

# Hongos



Hongos de la familia *Clavariaceae*.

## Características de los hongos e historia evolutiva

Una combinación de características relativas a la morfología y al desarrollo distingue a los hongos de otros organismos

Los hongos probablemente evolucionaron a partir de protistas flagelados

## Estudio de la diversidad de hongos

Los quitridiomicetos (filo Chytridiomycota) producen células reproductoras flageladas

Los zigomicetos (filo Zygomycota) producen resistentes zigosporangios antes de la meiosis

Los ascomicetos (filo Ascomycota) producen esporas sexuales en sacos, denominados *ascas*

Los basidiomicetos (filo Basidiomycota) producen esporas sexuales sobre células

con aspecto de bastón, denominadas *basidios*

## Asociaciones fúngicas con otros organismos

Los líquenes son asociaciones de hongos con algas o bacterias fotosintéticas

Algunos hongos forman asociaciones mutualistas con insectos



Imaginemos un mundo sin descomposición. Cuando un organismo muriera, se secaría y se momificaría o permanecería hidratado, pero nunca se descompondría o pudriría. Incontables vegetales y animales muertos cubrirían el paisaje o constituirían un importante problema de espacio. Todo el suelo sería de arena o arcilla, pues no contendría materia orgánica alguna.

Claro está, los organismos muertos se descomponen gracias a la actividad de las bacterias del suelo, de animales, como las lombrices de tierra y los nemátodos (lombrices), y de los hongos. Los descomponedores sustentan la vida, al permitir que los nutrientes atrapados en los tejidos de los organismos vuelvan a circular en una reencarnación molecular continua. Mediante la acción de los descomponedores, se libera carbono hacia la atmósfera en forma de dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ), nitrógeno en forma de  $\text{N}_2$  o  $\text{N}_2\text{O}$  (óxido nitroso), y se liberan minerales hacia el suelo en forma de iones.

En algunos casos, los nutrientes se reciclan sin retomar la forma del  $\text{CO}_2$  y de los iones minerales. Por ejemplo, esto sucede cuando un perrito se come un gusano, cuando una persona se come un champiñón o cuando una mosca come estiércol de vaca o los restos de una vaca muerta. No en vano, una gran cantidad de materia orgánica se recicla al ser consumida. Es una forma de vida para todos los organismos heterótrofos, y es exactamente lo que hacen los descomponedores. Simplemente consumen lo que otros muchos organismos no han consumido.



Los hongos llevan a cabo la descomposición mediante la secreción de enzimas que descomponen los complejos compuestos orgánicos en moléculas más simples, que los hongos absorben. Pueden descomponer una impresionante variedad de sustancias. Por ejemplo, más de 30 especies de hongos pueden digerir el petróleo, mientras que otros pueden digerir los plásticos. En los Trópicos, el ser humano se encuentra sumido en una lucha perpetua para limitar

la descomposición fúngica, que el aire cálido y húmedo fomenta. Durante los tiempos de guerra en los Trópicos, los hongos han causado con frecuencia tanto daño a los suministros y a los soldados como el propio enemigo humano.

Tan sólo hemos comenzado a explorar la diversidad y el uso potencial de los hongos. Los hongos proporcionaron el primer antibiótico, la penicilina, y son ahora una fuente básica de otros muchos compuestos médicos útiles. Sin los hongos, el pan no se levantaría y el queso azul no sería azul. Los científicos investigan ahora cómo utilizar los hongos que digieren el petróleo para limpiar los vertidos de petróleo y otros desastres químicos. Incluso los hongos no descubiertos representan un tesoro potencial.

En este capítulo, estudiaremos las características que distinguen a los hongos de otros organismos, y que han llevado a los biólogos a ubicarlos en su propio reino. A continuación, investigaremos los cuatro filos de hongos, así como una serie de hongos que a día de hoy no pueden clasificarse, dado que sus ciclos de vida no se conocen totalmente. Finalmente, observaremos dos tipos importantes de relaciones simbióticas entre los hongos y otros organismos.



Unos hongos descomponen un tronco.



## Características de los hongos e historia evolutiva

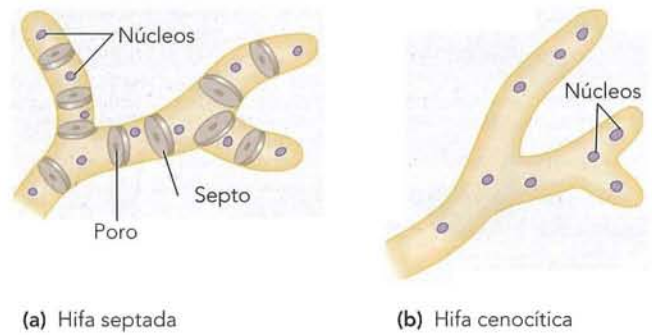
Como vimos en el Capítulo 16, todos los organismos fueron clasificados durante un tiempo como animales o vegetales. Puesto que la mayoría de animales pueden desplazarse de un lado a otro, pero los hongos y vegetales no, los hongos se incluían generalmente en el reino vegetal. No obstante, más tarde los taxónomos reconocieron que, de hecho, los hongos son muy diferentes a los vegetales y merecen ser clasificados en un reino independiente, Fungi. El estudio de los hongos se denomina **Micología**, que deriva de la palabra griega *mykes*, que significa «hongo».

### Una combinación de características relativas a la morfología y al desarrollo distingue a los hongos de otros organismos

Como las plantas, animales y protistas, los hongos son eucariotas, organismos cuyos núcleos celulares están contenidos en membranas. No obstante, los hongos presentan una combinación de características que justifica su ubicación en un reino eucariótico separado.

La mayoría de los hongos son pluricelulares y están compuestos de largos filamentos, denominados **hifas**. Algunas hifas, que se conocen como *hifas septadas*, poseen unas paredes internas llamadas **septos** (Figura 19.1a), que las dividen en células. Generalmente, los septos tienen un poro central lo suficientemente grande como para permitir a los orgánulos pequeños y, en ocasiones, incluso a los núcleos, desplazarse entre las células. Otras hifas carecen de septos y son cenocíticas, con múltiples núcleos en un citoplasma común (Figura 19.1b). Todas las hifas de un tipo particular en un hongo forman una masa entrelazada denominada **micelio** (Figura 19.1c). Un hongo puede tener un micelio único o varios tipos de micelios, a medida que experimenta las fases de su ciclo vital.

Los hongos son heterótrofos pero, como ya sabemos, no ingieren los alimentos como los animales. Por el contrario, absorben el alimento después de descomponerlo en pequeñas moléculas, que atraviesan entonces la membrana plasmática mediante difusión o con la ayuda de las proteínas de transporte. La mayoría de los hongos son **saprobios**: organismos que se alimentan de materia orgánica muerta. Otros hongos son **parásitos**, seres que se alimentan de sus organismos-huéspedes vivos, o **depredadores**,



(a) Hifa septada

(b) Hifa cenocítica



(c)

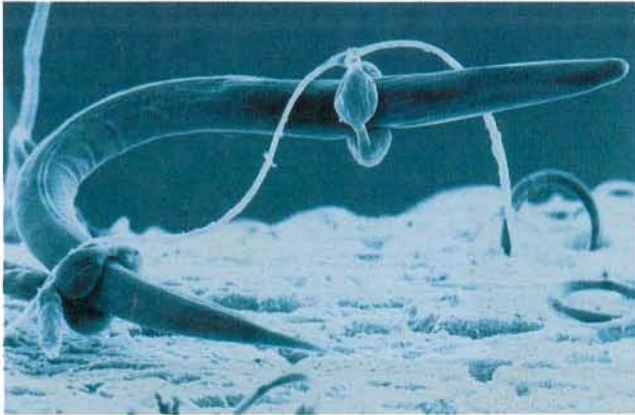
### Figura 19.1. Hifas y micelios fúngicos.

(a) Hifa septada. (b) Hifa cenocítica (no septada). (c) Micelios blancos de hongos que crecen en una tarántula muerta. Obsérvese el cuerpo fructífero amarillo.

organismos que matan al ser del que se alimentan. Por ejemplo, *Arthrobotrys anchonia* forma unos anillos con las hifas para capturar amebas (protistas parecidos a los animales) y animales pequeños del tipo de los nemátodos (Figura 19.2). Cuando un organismo se introduce en los anillos, las hifas absorben agua y se expanden, apretando los anillos y atrapando a la presa. A continuación, el hongo segrega enzimas que la digieren. Otros hongos depredadores utilizan hifas pegajosas para atrapar a sus presas. Por último, muchos hongos viven estableciendo relaciones de beneficio mutuo con algas, bacterias fotosintéticas, o plantas, y reciben los compuestos orgánicos de ellos.

Los hongos producen esporas durante la reproducción sexual o asexual. Las esporas sirven para dispersar el hongo hacia nuevos lugares, y algunas ayudan al hongo a sobrevivir en condiciones adversas, como la deshidratación o la congelación. No obstante, en todos ellos, salvo en uno de los filos, las esporas carecen de flagelos, luego no son móviles. La ausencia de células flageladas en su ciclo vital distingue a la mayoría de hongos del grueso de protistas y animales, así como de muchas plantas.





**Figura 19.2.** Hongo depredador.

El hongo del suelo *Arthrobotrys anconia* forma anillos con las hifas para atrapar a las presas.

En los hongos que se reproducen sexualmente, suele tener lugar una fusión nuclear, o **cariogamia**, bastante después de la fusión citoplásmica, o **plasmogamia**. Durante el tiempo previo a la cariogamia, los micelios formados mediante plasmogamia contienen dos núcleos haploides diferentes por célula. Se dice que tales micelios son **dicarióticos** («dos núcleos») o **heterocarióticos** («núcleos diferentes»), y su ploidía se representa como  $n + n$ , en lugar de  $n$  (haploide) o  $2n$  (diploide).

Algunos hongos presentan un tipo curioso de reproducción sexual, denominada *parasexualidad*. En este proceso, las hifas de diferentes tipos se fusionan, produciendo una célula dicariótica. A continuación tiene lugar la fusión nuclear. Generalmente, el siguiente paso sería la meiosis, pero, en la parasexualidad, la mitad de los cromosomas se pierden poco a poco en un proceso denominado *haploidización*. Fragmentos de los cromosomas homólogos pueden intercambiarse en el núcleo diploide antes de la haploidización. En consecuencia, el núcleo haploide puede ser genéticamente diferente de cualquiera de los núcleos originales de la célula dicariótica.

Otras dos características ayudan a distinguir a los hongos de otros organismos. En primer lugar, en la mayoría de hongos, la envoltura nuclear permanece intacta durante la mitosis y la meiosis. Esta división nuclear se produce en algunos protistas, pero no en las plantas ni animales. En segundo lugar, las paredes celulares de los hongos contienen una cantidad sustancial de quitina, un polímero de glucosa nitrogenada. El esqueleto externo de los artrópodos (animales invertebrados, como los insectos, arañas y cangrejos) está también compuesto de quitina. No obstante, la quitina parece haberse originado de manera independiente en

hongos y artrópodos, y no es frecuente en otros grupos de organismos.

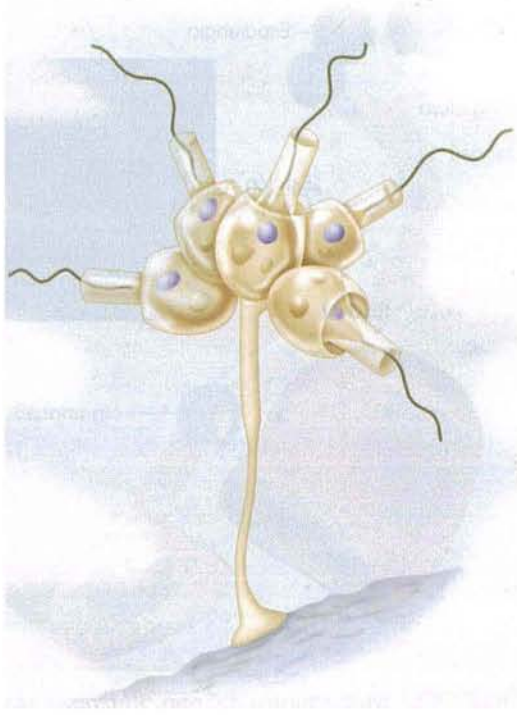
## Los hongos probablemente evolucionaron a partir de protistas flagelados

Los primeros fósiles parecidos a los hongos se formaron hace unos 540 millones de años, a principios del Período Cámbrico. Puesto que la mayoría de los hongos posee cuerpos bastante blandos que no se fosilizan bien, probablemente sea difícil conocer el registro fósil de sus primeros días. Con todo, otros tipos de evidencias también proporcionan información acerca de la evolución de los hongos. Por ejemplo, la comparación de secuencias de aminoácidos de más de 100 proteínas comunes a los hongos, plantas y animales sugiere que los hongos aparecieron como reino, hace unos 1.500 millones de años, y que los fillos de hongos podían haber comenzado a separarse en clados, hace entre 1.400 y 1.100 millones de años. Dado que las plantas y los animales no colonizaron la tierra hasta hace quizás 700 millones de años, los primeros hongos debieron de ser acuáticos. Los micólogos trabajan para extender el registro fósil y reducir el vacío, de cerca de 1.000 millones de años, existente entre los datos moleculares y fósiles del origen de los organismos similares a los hongos.

Las pruebas moleculares también sugieren que los hongos están más relacionados con los animales que con los vegetales. Tanto los hongos como los animales parecen haber evolucionado a partir de un protista flagelado que, como los hongos modernos, absorbía los nutrientes tras haber secretado enzimas sobre el alimento. Los protistas actuales denominados *coanoflagelados* se parecen mucho a dicho protista ancestral (Figura 19.3). Los coanoflagelados existen como células únicas o como colonias, y son sorprendentemente similares a los coanocitos de las esponjas, las cuales se encuentran entre los animales más simples. El único filo de hongos que presenta células flageladas (Chytridiomycota) es el vínculo directo más probable entre los protistas y otros hongos, que posiblemente perdieron sus fases flageladas a principios de su evolución.

Probablemente, tanto la asociación de hongos y plantas en micorrizas (Capítulo 4), como la asociación entre hongos y algas o cianobacterias en líquenes (que veremos más adelante en este capítulo) evolucionaron hace unos 700 millones de años. Muchos micólogos creen actualmente que estas asociaciones fueron factores esenciales para el establecimiento de la vida eucariótica en tierra. Antes de que los vegetales colonizaran la tierra, el suelo se





**Figura 19.3.** Un coanoflagelado colonial.

Los coanoflagelados podrían estar relacionados con el protista ancestral del que se supone que han evolucionado los hongos y los animales.

componía principalmente de rocas y arena. Los vegetales no habrían podido obtener con éxito la suficiente cantidad de minerales de este suelo terrestre, sin el enorme aumento de la superficie radical para la absorción proporcionado por las hifas fúngicas. En efecto, la asociación entre hongos y raíces pudo haber comenzado con los primeros Briófitos y plantas vasculares sin semillas. Estas plantas crecían en regiones pantanosas, donde la superficie rocosa estaba probablemente cubierta de materia orgánica en descomposición, procedente de los animales invertebrados y las algas. Los hongos podrían haber ayudado a las primeras plantas con la descomposición de materia orgánica y la liberación de minerales, que las plantas podían absorber.

### Repaso de la sección

1. ¿En qué se diferencian el método de alimentación de los hongos y el de los animales?
2. ¿Qué relación existe entre una hifa y un micelio?
3. ¿Por qué se cree que tanto los hongos como los animales evolucionaron a partir de un protista flagelado?

## Estudio de la diversidad de hongos

Los científicos han descrito más de 100.000 especies de hongos, y quedan muchas más por descubrir. Algunos micólogos calculan que podrían existir ¡más de un millón de especies de hongos! Los hongos se clasifican principalmente atendiendo a los detalles de su ciclo vital y su morfología. Las especies que poseen ciclos vitales muy definidos se ubican en uno de estos cuatro filos: Chytridiomycota, Zygomycota, Ascomycota y Basidiomycota.

Antes de la aparición de la secuenciación del ADN (Capítulo 14), era difícil, si no imposible, clasificar a los hongos que carecían de una fase sexual conocida en su ciclo vital. Dichos hongos fueron englobados colectivamente como *deuteromicetos* («hongos de segunda clase», de la palabra griega *deutero*, que significa «segundo/a») u *hongos imperfectos* (debido a su carencia generalizada de una fase sexual). En un momento determinado, se incluyeron más de 15.000 especies de hongos en esta categoría de acogida temporal. Recientemente, los análisis de ADN han acelerado el ritmo de reclasificación de los deuteromicetos. La mayoría de estos deuteromicetos han sido ubicados en el filo Ascomycota.

### Los quitridiomycetos (filo Chytridiomycota) producen células reproductoras flageladas

Las 700 especies de quitridiomycetos producen esporas y gametos que se impulsan por medio de flagelos. Los quitridiomycetos son los únicos hongos con células flageladas en cualquier etapa de su ciclo vital y, por esta razón, en un tiempo fueron clasificados como protistas. Sin embargo, los análisis de sus secuencias de nucleótidos demuestran claramente que estos organismos son hongos. También comparten varias enzimas y rutas bioquímicas importantes con los hongos, y poseen el resto de las características de los hongos descritas anteriormente.

La mayoría de los quitridiomycetos se componen de células esféricas o hifas cenocíticas con sólo unos pocos septos. En algunos de ellos, las hifas forman espigadas estructuras ramificadas, parecidas a las raíces, denominadas **rizoides**, que crecen hacia el interior del suministro de alimento y mantienen el hongo en su sitio (Figura 19.4). Muy a menudo, los quitridiomycetos viven como mohos acuáticos o en el agua dulce, en hojas, ramas o animales muertos. Otras especies son marinas, y algunas viven en el suelo. Varias especies provocan enfermedades de la patata, como la sarna verrugosa, una grave enfermedad de este tubérculo.



**Figura 19.4.**

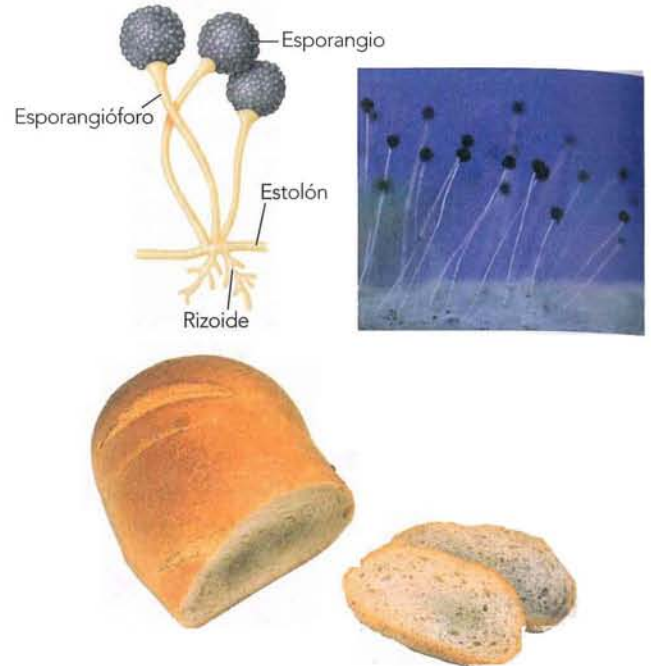
Un quitridiomiceto.

*Allomyces arbuscula*, un moho acuático muy estudiado, posee una hormona sexual, denominada *sirenina*, que atrae a los gametos masculinos hacia los gametos femeninos. El nombre de la sirenina se debe a las sirenas, las figuras mitológicas griegas que llamaban la atención de los marineros con la intención de llevar sus barcos hacia las rocas y poder así hacerse con los bienes de éstos. El ciclo vital de *Allomyces* se caracteriza por una alternancia de generaciones isomorfas que, como recordaremos del Capítulo 18, quiere decir que el esporófito y el gametófito son idénticos en cuanto a su morfología. En *Allomyces*, el esporófito diploide puede reproducirse asexualmente liberando zoosporas diploides. También puede iniciar el ciclo sexual liberando zoosporas haploides, que germinan y se convierten en gametófitos. La alternancia de generaciones es poco frecuente en los hongos, aunque aparece en todos los filos de plantas y en muchas algas.

### Los zigomicetos (filo Zygomycota) producen resistentes zigosporangios antes de la meiosis

Se han identificado más de 1.000 especies de zigomicetos. La mayoría forma hifas cenocíticas y habita en plantas y animales muertos, así como en cualquier otra materia orgánica del tipo del estiércol. Algunos viven como endosimbiontes en el tracto digestivo de artrópodos, mientras que otros son los componentes fúngicos de las endomicorrizas (Capítulo 4). Los zigomicetos causan muchos tipos de podredumbre blanda en la fruta y unas pocas enfermedades parasíticas en los animales.

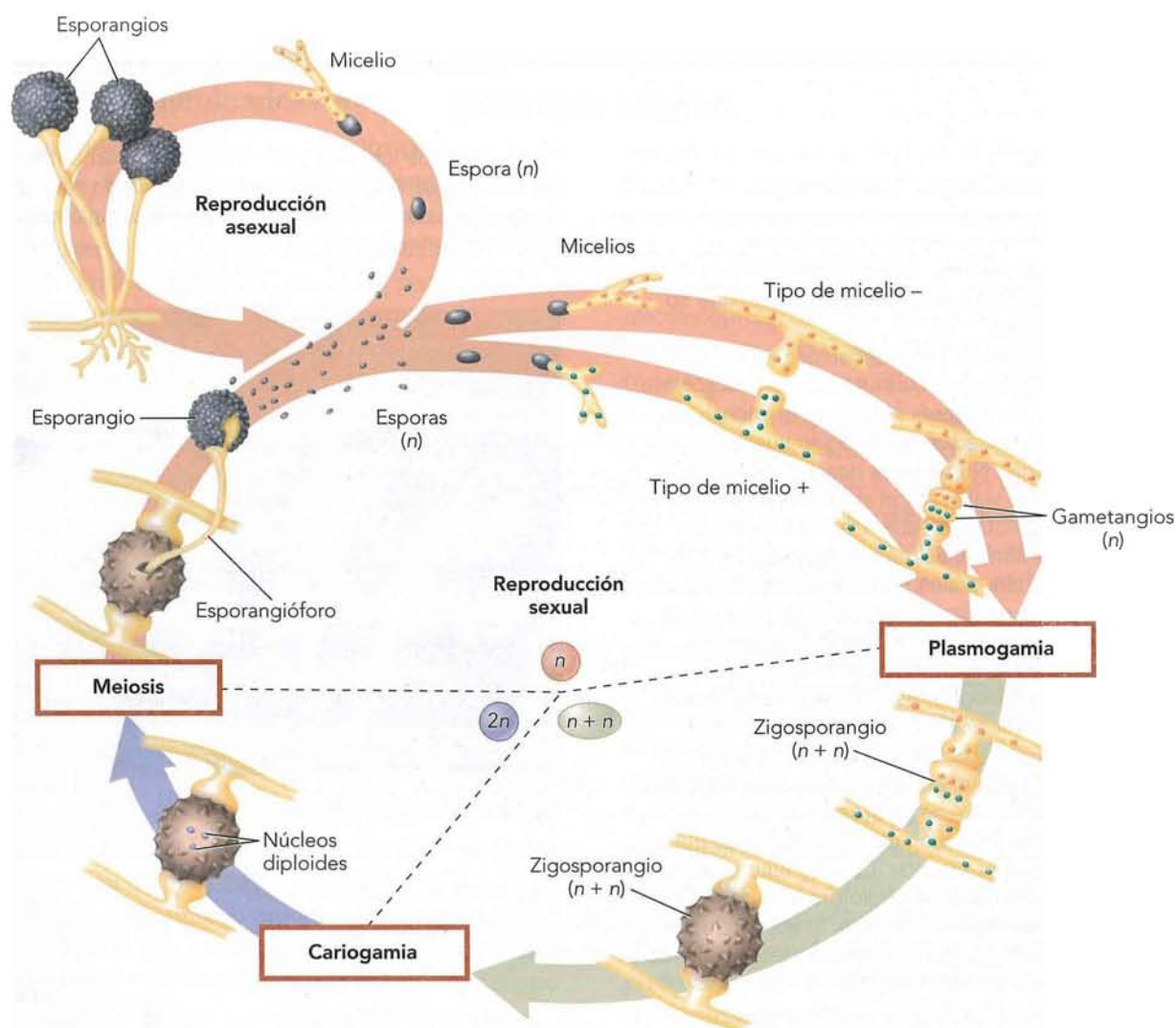
Probablemente nos resulte familiar el zigomiceto *Rhizopus stolonifer*, también llamado *moho negro del pan* (Figura 19.5). *Rhizopus* es uno de los numerosos hongos que suelen crecer en el pan, la fruta y otros alimentos húmedos y ricos en carbohidratos. Los micelios haploides de *Rhizopus* se extienden con rapidez por el alimento, absorbiendo los nutrientes. Los conservantes, como el propio-

**Figura 19.5.** *Moho negro del pan, Rhizopus stolonifer.*

El moho crece a lo largo de la superficie del alimento extendiendo hifas especializadas, denominadas *estolones*. Los esporangios otorgan al moho su aspecto oscuro.

nato cálcico o el benzoato sódico, son bastante efectivos en la inhibición del crecimiento de *Rhizopus* y otros hongos, al menos, por un tiempo.

Al igual que otros zigomicetos, *Rhizopus* puede realizar tanto la reproducción asexual como la sexual, y en ambas participan esporas. En un medio estable predomina la reproducción asexual (Figura 19.6). Los micelios extienden hifas especializadas, denominadas *estolones*, a lo largo de la superficie del alimento. Donde quiera que los estolones toquen la superficie, ahí crecen los rizoides en el alimento. Los rizoides anclan y se desarrollan hifas verticales denominadas **esporangióforos**, cada uno de los cuales forma un esporangio negro en la punta. Los esporangios son lo que vemos al observar crecer el moho en una rebanada de pan. En el momento en que se forman, el micelio ligeramente pigmentado ya ha crecido durante varios días y ha penetrado profundamente en el pan (¡tal vez nos interese recordar esto la próxima vez que tiremos una rebanada enmohecida y nos dispongamos a comer la siguiente del paquete!). Los núcleos y el citoplasma se mueven por el esporangióforo hacia el interior del esporangio. Las porciones de citoplasma, incluidos uno o más núcleos, terminan dividiéndose en es-



**Figura 19.6.** Ciclo vital de *Rhizopus stolonifer*.

La reproducción asexual implica la producción de esporas haploides en los esporangios. La reproducción sexual comienza con la fusión de los gametangios de diferentes tipos de unión (plasmogamia), seguida de la fusión nuclear (cariogamia) y de la meiosis.

poras haploides. Cuando la pared del esporangio se rompe, se liberan las esporas, y si caen en una fuente de alimento apropiada, germinarán y comenzarán el ciclo asexual de nuevo.

Son diversas las condiciones, como un medio seco, la escasez de alimento o la mera presencia de tipos de micelio opuestos, que pueden activar el ciclo vital sexual de *Rhizopus* (Figura 19.6). Los micelios del tipo + y - liberan sustancias químicas que hacen que las hifas de tipos de micelio opuestos crezcan las unas hacia las otras. Con el contacto, cada hifa forma un gametangio que consta de una única célula con múltiples núcleos. La fusión de ambos gametangios (plasmogamia) produce un zigospo-

rangio, que contiene núcleos de ambos tipos de unión. El zigosporangio desarrolla una pared gruesa y resistente, y contiene una sola **zigóspora**. La cariogamia tiene lugar en el interior de la zigóspora, y los núcleos diploides experimentan meiosis, formando núcleos haploides. La germinación de la zigóspora produce un esporangióforo con un esporangio en la punta. A continuación, los núcleos haploides experimentan mitosis y se desplazan hacia el interior del esporangio, donde se convierten en esporas. La ruptura del esporangio libera las esporas, las cuales pueden germinar y producir nuevos micelios (véase el cuadro *El fascinante mundo de las plantas* en la página siguiente).



## EL FASCINANTE MUNDO DE LAS PLANTAS

### Hongos coprófilos

Algunos hongos realizan un meritorio servicio al retornar los nutrientes del estiércol al suelo. Dichos hongos, denominados *coprófilos* (literalmente, «amantes del estiércol»), se engloban en los filos Zygomycota, Ascomycota y Basidiomycota. Generalmente, los zigomicetos crecen antes en el estiércol, puesto que su ciclo vital es más rápido.

Cada hongo suele crecer en el estiércol de un tipo de animal concreto. El hongo debe contar con un mecanismo que le asegure que sus esporas viajan con el animal, de manera que sean depositadas junto con su nuevo suministro de alimento. Numerosos hongos coprófilos producen esporas que viajan por el interior del tracto digestivo de un animal. Con frecuencia, las esporas no germinan hasta que son parcialmente digeridas.

El mecanismo de dispersión de esporas empleado por los hongos que viven en el estiércol de herbívoros suele diferir del de aquellos que viven en el estiércol de omnívoros o carnívoros. Tomemos como ejemplo el zigomiceto coprófilo *Pilobolus*, que vive en el estiércol de herbívoros como las vacas. Cerca de la punta de cada esporangióforo de *Pilobolus*, una región hinchada apunta hacia la luz, haciendo que el esporangióforo se torne hacia el Sol. La alta concentración de solutos de la región hinchada conduce a la absorción de agua, que hace que se hinche más y termine por explotar. Cuando esto sucede, el esporangio de la punta del esporangióforo sale despedido a una distancia de hasta dos metros en la dirección de la luz más brillante, donde es más probable que crezca la hierba y donde, en consecuencia, será más fácil que las vacas ingieran las esporas.

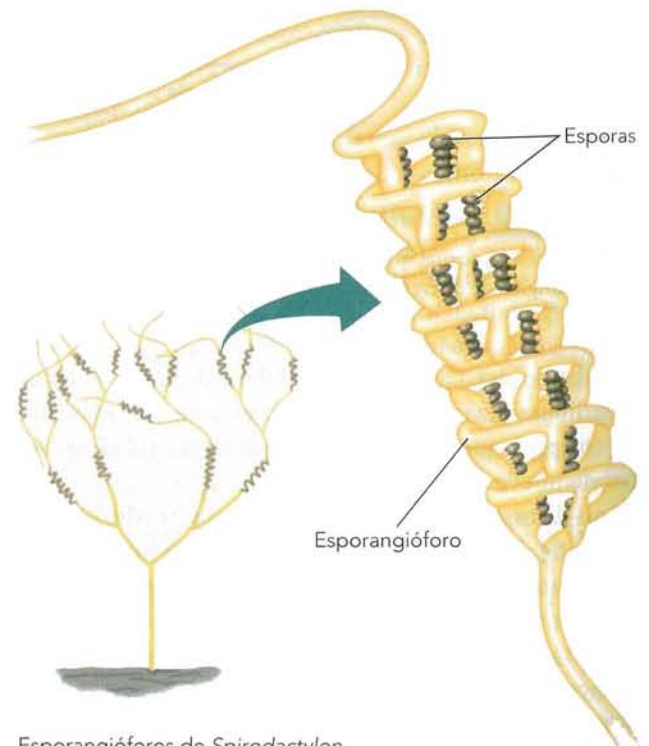
Otro zigomiceto coprófilo, *Phycomices*, produce dos tipos de esporangióforos asexuales, denominados *macróforos* y *micróforos*. Al igual que los esporangióforos de *Pilobolus*, los macróforos de *Phycomices* se vuelven hacia la luz. En contrapartida, la luz inhibe el crecimiento de los micróforos de *Phycomices*. De este modo, *Phycomices* puede reproducirse asexualmente si se encuentra en un establo oscuro, esparciendo las esporas en el heno cercano, o en el campo, esparciendo las esporas por la hierba.

*Spirodactylon* es un zigomiceto que crece en el estiércol de rata. Dado que las ratas son omnívoras y comen en muchos lugares, *Spirodactylon* no cuenta con un método garantizado de hacer llegar sus esporas a los lugares donde comen las ratas. Luego, inclinar sus esporangióforos hacia la luz o en contra de ella no aumentaría las posibilidades de germinación de las esporas. Por el contrario, *Spirodactylon* produce unos esporangióforos muy largos que poseen secciones pegajosas y muy rizadas. Éstos se enredan en el pelaje de las ratas con el contacto, y dicho contacto es casi

seguro, porque las ratas depositan sus excrementos por los mismos caminos por los que se desplazan cada día. Cuando una rata se lame, ingiere los esporangióforos y las esporas que transporta.



Esporangióforos de *Pilobolus*.



Esporangióforos de *Spirodactylon*.



## Los ascomicetos (filo Ascomycota) producen esporas sexuales en sacos, denominados *ascas*

El filo Ascomycota contiene más de 30.000 especies de hongos, que viven de manera independiente, y cerca de 60.000 especies, si se tienen en cuenta las que forman parte de los líquenes (que estudiaremos más adelante en este capítulo). La mayoría vive en tierra seca y posee hifas con septos perforados. Los ascomicetos comprenden numerosos hongos copa (Figura 19.7a), la mayor parte de las levaduras y varios mohos azules, verdes, rosas y marrones que se encuentran a menudo en los alimentos que no están bien conservados. Varias enfermedades vegetales graves, como el oídio, son provocadas por los ascomicetos (Figura 19.7b).

Al igual que los zigomicetos, los ascomicetos pueden reproducirse asexual o sexualmente, pero la reproducción asexual es más frecuente (Figura 19.8). Las esporas asexuales de los ascomicetos, denominadas **conidios**, no se forman en el interior de los esporangios. Por el contrario, se producen en las puntas de hifas modificadas, llamadas *conidióforos*. Generalmente, los conidios contienen más de un núcleo.

Una gama de variables medioambientales activa la reproducción sexual en los ascomicetos, que suele comenzar con la atracción química de los micelios haploides de diferentes tipos. Cada micelio produce una gran célula con muchos núcleos, que funciona a modo de gametangio. Los dos gametangios, uno denominado anteridio y el otro **ascogonio**, se forman uno al lado del otro. La plasmogamia tiene lugar cuando una fina evaginación conocida

como *tricogina* (literalmente, «cabello de mujer») se extiende desde el ascogonio hasta el anteridio. Los núcleos del anteridio se mueven a través de la tricogina hacia el interior del ascogonio, y los núcleos de tipos de unión opuestos se acercan. Entonces, el ascogonio comienza a producir hifas dicarióticas septadas, que se incorporan a un cuerpo fructífero denominado **ascocarpo**, o **asco**-**ma**. El ascocarpo contiene además muchas hifas haploides derivadas del micelio paterno. Algunos ascocarpos son microscópicos, mientras que otros, como los que se pueden observar en la Figura 19.7a, pueden medir varios centímetros de largo. Las células de las puntas de las hifas dicarióticas se expanden y forman una especie de sacos, denominados **ascas**, dentro del ascocarpo. La cariogamia se produce en el asca, y el núcleo diploide experimenta meiosis. Los núcleos hijos haploides experimentan posteriormente mitosis dando origen a ocho núcleos convirtiéndose en ascósporas, las cuales suelen estar dispuestas linealmente. Cuando las ascósporas germinan, producen nuevos micelios haploides.

Dos tipos de ascomicetos comestibles son las trufas y las colmenillas. Las trufas, como *Tuber melanosporum*, crecen bajo tierra, frecuentemente bajo robles (Figura 19.9a). Son muy apreciadas en la cocina francesa y, dependiendo de su tipo y calidad, pueden llegar a venderse por más de 500 € el kilogramo. Con todo, pese a muchos intentos, no ha habido éxito con el cultivo agrícola de trufas. En consecuencia, las trufas se recolectan en plena naturaleza, a menudo con la ayuda de cerdos o perros adiestrados. Los cerdos son muy sensibles al aroma de las trufas, que se debe a unas moléculas parecidas a las feromonas sexuales de los cerdos. Las colmenillas (*Morchella* spp.) son otro de



(a)



(b)

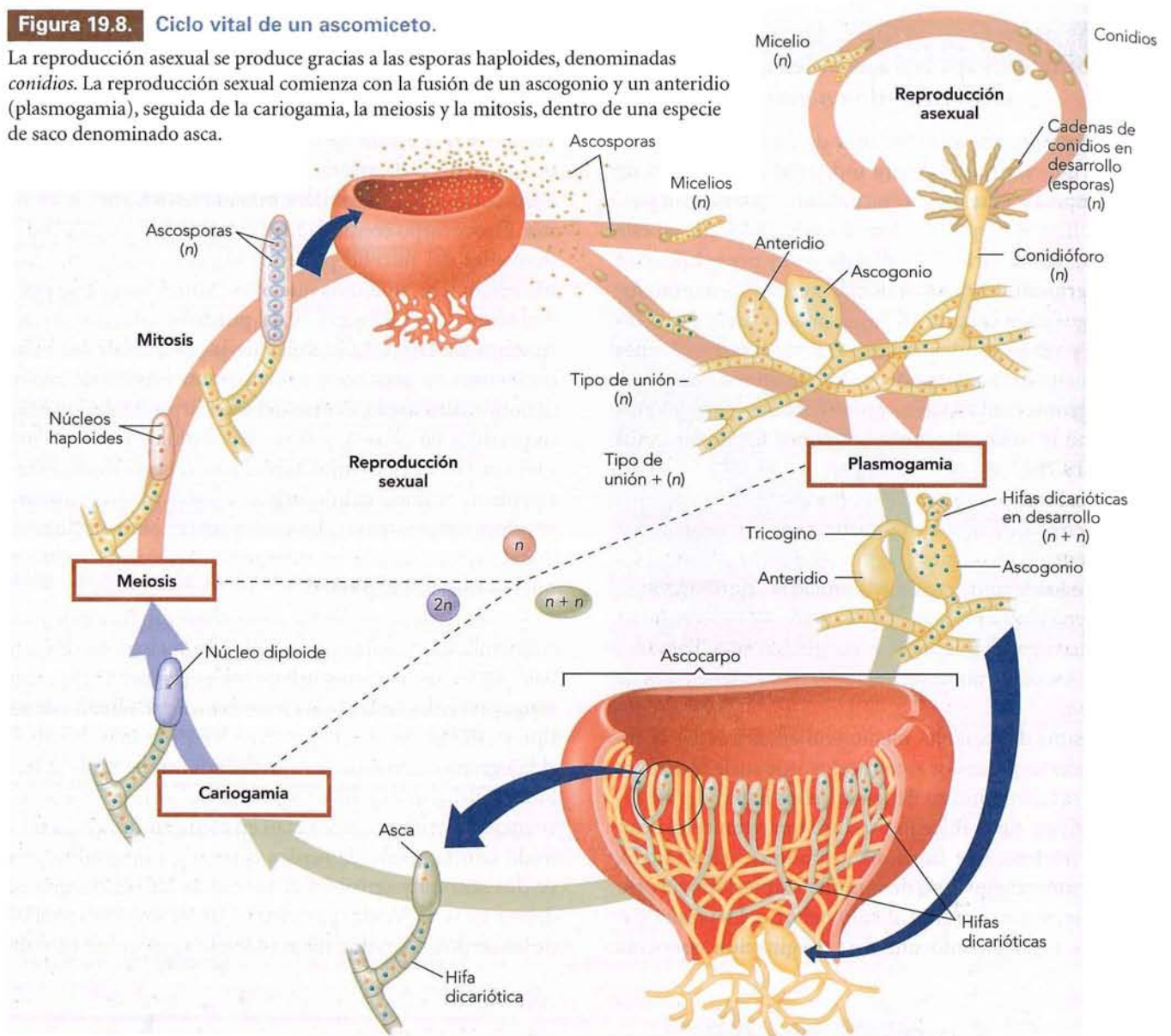
**Figura 19.7.** Ascomicetos.

(a) Un hongo copa, *Sarcoscypha austriaca*. (b) Oídio del manzano.



**Figura 19.8. Ciclo vital de un ascomiceto.**

La reproducción asexual se produce gracias a las esporas haploides, denominadas *conidios*. La reproducción sexual comienza con la fusión de un ascogonio y un anteridio (plasmogamia), seguida de la cariogamia, la meiosis y la mitosis, dentro de una especie de saco denominado *asca*.



(a)



(b)

**Figura 19.9. Ascomicetos comestibles.**

- (a) Trufas (*Tuber melanosporum*).  
 (b) Una colmenilla (*Morchella esculenta*).



los ascomicetos favoritos de los «gourmets», pues, cuando se la cocina bien, son muy sabrosas (Figura 19.9b). Los incendios forestales pueden crear las condiciones del suelo favorables para el crecimiento de las colmenillas.

Las levaduras son hongos unicelulares, la mayoría de los cuales son ascomicetos. Una levadura típica es el ascomiceto *Saccharomyces cerevisiae*, conocido como levadura de pan o levadura de la cerveza, que se utiliza para provocar la fermentación en las industrias panadera y cervecera (Capítulo 9). La fermentación con levaduras se llevaba a cabo hace 6.000 años en Sumeria, en lo que hoy es Irak, pero la identidad del organismo que la causa no fue descubierta hasta el siglo xx. En la Europa del Medioevo, la fermentación se consideraba un milagro, y la levadura era mencionada como algo mágico en muchos manuscritos y libros. Las levaduras pueden ser diploides o haploides, y suelen reproducirse asexualmente mediante brotación, en la que las células hijas se originan a partir de un pequeño poro en un lateral de la célula madre. También puede darse un ciclo sexual cuyo resultado es la producción de ascosporas. En los últimos años, *S. cerevisiae* ha servido de organismo modelo para la Genética y el estudio de la acción de los genes, pues, al igual que las bacterias, puede cultivarse con facilidad en un laboratorio.

Los ascomicetos incluyen varias especies importantes del género *Aspergillus*. Por ejemplo, grandes cultivos industriales de *Aspergillus niger* producen la mayor parte del ácido cítrico presente en las bebidas refrescantes, mientras que las habas de soja fermentadas con *A. oryzae* se convierten en salsa de soja y pasta de soja, o miso. Sin embargo, no todas las especies de *Aspergillus* son beneficiosas. *Aspergillus flavus* y *A. parasiticus* producen un metabolito, la aflatoxina, que incrementa notablemente las posibilidades de que surja un cáncer de hígado si se ingiere. La aflatoxina se encuentra en ocasiones en los productos que contienen maíz y trigo, y en los cacahuets triturados, que se utilizan para fabricar la mantequilla de cacahuete y para alimentar a las aves de corral. Actualmente, la comida de las aves de corral está sometida a controles de contaminación por aflatoxina. Otras especies de *Aspergillus* provocan una grave enfermedad pulmonar, conocida como aspergilosis, cuando se inhalan.

Otra enfermedad pulmonar, denominada *fiebre del valle, de San Joaquín* o *coccidioidomycosis*, se debe a la inhalación de los conidios del ascomiceto *Coccidioides immitis*. Los síntomas de la enfermedad son como los de una gripe leve, pero puede ser mortal si se inhalan muchas esporas, en especial si el sistema inmunológico de la persona se encuentra debilitado. En la piel, los ascomicetos cono-

cidos como *dermatófitos* (del griego, «vegetales de la piel»), provocan el pie de atleta, la tiña y otras enfermedades similares.

El ascomiceto *Claviceps purpurea* provoca el **cornezuelo**, una enfermedad de cereales como el trigo, el centeno y la cebada. El cereal afectado por el cornezuelo contiene una serie de sustancias químicas tóxicas producidas por el hongo, incluida la amida del ácido lisérgico, una precursora de la dietilamida del ácido lisérgico (LSD). El consumo de un cereal afectado puede provocar ergotismo, una enfermedad humana también conocida como fuego de San Antonio. Esta afección tóxica, cuyos síntomas son alucinaciones, desorientación, náuseas y convulsiones, puede dar lugar a la muerte. En el año 994 d. C., durante una epidemia europea, el ergotismo provocó la muerte de 40.000 personas. La enfermedad también puede generar un comportamiento enajenado y delirios. Los juicios de las brujas de Salem, celebrados en el Massachusetts colonial de 1692, comenzaron cuando un grupo de chicas jóvenes se volvieron histéricas mientras practicaban magia. Se creyó que estaban bajo los efectos de un hechizo de brujería, pero algunas personas sospechan hoy que sus síntomas eran los del ergotismo. Actualmente, la mayoría de los cultivos de cereales resisten las infecciones de *C. purpurea*, y los graneros en los que se almacenan los cereales están bien ventilados, con el fin de retrasar el crecimiento de los hongos.

El hongo del chancro o tinta del castaño (*Cryphonectria parasitica*) es un ascomiceto que ha matado a más de 3.500 millones de castaños americanos desde Maine hasta Georgia. El castaño americano (*Castanea dentata*), que una vez fue uno de los árboles mayores y más comunes en los bosques caducifolios del este de Norteamérica, todavía brota de sus viejas cepas, pero el hongo lo mata antes de que sea lo suficientemente grande como para reproducirse. *C. parasitica*, procedente de Asia, se introdujo accidentalmente allá por 1900. El cuadro *Biología de la conservación* de la página siguiente profundiza en la grafiosis o enfermedad del olmo, otra grave enfermedad vegetal provocada por un ascomiceto.

El primer antibiótico, la penicilina, fue descubierto en 1928 por Alexander Fleming, que se percató de que un ascomiceto, el moho *Penicillium*, impedía el crecimiento de las bacterias (Figura 19.10). Por desgracia, Fleming no pudo apreciar totalmente el alcance médico de su descubrimiento. A comienzos de la 2.<sup>a</sup> Guerra Mundial, algunos científicos británicos y americanos continuaron la labor de Fleming, recolectando *Penicillium* a partir de muchas fuentes. Por fin obtuvieron cepas útiles del hon-



## BIOLOGÍA DE LA CONSERVACIÓN

### La grafiosis del olmo

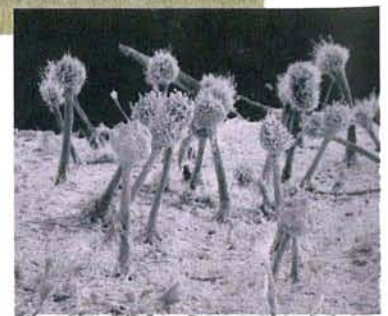
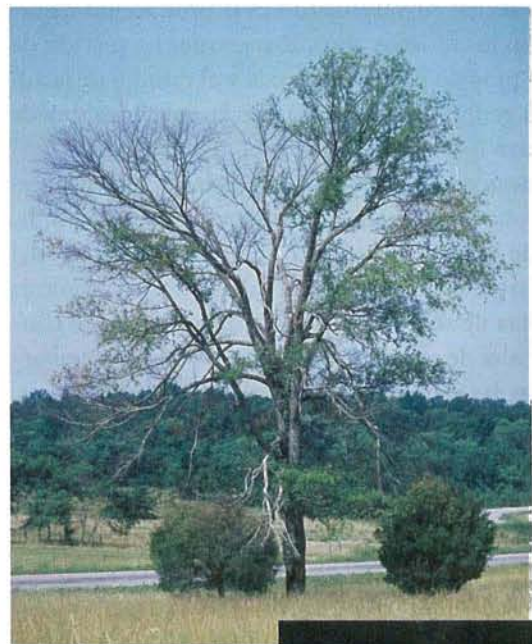
**H**ubo un tiempo en que el olmo americano (*Ulmus americana*) se plantaba a lo largo de Estados Unidos como árbol de sombra. Frente a otros árboles presentaba las ventajas de un crecimiento rápido y una elevada tolerancia a diversas condiciones de crecimiento adversas. Sin embargo, en la década de 1930, se introdujo en Norteamérica la grafiosis del olmo, procedente de Europa. Desde entonces, ha destruido a más de la mitad de los olmos americanos de Estados Unidos. Las avenidas que una vez recibían la sombra de hileras de olmos americanos se han quedado desarboladas o han sido replantadas con árboles de otras especies menos deseables.

El ascomicete *Ophiostoma ulmi* es el causante de esta enfermedad. Ésta se transmite de dos maneras: por los insectos y por las raíces. Los principales insectos vectores son dos especies de perforadores de la corteza del olmo que, como su nombre indica, se alimentan de la corteza del árbol. Aunque los perforadores que no portan el virus no ocasionan un daño significativo al árbol, los que han estado expuestos al hongo infectan el árbol por las heridas que producen. Una vez infectado, el árbol produce un exceso de crecimiento citoplásmico de las células del parénquima, que taponan las células conductoras de agua del xilema. Esta respuesta del árbol hace que el hongo deje de extenderse, pero también corta el suministro de agua a las partes del árbol por encima de la herida. Las hojas se marchitan y mueren, comenzando por la copa del árbol en sentido descendente. Al cabo de un mes, el árbol entero muere.

Seguidamente, el hongo se apodera del árbol muerto, produciendo esporas por todo el xilema y por debajo de la corteza. Estas últimas son pegajosas. Los perforadores adultos se sienten atraídos por los olmos muertos y procrean y ponen sus huevos en ellos. Las larvas que salen de los huevos se alimentan del árbol y se convierten en adultos. Cuando los adultos perforan la corteza para abrirse camino, se cubren de las esporas pegajosas y las transportan hacia otros árboles.

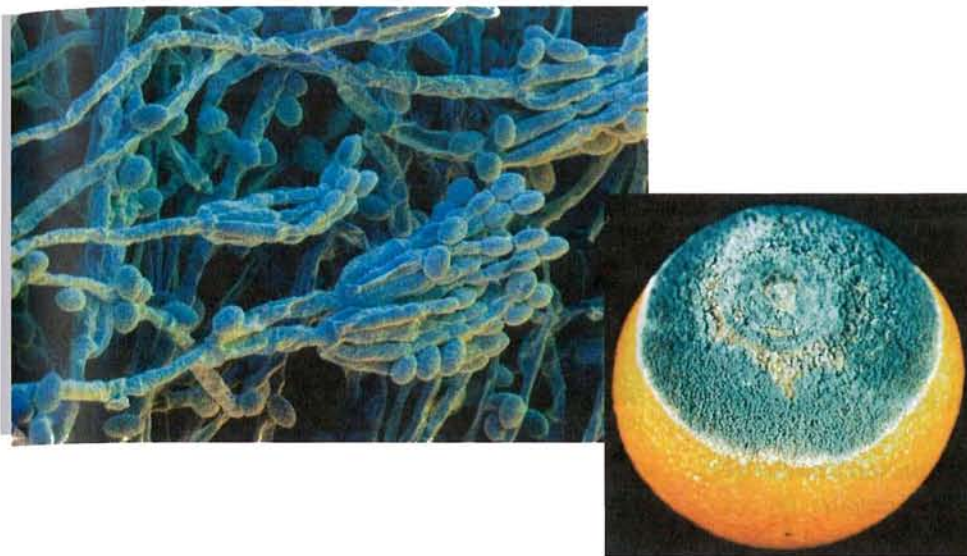
La grafiosis puede extenderse por las raíces si los árboles crecen muy cerca unos de otros. En estas condiciones, las raíces crecen juntas y comparten el xilema, algo que los árboles suelen hacer por beneficio mutuo. No obstante, dado que el hongo se expande precisamente por esta parte del árbol, los árboles lo comparten junto con el agua. El hongo puede desplazarse por una fila entera de olmos en unos pocos días a través de las raíces. Una forma de detener la transmisión de la enfermedad por los sistemas radicales es interrumpir las conexiones entre las raíces, generalmente cavando zanjas profundas entre los árboles. La solución suele ser difícil de aplicar en los enclaves urbanos sin llegar a dañar las tuberías y cables subterráneos.

Una poda minuciosa y frecuente de la madera muerta de la que los perforadores se alimentan es otra forma de controlar la expansión de la enfermedad. Estos programas sanitarios han conseguido salvar durante unos 25 años el 75% de los olmos en algunas ciudades. Otros métodos son el uso de fungicidas, insecticidas y trampas, que atraen a los perforadores hacia papel pegajoso impregnado de feromonas sexuales. También puede reducirse la probabilidad de infección al plantar otras especies de árboles con los olmos. La solución definitiva será la producción de olmos resistentes a la enfermedad. Varios laboratorios han obtenido árboles resistentes mediante la selección de las variedades que existen, y algunas líneas resistentes ya están disponibles para la plantación. Los intentos de introducir genes en el genoma del olmo americano para la resistencia al hongo están en marcha.



Un ejemplar enfermo de olmo americano; conidióforos de *Ophiostoma ulmi*.





**Figura 19.10.** *Penicillium*.

El moho *Penicillium* produce la penicilina, que inhibe el crecimiento de las bacterias Gram-positivas.

go, que producían una cantidad de penicilina de varios cientos de veces la producida por la cepa original de Fleming. La penicilina sustituye a un bloque de construcción vital en la pared celular de las bacterias Gram-positivas, bloqueando la síntesis de la pared celular. La pared resultante se debilita, y la bacteria explota debido a una ilimitada absorción de agua. Otro grupo de compuestos médicos importantes, las ciclosporinas, procede del ascomiceto del suelo *Cordyceps subsessilis*. Las ciclosporinas se utilizan para evitar el rechazo de los órganos en los pacientes con transplantes.

Los ascomicetos del género *Trichoderma* se sienten atraídos por las hifas de otros hongos, los cuales digieren. Varias especies de *Trichoderma* se encuentran bajo investigación exhaustiva, como un modo de controlar los hongos nocivos para las plantas. Como *Trichoderma* produce enzimas que degradan la madera, los científicos las estudian como un posible medio para producir etanol a partir de la madera. *Trichoderma* está también siendo investigado como fuente de enzimas que pueden añadirse a los detergentes de lavadora para suavizar los tejidos.

### Los basidiomicetos (filo Basidiomycota) producen esporas sexuales sobre células con aspecto de bastón, denominadas basidios

Todos conocemos las setas; las hemos visto en el mercado y en el campo. Las setas son uno de los varios tipos de estructuras reproductoras en los hongos del filio Basidiomy-

cota, que se dividen en tres clases: Basidiomycetes, Teliomycetes y Ustilagomycetes.

#### *Clase Basidiomycetes*

Los basidiomicetos comprenden más de 14.000 especies de setas comestibles, setas venenosas, falos hediondos, pedos de lobo, políporos, hongos gelatinosos y nidos de pájaro (Figura 19.11). En lenguaje coloquial se suelen llamar setas, hongos o incluso champiñones a muchos de estos cuerpos fructíferos, que pueden ser comestibles, sin valor culinario o tóxicos.

Una seta es en realidad un cuerpo fructífero que sobresale del suelo y que se produce durante parte del ciclo vital del hongo. Más del 90% del volumen y masa del hongo puede permanecer bajo tierra en forma de micelios haploides de diferentes tipos de unión. En muchas especies, cada tipo de micelio viene determinado por una combinación única de alelos de dos genes, *A* y *B*. Por ejemplo, una especie que posee dos alelos *A* ( $A_1$  y  $A_2$ ) y dos alelos *B* ( $B_1$  y  $B_2$ ) presenta cuatro tipos de micelio  $A_1B_1$ ,  $A_2B_1$ ,  $A_1B_2$  y  $A_2B_2$ . Una especie, el hongo *Schizophyllum commune*, posee al menos 300 alelos *A* y 90 alelos *B*, lo que implica cerca de ¡27.000 tipos de micelios distintos!

Muchos hongos de la clase Basidiomycetes no se reproducen asexualmente, aunque algunas especies producen esporas asexuales (conidios). En el ciclo vital del champiñón común, los micelios de diferentes tipos se atraen mutuamente y se fusionan, produciendo hifas dicarióticas (Figura 19.12). Las hifas dicarióticas se alargan



y ramifican, formando un micelio dicariótico que finalmente crece por fuera del suelo y produce una seta, también conocida como **basidiocarpo** o **basidioma**. Dentro del basidiocarpo, se forman grandes células en forma de bastón, denominadas **basidios**, en los extremos de la hifa dicariótica. Los núcleos de cada basidio experimentan cariogamia, que produce un núcleo diploide que a continuación sufre meiosis, dando origen a cuatro núcleos haploides por basidio. Se forman cuatro protuberancias en el extremo de cada basidio, y cada núcleo haploide se mueve hacia cada una de ellas. Éstas se convierten en **basidiosporas** haploides, que producen nuevos micelios haploides cuando germinan.

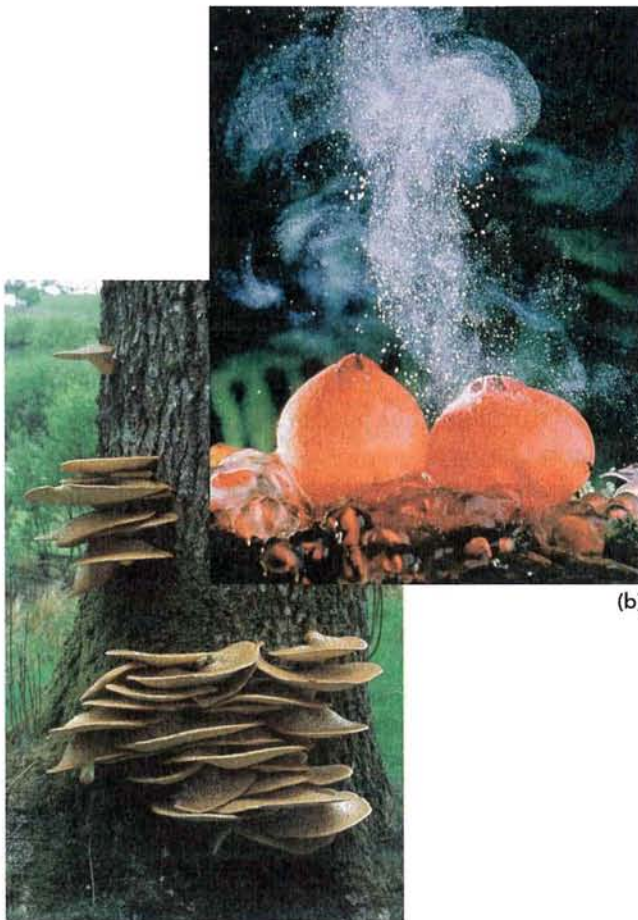
Por lo general, las setas constan de un sombrerillo (*píleo*) en el extremo de un tallo pequeño (*estípite*). En oca-



(c)



(d)



(b)

(a)



(e)

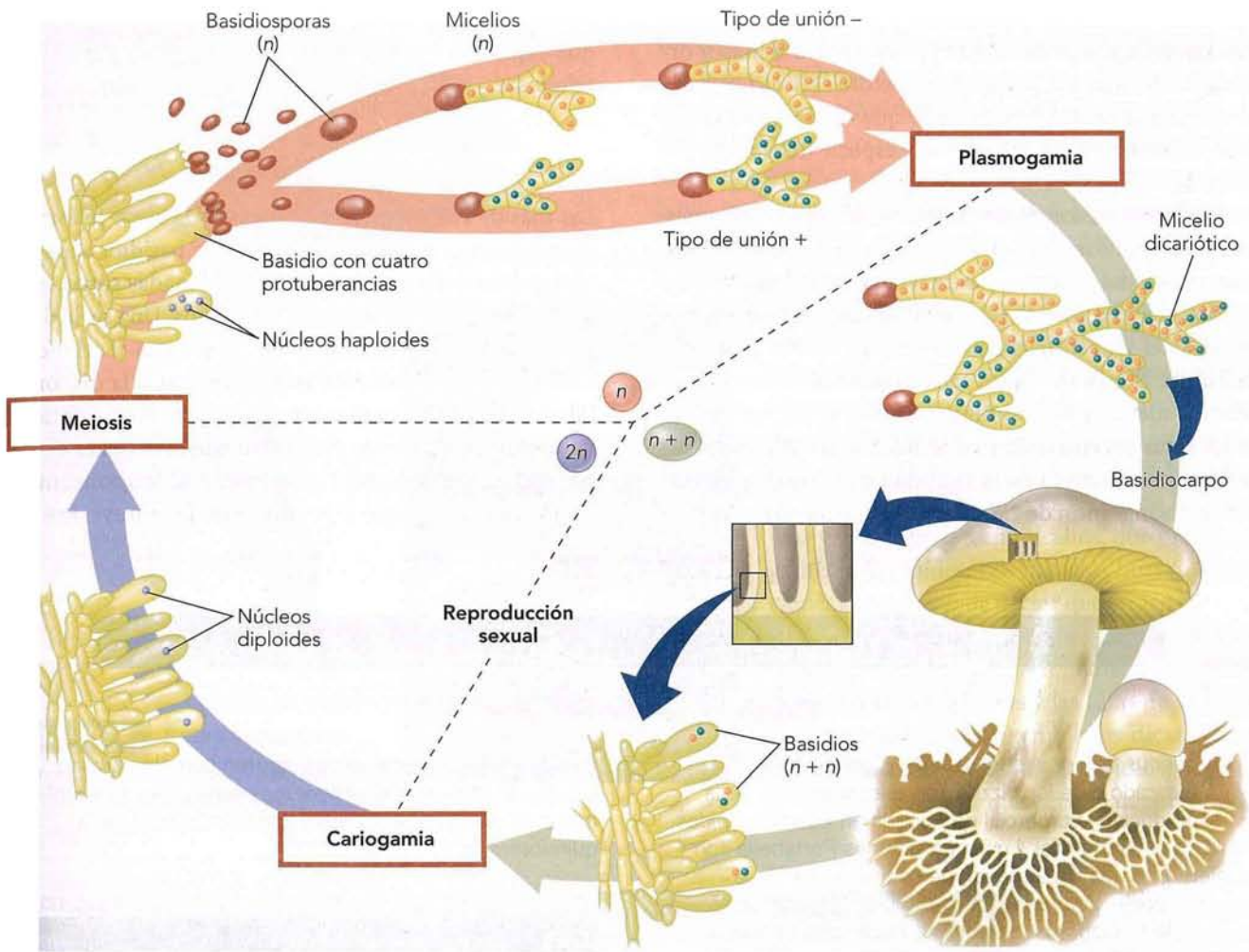


(f)

### Figura 19.11. Basidiomicetos.

(a) Sillas de montar (*Polyporus squamosus*). (b) Cuescos o pedos de lobo (*Calostoma innabarina*). (c) Tremela amarilla (*Tremella mesenterica*). (d) Nido de pájaro (*Crucibulum laeve*). (e) Falo hediondo con cortina. (f) Parasoles (*Macrolepiota rhacodes*).





**Figura 19.12.** Ciclo vital de una seta.

Los micelios haploides de diferentes tipos se fusionan (plasmogamia) y producen micelios dicarióticos, que forman un basidiocarpo. La cariogamia y la meiosis se producen en el interior de los basidios.

siones, las setas que están en plena formación, denominadas *huevos*, se encuentran cubiertas por una fina membrana (*velo universal*), que se rompe cuando la seta aumenta de tamaño. A veces, restos de esta membrana pueden permanecer en la parte superior del píleo (*escamas*), alrededor del estípite (*anillo*) y en la zona basal del estípite (*volva*). Algunas setas poseen finas capas de tejido, denominadas *laminillas*, bajo el píleo. Cada laminilla está compuesta por muchas hifas.

Con frecuencia, un micelio dicariótico crece hacia fuera, en todas direcciones, desde el lugar donde se llevó a cabo la plasmogamia. Un círculo de setas, conocido comúnmente como *corro de brujas*, puede formarse periódicamente en el margen externo del crecimiento (Figura 19.13). Un micelio dicariótico puede continuar crecien-

do durante siglos, utilizando el suministro de alimentos del suelo a medida que crece. En 1992, los científicos descubrieron un micelio gigante en la Península Superior de



**Figura 19.13.** Corro de brujas.

Las setas de este corro son parte del mismo micelio.





Michigan, que cubría 15 hectáreas y pesaba unos 9.700 kilogramos. En ese momento, se pensó que era el mayor organismo del mundo, pero pronto perdió el título, pues en Oregón se encontró otro micelio que cubría ¡890 hectáreas! Ambos eran micelios de una especie del género *Armillaria*.

Muchas setas son comestibles, como *Agaricus brunescens* (también conocida como *A. bisporus*), el champiñón más común del mercado (véase el cuadro *Las plantas y las personas* en esta misma página). Con todo, algunas setas (menos del 1%) son venenosas (Figura 19.14). En la etapa huevo, el aspecto de las setas comestibles y de las venenosas suele ser muy similar. Generalmente, las toxinas de las setas venenosas son alcaloides, y las diferentes especies varían mucho en la cantidad de toxinas que contienen. La ingestión de cantidades no letales de las toxinas

de algunas setas puede causar vívidas alucinaciones, lo que explica el uso de estos hongos en ciertas ceremonias religiosas.

### Clase *Teliomycetes*

Las más de 7.000 especies de royas de la clase *Teliomycetes* no forman setas, sino que forman basidios septados, que se desarrollan en regiones denominadas **soros**, en las hojas o tallos de los vegetales infectados. Una serie de royas provocan enfermedades en las plantas y árboles de cultivo, lo que afecta muy negativamente a la disponibilidad y al coste de los alimentos. Los agricultores obtienen un menor rendimiento y afrontan mayores costes derivados de la lucha contra las enfermedades. Los consumidores pagan más porque la producción disminuye. Los paí-

## LAS PLANTAS Y LAS PERSONAS

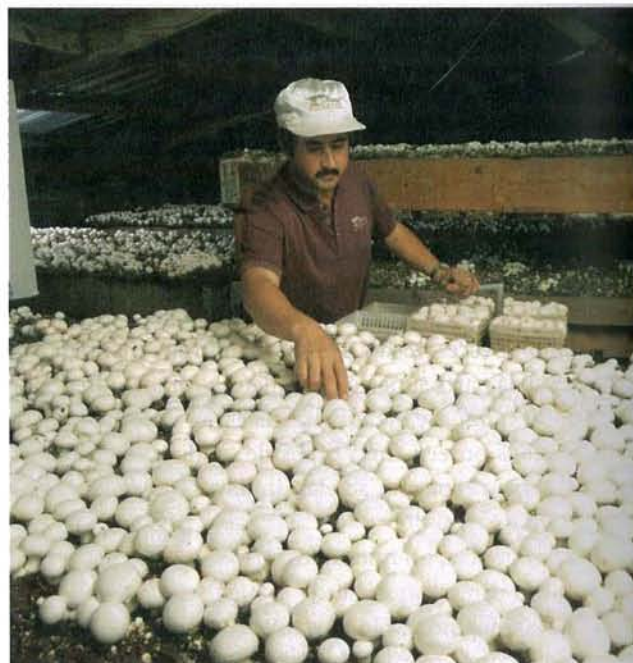
### Cultivo de champiñones

**A***garicus brunescens*, el típico champiñón del mercado o de las pizzas, representa el 90% de la producción comercial de hongos en Estados Unidos, y el 40% de la mundial. Los champiñones Portabella son simplemente una cepa mayor, de color marrón, de la misma especie. *A. brunescens* también ha recibido el nombre de *A. bisporus* (que quiere decir «dos esporas»), puesto que cada basidio produce sólo dos basidiosporas, cada una de las cuales contiene dos núcleos. Por consiguiente, cuando la basidiospora germina, el micelio que forman ya es dicariótico.

El cultivo de los champiñones conlleva varios pasos. En primer lugar, se descompone, o «composta», estiércol de caballo en enormes pilas por bacterias y otros hongos. A continuación, se transfiere a bandejas de madera, donde se esteriliza para matar los microorganismos responsables del compost original. El estiércol es entonces inoculado con micelios de *A. brunescens* que han estado creciendo en granos de cereales esterilizados. Una vez que el compost ha sido plenamente colonizado por el micelio, se colocan varios centímetros de suelo (*capa de cobertura*) sobre el estiércol para estimular la formación de basidiocarpos (champiñones). Los champiñones listos para comercializarse pueden recogerse entre dos y tres semanas después.

*Lentinus edodes* u hongo shii-take es la segunda especie más utilizada como alimento. La proteína de shii-take presenta todos los aminoácidos esenciales, luego puede ser importante en la dieta vegetariana. Los hongos shii-take también contienen un polisacárido conocido como

*lentinano*. Algunos estudios sugieren que el lentinano puede ser útil para disminuir los niveles de colesterol y acentuar el efecto aniquilador contra el cáncer de la quimioterapia.



Producción comercial de champiñones.





(a)



(b)

**Figura 19.14.** Setas venenosas.(a) Oronja verde (*Amanita phalloides*).(b) Oronja fétida (*Amanita virosa*).

zo es difícil de conseguir, pues la roya experimenta continuas mutaciones. Se conocen más de 350 razas genéticas de la roya. Otro método es la interrupción del ciclo vital de las royas eliminando del área los huéspedes de menor relevancia económica. Con todo, algunas royas, como la roya negra, pueden sobrevivir en el huésped restante, especialmente donde el clima es lo suficientemente cálido como para permitir que dicho huésped crezca a lo largo del año.

Las royas poseen complejos ciclos vitales en los que participan varios tipos diferentes de esporas. Tomemos como ejemplo la roya negra. Durante la primavera, las *basidiósporas* haploides producidas en el trigo germinan en el agracejo. Las esporas germinantes forman hifas que se introducen en las hojas a través de los estomas y se convierten en micelios, que producen gametos haploides. Los micelios liberan secreciones con aspecto de néctar que atraen a los insectos, los cuales transportan los gametos de hoja en hoja y de planta en planta. La plasmogamia entre los gametos y las hifas de tipos de unión opuestos da origen a hifas dicarióticas, que producen *ecidiósporas*. Las *ecidiósporas* infectan el trigo, en el que germinan como hifas

ses tienen que importar alimentos o reducir las exportaciones rentables de alimentos.

Muchas royas son parásitos de dos especies de plantas en su ciclo vital. Por ejemplo, la roya del grosellero (*Cronartium ribicola*) infecta los pinos de cinco agujas y las grosellas o uvas crispas del género *Ribes* (Figura 19.15a). La roya negra del trigo (*Puccinia graminis*) infecta el trigo y el agracejo, lo que causa unas pérdidas anuales de más de 1.000 millones de dólares (unos 818 millones de euros) sólo en Estados Unidos y Canadá (Figura 19.15b). Por lo general, los fungicidas no suelen ser efectivos contra las royas. Para combatir la roya negra, los agrónomos intentan lograr cultivos de trigo genéticamente resistentes, pero una resistencia a largo pla-



(a)

**Figura 19.15.** Royas.(a) Roya del grosellero (*Cronartium ribicola*).(b) Roya negra (*Puccinia graminis*) en el trigo.

(b)



dicarióticas, que producen *uredásporas* a lo largo del verano. A finales de éste y a principios del otoño, las hifas detienen gradualmente la producción de uredásporas y comienzan a producir *teliósporas* dicarióticas, que experimentan cariogamia y luego invernan. En la primavera, la meiosis da origen a las basidiósporas, las cuales reinician el ciclo vital.

### Clase *Ustilagomycetes*

Al igual que las royas, los carbones (clase *Ustilagomycetes*) provocan un daño económico considerable en los cultivos. Más de 1.000 especies de carbones son parásitos de unas 4.000 especies de plantas con flores, incluidos todos los cereales y gramíneas de interés comercial. Un carbón típico es *Ustilago maydis*, que infecta el maíz (Figura 19.16). Aunque *U. maydis* es pluricelular en la naturaleza, puede cultivarse como hongo unicelular en el laboratorio, donde los biólogos pueden estudiar y manipular su genoma.

Una infección de carbón en el maíz comienza con la germinación de una sola basidióspora, que produce numerosas hifas. La plasmogamia entre las hifas de diferentes tipos de unión da lugar a hifas dicarióticas, que forman

un gran soro. El tejido vegetal cercano se hincha, pues el micelio del hongo estimula tanto el crecimiento como la división de las células vegetales. El hongo suele entonces extenderse desde la región infectada, denominada tumor o **agalla**, hacia otras partes del vegetal. Generalmente, *Ustilago maydis* infecta las mazorcas, los granos y el tallo, donde interrumpe la translocación en el xilema y el floema. Las hifas dicarióticas producen millones de teliósporas. El carbón recibe su nombre de la apariencia gris-verdosa, cubierta de hollín, de éstas. La cariogamia y la meiosis tienen lugar en las teliósporas, que invernan. Al igual que las teliósporas de la mayoría de los carbones, los de *U. maydis* se diseminan con el viento. Cuando germinan en primavera, producen basidios septados que forman las cuatro basidiósporas habituales. Estas esporas infectan a otros vegetales de forma directa y producen, además, células infecciosas haploides, conocidas como esporidios.

Aunque la mayoría de los carbones se consideran plagas a causa de su efecto destructivo en los vegetales, algunas personas piensan que el carbón del maíz es un manjar. En México se le conoce como *huitlacoche* y se come antes de que las teliósporas maduren. De hecho, algunos agricultores infectan su maíz con el hongo, pues el huitlacoche alcanza un precio elevado entre sus devotos. El maíz infectado por el carbón se utiliza para hacer sopas y puré de maíz, entre otros platos, que son una delicia según los que han tenido el valor de probarlos.



**Figura 19.16.** Carbón del maíz (*Ustilago maydis*).

### Repaso de la sección

1. ¿En qué se diferencian los quitridiomycetos de otros hongos?
2. Explica la relación entre estolones, rizoides, esporangióforos y esporangios en los zigomicetos.
3. ¿Qué es un ascocarpo? ¿Y un asca?
4. ¿Qué papel desempeñan los basidios en la reproducción de las setas?

### Asociaciones fúngicas con otros organismos

Al menos un cuarto del total de especies de hongos está implicado en relaciones simbióticas con organismos de otras especies. Estas íntimas interacciones a largo plazo pueden ser parasíticas, en las que una de las especies se beneficia, mientras que la otra se ve dañada; o mutualistas, en las que ambas especies se benefician. Hemos leído acerca de varios hongos parásitos con anterioridad en este ca-



pítulo, incluidos la tiña del castaño, la roya negra, y el carbón del maíz. En el Capítulo 4 vimos las micorrizas, una interacción mutualista entre las raíces vegetales y los hongos, mediante la que el vegetal aporta moléculas orgánicas, y el hongo aumenta la superficie de la raíz, acelerando la absorción de agua y minerales del suelo. En esta sección, examinaremos dos relaciones simbióticas adicionales en las que participan los hongos.

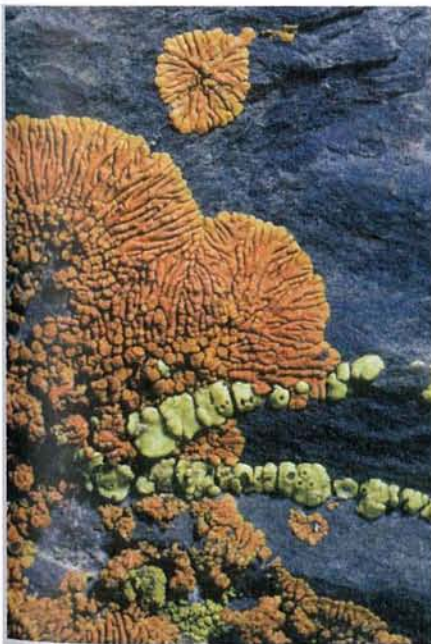
### Los líquenes son asociaciones de hongos con algas o bacterias fotosintéticas

Los **líquenes** son asociaciones vivas entre un hongo y un socio fotosintético, ya sea un alga o una cianobacteria. El hongo de un líquen se denomina *micobionte*, y el alga o cianobacteria se denomina *fotobionte*. Al menos, 23 géneros de algas y 15 géneros de cianobacterias se dan en los líquenes. Aunque cada líquen se compone de dos especies, su nomenclatura científica le trata como si fuera una especie única: el nombre que se le da es el del hongo. Los cálculos del número de especies de líquenes varían entre 13.500 y 30.000. Generalmente, los líquenes se clasifican de acuerdo con el tipo de hongo que contienen. Cerca del 98% de los hongos presentes en los líquenes son ascomycetos, y el 2% restante son basidiomicetos. Las pruebas

moleculares sugieren que los líquenes evolucionaron a través de varios acontecimientos independientes y que algunos grupos principales de ascomycetos, que no forman líquenes, evolucionaron a partir de hongos formadores de líquenes.

El cuerpo de un líquen, denominado *talo*, contiene básicamente hifas fúngicas. En algunos talos, las células del fotobionte aparecen por todo el líquen. No obstante, lo normal es que las células fotosintéticas aparezcan en una capa cerca de la parte superior del talo. Como muestra la Figura 19.17, estos líquenes llamados estratificados pueden tener aspecto compacto (*crustáceos*), de pequeñas hojas (*foliáceos*) o de arbusto (*fruticulosos*).

Los científicos que estudian los líquenes no están seguros de si todos o el grueso de los líquenes presenta relaciones mutualistas. Para el micobionte, el beneficio es claro: recibe compuestos de carbono y, en los líquenes con cianobacterias, nitrógeno fijado del fotobionte. Sin embargo, para el fotobionte, el beneficio no es tan evidente. Algunas algas y cianobacterias existen como especies de vida libre y como fotobiontes en el mismo hábitat y, en estos casos no hay una ventaja patente al vivir con un hongo como parte de un líquen. En otros casos, el micobionte puede promover la supervivencia del fotobionte al asegurar el talo a las rocas y otros sustratos duros, y al proporcionar una



(a)



(b)



(c)

**Figura 19.17.** Líquenes.

(a) Líquen crustáceo (*Caloplaca ignea*). (b) Líquen folioso (*Menegazzia terebrata*). (c) Líquen fruticuloso (*Heterdermia echinata*).



gruesa capa superficial que impide la desecación. Los líquenes pueden desecarse hasta que cuenten con un pequeño porcentaje de agua, y pueden recuperarse con rapidez en cuanto se rehidraten. Asimismo, las hifas fúngicas cercanas a la superficie de muchos líquenes contienen compuestos que protegen al fotobionte del daño producido por la luz ultravioleta (UV). La concentración de estos compuestos en los líquenes se corresponde bastante con la intensidad de luz UV de las regiones donde crecen.

Estas características únicas explican la capacidad de los líquenes para sobrevivir en numerosos medios terrestres, incluso algunos que son inhóspitos para otras formas de vida. Por ejemplo, los líquenes suelen crecer en rocas expuestas, a menudo en lugares barridos por el viento y de extremas y muy variables temperaturas. Entre 200 y 300 especies de líquenes se dan en la Antártida, donde apenas unas pocas especies vegetales pueden sobrevivir. En regiones de la Antártida particularmente inclementes, los líquenes crecen entre partículas de arena y entre los cristales de rocas como criptoendolitos (de las palabras griegas *kryptos*, que significa «escondido», *endon*, que significa «dentro», y *lithos*, que significa «piedra»). Los líquenes crecen en las montañas a alturas de hasta 7.300 metros, en desiertos calurosos y en la línea de costa sujeta a la salpicadura intermitente de mareas. En las ciudades, los líquenes pueden encontrarse en edificios, pavimentos e incluso en vidrieras. También abundan en medios menos extremos, como las selvas, donde cubren los troncos de los árboles y el suelo forestal. Un solo árbol de un bosque puede albergar varias docenas de especies de líquenes.

Los líquenes son bastante sensibles a las perturbaciones del medio y a la contaminación medioambiental. Por ejemplo, los cambios en la humedad media de una región por culpa de la tala de árboles o de la retención de ríos pueden hacer que algunas especies se extingan y que otras aparezcan. Los líquenes reaccionan con la lluvia ácida (producida cuando los óxidos de azufre y de nitrógeno se disuelven en el agua de lluvia) y absorben fácilmente la contaminación por partículas de los vehículos de motor, de las plantas de electricidad y de las fábricas que liberan partículas con metales pesados y otros compuestos tóxicos. El tipo de metales acumulados en los líquenes puede emplearse con frecuencia para identificar la fuente contaminante, creando así la prueba para la acción correctiva. La medida de la tasa de crecimiento de los líquenes suele proporcionar una valoración precisa de la identidad de determinados tipos de agentes contaminantes, así como de su concentración.

La importancia de los líquenes para el ser humano va más allá de su uso para controlar la contaminación del aire. Los líquenes que contienen cianobacterias como fotobiontes incrementan la fertilidad del suelo al fijar nitrógeno. Algunas especies de líquenes indican la presencia de determinados metales en las rocas y en el suelo donde crecen. El conocimiento de este hecho ha servido de ayuda a los buscadores desde los tiempos de la antigua Roma. Durante miles de años, los líquenes también se han utilizado para fabricar tintes para tejidos y pinturas. Antes de que en la década de 1900 llegaran los tintes sintéticos, la recolección de líquenes era una actividad común, y las grandes fábricas para la obtención de tintes a partir de líquenes eran frecuentes en todo el mundo.

De manera habitual, los líquenes que crecen en las rocas comienzan el proceso por el que éstas se rompen para formar el suelo que puede sustentar el crecimiento de las plantas (véase el Capítulo 25). Los líquenes liberan metabolitos ácidos que descomponen las rocas mucho más rápido que la meteorización producida por el viento, la lluvia o los hielos y deshielos. Estos metabolitos disuelven los minerales de la roca, haciendo que estén disponibles para el micobionte y el fotobionte del líquen.

Los líquenes son miembros importantes de muchas comunidades biológicas. Por ejemplo, los conocidos como líquenes de los renos (*Cladonia*) aportan cerca de la mitad del alimento consumido por los renos, o caribúes, de la tundra ártica. En invierno, cuando las plantas escasean, los renos apartan la nieve con sus pezuñas para llegar hasta el líquen.

### Algunos hongos forman asociaciones mutualistas con insectos

Los hongos participan en un abanico de asociaciones simbióticas con los insectos. Muchas de ellas son parasíticas y pueden terminar en la muerte de éstos. Otras, sin embargo, son mutualistas. Una de las más interesantes es la que se produce entre varias especies de basidiomicetos y las hormigas cortadoras de hojas del género *Atta*, de Centroamérica (Figura 19.18). Las hormigas habitan en colonias de hasta ocho millones de individuos. Cada colonia construye un nido subterráneo que puede albergar hasta 1.000 cámaras, cada una de aproximadamente 30 centímetros de diámetro. En muchas de las cámaras, las hormigas cultivan huertas de hongos, donde atienden a los micelios que se alimentan de los trozos de hojas que las hormigas cortan de la vegetación cercana. Los hongos se alimentan de las hojas, empleando la enzima celulasa para descomponer la celulosa que contienen. Las hormigas, como la mayoría





(a)



(b)

**Figura 19.18.** Asociación mutualista entre hongos y hormigas.

(a) Una hormiga cortadora de hojas de Centroamérica (*Atta*) transporta un trozo de hoja hacia su nido. (b) Una de las huertas de hongos atendidas por las hormigas.

de los animales, carecen de celulasa. Recolectan las puntas hinchadas de las hifas, denominadas *bromacios*, como su alimento. Las hormigas además patrullan las huertas y retiran continuamente otros hongos, en especial aquéllos que consumen las principales especies que forman la huerta. Las hormigas reinas establecen las nuevas colonias, y son ellas las que cargan las hifas fúngicas en una bolsita que tienen en la boca.

Las termitas africanas y asiáticas de la subfamilia *Macrotermitinae* también cultivan huertas de hongos. Mientras que muchas termitas contienen en su intestino protistas que pueden digerir la celulosa, estas termitas no. Su relación con los micelios fúngicos es similar a la de las

hormigas cortadoras de hojas, salvo por el hecho de que las termitas suelen traer a los hongos piezas de madera o de vegetación muerta rica en celulosa. Estas termitas viven en montículos por encima del suelo que pueden alcanzar seis metros de altura y tres metros de diámetro.

### Repaso de la sección

1. En aquellos líquenes que parecen presentar asociaciones mutualistas, ¿de qué manera se beneficia cada socio?
2. ¿Qué son los criptoendolitos?
3. ¿Por qué algunas hormigas y termitas cultivan huertas de hongos?

## RESUMEN

### Características de los hongos e historia evolutiva

Una combinación de características relativas a la morfología y al desarrollo distingue a los hongos de otros organismos (págs. 459-460)

Los hongos son organismos heterótrofos que absorben el alimento después de descomponerlo en pequeñas moléculas. La mayoría de los hongos son pluricelulares y se componen de filamentos de células, las hifas, entretrejidas en micelios. Los hongos que se reproducen sexualmente suelen formar micelios dicarióticos, durante el período entre la fusión nuclear (cario-

gamia) y la fusión citoplásmica (plasmogamia). Las paredes celulares de los hongos contienen quitina.

Los hongos probablemente evolucionaron a partir de protistas flagelados (págs. 460-461)

Los análisis moleculares sugieren que los hongos evolucionaron hace unos 1.500 millones de años, probablemente a partir de un protista flagelado que también es ancestro de los animales. Las asociaciones muy tempranas de los hongos con otros organismos en micorrizas y líquenes pueden haber sido importantes en el establecimiento de la vida eucariótica en la tierra firme.





## Estudio de la diversidad de hongos

### Los quitridiomycetos (filo Chytridiomycota) producen células reproductoras flageladas (pág. 461-462)

Los quitridiomycetos son los únicos hongos que producen esporas y gametos flagelados. Por norma general, viven como mohos de agua dulce, y algunos presentan un ciclo vital con alternancia de generaciones, lo cual es inusual en los hongos.

### Los zigomicetos (filo Zygomycota) producen resistentes zigospangios antes de la meiosis (págs. 462-463)

La mayoría de los zigomicetos, incluido el moho negro del pan (*Rhizopus*), forman hifas cenocíticas y poseen ciclos vitales tanto asexuales como sexuales. La reproducción asexual predomina en medios estables. Unas condiciones poco favorables activan la reproducción sexual, que implica la formación de zigospangios con gruesas y resistentes paredes, cada uno de los cuales contiene una zigóspora.

### Los ascomicetos (filo Ascomycota) producen esporas sexuales en sacos, denominados *ascas* (págs. 465-469)

Los ascomicetos comprenden los hongos copa, las trufas, las colmenillas, la mayoría de las levaduras y un surtido de mohos y oídios. La mayoría presentan hifas septadas. Los ascomicetos forman esporas asexuales en una especie de sacos, denominados *ascas*, que están contenidos en un cuerpo fructífero, denominado *ascocarpo*. Algunos ascomicetos se utilizan para fabricar productos alimenticios o medicinas, como la penicilina. Otros producen toxinas que contaminan los alimentos o provocan enfermedades, como la fiebre del valle y el pie de atleta.

### Los basidiomicetos (filo Basidiomycota) producen esporas sexuales sobre células con aspecto de bastón, denominadas *basidios* (págs. 469-474)

Los basidiomicetos engloban las setas, los falos hediondos, los políporos, las royas y los carbones, entre otros. Muchos carecen de un ciclo vital asexual. Los basidiomicetos producen esporas sexuales que surgen como protuberancias en grandes células abastionadas (basidios). En los hongos que pertenecen a la clase Basidiomycetes, los basidios están contenidos en un basidiocarpo. En las royas y los carbones, los basidios se desarrollan en los soros. Muchas royas y carbones provocan enfermedades en plantas y árboles de cultivo.

## Asociaciones fúngicas con otros organismos

### Los líquenes son asociaciones de hongos con algas o bacterias fotosintéticas (págs. 475-476)

El cuerpo de un líquen se compone básicamente de hifas fúngicas, que fijan el líquen en el substrato e impiden la desecación. Entre las hifas se encuentran las células de algas o de cianobacterias, que aportan compuestos de carbono y, en ocasiones, nitrógeno fijado a las hifas. Los líquenes pueden sobrevivir en

muchos medios terrestres, pero son sensibles a las perturbaciones y la contaminación medioambientales.

### Algunos hongos forman asociaciones mutualistas con insectos (págs. 476-477)

Las hormigas cortadoras de hojas y ciertas termitas cultivan huertas de hongos. Los insectos cultivan los hongos en cámaras subterráneas o en montículos superficiales, y los alimentan de vegetación o de trozos de madera. Los hongos producen puntas hinchadas en las hifas, que los insectos comen.

## Cuestiones de repaso

1. ¿Por qué es importante la descomposición? ¿Qué sucedería si ésta no se produjera?
2. ¿Cuál es la diferencia entre hifas septadas y cenocíticas?
3. Explica la diferencia entre plasmogamia y cariogamia. ¿Qué es un micelio dicariótico?
4. ¿Qué edad tienen los fósiles de hongos más antiguos?
5. Según la secuenciación molecular, ¿cuándo se cree que los hongos aparecieron como reino?
6. ¿Qué condiciones pueden hacer que el moho negro del pan inicie la reproducción sexual?
7. Nombra varios ejemplos de ascomicetos.
8. ¿Cómo se reproducen asexualmente los ascomicetos?
9. Explica los pasos implicados en la formación de un *asca*.
10. ¿Por qué es importante el moho *Penicillium*?
11. ¿Qué diferencia existe entre setas, royas y carbones?
12. ¿Qué es un *ascocarpo*?
13. ¿Qué tienen en común el trigo y el agracejo?
14. ¿Cuándo es el carbón una exquisitez?
15. ¿Qué diferencia hay entre un fotobionte y un micobionte?
16. ¿Por qué la asociación de hormigas *Atta* y ciertos hongos es mutualista?

## Cuestiones para reflexionar y debatir

1. En el tronco de un árbol, observas lo que parece ser una enfermedad. ¿Cómo determinarías si se debe a un insecto, un virus, una bacteria o un hongo?
2. Un amigo recolecta setas silvestres y comprueba su seguridad para el consumo humano dándole primero unas pocas a su perro. ¿Qué opinas de este método de comprobación?
3. ¿Qué sucede con las millones de esporas producidas por una seta típica?
4. ¿Por qué crees que los políporos suelen crecer en árboles muertos?
5. ¿Cómo probarías la hipótesis de que el ergotismo estuvo implicado en un acontecimiento histórico, como los juicios de las brujas de Salem?
6. ¿Cómo de diferente sería el mundo si los hongos no existieran?





7. Las hifas son estructuras muy versátiles que los hongos utilizan para crecer, procurarse alimento, llevar a cabo los procesos reproductores (fertilización y meiosis) y formar complejas estructuras reproductoras. Dibuja diagramas explicados para ilustrar esta versatilidad en grupos o especies de hongos concretos.

---

### Conexión evolutiva

¿Qué características de los hongos indican que estos organismos pertenecen a una línea evolutiva diferente de la de las plantas?

---

### Para saber más

Hudler, George W. *Magical Mushrooms, Mischievous Molds*. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1998. Este profe-

sor de la Universidad de Cornell hace que el estudio de los hongos parezca el más fascinante de los temas. Relaciona los hongos con la historia, la salud y con intereses humanos de todo tipo.

Bon, Marcel. *Guía de campo de los hongos de España y de Europa*. Barcelona: Ediciones Omega, 2005. Esta guía contiene láminas, claves y descripciones que ayudan a reconocer más de 1.500 especies y variedades de hongos.

Purvis, William. *Lichens*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press, 2000. Este exhaustivo libro está muy bien ilustrado y repleto de detalles de interés.

Schaechter, Elio. *In the Company of Mushrooms: A Biologist's Tale*. Cambridge, MA: Harvard University Press, 1998. Esta guía para la clasificación de setas cuenta con muchos detalles interesantes sobre el mundo de los hongos.



