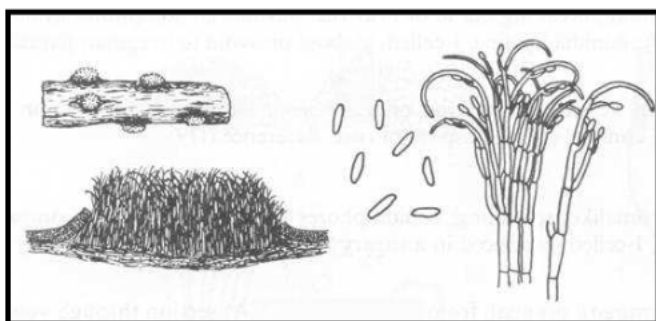


Figura 30. Esporodóquio (Fonte: Barnet & Hunter 1998).

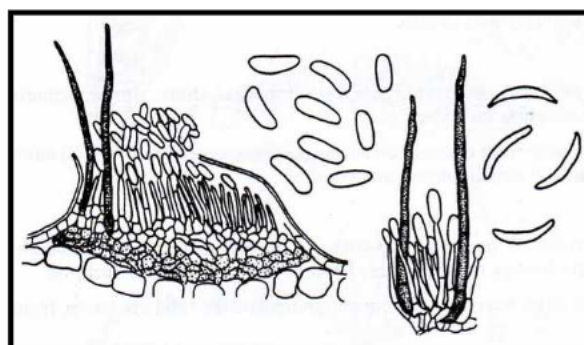


Figura 31. Acérvulo (Fonte: Barnet & Hunter, 1998).

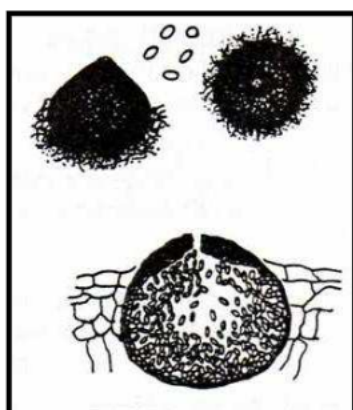


Figura 32. Picnídios (Fonte: Barnet & Hunter 1998).

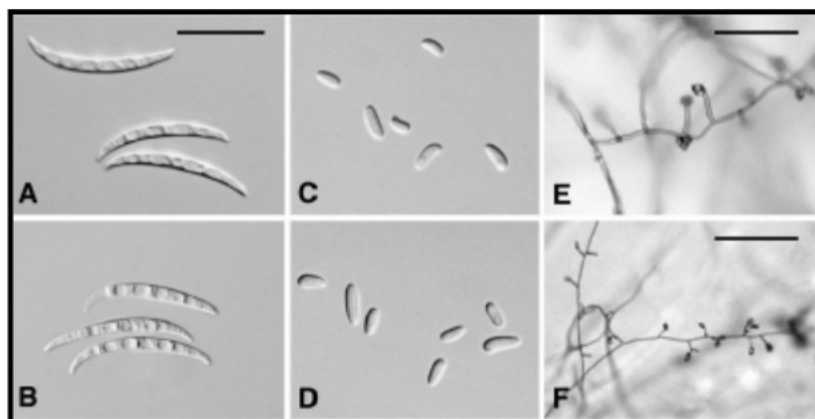


Figura 33. Micrografia de *Fusarium acuminatum* Nirenberg & O'Donnell. A-B: macroconídios; C-D: microconídios; E-F: microconídios e conidióforos (Fonte: Leslie & Summerell 2006).

O **Reino Chromista** é composto por 10 Filos e inclui algas pardas, diatomáceas, crisofíceas, criptomonadas e os pseudofungos. Assume-se que os pseudofungos, classificados dentro dos Filos *Hyphochytriomycota*, *Labyrinthulomycota* e *Oomycota* perderam os cloroplastos, mas possuem relação evolutiva com os outros organismos pertencentes a este Reino (Kirk *et al.* 2008).

O **Filo Labyrinthulomycota** é composto por microrganismos habitantes de ambientes marinhos e estuarinos, que vivem em associação com folhas de plantas vasculares, algas e detritos orgânicos, podendo apresentar-se como sapróbios ou parasitas. Possuem como característica a presença de uma rede ectoplasmática de filamentos ramificados. Os zoósporos, quando produzidos, possuem dois flagelos e a reprodução sexuada é conhecida apenas para algumas espécies (Kirk *et al.* 2008).

O **Filo Hyphochytriomycota** é formado por microrganismos sapróbios ou parasitas de algas, fungos e insetos, que podem ser encontrados nos ambientes continental e marinho. São microrganismos eucárpicos ou holocárpicos, cujo talo muitas vezes assemelha-se ao dos quitridiomycetos. A reprodução assexuada (Figuras 34 e 35) se dá por zoósporos dotados de apenas um flagelo franjado anterior e a reprodução sexuada é pouco conhecida (Kirk *et al.* 2008).

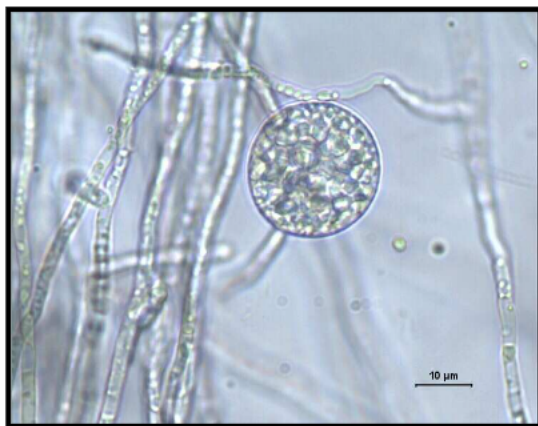


Figura 34. Zoosporângio de *Hyphochytrium catenoides* Karling (Foto: C.L.A. Pires-Zottarelli).



Figura 35. Liberação do protoplasma do zoosporângio de *Hyphochytrium catenoides* Karling para formação de zoósporos (Foto: C.L.A. Pires-Zottarelli).

O **Filo Oomycota** é formado por microrganismos de origem aquática, tanto continental quanto marinha, mas que podem habitar ambientes terrestres. Podem se apresentar na forma sapróbia ou parasita. Os oomicetos podem ser unicelulares, com talo holocárpico, ou miceliais, com talo eucárpico e hifas cenocíticas. A parede celular é constituída por celulose de β -glucanos, raramente com pequenas quantidades de quitina. A reprodução assexuada (Figuras 36 e 37) resulta na formação de zoósporos biflagelados, com flagelos desiguais, sendo um liso e um franjado (Figura 36). A reprodução sexuada ocorre pelo contato ou pela copulação de gametângios, resultando na formação de oósporos sem flagelos (Figura 38) (Gomes & Pires-Zottarelli 2008, Kirk *et al.* 2008).

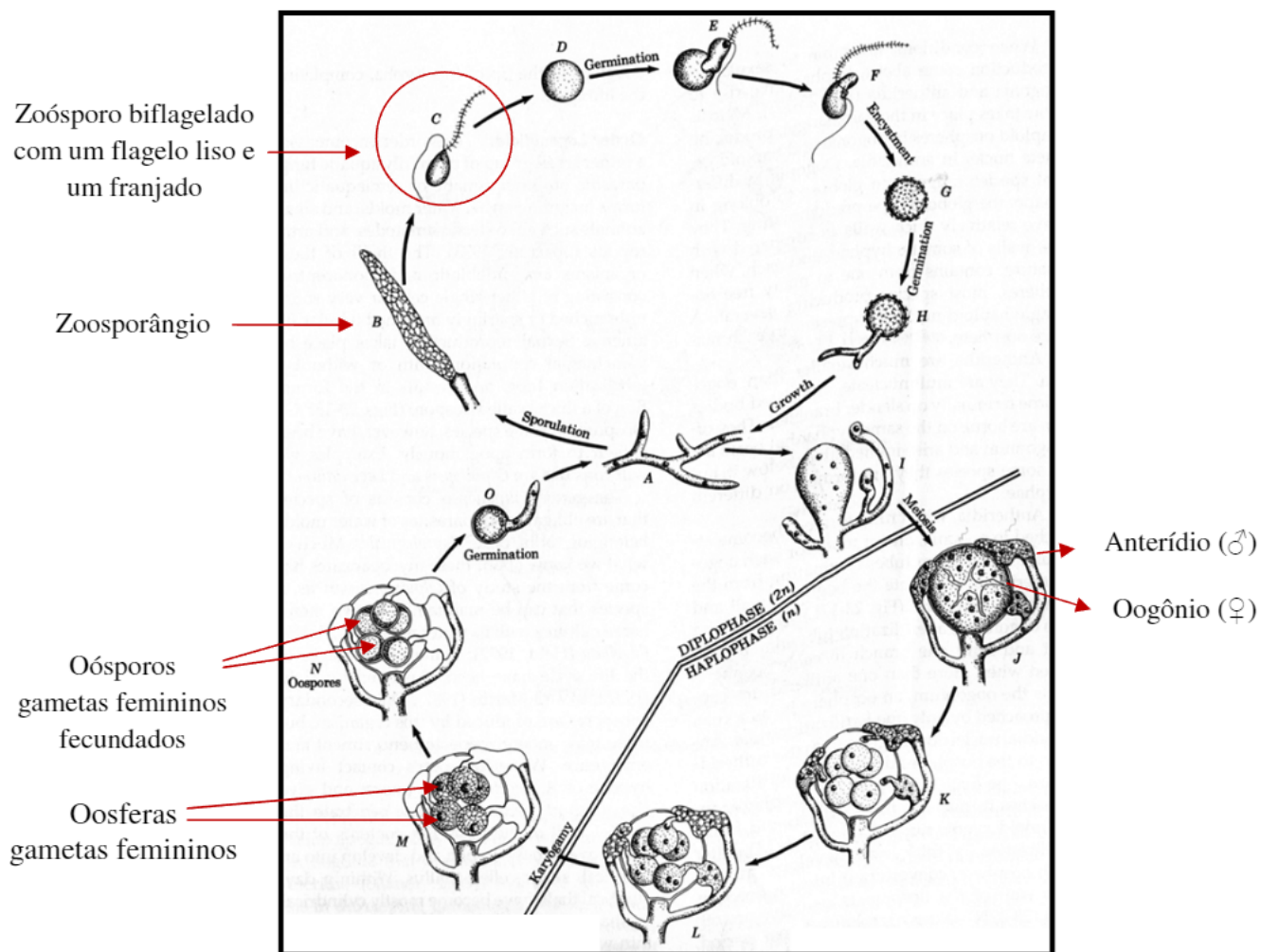


Figura 36. Ciclo reprodutivo do gênero *Saprolegnia* mostrando a fase assexuada e sexuada, onde: (A) hifa somática; (B) zoosporângio; (C) zoósporo primário; (D) zoósporo encistado; (E) germinação; (F) zoósporo secundário; (G) zoósporo encistado; (H) germinação; (I - M) gametângio em diferentes fases de diferenciação; (N) gametângio com oósporos; (O) germinação do oósporo (Fonte: Alexopoulos *et al.*, 1996).



Figura 37. Zoosporângio de *Achlya dubia* Coker (Foto: C.A. Nascimento).



Figura 38. Oogônio de *Saprolegnia ferax* (Gruith.) Thuret com oosferas no interior (Foto: C.A. Nascimento).

Quais fungos e organismos zoospóricos são reconhecidamente importantes nos ambientes aquáticos continentais?

Os ecossistemas aquáticos apresentam grande diversidade de **fungos e organismos zoospóricos**, que juntamente às bactérias e aos detritívoros (insetos, protozoários, etc.) são responsáveis pela fragmentação e degradação de substratos orgânicos submersos, transformando-os em seus componentes originais (mineralização), dinamizando a cadeia de detritos e a ciclagem de nutrientes (Bärlocher 1992, Gessner & Chauvet 1993, Dix & Webster 1995).

Esses organismos são cosmopolitas, com elevado potencial adaptativo, sendo encontrados em ambientes preservados e/ou impactados (Schoenlein-Crusius, *et al.* 2007). Possuem grande capacidade de degradação de resíduos compostos por carbono e nitrogênio, como açúcares simples, celulose, hemicelulose, lignina, pectinas, proteínas (quitina e queratina), além de xilano, ácidos húmicos, entre outras substâncias (Kjøller & Struwe 1992, Moore-Landecher 1996). São fundamentais na ciclagem de elementos essenciais, podendo acumular e/ou degradar materiais tóxicos, auxiliando a desintoxicação dos ambientes (Bärlocher & Kendrick 1974, Christensen 1989).

A distribuição desses microrganismos nos ambientes aquáticos depende de dois fatores: 1) da habilidade decompositora que apresentam e 2) das adaptações frente às características dos ambientes. A maioria dos fungos e pseudofungos podem se desenvolver em qualquer substrato e muitas vezes em qualquer ambiente, embora algumas espécies sejam restritas a ambientes e substratos específicos, ou apresentam capacidade de decompor apenas certas substâncias e, por isso, estão presentes somente em um período da decomposição de um determinado substrato (Kjøller & Struwe 1992, Dix & Webster 1995, Alexopoulos *et al.* 1996).

Dentre os fungos responsáveis pela decomposição de substratos submersos em ambientes aquáticos continentais, estão os quitridiomycetos, os blastocladiomycetos, os fungos anamorfos, as leveduras aquáticas, espécies de ascomycetos, algumas espécies de basidiomycetos e algumas de zigomicetos. Entre os pseudofungos estão os hifomitridiomycetos e oomycetos (Dix & Webster 1995).

Para melhor entendimento dessa complexa relação ecológica, Park (1972) os denominou, quanto à origem e adaptações frente a estes ambientes, como **fungos aquáticos** ou **nativos** e **fungos imigrantes**. Assim, o grupo dos **fungos aquáticos** ou **nativos** foi constituído pelos: 1) organismos zoospóricos – pseudofungos, blastocladiomycetos e quitridiomycetos; 2) Hyphomycetes aquáticos - fungos anamorfos aquáticos; 3) leveduras aquáticas. Os fungos terrestres (geofungos) que toleram o ambiente aquático foram denominados de **fungos imigrantes**.

Os fungos imigrantes foram divididos em três sub-grupos: 1) **transientes** - no ambiente aquático diminuem o metabolismo progressivamente e param de agir como decompositores de matéria orgânica, mantendo-se sob a forma de resistência; 2) **migrantes**, alternam entre o ambiente terrestre e aquático, possuem parte do ciclo de vida desenvolvido no ambiente aquático e parte no terrestre e 3) **versáteis**, fungos de origem terrestre que se ajustam ao ambiente aquático e persistem ativamente durante a decomposição de substratos submersos (Park 1972).

Outra forma, talvez mais didática e simples, separa os fungos e pseudofungos que habitam os ambientes aquáticos em dois grupos: **zoospóricos** e “**não zoospóricos**”. Esta separação agrupa entre os “não zoospóricos” todos os fungos que não apresentam flagelos nas estruturas de reprodução (Schoenlein-Crusius & Malosso 2007).

Os **organismos zoospóricos** possuem importante papel na decomposição da matéria orgânica alóctone. Ocorrem em elevada quantidade e diversidade, com ampla distribuição geográfica. Mostram-se resistentes às condições hidrológicas adversas, como amplas variações de

pH, temperatura, saturação de oxigênio e eutrofização (Dick 1976, Schoenlein-Crusius & Milanez 1996, Pires-Zottarelli 1999).

Os **hifomicetos aquáticos** são fungos anamorfos, apresentam conídios hidrodinâmicos, sigmóides ou tetrarradiados e leves (Figuras 39 e 40), que permite flutuação e rápida fixação em novos substratos (Ingold 1975, Alexopoulos *et al.* 1996). A ocorrência e distribuição desses microrganismos pode ser influenciada por algumas condições hidrológicas, como teor de oxigênio, temperatura e turbulência da água (Ingold 1975, Bärlocher 1992).

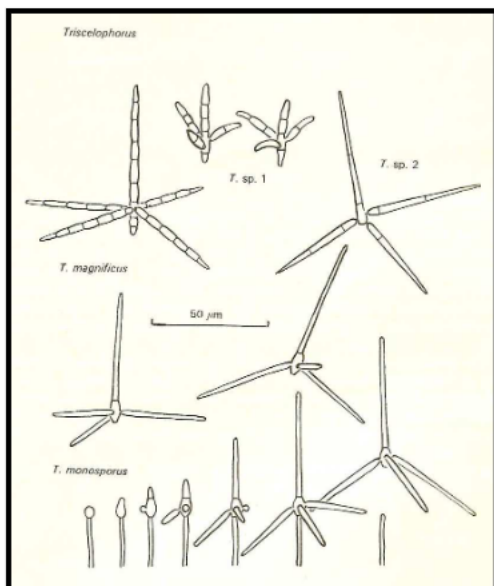


Figura 39. Diferentes espécies do gênero *Triscelophorus* sp. (Fonte: Ingold 1975).

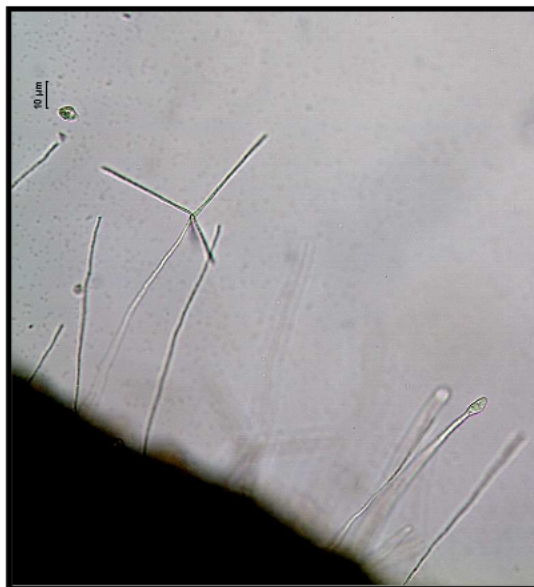


Figura 40. Conidióforos e conídio de *Triscelophorus monosporus* Ingold (Foto: C.G.Moreira).

Os hifomicetos aquáticos foram classificados originalmente por Ingold (1975) em dois grupos, os "**Ingoldian fungi**" ou **fungos Ingoldianos** (nome dado ao grupo em homenagem a um dos pioneiros neste estudo) e os **aeroaquáticos**.

Goh (1997) propôs uma separação dos hifomicetos em três grupos: hifomicetos ingoldianos, hifomicetos aeroaquáticos e acrescentou os hifomicetos facultativos.

Os hifomicetos ingoldianos, também conhecidos como tetrarradiados, são fungos que apresentam conídios hidrodinâmicos e que são exclusivamente dependentes da água para a reprodução. Os hifomicetos aeroaquáticos são fungos que suportam condições de submersão, mas reproduzem-se fora do ambiente aquático, necessitam que as estruturas de reprodução entrem em contato com o ar, para que a reprodução ocorra. Os hifomicetos facultativos são observados nos ambientes aquáticos de forma esporádica, em associação à substratos submersos (Ingold 1975, Goh & Hyde 1996, Goh 1997, Schoenlein-Crusius & Grandi 2003) e, correspondem aos versáteis, descritos anteriormente.

Deve-se salientar que as classificações citadas acima são artificiais, levam em conta características do ciclo de vida e de distribuição de espécies de fungos, sendo aplicadas apenas para auxiliar no entendimento dos diferentes grupos de fungos decompositores de substratos.

As **leveduras aquáticas** constituem um grupo polifilético e pertencem aos ascomicetos e basidiomicetos, de acordo com as características reprodutivas que apresentam. São grandes produtoras de enzimas capazes de degradar vários tipos de substratos (Alexopoulos *et al.* 1996).

Alguns representantes deste grupo são sensíveis às variações ambientais, como a presença de poluentes, outros são mais resistentes, assim como os fungos terrestres (Schoenlein-Crusius & Milanez 1996). O grupo das leveduras aquáticas é menos mencionado em trabalhos sobre substratos submersos. Os estudos desses microrganismos enfocam a importância ambiental, diversidade em ambientes aquáticos, terrestres e em frutos senescentes. Apresentam heterogeneidade de distribuição de acordo com o ambiente (Hagler *et al.* 1995, Rosa *et al.* 1995). Possivelmente apresentem grande importância na decomposição de substratos submersos, embora os trabalhos realizados abordem tal aspecto de maneira incipiente (Moreira & Schoenlein-Crusius 2007).

Os **geofungos** ou **fungos terrestres**, incorporados aos ecossistemas aquáticos por materiais alóctones, ventos, chuvas, escoamentos de águas superficiais e assoreamento dos ecossistemas aquáticos pelo solo marginal, são conhecidos por colonizar substratos submersos e agir ativamente na decomposição dos mesmos (Park 1972, Dick 1976, Dix & Webster 1995, Schoenlein-Crusius & Milanez 1998, Moreira 2002; 2006). Embora algumas espécies diminuam sua atividade metabólica após submersão, a maioria é isolada de materiais vegetais submersos e em até estádios finais de decomposição (Schoenlein-Crusius & Milanez 1998, Moreira 2002, 2006). Neste grupo são verificadas espécies pertencentes aos Filos *Ascomycota*, *Basidiomycota*, *Zygomycota* e muitas espécies de fungos anamorfos.

Qual a importância dos fungos e pseudofungos para os ambientes aquáticos continentais?

Dentro da limnologia, ciência que estuda os ambientes aquáticos continentais, a comunidade decompositora passou a receber maior atenção recentemente (Esteves 1998, Tundisi & Matsumura Tundisi 2008). Entre os decompositores, os fungos e pseudofungos são menos mencionados do que as bactérias e embora os estudos tenham avançado nas últimas décadas, as informações ainda são escassas, quando comparadas à complexidade do grupo (Moreira & Schoenlein-Crusius 2007).

A maioria dos ambientes aquáticos continentais apresenta-se circundada por vegetação e em contato direto com o ambiente terrestre através da região litorânea, por isso recebe elevada quantidade de matéria orgânica alóctone (que vem de fora), provindas dos solos e vegetação adjacente (Gessner 1999). Um dos maiores constituintes da matéria alóctone é o material de origem vegetal, com a maior parte composta por folhas (Meguro *et al.* 1979).

Para muitos ambientes aquáticos, com exceção dos que possuem elevada colonização de macrófitas (plantas aquáticas), o material alóctone constitui a principal fonte de nutrientes responsáveis pela sua manutenção (Bärlocher & Kendrick 1974, Bärlocher 1992, Esteves 1998).

Da matéria orgânica particulada total que entra nos ambientes aquáticos, apenas uma pequena parte é prontamente utilizada pelos detritívoros (fragmentadores); o restante necessita de prévia colonização microbiana, responsável por incrementar o material vegetal com compostos nitrogenados (proteínas), tornando-as mais palatáveis aos detritívoros e iniciando transformações envolvendo grande quantidade de energia (Witkamp & Van Der Drift 1961, Kaushik & Hynes 1968, Bärlocher & Kendrick 1973, 1974, Bärlocher 1992).

Estudos pioneiros que objetivaram avaliar a ação dos fungos como decompositores de substratos submersos, foram realizados nas décadas de 1960 e 1970 em rios de regiões de clima temperado (Kaushik & Hynes 1968, Bärlocher & Kendrick 1973, 1974), verificando acréscimos de proteínas em folhas colonizadas por fungos (Kaushik & Hynes 1968). Posteriormente, Bärlocher & Kendrick (1973, 1974), Bärlocher (1992) e Gessner & Chauvet (1994) verificaram também uma maior ação dos hifomicetos aquáticos na colonização de substratos vegetais submersos.

De maneira contrária, os estudos brasileiros verificaram intensa participação dos geofungos e dos organismos zoospóricos, que se sobrepuseram as espécies de hifomicetos aquáticos em riqueza de espécies e densidade de micélio (Schoenlein-Crusius & Milanez 1989, 1998, Schoenlein-Crusius *et al.* 1990, 1992, Pires-Zottarelli *et al.* 1993, Moreira, 2006). Resultado semelhante foi verificado por Marano *et al.* (2010) em estudo realizado na Argentina. A explicação para tais resultados pode estar relacionada ao uso de diferentes métodos para isolamento dos microrganismos (Schoenlein-Crusius *et al.* 2007), já que a obtenção de táxons pertencentes aos diferentes grupos depende do consorciamento de técnicas, como iscagem múltipla (Milanez 1989), inoculação das folhas em meios de cultura e incubação em câmara-úmida (Schoenlein-Crusius & Milanez 1998), as quais possibilitam o isolamento de organismos zoospóricos, hifomicetos aquáticos e geofungos.

Recentemente, estudo molecular realizado em região de clima temperado revelou a existência de significativa diversidade de fungos zoospórios e de geofungos em amostras de folheto submerso, confirmando a ação desses organismos durante a decomposição (Nikolcheva & Bärlocher 2004), além dos que foram observados através das técnicas convencionais, indicando que os estudos sobre a diversidade dos fungos e organismos zoospóricos nos ambientes aquáticos estão apenas começando.

Agradecimentos

As autoras agradecem aos pesquisadores Dra. Adriana M. Gugliotta, Dra. Carmen L. A. Pires-Zottarelli, Dra. Rosely A. P. Grandi, ao Dr. José Ivanildo de Souza e aos pós-graduandos Dra. Cristiane A. Nascimento, M.Sc. Maira C. Abrahão e ao M.Sc. Nelson Menolli Júnior pelo auxílio prestado para a confecção desta apostila, que envolveu desde a revisão do texto até a permissão de uso de ilustrações de arquivo particular. À PqC M.Sc. Maria de Fátima Scaf pela coordenação das atividades desenvolvidas no Estágio de Docência do Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Vegetal e Meio Ambiente.

É agradecido à CAPES pelo auxílio financeiro através da Bolsa de Doutorado, concedida pelo programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Vegetal e Meio Ambiente do Instituto de Botânica.

Carolina Gasch Moreira
moreira_carolina@hotmail.com

Iracema Helena Schoenlein-Crusius
iracema@crusius.com.br

Referências Bibliográficas

- Alexopoulos, C. J.; Mims, C. W. & Blackwell, M. 1996. *Introductory Mycology*. 4 ed. John Wiley Sons. Inc. New York.
- Bärlocher, F. & Kendrick, B. 1973. Fungi in the diet of *Grammarus pseudolimnaeus*. *Oikos*, 24: 295-300.
- Bärlocher, F. & Kendrick, B. 1974. Dynamics of the fungal population on leaves in a stream. *Journal of Ecology*, London, 62 (3): 761-791.

- Bärlocher, F.** 1992. Research on aquatic hyphomycetes: historical background and overview. *In*: Bärlocher, F. (ed.) The ecology of aquatic Hyphomycetes. Berlin: Springer-Verlag, pp. 1-15.
- Barnett, H. L. & Hunter, B. B.** 1999. Illustrated genera of imperfect fungi. 4th ed., Minnesota: APS.
- Christensen, M.** 1989. A view of fungal ecology. *Mycologia*, 81 (1): 1-19.
- Dick, M. W.** 1976. The ecology of aquatic Phycomycetes. *In*: Gareth Jones, E. B. (ed.). Recent advances in aquatic mycology. Elek Science, London, pp. 513-542.
- Dix, N. J. & Webster, J.** 1995. Fungal Ecology. Cambridge: Chapman & Hall.
- Esteves, F. A.** 1998. Fundamentos da limnologia. Rio de Janeiro: Editora Interciência Ltda.
- Gessner, M. O & Chauvet, E.** 1994. Importance of stream microfungi in controlling breakdown rates of leaf litter. *Ecology*, 75(6): 1807-1817.
- Gessner, M. O. & Chauvet, E.** 1993. Ergosterol-to-biomass conversion factory for aquatic Hyphomycetes. *Applied Environmental Microbiology*, 59: 502-507.
- Gessner, M. O.** 1999. A perspective on leaf litter breakdown in streams. *Oikos*, 85: (2) 377-384.
- Goh, T.K. & Hyde, K.D.** 1996. Biodiversity of freshwater microfungi. *Journal of Industrial Microbiology*, 17: 328-345.
- Goh, T.K.** 1997. Tropical freshwater Hyphomycetes. *In*: Hyde, K.D. (ed.). Biodiversity of tropical microfungi. Hong Kong University press, pp. 180-227.
- Gomes, A.L & Zottarelli, C.L.A.** 2008. Oomycota (Straminipila) da Reserva Biológica de Paranapiacaba, Santo André, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 22(2): 373-392.
- Grandi, R.A.P.** 1998. Taxonomia de Deuteromicetos. *In*: Bononi, V.L.R. (org.). Zigomicetos, Basidiomicetos e Deuteromicetos: noções básicas de taxonomia e aplicações biotecnológicas. Instituto de Botânica, Secretaria do Estado do Meio Ambiente, São Paulo, pp. 140-165.
- Grandi, R.A.P.** 2007. Fungos. *In*: P.H. Raven, R.F. Evert & S.E. Eichhorn. *Biologia Vegetal*. 7 ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, pp. 277-312.
- Hagler, A. N., Mendonça-Hagler, L. C., Rosa, C. A. & Morais, P. B.** 1995. Yeasts as an example of microbial diversity in Brazilian ecosystems. *Oecologia* 1: 225-244.
- Hibbett, D.S., Binder, M., Bischoff, J.F., Blackwell, M., Cannon, P.F., Eriksson, E.O., Huhndorf, S., James, T., Kirk, P.M., Lücking, R., Thorsten Lumbsch, H., Lutzoni, F., Matheny, P.B., McLaughlin, D.J., Powell, M.J., Redhead, S., Schoch, C.L., Spatafora, J.W., Stalpers, J.A., Vilgalys, R., Aime, M.C., Aptroot, A., Bauer, R., Begerow, D., Benny, G.L., Castlebury, L.A., Crous, P.W., Dai, Y.C., Gams, W., Geiser, D.M., Griffith, G.W., Gueidan, C., Hawksworth, D.L., Hestmark, G., Hosaka, K., Humber, R.A., Hyde, K.D., Ironside, J.E., Kõljalg, U., Kurtzman, C.R., Larsson, K.H., Lichtwardt, R., Longcore, J., Miadlikowska, J., Miller, A., Moncalvo, J.M., Mozley-Standridge, S., Oberwinkler, F., Parmasto, E., Reeb, V., Rogers, J.D., Roux, C., Ryvarden, L., Sampaio, J.P., Schüssler, A., Sugiyama, J., Thorn, R.G., Tibell, L., Untereiner, W.A., Walker, C., Wang, Z., Weir, A., Weiss, M., White, M.M., Winka, K., Yao, Y.J., Zhang, N.** 2007. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. *Mycological Research*, 111: 509-547.
- Ingold, C. T.** 1975. Guide to aquatic and water-borne Hyphomycetes (Fungi Imperfecti) with notes on their biology. Freshwater Biological Association, Ambleside.
- Kaushik, N. K. & Hynes, H. B. N.** 1968. Experimental study on the role of autumn shed leaves in aquatic environments. *Journal of Ecology*, 56: 229-543.
- Kirk, P.M., Cannon, P.F., David, J.C. & Stalpers, J.A.** Dictionary of the Fungi. 9 ed. Wallingford: CAB International, 2001.

- Kirk, P.M., Cannon, P.F., Minter, J.C. & Stalpers, J.A.** Dictionary of the Fungi. 10th ed. Wallingford: CAB International, 2008.
- Kjøller, A. & Struwe, S.** 1992. Functional groups of microfungi in decomposition. *In*: Carroll & Wicklow (eds.). The fungal community: its organization and role in the ecosystem. 2 ed. New York: Marcel Dekker, Inc. 1992, pp. 619-630.
- Leslie, J.F. & Summerell, B.A.** 2006. The Fusarium Laboratory Manual. Blackwell Publishing, Iowa.
- Marano, A.V., C.L.A. Pires-Zottarelli, M.D. Barrera, M.M. Steciow & F.H. Gleason.** 2010. Diversity, role in decomposition, and succession of zoosporic fungi and straminipiles on submerged decaying leaves in a woodland stream. *Hydrobiologia*. doi: 10.1007/s10750-009-0006-4.
- Marvanová, L.** 2007. Aquatic Hyphomycetes and their meiosporic relatives: slow and laborious solving of a jig-saw puzzle. *In*: Ganguli, B.N. & Deschmukh, S.K. (eds.). Fungi multifaceted microbes. Anamaya Publishers, p.128-152.
- Meguro, M., Vinueza, G. N. & Delitti, W. B. C.** 1979. Ciclagem de nutrientes minerais na mata mesófila secundária, São Paulo, 1: Produção e conteúdo de nutrientes minerais no folheto. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, 7: 11-31.
- Milanez, A. I.** 1989. Fungos de águas continentais. *In*: Fidalgo, O. & Bononi, V. L. (eds.). Técnicas de coleta, preservação e herborização de material botânico. Instituto de Botânica, São Paulo, pp. 17-20.
- Moore-Landecker, E.** 1996. Fundamentals of the fungi. 4th. ed., New Jersey: Prentice-Hall.
- Moreira, C. G.** 2002. Sucessão de fungos (Hyphomycetes aquáticos e geofungos) associados à decomposição de folhas de *Tibouchina pulchra* Cogn. submersas em um riacho da Mata Atlântica. São Paulo. Monografia, Universidade de Santo Amaro, São Paulo.
- Moreira, C. G.** 2006. Avaliação da diversidade e biomassa de fungos associados a folhas em decomposição de *Tibouchina pulchra* Cogn. submersas em reservatórios do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (PEFI), São Paulo, SP. Dissertação de Mestrado, Instituto de Botânica, São Paulo.
- Moreira, C.G. & Schoenlein-Crusius, I. H.** 2007. Fungos decompositores de substratos foliares submerses em ambientes aquáticos continentais: estado da arte e novos dados obtidos para o Brasil. *In*: Barbosa, L.M. & Santos Junior, N.A. (orgs.). A botânica no Brasil: pesquisa, ensino e políticas públicas ambientais. Sociedade Botânica do Brasil, São Paulo, pp. 172-176.
- Nascimento, C.A. & Pires-Zottarelli, C.L.A.** 2009. Chytridiales (Chytridiomycota) do Parque Estadual da Serra da Cantareira, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 23(2): 459-473.
- Nikolcheva L.G., Bärlocher F.** 2004. Taxon-specific primers reveal unexpectedly high diversity during leaf decomposition in a stream. *Mycological Progress* 3: 41–50.
- Park, D.** 1972. On the ecology of heterotrophic micro-organisms in freshwater. *Transactions of the British Mycological Society*, 58 (2): 291-299.
- Pessoa, W.R.L.S., Barguil, B.M., Oliveira, S.M.A., Coelho, R.S.B.** 2008. Ocorrência de *Pestalotiopsis palmarum* em *Caryota mitis*. *Summa Phytopathologica* 34(1): 95.
- Pires-Zottarelli, C. L. A.** 1999. Fungos zoospóricos dos Vales dos Rio Moji e Pilões, Região de Cubatão, São Paulo, SP. Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista – Instituto de Biociências, Rio Claro, SP.

- Pires-Zottarelli, C.L.A. & Gomes, A.L.** 2007. Contribuição para o conhecimento de Chytridiomycota da “Reserva Biológica de Paranapiacaba”, Santo André, SP, Brasil. *Biota Neotropica* 7(3): 309-329.
- Pires-Zottarelli, C. L. A., Milanez, A. I. & Schoenlein-Crusius, I. H.** 1993. Quantitative estimation of zoosporic fungi and aquatic hyphomycetes on leaves submerged in a stream in the Atlantic Rainforest, in the State of São Paulo, Brazil. *Revista Brasileira de Microbiologia*, 24: 192-197.
- Rosa, C. A., Rezende, M. A., Barbosa, F. A. R., Morais, P. B. & Franzot, S. P.** 1995. Yeast diversity in a mesotrophic lake on the karstic plateau of Lagoa Santa, MG, Brazil. *Hydrobiologia* 308: 103-108.
- Schoenlein-Crusius, I. H. & Grandi, R. A. P.** 2003. The diversity of aquatic hyphomycetes in South America. *Brazilian Journal of Microbiology*, 34: 183-193.
- Schoenlein-Crusius, I. H. & Malosso, E.** 2007. Diversity of aquatic Hyphomycetes in the tropics. In: Ganguli, B. N. & Deshmukh, S. K. (eds.). *Fungi: Multifaceted microbes*. Anamaya Publishers, New Delhi, p. 61-81.
- Schoenlein-Crusius, I. H. & Milanez, A. I.** 1989. Sucessão fúngica em folhas de *Ficus microcarpa* L. f. submersas no lago frontal situado no Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo, SP. *Revista de Microbiologia* 20(1): 95-101.
- Schoenlein-Crusius, I. H. & Milanez, A. I.** 1996. Diversity of aquatic fungi in Brazilian Ecosystems. In: Bicudo, C. & Menezes, N. A. (eds.). *Biodiversity in Brazil: a first approach*. CNPq, São Paulo, pp. 31-48.
- Schoenlein-Crusius, I. H., Moreira, C. G. & Pires-Zottarelli, C. L. A.** 2007. O papel dos fungos nos ambientes aquáticos. *Boletim da Sociedade Brasileira de Limnologia* 36 (1): 26-30.
- Schoenlein-Crusius, I. H., Pires-Zottarelli, C. L. A. & Milanez, A.** 1998. Fungal succession on leaves of *Alchornea triplinervia* (Spreng.) Muell. Arg. submerged in a stream of an Atlantic Rainforest in the State of São Paulo, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, 21(3): 253-259.
- Schoenlein-Crusius, I. H., Pires-Zottarelli, C.L.A. & Milanez, A.I.** 1990. Sucessão fúngica em folhas de *Quercus robur* L. (carvalho) submersas em um lago situado no município de Itapeverica da Serra, SP. *Revista de Microbiologia* 21(1): 61-67.
- Schoenlein-Crusius, I. H., Pires-Zottarelli, C.L.A. & Milanez, A.I.** 1992. Aquatic fungi in leaves submerged in a stream in the Atlantic Rainforest. *Revista de Microbiologia* 23(3): 167-171. 1992.
- Schüssler, A., Schwarzott, D., Walker, C.** 2001. A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution. *Mycological Research* 105(12): 1413-1421.
- Sparrow, F.K.** 1960. *Aquatic Phycomycetes*. 2. ed. Ann Arbor, University of Michigan Press.
- Tundisi, J.G. & Matsumura Tundisi, T.** 2008. *Limnologia*. Oficina de Textos, São Paulo.
- Webster, J. & Weber, R.W.S.** 2007. *Introduction to Fungi*. Cambrigge University Press, New York.
- Witkamp, M. & Van Der Drift, J.** 1961. Breakdown of forest litter in relation to environmental factors. *Plant and Soil*, 15(4): 595-311.
- Whittaker, R.H.** 1969. New concepts of Kingdoms of organisms. *Science*, 163: 150-160.