

FILOGENIA DE HONGOS

Olga M^a Felip Arias

geix@hotmail.com

Alumna 4^o Biología, Materia: Biodiversidade de Plantas non Vasculares,
Universidade de Vigo. Profesora: Marisa Castro

Resumen: En base a traballos de Cavalier-Smith (1983, 1988, 1989, 1998, 2001) se traza un recorrido por la evolución filogenética de los hongos, basada tanto en resultados obtenidos a partir de la selección del principio de máxima probabilidade como de metodoloxías moleculares.

Palabras clave: Filogenia hongos, evolución fúngica.

Resumo: En base a traballos de Cavalier-Smith (1983, 1988, 1989, 1998, 2001) trázase un percorrido pola evolución filoxenética dos fungos, baseada tanto en resultados procedentes da selección do principio de máxima probabilidade como das metodoloxías moleculares.

Palabras clave: Filoxenia fungos, evolución fúnxica.

INTRODUCCIÓN

Según Cavalier-Smith (2001) en la historia de la Tierra se observa una evolución progresiva de las plantas y los hongos a partir de procariotas unicelulares hacia eucariotas complejos y pluricelulares. El patrón general indica que la evolución de los eucariotas coincidió con un aumento del oxígeno en la hidrosfera y en la atmósfera, acompañado por el desarrollo de los ciclos sexuales y nuevos procesos como la mitosis y la alternancia de generaciones. Procesos que establecieron las bases para la evolución subsiguiente hacia plantas pluricelulares complejas a partir de varios grupos de algas. Los pasos evolutivos finales fueron el desplazamiento hacia el medio terrestre y el desarrollo de hongos, briófitos y plantas vasculares como líneas principales.

Para hacer consideraciones filogenéticas y delimitar los grandes grupos de organismos deben usarse principalmente datos moleculares basados en la comparación de secuencias de rRNA, ya que los ribosomas están presentes en todos los tipos celulares.

Los «relojes moleculares» pueden producir cuadros filogenéticos muy dispares; todavía se tienen que afinar las técnicas de calibración para ofrecer un cuadro coherente con la evidencia paleontológica (es importante encontrar alguna propiedad interna en las propias secuencias que indique la edad evolutiva).

Por otra parte, la micología es todavía una ciencia en proceso de desarrollo. Se estiman más de un millón de especies de hongos de las cuales solo hay descritas unas 100.000 especies (Hawksworth, 1995) y los fósiles fúngicos son raros y casi siempre microscópicos, muy raras veces se han en-

contrado fructificaciones completas. Los restos de micelios son abundantes en muchos sedimentos desde el Devónico, pero es casi imposible adscribirlos a grupos concretos por la falta de rasgos de diagnóstico. Es decir, la micología tiene problemas relacionados con el origen, la diversificación y la especiación de hongos; pero ha experimentado un progreso considerable durante la última década gracias a los avances tanto en la paleobotánica como en las nuevas técnicas moleculares de análisis filogenético (Esser & Lemke, 2001, en Carrión, 2003).

METODOLOGÍA

Prácticamente todo lo que se conoce sobre filogenia de Oomicetos y Eumicetos son hipótesis, ya que hasta hace aproximadamente diez años no se disponía de técnicas experimentales para el desarrollo de árboles filogenéticos coherentes, por este motivo la selección bibliográfica resulta difícil ya que se encuentra bastante dispersa. Y, como las hipótesis publicadas se encuentran en constante cambio, para la realización de este trabajo nos hemos basado esencialmente en el estudio recopilatorio realizado por Scagel y col., (1991) y por Carrión (2003).

DESARROLLO Y RESULTADOS

En base a esto podemos hablar de tres grandes líneas evolutivas (Fig. 1): Hongos ameboides o mucilaginosos (Mixomicetos, Acrasiomicetos, Plasmodiophoromycota), fagotróficos, Pseudohongos (Oomicetos, Hifoquitridiomicetos y Labyrinthulomycota) y Eumicetos (Quitridiomicetos, Zigomicetos, Ascomicetos y Basidiomicetos), lisotróficos. Estas dos últimas líneas convergen en su organización miceliar, pero presentan nota-

bles diferencias metabólicas, ultraestructurales y bioquímicas; las hifas no se pueden considerar homólogas, sino más bien convergentes (Howard & Gow, 2001 en Carrión, 2003). Y, aunque parece que el éxito fúngico se debe, en buena medida, a las propiedades de éstas, hay grupos actuales con otras morfologías que han sobrevivido. Se puede afirmar que las hifas, los talos quitridiales y las células de tipo levadura evolucionaron de forma convergente en Eumicetos y Pseudohongos (Cavalier-Smith, 2001); es decir, los «micelios» evolucionaron de forma independiente, posiblemente como una adaptación para optimizar la digestión extracelular y para la explotación de medios semisólidos con materia orgánica.

Berbee & Taylor (1993, en Carrión, 2003), declaran que la principal diversificación de Oomicetos ocurrió hace menos de 50 millones de años, mucho después del origen de las angiospermas. Esto contrasta con la divergencia entre Quitridiomicetos y los demás hongos, que ha sido datada en torno a 550 millones de años, es decir, los Oomicetos serían aproximadamente diez veces más recientes que el resto de los hongos, lo que podría deberse a una invasión de zonas adaptativas de hongos por medio de la competencia. Esta «dispersión» apoya la hipótesis de que no existe ninguna superioridad inherente en el nivel de organización fúngica respecto al de Pseudohongos.

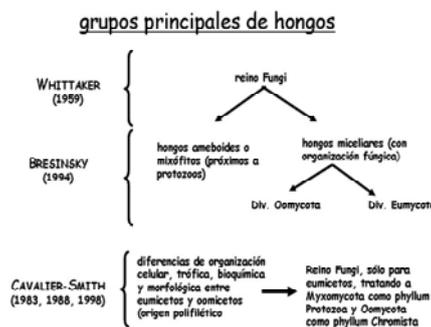


Fig 1. Grupos principales de hongos

Con todo esto es lógico pensar que los hongos, con digestión externa y pared de quitina, ocuparon antes que otros grupos el nicho de los heterótrofos, diversificándose rápidamente antes que el resto. De hecho, Cavalier-Smith & Chao (1996) elaboraron árboles filogenéticos con secuencias de rRNA que muestran que la divergencia entre algas heterocontas y Oomicetos tiene lugar al mismo tiempo que la de diatomeas y otros Ochrófitos.

Por otra parte, los estudios realizados por

Filogenia en hongos ameboides

Es un grupo heterogéneo que antiguamente se relacionó con Eumicetos; pero se encontraron divergencias profundas entre unos y otros en la estructura de las esporas y en la bioquímica, por ello fueron encuadrados, por CAVALIER-SMITH (2001), dentro de Protozoa y Chromistas, cuando anteriormente habían sido incluidos dentro de los protistas o de los protoctistas. Existen varios caracteres que indican una cierta relación con Protozoa, como la fagocitosis, los movimientos ameboides, etc. Las relaciones entre los hongos mucilaginosos no están claras, ya que se basan, al no existir registro fósil, en similitudes y diferencias entre formas existentes. En base a estos trabajos, LLIMONA (1997) acepta tres phylla, Acrasiomicota, Myxomycota y Plasmodiophoromycota; mientras que otros autores como HAWKSWORTH y col., (1995) y KIRK y col., (2001) consideraron un cuarto, Dictyosteliomycota.

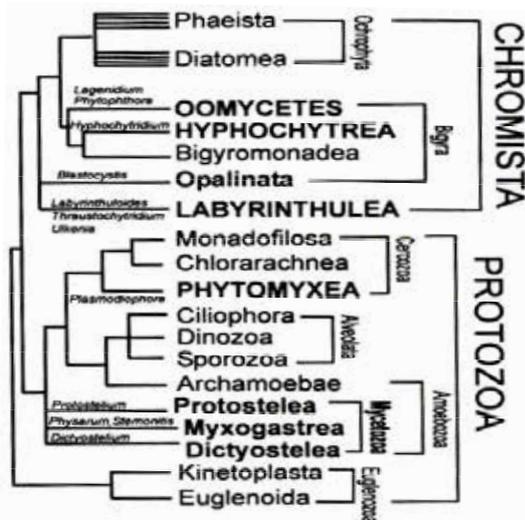


Fig. 2. Esquema simplificado de la filogenia de 120 eucariotas basada en el gen 18S rRNA para mostrar el origen polifilético de los organismos “fungoides”. Los hongos ameboides se incluyen en varios grupos dentro del reino Protozoa, mientras que los pseudohongos quedan repartidos dentro de Chromista. Según Cavalier-Smith (2001).

Los Plasmodiophoromycota, en 1985 (Alexopoulos & Mims) se habían encuadrado dentro de Eumycota; pero Baldauf & Doolittle (1997, en Carrión, 2003) al aceptar la parafilésis de Phytomyxea y Mycetozoa, en contra de ideas anteriores basadas en secuencias de proteínas; junto con las evidencias moleculares observadas (Braselton, 2001, en Carrión, 2003) consideran a *Plasmodiophora* y otros géneros próximos como Protozoa fisiológicamente especializados. Algo semejante ocurre con los Mixomicetos, colocados actualmente entre los micetozoos (Protozoa) por Cavalier-Smith (2001) y los Dictiosteliomicetos parecen estar relacionados con los mixomicetos, ya que se ha descubierto un grupo, los Protostélidos, que comparten caracteres de ambos (Fig. 2).

Filogenia de Pseudohongos

Debido al morfotipo filamentosos y al tipo de nutrición lisotrófica, los Pseudohongos han sido clasificados en tres phylla por Kirk y col. (2001), Oomycota, Hyphochytridiomycota y Labyrinthulomycota; otros autores como Llimona (1997) los incluyen en un solo phylum Oomycota, subdividido en tres clases.

Una de las diferencias básicas entre Pseudohongos y Eumicetos son los pelos rígidos sobre el flagelo anterior de Oomicetos y sobre el único flagelo de Hifocitridiomicetos, lo que condujo a la separación de éstos de los Quitridiomicetos (hongos verdaderos). Esto llevó a pensar a algunos autores, como Bessey (1942), que de los Oomicetos evolucionaron los Quitridiomicetos y los Hifocitridiomicetos, y que los Oomicetos procedían inicialmente de algún grupo de Crisófitos. Los estudios de secuencias del gen 18S rRNA de proteínas codificadas en el núcleo y de algunos genes del mtDNA (Cavalier-Smith, 1998), junto con estudios con microscopía electrónica acabaron mostrando grandes similitudes entre Oomicetos y algas Heterocontas. A partir de aquí, salieron nuevas clasificaciones y los Pseudohongos fueron incluidos entre los Chromistas, dentro del phylum algal Heterokontophyta (Cavalier-Smith, 1998). Todo esto hace pensar que los hongos son parafiléticos, y esto, junto con la idea de que hay cierta distancia filogenética con los Labirintulomicetos, confirma la polifilesis del grupo.

Algunas de estas hipótesis indican que Oomicetos e Hifocitridiomicetos tienen un

origen distinto al del resto de grupos de hongos y que los dos tipos de células uniflageladas (Hifoquitridiomycetos y Quitridiomycetos) pueden haber evolucionado a partir de dos grupos ancestrales diferentes.

Desde una perspectiva paleoecológica, resulta razonable asumir que los descomponedores saprofiticos y los parásitos similares a los Oomicetos acuáticos actuales, estarían presentes a final del Proterozoico (600 millones de años aproximadamente); pero esto entra en contradicción con las estimas obtenidas a partir de «relojes moleculares» por Berbee & Taylor, 1994, 2001, en Carrión, 2003).

Filogenia de Eumycetos

Se han encontrado fósiles bien preservados de Basidiomycetos y Ascomycetos; pero son de origen relativamente reciente y nos asesoran poco a la hora de explicar su evolución. De hecho, se defienden varias teorías evolutivas en los Eumycetos (Carrión, 2003):

1. Los Zigomicetos representan una división aislada de procedencia desconocida (aunque podría existir un parentesco lejano con los Quitridiomycetos). En base a similitudes morfológicas, los Hemiascomycetos primitivos surgieron de antecesores zigomicetáceos y serían ciertos Ascomycetos sencillos los que originaron los Basidiomycetos.

2. Otra hipótesis trata sobre la relación entre el origen de las royas (Basidiomycetos, Uredinales) a partir de las algas rojas. Esto, obliga a aceptar las teorías monofiléticas en que algas y hongos son el resultado de una evolución paralela a partir de sencillos

Protozoa. La relación con Florideofíceas se justifica en base a la ausencia de células móviles y en las similitudes en la fecundación y el desarrollo subsiguiente.

3. También se ha sugerido, basándose en similitudes bioquímicas, que los Eumycetos pueden haber descendido de antecesores quitridioides.

Actualmente se considera la monofilesis de este grupo (Sugiyama y col., 1996, en Carrión, 2003; Cavalier-Smith, 2001). Los Eumycetos comparten algunas características con animales, como las estructuras quitinosas, el almacenamiento de glucógeno y el código mitocondrial para el triptófano. Esta relación se confirma por la secuenciación del gen 18S rRNA y de algunas proteínas (Baldauf & Palmer, 1993; Wainright y col., 1993, en Carrión, 2003), aunque se considera que hongos y animales surgieron de manera independiente desde algún grupo de Protozoa, probablemente similares a Coanoflagelados actuales (Cavalier-Smith, 1989, 1998). Y, las discrepancias se justifican en base a la secuenciación de la RNA-polimerasa y al análisis de datos de la subunidad menor del DNA ribosómico (SSU rDNA) (Rodrigo y col., 1994; Sidow & Thomas, 1994, en Carrión, 2003).

En base a estos datos Cavalier-Smith (2001) modifica la compartimentación de su antiguo reino Fungi, estableciendo dos subreinos: Neomycota, que incluye a los phylla Basidiomycota y Ascomycota y Eomycota, a Archemycota, junto con Microsporidia (parásitos obligados, intracelulares, de animales). Este nuevo concepto comprende organismos heterotróficos con digestión externa e intenta adecuar la clasificación a su

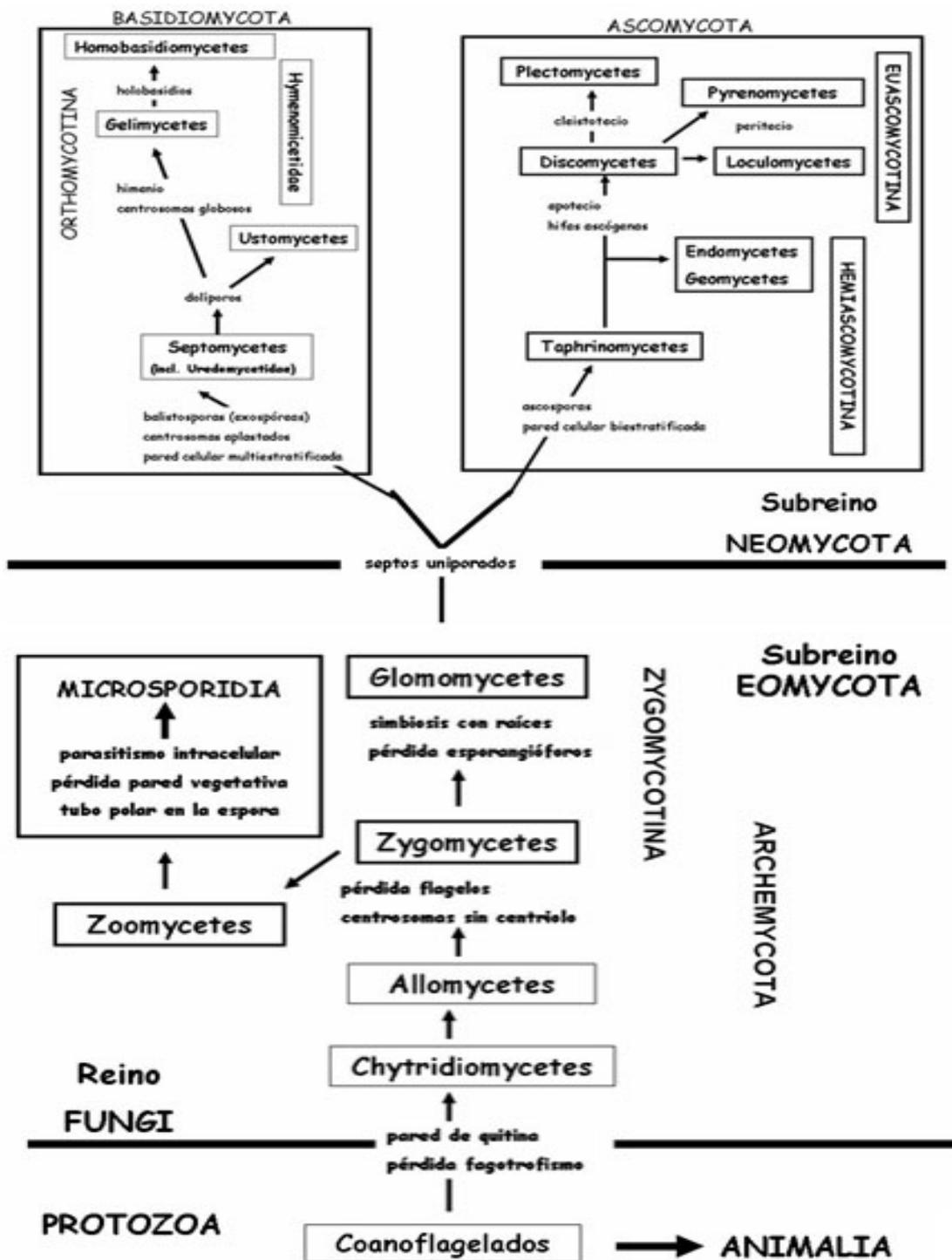


Fig. 3. Eventos clave en la diversificación de hongos verdaderos. Simplificado de Cavalier-Smith (2001).

El hecho de que otras clasificaciones recientes, también basadas en datos moleculares (Dick, 2001, en Carrión, 2003) muestren tan poca correlación con Cavalier-Smith (2001), sugiere que nos encontramos en una fase de transición que, en pocos años,

puede llevarnos a una taxonomía inusualmente diferente.

Con los avances en las técnicas de análisis, existen pocas dudas de la proximidad filogenética entre los Eumicetos y los Microsporidios, que en muchos ciclos presen-

tan alternancia de una fase uninuclear con otra dicariótica, aunque diferente en aspectos básicos de Neomycota, tanto como para afirmar que son dicariofases convergentes, no homólogos (Cavalier-Smith, 2001).

La posición filogenética de Microsporidios es incierta, ya que varía la interpretación según el tipo de dato molecular que discrimina el cladograma. Así, por un lado las secuencias de rRNA los sitúan en la base del árbol eucariótico (Vossbrink y col., 1987, en Carrión, 2003) y por otro, la comparación de secuencias proteicas (tubulinas y actina) produce un cuadro diametralmente opuesto (Cavalier-Smith, 1998, 2001). De alguna manera serían «hongos degenerados» que han perdido la pared vegetativa y algunos orgánulos básicos para la vida eucariótica autónoma (Edlind y col., 1996; Li y col., 1996; Hirt y col., 1999, en Carrión, 2003).

Por otra parte, los árboles de rRNA y las secuencias mitocondriales parecen confirmar la monofilia de Neomycota desde Glomomycetes (Cavalier-Smith, 2001) y rechazan la hipótesis previa de que Ascomycota y Basidiomycota evolucionaron independientemente desde Zygomycota. Y, confirman la estrecha relación filogenética entre ambos (Berbee & Taylor, 2001, en Carrión, 2003), sugerida tradicionalmente por la común aparición de hifas septadas y fase dicariótica. La transición entre Neomycota y Eomycota tendría lugar a través de hongos simbioses asociados con plantas vasculares.

Las filogenias moleculares indican que el ancestro más probable de los Eumicetos es un zooflagelado, en particular un Coanoflagelado o, en su defecto, un organismo muy similar (Cavalier-Smith, 1998) flagelado y unicelular para los cuales no hay registro

fósil, ni reproducción sexual conocida. Este mismo autor, en 2001, sugiere que este ancestro fúngico carecería de flagelo en la fase asimiladora adulta y poseería un ciclo vital con alternancia heteromórfica antes de adquirir la pared celular de quitina, característica de Quitridiomycetos. El registro fósil conocido indica que los Quitridiomycetos han cambiado poco durante 400 millones de años.

Existen dos teorías para explicar esta evolución, en función de que el Quitridiomyceto ancestral fuera saprótrofo o parásito (Fig. 4). En los saprotróficos los tentáculos del Coanoflagelado pueden servir como material evolutivo de partida para los haustorios de quitridiáceos, ya que los rizoides tienen un diámetro similar al de los tentáculos (Cavalier-Smith, 1998). Y, en los parásitos, varía en función de que presenten o no haustorios. En los primeros el origen sería similar al anterior; pero además necesitarían algún mecanismo enzimático para la penetración en la célula hospedante. Y, en los segundos, el organismo ancestral podría posarse sobre las células del hospedante como células desnudas, retraer su flagelo y penetrar en ellas después de secretar una pared continua a su alrededor.

Cavalier-Smith (2001), ha establecido una separación conspicua entre las clases Zygomycetes, Zoomycetes y Glomomycetes (estos últimos constituyen el 80% de las endomicorrizas arbusculares). Y, se sabe que la interacción micorrízica fue coetánea de la conquista de la tierra por las plantas (Taylor & Taylor, 1997, en Carrión, 2003), lo que parece indicar que la evolución inicial de las principales clases de Fungi pudo ser extraordinariamente rápida.

Los análisis de secuencias moleculares postulan la monofilesis de Ascomycota, Hemiascomycotina y Euascomycotina (Gargas y col., 1995, en Carrión, 2003). En las clasificaciones a nivel de clase y subdivisión, no existe acuerdo unánime ni a nivel taxonómico, ni a nivel filogenético.

Y, en Basidiomicetos la presencia común de balistósporas, basidios y fíbulas en casi todos los grupos, indica un origen común y apoya la hipótesis de la monofilesis; aunque luego hay bastantes evidencias de que existen tres líneas monofiléticas dentro de ellos, en base al estudio del rRNA y a los datos ultraestructurales, (Wells ,1994; Swann & Taylor, 1993, 1995; McLaughlin y col., 2001, en Carrión, 2003): Uredomicetos, Ustilaginomicetos e Himenomicetos. En base a la ultraestructura del poro septal, la composición de carbohidratos y las secuencias de los diferentes tipos de RNA, los Ustilaginomicetos y los Himenomicetos están más próximos filogenéticamente (Bauer y col., 1997, en Carrión, 2003).

resulta sencillo encontrar mecanismos evolutivos que conduzcan desde unos a otros. Se trata de dos líneas aparentemente muy especializadas que han evolucionado en paralelo. En cambio, una sola mutación que retrase la cariogamia respecto a la plasmogamia, puede producir la aparición del micelio dicariótico (Limona, 1997). Este proceso debe estar en la base del origen de ambos grupos desde Zigomicetos.

CONCLUSIÓN

Los datos moleculares resultan esenciales en todos aquellos casos en los que los caracteres morfológicos son convergentes o en casos de reducción o pérdida de rasgos (Taylor, 1995, en Carrión, 2003); pero hay que trabajar con mucha precaución estos datos. Ya que, en cuanto a los métodos moleculares de análisis, existe un problema inherente al hecho de que el rRNA haya sido prácticamente la única molécula utilizada sistemáticamente para la comparación de grandes grupos de hongos. Esta molécula tiene una tasa de evolución altamente variable, y así, ni el proceso de secuenciación ni el de comparación están libres de distorsiones o subjetividades, lo que ocasiona numerosos "puntos calientes" en el cladograma fúngico.

En este trabajo, hemos seguido los estudios de Cavalier-Smith (1983, 1988, 1998) ya que éste autor sugiere la selección del principio de máxima probabilidad antes que un seguimiento acrítico de la parsimonia, que para explicar la evolución de hongos nos ha parecido más correcto.

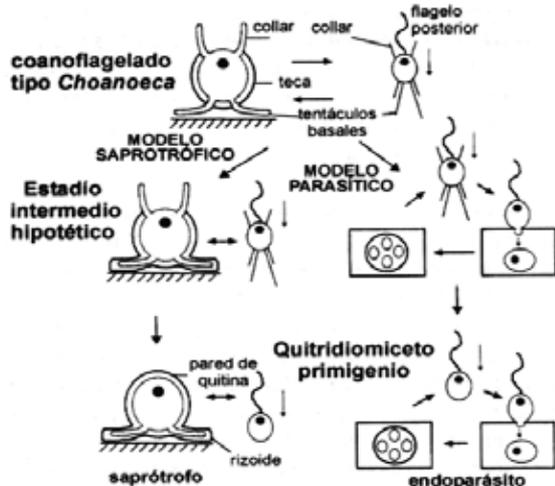


Fig. 4. Origen de los hongos verdaderos desde coanoflagelados, según Cavalier-Smith (2001). izquierda: teoría saprotrofica; derecha: teoría parasítica.

Las diferencias entre Ascomicetos y Basidiomicetos son considerables, tanto que no

BIBLIOGRAFÍA

- ALEXOPOULOS, C.J. & MIMS, C.W. 1985. *Introducción a la micología*. Ed. Omega. Barcelona.
- BRESINSKY, A. 1994. Plantas inferiores. En: STRASBURGER, E. y col. (eds.) *Tratado de Botánica*: pp. 554-757. Omega. Barcelona.
- CARRIÓN, J.S. 2003. *Evolución Vegetal*. DM. Murcia.
- CAVALIER-SMITH, T. & CHAO, E.E. 1996. 18S rRNA sequence of *Heterosigma carterae* (Raphidophyceae), and the phylogenh of heterokont algae (Ochrophyta). *Phycologia* 35: 500-510.
- CAVALIER-SMITH, T. 1983. A 6-kingdom classification and a unified phylogeny. En: SCHWEMMELER, V. & SCHENK, H.E.A. (eds.). *Endocytobiology* II. pp. 1027-1034. Cramer. Berlin.
- CAVALIER-SMITH, T. 1988. Eukaryote cell evolution. *Proceedings of the International Botanical Congress, Berlin* 1987. pp. 203-223. Koeltz. Königstein.
- CAVALIER-SMITH, T. 1989. The kingdom Chromista. En: GREEN, J.C. y col., (eds.). *The Chromophyte algae: problems and perspectives*. pp. 379-405. Oxford University Press.
- CAVALIER-SMITH, T. 1998. A revised six-kingdom system of life. *Biological Reviews* 73: 203-266
- CAVALIER-SMITH, T. 2001. What are fungi? En: McLAUGHLIN, D.J. y col. (eds). *The Mycota VII Part A, Systematics and evolution*. pp. 2-37. Springer Verlag. Berlin.
- HAWKSWORTH, D.L. (ed.). 1995. *Biodiversity: measurement and estimation*. Chapman & Hall. Londres.
- HAWKSWORTH, D.L., KIRK, P.M., SUTTON, B.C. & PEGLER, D.N. (eds.). 1995. *Ainsworth et Bisby's Dictionary of the Fungi*. 8th Edition. CAB International. Wallingford.
- KIRK, P. M., CANNON, P. F., DAVID, J. C. & STALPERS, J. A (eds.). 2001. *Ainsworth et Bisby's Dictionary of the Fungi*. 9th Edition. CAB International. Wallingford
- LLIMONA, X. 1997. Los hongos. En: IZCO, J. (ed.). *Botánica*. pp. 241-308. McGraw-Hill-Interamericana. Madrid.
- SCAGEL, R.F., BANDONI, R.J., MAZE, J.R., ROUSE, G.E., SCHOFIELD, W.B. & STEIN, J.R. 1991. *Plantas no vasculares*. Ed. Omega. Barcelona.
- WHITTAKER, R.H. 1959. On the broad classification of organisms. *Quarterly Review of Biology* 34: 210-226.
- Páginas web consultadas:
 BIOTA-FAPESP. 1994. <http://www.biota.org.br>
 PEREDA PRADO, J. 2005. *Sistemática zoológica* en <http://www.geocities.com>
 UNIVERSAL TAXONOMIC SERVICES. 2005. *The taxonomicon* en <http://sn2000.taxonomy.nl>
 TREE OF LIFE PROJECT. 1995-2004. <http://www.tolweb.org/tree>