



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE MICOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA DE FUNGOS

MATEUS OLIVEIRA DA CRUZ

**ASPECTOS TAXONÔMICOS E ECOLÓGICOS DE FUNGOS ZIGOSPÓRICOS
COPRÓFILOS DO RECIFE, PE, BRASIL**

Recife
2022

MATEUS OLIVEIRA DA CRUZ

**ASPECTOS TAXONÔMICOS E ECOLÓGICOS DE FUNGOS ZIGOSPÓRICOS
COPRÓFILOS DO RECIFE, PE, BRASIL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia de Fungos da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Biologia de Fungos.

Área de concentração: Micologia básica

Orientador: Prof. Dr. André Luiz Cabral Monteiro de Azevedo Santiago

Coorientador: Prof. Dr. Diogo Xavier de Lima

Recife

2022

Catálogo na Fonte:
Bibliotecário Bruno Márcio Gouveia, CRB-4/1788

Cruz, Mateus Oliveira da
Aspectos taxonômicos e ecológicos de fungos zigospóricos coprófilos do Recife, PE,
Brasil / Mateus Oliveira da Cruz. - 2022.

121 f. : il.

Orientador: Prof. Dr. André Luiz Cabral Monteiro de Azevedo Santiago
Coorientador: Prof. Dr. Diogo Xavier de Lima.
Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro
de Biociências. Programa de Pós-graduação em Biologia de Fungos,
Recife, 2022.
Inclui referências.

1. Fungos. 2. Zoologia - Classificação. 3. Ecologia. I. Santiago, André
Luiz Cabral Monteiro de Azevedo (orientador). II. Lima, Diogo Xavier
de (coorientador). III. Título.

579.5

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2021-099

MATEUS OLIVEIRA DA CRUZ

**ASPECTOS TAXONÔMICOS E ECOLÓGICOS DE FUNGOS ZIGOSPÓRICOS
COPRÓFILOS DO RECIFE, PE, BRASIL**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia de Fungos, da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Biologia de Fungos.

Aprovada em: 09/03/2022.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. André Luiz Cabral Monteiro de Azevedo Santiago (Orientador)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Roger Fagner Ribeiro de Melo
Universidade Federal de Pernambuco

Profa. Dra. Maria Helena Alves
Universidade Federal do Delta do Parnaíba

Dr. Carlos Alberto Fragoso de Souza
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Dr. Diogo Paes da Costa
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Recife

2022

Dedico

Aos meus pais, Paulo Rogério da Cruz e Rosângela Cruz, por sempre acreditarem em mim.

AGRADECIMENTOS

A Deus, pela proteção da COVID-19, por ter me ajudado em todas as coisas, principalmente colocando pessoas incríveis no meu caminho durante minha morada no Recife.

À Universidade Federal de Pernambuco e ao Programa de Pós-graduação em Biologia de Fungos, pela formação.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, pelo apoio financeiro que possibilitou o desenvolvimento deste trabalho.

Ao Parque Estadual de Dois Irmãos (PEDI), pela permissão fornecida para a coleta dos excrementos de herbívoros.

Ao Dênisson, veterinário do PEDI, que tanto me ajudou nas coletas dos excrementos dos herbívoros;

Aos cuidadores de animais do Departamento de Zootecnia da Universidade Federal Rural de Pernambuco, pelo auxílio na obtenção dos excrementos de herbívoros.

Ao Prof. Dr. André Luiz C. M. de A. Santiago pela orientação, confiança, paciência e pelos ensinamentos a mim oferecidos.

Ao Prof. Dr. Diogo Xavier, pela co-orientação, conselhos, apoio e amizade

Ao Dr. Diogo Paes, pela ajuda com as análises estatísticas, ecológicas e por toda atenção a mim destinada.

À Thalline Rafaela, por toda ajuda com a biologia molecular, e pelos conselhos, pela amizade e inspiração.

À Micoteca URM, pelo auxílio técnico, em especial à Eliane Barbosa.

Aos meus pais, Paulo Rogério da Cruz e Rosângela Cruz, por todo amor, apoio, confiança e cuidado;

Ao meu avô, Honório, por ser um super avô e por sempre estar comigo;

A toda minha família, pelo carinho, em especial, à minha tia Fransquinha, pelos cuidados e orações diárias;

Ao meu amigo Kledson, pela companhia aos meus pais, “preenchendo” a minha falta;

À Profa. Dra. Maria Helena, minha mãe científica, que me impulsionou a entrar no mestrado, por todo incentivo, conselhos, confiança e carinho;

À família que me abraçou em Recife e, hoje, é minha família também (Josilda, Dona Maria, Sr. Gerônimo, Mácio, Ítalo, Adilma, Romilda, Dona Josefa), pelo carinho, apoio, proteção, ajuda, risadas, momentos impagáveis compartilhados.

À Cleide, por tanto ter me ajudado em Recife, pelo carinho e atenção;

À tia que ganhei em Recife, Elizabete, e a sua família, pela companhia, carinho e ajuda.

À Leslie Waren, por todo apoio desde a seleção de mestrado, pela irmandade que permanecerá, e pelo carinho e disponibilidade.

À Joana D'arc, amiga de pesquisa, pela amizade e pelos momentos vividos no laboratório.

À Robervânia Soares, pelos conselhos, amizade e momentos alegres vividos em Recife;

Ao Carlos Fragoso, por sempre estar disposto a ajudar, pela amizade e apoio.

Aos zigomicetólogos ainda não citados: Catarina Lima, Natália Santana, Suzana Brito, Ana Lúcia Melo e Giovana Cunha, por toda amizade, carinho e momentos vividos no laboratório.

À Layanne Ferro, por todo apoio antes e no decorrer do mestrado, pela amizade valiosa, disponibilidade e pelos momentos vividos em Recife.

A minha turma de mestrado, pela convivência e pelos momentos descontraídos, em especial, ao meu amigo Matheus de Jesus.

Aos meus amigos do Laboratório de Hyphomycetes, Laboratório de Taxonomia e Biotecnologia, Laboratório de Micologia Ambiental e Laboratório de Fungos Patogênicos e controle biológico, pertencentes ao Departamento de Micologia, pela amizade, parceria e troca de favores.

A todos os meus amigos do Departamento de Micologia, pela amizade e conversas que tornaram o mestrado mais leve.

A todos que, diretamente ou indiretamente, contribuíram para a realização dessa dissertação.

RESUMO

Os excrementos de animais herbívoros são bastante propícios para o desenvolvimento de fungos zigospóricos, todavia os estudos sobre fungos zigospóricos coprófilos são escassos e pouco se conhece sobre a estruturação das comunidades desses fungos em excrementos de mamíferos herbívoros. Esse estudo teve como objetivos principais entender como as comunidades de fungos zigospóricos são estruturadas nos excrementos de mamíferos herbívoros, roedores e não roedores, coletados no Recife-PE, e fornecer informações ecológicas sobre esses fungos considerando a influência da alimentação dos animais na estruturação das comunidades dos fungos zigospóricos. Foram realizadas seis coletas de excrementos de anta, coelho, ouriço, paca, porco-da-índia, veado-catingueiro, no Parque Estadual de Dois Irmãos, e de excrementos de boi e cavalo, no Departamento de Zootecnia da Universidade Federal Rural de Pernambuco, localizados no Recife. As amostras foram incubadas em câmaras úmidas e os espécimes isolados a partir das amostras foram identificados com base na morfologia e, quando necessário, na biologia molecular (regiões ITS e LSU rDNA). As comunidades de fungos zigospóricos coprófilos foram exploradas quanto à riqueza, diversidade, equitabilidade, frequência de ocorrência e dissimilaridade. A correlação de Spearman foi usada a fim de observar a correlação entre o alimento e a ocorrência dos fungos. Quarenta táxons, distribuídos entre as ordens Mucorales, Kickxellales e Zoopagales, incluindo três novas espécies e novas ocorrências para América do Sul, foram isolados. Maiores riqueza e diversidade (Simpson) de fungos zigospóricos foram verificadas nas fezes de porco-da-índia, mas ambas não variaram para a maioria dos excrementos dos diferentes animais. A diversidade (Shannon-Wiener) de fungos zigospóricos não variou entre os excrementos de nenhum dos animais. Não foram verificadas diferenças na riqueza, diversidade e equitabilidade de fungos zigospóricos entre os excrementos de roedores e não roedores, mas foi observado que a alimentação dos animais influencia na estruturação das comunidades dos fungos zigospóricos nos seus excrementos, sendo *Thamnostyllum piriforme*, *Pilobolus crystalinus* e *Circinella umbellata* as espécies que mais contribuem para a dissimilaridade entre as comunidades de fungos zigospóricos.

Palavras-chave: Coprofilia; Ecologia; Excremento; Herbívoros; Mucoromyceta; Taxonomia.

ABSTRACT

The herbivorous animals dung are quite conducive to the development of zygosporic fungi, however studies concerning the coprophilous zygosporic fungi are scarce and little is known about the structuring of these fungi communities in herbivorous mammalian dung. This work had as main aim to understand how the communities of zygosporic fungi are structured in the excrements of herbivorous mammals, rodents and non-rodents, collected in Recife-PE, and to provide ecological information about this fungi based on the influence of animal feeding on the structuring of zygosporic fungi communities. This work also reports two new species and approaches the taxonomic aspects of first occurrence species for South America. Six collects of the dung of tapir, rabbit, hedgehog, paca, guinea pig, and deer were carried out in the Parque Estadual de Dois Irmãos, and from cattle and horse excrement at the Animal Science Department of the Universidade Federal Rural de Pernambuco, located in Recife. The samples were placed in plastic bags and taken to the laboratory to be incubated in humid chambers for 12 days to monitor the development of zygosporic fungi. Specimens were identified based on morphology and, if necessary, on molecular biology (ITS and LSU rDNA regions). The communities of coprophilous zygosporic fungi were explored for richness, diversity, equitability, frequency of occurrence, and dissimilarity. Spearman's correlation was used in order to observe the correlation between food and fungal occurrence. Forty taxa, distributed among the orders Mucorales, Kickxellales, and Zoopagales, including new species and new occurrences for South America, were isolated. Higher richness and diversity (Simpson) of zygosporic fungi were observed in guinea pig dung, but both did not vary for most of the excrements of the different animals. The diversity (Shannon-Wiener) of zygosporic fungi did not vary among the dung of any of the animals. There were no differences in the richness, diversity, and evenness of zygosporic fungi between rodent and non-rodent droppings, but it was noticed that animal feeding influences the structuring of zygosporic fungi communities in their dungs, being *Thamnostyllum piriforme*, *Pilobolus crystalinus*, and *Circinella umbellata* the species that most contribute to the dissimilarity between communities of zygi.

Keywords: Coprophilia; Dung; Ecology; Herbivores; Mucoromyceta; Taxonomy.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 -	Ciclo de vida do fungo coprófilo <i>Pilobolus</i>	42
Figura 2 -	Dispersão multivariada da estrutura das comunidades de fungos zigospóricos encontrados em excrementos de oito espécies de herbívoros em uma sucessão temporal (números)	58
Figura 3 -	Frequência relativa das 20 espécies de fungos zigospóricos mais frequentes identificadas em excrementos de oito espécies de animais herbívoros	61
Figura 4 -	Frequência relativa das 20 espécies de fungos zigospóricos mais frequentes identificadas em excrementos de cinco ordens de animais herbívoros	62
Figura 5 -	Análise de Similaridade da alimentação dos animais	63
Figura 6 -	Associações monotônicas entre tipos de alimentos e ocorrência de espécies de fungos	65
Figura 7 -	Dispersões das métricas de alpha-diversidade para a composição de comunidades de fungos coprófilos encontrados em excremento de oito espécies de animais	67
Figura 8 -	Dispersões das métricas de alpha-diversidade para a composição de comunidades de fungos coprófilos encontrados em excremento de cinco ordens de animais	69
Figura 9 -	<i>Coemansia erecta</i>	77
Figura 10 -	<i>Mucor ardhlaengiktus</i>	79
Figura 11 -	Árvore filogenética de <i>Mucor ardhlaengiktus</i> e espécies relacionadas construída usando as sequências de LSU rDNA	80
Figura 12 -	<i>Syncephalis floridana</i>	82
Figura 13 -	<i>Syncephalais plumigaleata</i>	84
Figura 14 -	<i>Piptocephalis graefenhanii</i>	86
Figura 15 -	<i>Piptocephalis xenophila</i>	88

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 -	Táxons de fungos zigospóricos coprófilos do Brasil	44
Tabela 2 -	Fungos zigospóricos ocorrentes nos excrementos de mamíferos do Parque Estadual de Dois Irmãos e Departamento de Zootecnia da UFRPE, Recife, PE no decorrer dos meses de coleta	55
Tabela 3 -	Ocorrência dos táxons de fungos zigospóricos nos excrementos de mamíferos do Parque Estadual de Dois Irmãos e Departamento de Zootecnia da UFRPE, Recife, PE	59
Tabela 4 -	Análise de porcentagem de similaridade (SIMPER) demonstrando as espécies de fungos zigospóricos que somaram 1% ou mais de contribuição da dissimilaridade total	70

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	13
2	FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	16
2.1	FUNGOS ZIGOSPÓRICOS	16
2.1.1	Mucoromycota	18
2.1.1.1	Backusellaceae	22
2.1.1.2	Cunninghamellaceae	23
2.1.1.3	Lichtheimiaceae	25
2.1.1.4	Mucoraceae	27
2.1.1.5	Pilobolaceae	29
2.1.1.6	Rhizopodaceae	30
2.1.1.7	Syncephalastraceae	32
2.1.2	Kickxellomycota	33
2.1.2.1	Kickxellaceae	33
2.1.3	Zoopagomycota	36
2.1.3.1	Piptocephalidaceae	37
2.2	ECOLOGIA DOS FUNGOS ZIGOSPÓRICOS COPRÓFILOS	39
2.3	ZIGOSPÓRICOS COPRÓFILOS NO BRASIL	42
3	MATERIAL E MÉTODOS	51
3.1	ÁREA DE ESTUDO E COLETA DE EXCREMENTOS	51
3.2	INCUBAÇÃO DAS AMOSTRAS E ISOLAMENTO DOS FUNGOS ZIGOSPÓRICOS	51
3.3	IDENTIFICAÇÃO MORFOLÓGICA DOS FUNGOS ZIGOSPÓRICOS	52
3.4	IDENTIFICAÇÃO MOLECULAR DOS FUNGOS ZIGOSPÓRICOS	52
3.4.1	Extração do DNA, amplificação e sequenciamento	52
3.4.2	Análise filogenética	53
3.5	INCORPORAÇÃO DOS ESPÉCIMES À COLEÇÃO DE CULTURAS MICOTECA URM, DE LÂMINAS NO HERBÁRIO URM E DAS SEQUÊNCIAS ITS E LSU DO rDNA NO GENBANK	53
3.6	ANÁLISE DE DADOS	54
4	RESULTADOS	55

4.1	ECOLOGIA DE FUNGOS ZIGOSPÓRICOS COPRÓFILOS DO RECIFE, PERNAMBUCO, BRASIL	55
4.2	ASPECTOS TAXONÔMICOS DE FUNGOS ZIGOSPÓRICOS COPRÓFILOS DO PARQUE ESTADUAL DOIS IRMÃOS E DO DEPARTAMENTO DE ZOOTECNIA DA UFRPE	72
5	DISCUSSÃO	89
5.1	ASPECTOS ECOLÓGICOS DE FUNGOS ZIGOSPÓRICOS COPRÓFILOS DO RECIFE, PE, BRASIL	89
5.2	ASPECTOS TAXONÔMICOS DE FUNGOS ZIGOSPÓRICOS COPRÓFILOS DO RECIFE, PE, BRASIL	98
5.2.1	Primeira ocorrência de <i>Coemansia erecta</i> na América do Sul ..	98
5.2.2	Primeira ocorrência de <i>Mucor ardhlaengiktus</i> na América do Sul	99
5.2.3	Primeira ocorrência de <i>Syncephalis floridana</i> na América do Sul	99
5.2.4	Primeira ocorrência de <i>Syncephalis plumigaleata</i> na América do Sul	100
5.2.5	Primeira ocorrência de <i>Piptocephalis graefenhanii</i> na América do Sul	102
5.2.6	Primeira ocorrência de <i>Piptocephalis xenophila</i> na América do Sul	103
6	CONCLUSÕES	105
	REFERÊNCIAS	106

1 INTRODUÇÃO

Os fungos zigospóricos são caracterizados morfológicamente pela formação do zigosporo, um esporo sexuado resultante da copulação de dois gametângios (HIBBETT et al., 2007; SPATAFORA et al., 2016). Esses microrganismos se reproduzem assexuadamente por esporangiosporos, esporangióolos, merosporangiosporos, conídios ou clamidosporos, sendo diferenciados dos fungos superiores por produzirem majoritariamente hifas cenocíticas, com septos presentes apenas para a delimitação de estruturas reprodutivas ou de hifas debilitadas (BENNY et al., 2016).

Por muito tempo, esses fungos foram acomodados em um grupo monofilético, filo Zygomycota Moreau, o qual abrangia as classes Zygomycetes G. Winter e Trichomycetes Alexop. (ALEXOPOULOS; MIMS; BLACKWELL, 1997; HIBBETT et al., 2007). Atualmente, sabe-se que os fungos zigospóricos correspondem a um grupo polifilético cujas espécies estão classificadas nos sub-reinos Mucoromyceta, Zoopagomyceta e Basidiobolomyceta, os quais juntos abrigam oito filós (TEDERSOO et al., 2018).

Uma grande diversidade ecológica é observada entre os fungos zigospóricos, os quais podem ser sapróbios, simbiontes e parasitas de outros fungos ou de pequenos animais, como amebas, nematóides e rotíferos (SPATAFORA et al., 2016; DAVIS et al., 2019). Mesmo apresentando espécies simbiontes, a maioria desses fungos é sapróbia, comumente isolada de solo, frutas, plantas, animais, grãos estocados, e de excrementos de animais, sobretudo mamíferos herbívoros (LIMA et al., 2020; VOIGT et al., 2021).

Os fungos que se desenvolvem em excrementos são denominados coprófilos, os quais apresentam elevada importância como decompositores, realizando a ciclagem de energia e nutrientes nos excrementos (BABASAHEB; PALGHADMAL, 2019). Os excrementos, principalmente de herbívoros, agregam compostos físicos, químicos e biológicos que favorecem o desenvolvimento e reprodução dos fungos (KRUG; BENNY; KELLER, 2004). Os fungos zigospóricos, principalmente os da ordem Mucorales, ganham destaque por serem os primeiros a se desenvolverem nesse substrato (KENDRICK, 2000).

Dentre os fungos zigospóricos, apenas as espécies de *Pilobolus* Tode são consideradas coprófilas obrigatórias (FOOS; SHEEHAN, 2011). Todavia, espécies de

outros gêneros são abundantemente observadas em excrementos, incluindo as micoparasitas, como as de *Piptocephalis* de Bary e *Syncephalis* Tiegh. & G. Le Monn. (REYNOLDS et al., 2019). Dentre as pouco mais de 1000 espécies de fungos zigospóricos conhecidas (WIJAYAWARDENE et al., 2020), aproximadamente 55 foram reportadas em excrementos de mamíferos no Brasil (MELO et al., 2020). Dados ecológicos especificamente com este grupo se limitam a poucos estudos brasileiros realizados no estado de Pernambuco (ALVES; TRUFEM; MILANEZ, 2002; SANTIAGO et al., 2011; LIMA, 2014; DE SOUZA et al., 2017), os quais, juntos, reportam 45 espécies desses fungos nos excrementos de diferentes mamíferos herbívoros.

Considerando-se a estimativa de que a diversidade global dos fungos aponta entre 2,2 e 3,8 milhões de espécies, e que nós conhecemos aproximadamente 135.000 espécies de fungos (HAWKSWORTH; LUCKING, 2017), é provável que a riqueza global dos fungos zigospóricos coprófilos, bem como as do estado de Pernambuco, e até mesmo do Brasil, esteja subestimada. Uma vez que os ecossistemas têm sofrido grandes alterações devido às ações humanas, ocasionando a perda da diversidade de muitos grupos de organismos, torna-se indispensável e pressurosa a realização de inventários dos fungos em excrementos. Além disso, muito pouco se conhece sobre a ecologia e distribuição dos fungos zigospóricos, principalmente pela falta de inventários sobre esses fungos (WALTHER; WAGNER; KURZAI, 2019), e essa carência de estudos se reflete no pouco conhecimento sobre a ecologia dos fungos zigospóricos coprófilos.

Existem alguns dados na literaruta indicando que o tipo do sistema digestório e alimentação do animal, localização geográfica, sazonalidade e precipitação influenciam de forma relevante a composição desses fungos nos excrementos (RICHARDSON, 2001; SANTIAGO et al., 2011; DE SOUZA et al., 2017). No entanto, muitos desses dados são pouco esclarecedores e até conflitantes, o que dificulta o entendimento sobre a real influência dessas variáveis na estruturação das comunidades desses fungos. Além disso, os poucos estudos realizados sobre os fungos zigospóricos em excrementos de animais roedores (ordem Rodentia) limitam-se a observações de cunho taxonômico (BOEDIJN, 1958; BENJAMIN, 1959; 1963). Segundo Benny, Humber e Morton (2001), os excrementos desses animais são mais propícios para o desenvolvimento de fungos zigospóricos merosporangíados. Adicionalmente, Benny (2008) pontuou que alguns zigomicetos, como Kickxellales,

são mais frequentes em excrementos de roedores do que nos de não roedores. Cabe ressaltar que inexistem estudos ecológicos que comparem a estrutura das comunidades de fungos zigospóricos em fezes de animais roedores com as de não roedores. Assim como não há registros de inventários desses fungos nos excrementos de paca, porco-da-índia e ouriço.

Considerando o supracitado, esse trabalho foi delineado com base nas seguintes hipóteses: 1 – A diversidade e riqueza de fungos zigospóricos variam de forma significativa entre os tipos de excrementos de animais herbívoros; 2 – A diversidade e riqueza de fungos zigospóricos nos excrementos de mamíferos roedores são diferentes das dos excrementos de não roedores; 3 – A alimentação dos animais em cativeiro reflete nas comunidades de fungos zigospóricos em seus excrementos; 4 – Os excrementos de mamíferos herbívoros do Recife são reservatórios para novas espécies de fungos zigospóricos e para espécies ainda não registradas na América do Sul.

Diante do exposto, o presente estudo objetivou: 1 – Conhecer as comunidades de fungos zigospóricos coprófilos de Anta, Boi, Cavalo, Coelho, Ouriço, Paca, Porco-da-índia e Veado-catingueiro do Parque Estadual de Dois Irmãos ou do Departamento de Zootecnia da Universidade Federal Rural de Pernambuco, com destaque para os aspectos ecológico/populacionais desses fungos; 2 – Verificar a distância entre as estruturas das comunidades de fungos zigospóricos no excrementos dos animais supracitados; 3 – Inferir a dissimilaridade da composição de fungos zigospóricos nos excrementos dos animais supracitados; 4 – Elaborar uma chave de identificação para fungos zigospóricos isolados de excrementos de mamíferos no Recife; 5 – Contribuir com a preservação *ex situ* (no herbário URM, na Micoteca URM e no GenBank) da diversidade e do patrimônio genético dos fungos zigospóricos.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 FUNGOS ZIGOSPÓRICOS

Os fungos zigospóricos, junto com os zoospóricos, formam um grupo basal dentro do Reino Fungi (SPATAFORA et al., 2016). Tendo por base a hipótese de que a perda de flagelo dos fungos ocorreu de quatro a seis vezes, de forma independente, presume-se que de duas à quatro destas perdas ocorreram dentre os fungos zigospóricos (JAMES et al., 2006), originados por volta de 600 milhões de anos atrás, como sugerem dados moleculares (BERBEE; TAYLOR, 2001), com base em fósseis encontrados e datados como pertencentes ao período Carbonífero (TAYLOR et al., 2005), Triássico (KRINGS et al., 2012) e Neógeno (KAR; MANDAOKAR; KAR, 2010).

Caracterizados pela formação de um esporo sexuado, o zigosporo, resultante de copulação gametangial, os fungos zigospóricos correspondem a um grupo artificial que tem passado por relevantes mudanças taxonômicas de acordo com a sofisticação de estudos moleculares (NARANJO-ORTIZ; GABALDÓN, 2019). Alexopoulos, Mims e Blackwell (1996), por meio de comparações morfológicas, ultraestruturais e moleculares, os apresentaram como um grupo monofilético, representado pelo filo Zygomycota Moreau e as classes Zygomycetes e Trichomycetes Alexop., tendo os Trichomycetes características morfológicas e ecológicas bem distintas, por viverem em endossimbiose com artrópodes (BENCH; WHITE, 2012; REYNOLDS et al., 2017) e, em maior número, os Zygomycetes, acomodando todos os fungos zigospóricos que não realizam essa associação obrigatória.

Análises filogenéticas realizadas por Jensen et al. (1998), Tanabe et al. (2000) e James et al. (2006) sugeriram Zygomycota como sendo um filo polifilético. Hibbett et al. (2007) propuseram a mais drástica mudança na classificação taxonômica dos fungos zigospóricos, em que, por meio de análises filogenéticas, usando os marcadores LSU, SSU, ITS (rDNA), RPB1, RPB2, TEF-1 α , α -tub, β -tub, propuseram quatro subfilos com posição incerta para abrigar os fungos zigospóricos: Mucoromycotina Benny, Entomophthoromycotina Humber, Kickxellomycotina Benny e Zoopagomycotina Benny. À medida que novas regiões genômicas desses fungos foram sendo exploradas em estudos filogenéticos, atualizações nas classificações têm sido propostas. Spatafora et al. (2016) revalidaram o filo Mucoromycota Doweld abrigando os subfilos Mucoromycotina, Glomeromycotina Spatafora & Stajich e

Mortierellomycotina Kerst. Hoffm., K. Voigt & P.M. Kirk, e propuseram Zoopagomycota Gryganskyi, M.E. Sm., Spatafora & Stajich, compreendendo Entomophthoromycotina, Kickxellomycotina e Zoopagomycotina. Atualmente, os fungos zigospóricos estão distribuídos entre três sub-reinos do super reino Holomycota: 1 - Basidiobolomyceta Tedersoo et al. (Basidiobolomycota Doweld); 2 - Mucoromyceta Tedersoo et al. (Mucoromycota, Glomeromycota C. Walker & A. Schübler e Calcarisporiellomycota Tedersoo et al.); 3 - Zoopagomyceta Tedersoo et al. (Kickxellomycota Tedersoo, et al., Zoopagomycota e Entomophthoromycota Humber) (TEDERSOO et al., 2018).

Morfologicamente, os fungos zigospóricos são caracterizados por apresentarem hifas cenocíticas com septação somente na diferenciação de estruturas reprodutivas e no envelhecimento da hifa (ALEXOPOULOS; MIMS; BLACKWELL, 1996). Apenas em algumas ordens, como Dimargaritales R.K. Benj. e Kickxellales Kreisel ex R.K. Benj., são observados septos regulares. Quanto à reprodução assexuada, podem se reproduzir por esporângios contendo milhares de esporangiosporos, esporangióolos uni ou multiesporados, merosporângios cilíndricos uni ou multiesporados, formados em série (BENNY et al., 2016). A produção de conídios também tem sido observada em muitos fungos zigospóricos. Algumas colocações de conídios neste grupo já foram apontadas quando algumas espécies ainda eram consideradas Hyphomycetes Fr. (LINDER, 1943). Na literatura mais antiga, o termo conídio tem sido aplicado a propágulos uniesporados de espécies de gêneros como *Chaetocladium* Fresen., *Choanephora* Curr. e *Cunninghamella* Matr. No entanto, apenas alguns mitosporos de fungos zigospóricos se desenvolvem pelo mesmo mecanismo de conidiogênese presente em ascomicetos assexuais. Estes correspondem aos esporos assexuais de Entomophthorales G. Winter e alguns Zoopagales Bessey ex R.K. Benj., os quais são reconhecidos como conídios verdadeiros (BENNY; HUMBER; MORTON, 2001).

A produção de zigosporo ocorre pela fusão de gametângios de um mesmo micélio, em espécies homotáticas, e pela fusão de gametângios formados de diferentes micélios compatíveis, em espécies heterotáticas (SCHIPPER, 1978). Dependendo da espécie, o gametângio pode sair de uma hifa somática regular ou de uma hifa especializada, o zigoforo. Uma vez formado, o zigoforo se desenvolve em direção a outro por meio de indução química. Quando em contato, seus ápices incham-se formando os progametângios que sucessivamente serão delimitados por um septo e assim originando os gametângios. Esse septo se dissolve no processo de

plasmogamia que antecede a cariogamia. A célula formada entra em crescimento e forma uma parede múltipla e espessa, originando assim o zigosporângio, que comporta apenas um zigosporo (BENNY; HUMBER; VOIGT, 2014; BENNY et al. 2016). O zigosporo, presente em muitos representantes da ordem Mucorales, é uma estrutura bastante semelhante ao zigosporo, porém é formado por partenogênese e apresenta apenas um suspensor (BENNY, 2012).

Morfologicamente, os zigosporos variam entre táxons, sendo uma estrutura importante para identificação taxonômica (SPATAFORA et al., 2016). A parede, geralmente rugosa, pode ser hialina, marrom escura, carbonácea ou de coloração mais intensa, como amarelo. O zigosporângio maduro geralmente é mais ou menos globoso (BENNY, 2012; BENNY et al., 2016). A morfologia dos suspensores também é um critério de classificação e, geralmente, os suspensores opostos são formados em cima do substrato e os opostos imersos (BENNY; HUMBER; MORTON, 2001). Suspensores iguais em forma e tamanho (isogâmicos) são os mais comuns, porém heterogâmicos também são observados, mesmo que em poucas espécies. Adicionalmente, os suspensores podem apresentar apêndices envolvendo o zigosporângio, em algumas espécies (SPATAFORA et al., 2016).

Pouco mais de 1000 espécies de fungos zigospóricos foram descritas (WIJAYAWARDENE et al., 2020). Esses fungos são cosmopolitas e habitam o solo e excrementos como principais substratos, com a coprofilia obrigatória observada nas espécies de *Pilobolus* Tode (BENNY; HUMBER; MORTON, 2001). Além dos já citados substratos, em condição sapróbia, espécies de fungos zigospóricos também têm sido isoladas de folhas em decomposição, frutas e cereais. Por outro lado, outros táxons podem formar uma simbiose com raízes de plantas, os chamados fungos ectomicorrízicos arbusculares (SPATAFORA et al., 2016). Outros apresentam uma condição de parasitismo biotrófico ou necrotrófico, com espécies parasitas de outros fungos, plantas, amebas, nematóides, rotíferos e predadoras de ovos de nematóides (DAVIS et al., 2019). Muitas espécies têm sido descritas como agentes patológicos em humanos imunocomprometidos (WAGNER et al., 2020).

2.1.1 Mucoromycota

Mucoromycota, atualmente acomodado em Mucoromyceta, junto à Mortierellomycota, Calcarisporiellomycota e Glomeromycota, foi um dos táxons

propostos para agregar algumas espécies de fungos zigospóricos (WIJAYAWARDENE et al., 2020). Esse filo previamente abrigava os subfilos Glomeromycotina, Mortierellomycotina e Mucoromycotina (SPATAFORA et al., 2016). Atualmente, o mesmo compreende somente Mucoromycotina, com as classes Endogonomycetes Doweld, Mucoromycetes Doweld e Umbelopsidomycetes Tedersoo et al., as quais abrangem Endogonales Jacz. & P.A. Jacz., Mucorales Dumort. e Umbelopsidales Spatafora, Stajich & Bonito, respectivamente (TEDERSOO et al., 2018).

De forma geral, as espécies de Mucoromycota apresentam rápido desenvolvimento de suas hifas cenocíticas, sendo caracterizadas pelo aspecto cottonoso e cores variadas em tons de branco, cinza, creme, marrom, amarelo e laranja. As morfoculturas podem variar mediante a fatores físicos e químicos, como temperatura de incubação, disponibilidade de luz no ambiente e composição do meio de cultura (O'DONNELL, 1979; SCHIPPER, 1990). Quanto às estruturas sexuais, são produzidos zigosporos dentro do zigosporângio imerso ou emerso no substrato ou em esporocarpos hipógeos ou epígeos. Estes zigosporos são comumente globosos, com parede espessa, ornamentada ou lisa, formados opostos ou apostos às células suspensoras, podendo apresentar apêndices (BOEDIJN, 1958). A reprodução assexuada ocorre pela produção de esporos contidos no interior de esporângios, esporangiólos ou merosporângios, localizados no ápice de hifas férteis (BENNY; HUMBER; VOIGT, 2014). A formação de clamidosporos é observada em muitas espécies, enquanto artrosporos são raramente observados. A gemação ocorre em poucos indivíduos dimórficos, como *Mucor indicus* Lendn. (BENNY et al., 2016).

A classe Endogonomycetes, com sua ordem Endogonales, constituída pelas famílias Densosporaceae Desirò, M.E. Sm., Bidartondo, Trappe & Bonito e Endogonaceae Paol. (WIJAYAWARDENE, 2020), compreende espécies sapróbias e ectomicorrízicas que formam esporocarpos hipógeos ou epígeos no solo, em madeiras velhas ou em plantas briófitas, suportando estruturas sexuadas (zigosporângios) ou assexuadas (clamidosporos) (BŁASZKOWSKI, 2012; YAMAMOTO; DEGAWA; YAMADA, 2020). Os membros de Endogonales se originaram de forma independente das micorrizas arbusculares (Glomeromycota) e ectomicorrizas de Dikarya (TEDERSOO; SMITH, 2013). Já a classe Umbelopsidomycetes possui apenas a ordem, Umbelopsidales, com a família Umbelopsidaceae W. Gams & W. Mey., compreendendo fungos caracterizados pelo

desenvolvimento lento de seu micélio rasteiro em meios de cultura. As espécies dessa ordem não realizam reprodução sexuada, reproduzindo-se assexuadamente por esporângios hialinos, avermelhados ou ocráceos, uniesporados ou multiesporados, sendo os esporos da mesma cor do esporângio. As columelas geralmente são pequenas ou ausentes. Quando presentes, os clamidosporos são abundantes e intercalares no micélio. Esses fungos são comumente isolados do solo (OGAWA et al., 2011; WANG; LIU; ZHENG, 2013; SPATAFORA et al., 2016).

Mucoromycetes é a classe mais representativa de Mucoromycota em número de espécies, composta por fungos sapróbios, raros micoparasitas não haustoriais e formadores de ectomicorrizas (HIBBETT et al., 2007). Por reprodução sexuada, essas espécies formam zigosporos globosos opostos ou apostos aos suspensores, sendo a reprodução assexuada por esporângios, esporangióolos ou merosporângios e, menos frequente, por estruturas especializadas, como clamidosporos, artrosporos ou blastosporos. O zigosporo é resultante da conjugação em espécies homotáticas ou entre linhagens compatíveis de espécies heterotáticas. Esse esporo sexual possui parede lisa ou rugosa, podendo apresentar apêndices nos suspensores (BENNY; HUMBER; VOIGT, 2014; BENNY et al., 2016). Mucorales, a única ordem dessa classe, agrega o maior número de táxons de fungos zigospóricos, com 14 famílias, 55 gêneros e um pouco mais de 300 espécies descritas (WIJAYAWARDENE et al., 2020). A maioria dos Mucorales tem rápido desenvolvimento micelial, sendo os primeiros fungos a colonizarem os substratos, degradando açúcares simples, mas que tendem a “perder espaço” para outros fungos em poucos dias, devido à não produção (em geral) de metabólitos secundários (DIX; WEBSTER, 1995; KENDRICK, 2000).

As hifas dos fungos da ordem Mucorales frequentemente diferencia-se em rizoides e estolões. As estruturas reprodutivas assexuais variam bastante quanto à morfologia. Os esporangióforos, que em algumas espécies apresentam fototropismo positivo, podem ser solitários ou agregados, retos ou circinados, simples ou ramificados, de forma monopodial ou simpodial. Aqueles que se ramificam simpodialmente podem apresentar ramificações longas e/ou curtas e sucessivas. Os esporângios podem ser hialinos, amarelados, marrons ou negros, com a forma variando de globosa à constricta, desprovidos ou não de apófise (ZYCHA; SIEPMANN; LINNEMANN, 1969). Após a deliquescência ou quebra do esporângio ou esporangióolo, evidencia-se a columela, que, em Mucorales, é diversificada morfologicamente, tornando-se um caráter taxonômico distintivo entre espécies dessa

ordem. Na ausência de esporângios e esporangiólos columelados, tem-se a vesícula que sustenta os esporangiólos ou merosporângios no ápice do esporangióforo. Os esporangiosporos apresentam morfologia variada, sendo esse um caráter importante na identificação taxonômica. No geral, os esporangiosporos são hialinos, desprovidos de apêndices, com parede simples ou dupla, lisa ou ornamentada com verrugas, estrias ou espinhos (HOFFMANN et al., 2013).

Representantes de Mucorales têm sido isolados de diversos substratos, como solo, folhas e frutos débeis. Muitos são agentes de deterioração de grãos e alimentos estocados, e muitas espécies têm sido isoladas de excrementos de animais, principalmente mamíferos herbívoros (LIMA et al., 2020). Alguns Mucorales são patógenos de plantas e outros são parasitos facultativos de outros fungos, sendo capazes de infectar até mesmo corpo de frutificação de agaricoides [ex.: *Lentamyces parricida* (Renner & Muskat ex Hesselt. & J.J. Ellis) Kerst. Hoffm. & K. Voigt, *Parasitella parasitica* (Bainier) Syd., *Syzygites megalocarpus* Ehrenb.] (SCHULTZE et al., 2005; HOFFMANN; VOIGT, 2009). Alguns Mucorales têm sido referidos como agentes patológicos de mucormicoses em animais e humanos, principalmente aqueles com sistema imunológico debilitado. Espécies dessa ordem também têm sido exploradas biotecnologicamente quanto à produção de enzimas como amilases, inulinases (SANTIAGO; SOUZA-MOTTA, 2006), lipídios, ácidos orgânicos (TAUK-TORNISIELO et al., 2009), surfactantes, emulsificantes (ANDRADE et al., 2018) e quitosana (AMORIM et al., 2001). Algumas espécies têm sido usadas em processos de biotransformação (GŁADKOWSKI et al., 2011), na produção de aditivos para alimentos, incluindo ração, e na elaboração produtos farmacêuticos (ESPOSITO; AZEVEDO, 2010; HOFFMANN et al., 2013). Alguns estudos, como os de Trufem (1984), Trufem e Viriato (1985), Schoenlein-Crusius e Milanez (1998), Santiago e Souza-Motta, (2006), Santiago et al. (2011), de Souza et al. (2017) e Lima et al. (2020) têm mostrado que as famílias mais representativas de Mucorales em solo e excrementos de animais herbívoros do Brasil são Backusellaceae K. Voigt & P.M. Kirk, Cunninghamellaceae Naumov ex R.K. Benj., Lichtheimiaceae Kerst. Hoffm., Walther & K. Voigt, Mucoraceae Fr. e Pilobolaceae Corda.

2.1.1.1 Backusellaceae

Membros de Backusellaceae apresentam esporangióforos que surgem do substrato ou micélio aéreo, sendo recurvados, quando jovens, e eretos, na maturidade, com parede lisa ou incrustada, sendo simples ou ramificados (LIMA et al., 2016). No ápice desses esporangióforos, encontram-se esporângios terminais, enquanto esporângiolos uni ou multiesporados, com parede persistente, lisa ou ornamentada, sustentados por pedicelos, podem ser encontrados ao longo do esporangióforo (URQUHART et al., 2021). Esporóforos curtos com esporângiolos apicais, comumente simpodialmente ramificados, também são comuns nas espécies dessa família. Os esporângios, que são desprovidos de apófise, formalmente apresentam parede deliquescente, lisa ou com pequenos espinhos, tendo coloração variando de castanha-clara à preta (DE SOUZA et al., 2014; NGUYEN et al., 2021). As columelas destes fungos variam bastante quanto à forma, assim sendo um carácter taxonômico para diferenciação de espécies (LIMA et al., 2016). Células gigantes e clamidosporos também estão presentes em algumas espécies. Os zigosporos apresentam parede escura, opaca ou translúcida e surgem de células suspensoras opostas, podendo exibir projeções arredondadas ou ornamentadas (WALTHER et al., 2013).

Backusella Hesselt. & J.J. Ellis, o único gênero desta família, foi descrito por Ellis e Hesseltine (1969), tendo por espécie tipo *B. circina* J.J. Ellis & Hesselt., a qual produz esporângios com parede deliquescente, semelhantes às espécies de *Mucor* Fresen. Pidoplichko e Milko (1971) transferiram *Thamnidium ctenidium* Durrell & M. Fleming, para *Backusella*, como *B. ctenidia* (Durrell & M. Fleming) Pidopl. & Milko ex Benny & R.K. Benj. Ainda, esses últimos autores transferiram *B. circina* e *B. ctenidia* para Thamniaceae Gobi, por produzirem esporângiolos. Benny e Benjamin (1975) monografaram *Backusella* e agruparam nesse gênero *B. ctenidia*, *B. circina* e *B. lamprospora* (Lendn.) Benny & R.K. Benj., todas com produção simultânea de esporângios e esporângiolos. Em uma revisão de Mucorales, com base nas sequências das regiões ITS e LSU do rDNA, Walther et al. (2013) perceberam que todas as espécies de *Backusella* possuem esporangióforos recurvados quanto jovens tornando-se eretos na maturidade. Com isso, sete espécies de *Mucor* com esta característica foram transferidas para *Backusella*. No mesmo estudo, *B. ctenidia* foi transferida para *Mucor*.

Várias espécies de *Backusella* foram descritas pela primeira vez nos últimos anos, como *B. azygospora* T.R.L. Cordeiro, Hyang B. Lee & A.L. Santiago (CROUS et al. 2019), *B. constricta* D.X. Lima, C.A.F. de Souza & A.L. Santiago (LIMA et al. 2016), *B. gigacellularis* J.I. de Souza, Piris-Zottar. & Harakava, isoladas no Brasil (DE SOUZA et al. 2014) e *B. locustae* Hyang B. Lee, S.H. Lee & T.T.T. isolada na Coréia (WANASINGHE et al. 2018). Urquhart et al. (2021) descreveram 10 espécies de *Backusella* isoladas na Austrália. No mesmo ano, Nguyen et al. (2021) catalogaram três novas espécies isoladas na Coreia do Sul. Espécies de *Backusella* têm sido isoladas principalmente do solo, embora, haja registros do isolamento desses fungos a partir de outros substratos, como excrementos de mamíferos, folhas, raízes em decomposição e insetos (SANTIAGO et al., 2011; NGUYEN et al., 2021).

2.1.1.2 Cunninghamellaceae

Naumov (1935) propôs Cunninghamellaceae, mas não apresentou a diagnose em latim, tendo essa família sido validada somente em (1959), por R.K. Benjamin (1959), contendo os gêneros *Cunninghamella* Matr., *Thamnocephalis* Blakeslee e *Mycotypha* Fenner (HESSELTINE, 1955). À época, a principal característica utilizada para a classificação das espécies em Cunninghamellaceae era a ausência de esporângios e esporangióolos multiesporados, bem como a presença de um esporangióolo uniesporado que se desenvolve na superfície de uma vesícula globosa ou alongada (BENJAMIN, 1959). Muitos gêneros de fungos zigospóricos foram incluídos em Cunninghamellaceae, como *Sigmoideomyces* Thaxt., *Chaetocladium* Fresen. e *Phascolomyces* Boedijn (BENNY; HUMBER; MORTON, 2001). No entanto, a análise filogenética de Mucorales, realizada por Hoffmann et al. (2013), apresentou Cunninghamellaceae como um clado bem suportado, constituído por *Absidia* Tiegh., *Chlamydoabsidia* Hesselt. & J.J. Ellis, *Cunninghamella*, *Gongronella* Ribaldi, *Halteromyces* Shipton & Schipper e *Hesseltinella* H.P. Upadhyay. *Absidia* e *Cunninghamella* são os gêneros mais representativos de Cunninghamellaceae em número de espécies (SANTIAGO et al. 2011; LIMA et al. 2020), sendo isolados de solo, excrementos de mamíferos herbívoros e material vegetal (BENNY, HUMBER; MORTON, 2001).

Espécies de *Absidia* formam esporangióforos a partir de estolões não apostos aos rizoides, sendo esses esporangióforos solitários ou agrupados formando um

verticilo. Os esporângios são apofisados, piriformes, globosos ou ovais, de parede deliquescente, e as columelas são hemisféricas, globosas ou cônicas, apresentando de uma a três projeções no ápice (LIMA et al., 2020). Os esporangiosporos são hialinos, cilíndricos, globosos, lacrimoides ou ovais (CORDEIRO et al., 2020). Em uma série de estudos taxonômicos de *Absidia*, as espécies foram agrupadas com base na morfologia dos esporangiosporos em espécies com esporos cilíndricos (HESELTINE; ELLIS, 1964), globosos (ELLIS; HESSELTINE, 1965) e ovoides (ELLIS; HESSELTINE, 1966).

Nos últimos anos, várias espécies de *Absidia* foram descobertas e descritas por meio de análises morfológicas e filogenéticas (CORDEIRO et al., 2020; ZONG et al., 2021). Entre 2015 e 2021, oito espécies de *Absidia* foram descritas pela primeira vez no Brasil, isoladas de solo (ARIYAWANSA et al., 2015; LIMA et al., 2020; CROUS et al., 2021; LEITÃO et al., 2021; CORDEIRO et al., 2020; LIMA et al., 2021). Recentemente, um pouco mais de dez espécies foram descobertas e catalogadas na China, também isoladas principalmente de solo (ZONG et al., 2021).

O gênero *Cunninghamella* abriga espécies que formam esporóforos apresentando ramificações verticiladas, pseudoverticiladas e/ou curtas e longas no mesmo esporóforo, terminando ou não em uma vesícula. Os esporângios são unisporados, equinulados, globosos, lacrimoides ou ovoides. Os zigospórangios são globosos à irregulares, com zigosporo de parede lisa ou rugosa, ornamentada (ZHENG; CHEN, 2001). A classificação de *Cunninghamella* baseia-se principalmente na morfologia das estruturas assexuadas (esporóforos, esporângios e esporos) e sexuadas (zigospórangios e zigosporos), atrelada à análise filogenética (ZHENG; CHEN, 2001; LIU; HUANG; ZHENG, 2001). Na monografia de *Cunninghamella*, segundo Zheng e Chen (2001), as 12 espécies e 4 variedades foram sistematizadas de acordo com critérios morfológicos, morfoculturais, de compatibilidade sexual e moleculares. Os gêneros *Absidia*, *Halteromyces* e *Chlamydoabsidia* são, dentro de Mucorales, os filogeneticamente mais próximos de *Cunninghamella* (HOFFMANN et al., 2013; WALTHER et al., 2013), esse último abrangendo 13 espécies (WIJAYAWARDENE et al., 2020). *Cunninghamella* comporta espécies presentes no solo, em excrementos de mamíferos herbívoros, grãos estocados e em material vegetal em decomposição (HOFFMANN et al., 2013), tendo algumas espécies sido raramente registradas como agentes patológicos de mucormicose em humanos, principalmente imunodeprimidos (HALLUR et al., 2021).

2.1.1.3 Lichtheimiaceae

Lichtheimiaceae foi validada por Hoffmann e Voigt (2009) e abrange espécies de *Lichtheimia* Vuill., seu gênero tipo. Esses microrganismos são encontrados no solo, em excrementos de animais herbívoros, grãos estocados, material vegetal em decomposição e causando mucormicose em humanos (BENNY; HUMBER; MORTON, 2001). Lichtheimiaceae comporta sete gêneros: *Circinella* Tiegh. & G. Le Monn., *Dichotomocladium* Benny & R.K. Benj., *Fennellomyces* Benny & R.K. Benj., *Lichtheimia*, *Phascolomyces* Boedijn ex Benny & R.K. Benj., *Rhizomucor* Lucet & Costantin, *Thamnostylum* Arx & H.P. Upadhyay, *Thermomucor* Subrahm., B.S. Mehrotra & Thirum. e *Zychaea* Benny & R.K. Benj (WIJAYAWARDENE et al., 2020). Desses, *Circinella*, *Lichtheimia* e *Thamnostylum* aqui se destacam por serem os gêneros mais comuns em excrementos de animais.

Circinella agrega espécies morfológicamente semelhantes às de *Mucor* (HESSELTINE; FENNEL, 1955). Todavia, os esporangióforos de algumas espécies de *Circinella* apresentam um espinho estéril solitário ou acompanhado do ramo que sustenta os esporângios. Também podem apresentar umbelações de 2 – 12 esporângios e columelas variadas em forma, desde globosas, cilíndricas, com constrição, até cônicas; nessas columelas, projeções conspícuas, semelhantes às de *Lichtheimia* spp., são observadas, além de apófises discretas em algumas espécies (ZHENG; LIU; WANG, 2017).

Hesseltine e Fennel (1955) revisaram *Circinella* descrevendo oito espécies sapróbias do solo e principalmente de excrementos de mamíferos (ZHENG; LIU; WANG, 2017). Esse gênero, que antes pertencia à Mucoraceae (O'DONNELL et al., 2001), foi transferido para Lichtheimiaceae após análise da região LSU (rDNA), por Walther et al. (2013), que reconheceram *Circinella* como grupo polifilético por apresentar *C. simplex* Tiegh. e *C. rigida* G. Sm. próximas ao *Mucor*, tendo essa segunda espécie sido transferida para *Mucor* (*M. durus* Walther & de Hoog), nesse estudo. Já *Circinella simplex* tornou-se *M. circinatus* D.X. Lima, G. Walther & A.L. Santiago (LIMA et al. 2017). Novos “insights” poderão ser apresentados para esse gênero com a realização de uma análise sistemática filogenética (WALTHER et al., 2013). Segundo Wijayawardene et al. (2020), 11 espécies estão alocadas em *Circinella*.

Lichtheimia (Mucoromycotina, Mucorales), que tem como espécie tipo *L. corymbifera* (Cohn) Vuill., abriga fungos com colônias de rápido crescimento em temperaturas entre 37 e 42°C (ALASTRUEY-IZQUIERDO et al., 2010). Os esporangióforos são eretos ou curvados, podendo apresentar um septo subesporangial. Os esporângios são apofisados e as columelas esféricas ou hemisféricas, e menos comumente, cônicas. Os esporangiosporos são globosos, subglobosos ou elipsoides, e as células gigantes podem ser abundantes (dependendo da espécie, meio de cultivo e temperatura de incubação). Os zigosporos são globosos a ovais, de parede espessa, marrons escuros e sem apêndices (HOFFMANN; VOIGT, 2009).

Algumas espécies de *Lichtheimia* estavam acomodadas em *Absidia* (ELLIS; HESSELTINE, 1965). Hoffmann, Discher e Voigt (2007), em um estudo que analisou os aspectos morfológicos, fisiológicos e moleculares, dividiram *Absidia* em três grupos: termotolerante (crescimento ótimo entre 37°C e 45°C), mesofílico (crescimento ótimo entre 25°C e 34°C) e micoparasita (parasitas de outros Mucorales e que apresentam crescimento ótimo em temperatura abaixo de 30°C). Com isso, transferiram as espécies termotolerantes de *Absidia*, que apresentam zigosporos com suspensores de tamanho igual e sem apêndices com anéis equatoriais no zigosporo, para *Mycocladus* Beauverie. Todavia, a análise fisiológica crítica da espécie tipo *Mycocladus verticellata* Beauverie, concluiu que a espécie não é termotolerante, pois possui crescimento ótimo sob 30°C. Essa retificação foi suficiente para a transfência das espécies termotolerantes agrupadas em *Mycocladus* para *Lichtheimia* e assim validar a família Lichtheimiaceae (HOFFMANN; WALTHER; VOIGT, 2009). Desta forma, à época, o gênero *Lichtheimia* comportava: *L. blakesleeana* (Lendn.) Kerst. Hoffm., Walther & K. Voigt, *L. corymbifera*, *L. hyalospora* (Saito) Kerst. Hoffm., Walther & K. Voigt e *L. ramosa* (Zopf) Vuill. (HOFFMANN; WALTHER; VOIGT, 2009). Em seguida, outras espécies desse gênero foram descritas: *L. ornata*, *L. sphaerocystis* (ALASTRUEY-IZQUIERDO et al., 2010) e *L. brasiliensis* (SANTIAGO et al., 2014).

Lichtheimia caracteriza-se como um grupo de fungos patogênicos em humanos, tendo relatos clínicos para quatro das suas sete espécies: *L. corymbifera*, *L. hongkongensis* K.Y. Yuen, *L. ramosa* e *L. ornata* (A.K. Sarbhoy) Alastr.-Izq. & Walther. Diferente de outros gêneros causadores de mucoromicoses, a frequência de doenças causadas por *Lichtheimia* no mundo é significativamente diferente entre as regiões geográficas, tendo maior abundância na Europa e nos EUA. Mesmo sendo

um gênero conhecido como patógeno desde o século 19, ainda não há um estudo complexo que envolva o potencial patogênico e patogênese desse grupo (SCHWARTZE; JACOBSEN, 2014). *Lichtheimia* pode ser considerado um gênero de fungos coprófilos já que, com exceção de *L. hongkongensis*, as demais espécies foram isoladas de excrementos de animais: *L. blakesleeana* (Lhama), *L. brasiliensis* (Santa Inês), *L. ornata* (pássaro), *L. ramosa* (Moxotó, Santa Inês) e *L. sphaerocystis* (Mouse) (SARBHOY, 1965; SANTIAGO et al., 2011; DE SOUZA et al., 2017).

Espécies de *Thamnostyllum* têm sido isoladas principalmente de fezes de animais (ZYCHA; SIEPMANN; LINNEMANN, 1969), sendo caracterizadas por formarem esporangióforos com esporângios terminais apofisados, columelados, de parede deliquescente, além de esporângios apofisados ou não, pouco esporados, podendo apresentar columelas de parede persistente, distribuídas ao longo do esporangióforo. Esses esporângios são suportados por pedicelos normalmente curvados que se agrupam em fascículos (UPADHYAY, 1973). Os zigosporos são globosos ou subglobosos, com parede escura, rugosa, ornamentada por projeções (HESSELTINE; ELLIS, 1973).

A morfologia dos esporângios e esporângios baseou a proposição de Thamniaceae, família que comportava *Thamnostyllum*, por muito tempo (BENNY; BENJAMIN, 1975). No entanto, na análise filogenética realizada por Walther et al. (2013), este gênero foi agrupado em Lichtheimiaceae. Estudos sobre *Thamnostyllum* ainda são escassos. Segundo Benny e Benjamin (1975), quatro espécies foram descritas e, atualmente, o gênero permanece com o mesmo número de representantes (WIJAYAWARDENE et al., 2020). *Thamnostyllum piriforme* (Bainier) Arx & H.P. Upadhyay é a espécie mais comum, apresentando distribuição cosmopolita, sendo que as demais espécies possuem distribuição bastante restrita (BENNY; BENJAMIN, 1975).

2.1.1.4 Mucoraceae

A família Mucoraceae é a mais representativa dentro dos fungos zigospóricos, com aproximadamente 125 espécies distribuídas em 20 gêneros. Cerca de 91 dessas espécies pertencem ao gênero *Mucor* (WIJAYAWARDENE et al., 2020), cujas espécies são caracterizadas por formarem esporangióforos simples ou ramificados, que saem diretamente do substrato, suportando esporângios terminais não apofisados

e de parede deliquescente. Rizoides estão presentes em poucas espécies (ex: *Mucor luteus* Linnem.), sendo essas desprovidas de estolões (BOEDIJN 1958; ALEXOPOULOS; MIMS; BLACKWELL, 1996).

Hesseltine (1954) apresentou uma chave taxonômica para a identificação morfológica de *Mucor* com as nove seções até então conhecidas: *flavus*, *fragilis*, *genevensis*, *hiemalis*, *macromucor*, *mucedo*, *racemosus*, *ramannianus* e *sphaerosporus*. Desde então, estudos que monografaram *Mucor* descreveram 39 espécies, quatro variedades e 11 formas, baseados em características morfológicas, temperatura de crescimento e compatibilidade sexual (SCHIPPER, 1973, 1975, 1976, 1978). Posteriormente, inúmeras espécies de *Mucor* foram descritas pela primeira vez (MIRZA et al., 1979, SUBRAHMANYAM, 1983; CHEN; ZHENG, 1986; SCHIPPER; SAMSON, 1994, WATANABE, 1994; ZALAR et al., 1997, JACOBS; BOTHA, 2008; HERMET et al., 2012; VOGLMAYR; CLÉMENÇON, 2016), algumas dessas sido descobertas no Brasil (LI et al., 2016, LIMA et al., 2017; LIMA et al., 2020).

Estudos filogenéticos apresentaram *Mucor* como polifilético (JACOBS; BOTHA, 2008, BUDZISZEWSKA; PIATKOWSKA, 2010; ÁLVAREZ et al., 2011, HOFFMANN et al., 2013). Dentre esses estudos, Walther et al. (2013) sugeriram algumas mudanças taxonômicas em *Mucor*, como segue: 1 – transferência de todas as espécies de *Zygorhynchus* Vuill. para *Mucor*; 2 - recombinação de *Rhizomucor endophyticus* R.Y. Zheng & H. Jiang e *Circinella rigida* para *M. endophyticus* (R.Y. Zheng & H. Jiang) J. Pawłowska & G. Walther e *M. durus*, respectivamente; 3 – transferência de sete espécies com esporangióforos recurvados, quando jovens, e eretos na maturidade para *Backusella*. Walther et al. (2013) ainda separaram *Mucor* em seis grupos filogenéticos baseando-se na região LSU (rDNA): *M. mucedo* L., *M. flavus* Bainier., *M. hiemalis* Wehmer, *M. racemosus* Bull., *M. amphibiorum* Schipper e *M. recurvus* E.E. Butler.

As espécies de *Mucor* são comumente encontradas como sapróbias no solo, grãos estocados, material vegetal em geral e excrementos de animais herbívoros (HOFFMANN et al., 2013). Além do mais, esses estão entre os mucoráceos com maior potencial para desenvolvimento mucormicoses (WAGNER et al., 2020). Não obstante, esses microrganismos são os mucoráceos mais explorados biotecnologicamente quanto à produção de enzimas, como amilases, celulases, lipases, proteases, pectinases (ALVES et al., 2002), inulinases (SANTIAGO; SOUZA-MOTTA, 2006) e invertases (QURESHI et al., 2012), além de biosurfactantes (ZADEH; MOGHIMI,

HAMEDI, 2018), lipídios e ácidos (TAUK-TORNISIELO et al., 2009). Espécies de *Mucor* também têm se mostrado promissoras em estudos de biorremediação (ESPOSITO; AZEVEDO, 2010).

2.1.1.5 Pilobolaceae

Pilobolaceae foi descrita acomodando *Pilobolus* e *Pilaira* Tiegh. (GROVE, 1934). *Utharomyces* Boedijn ex P.M. Kirk & Benny, foi descrito por Boedijn (BOEDIJN, 1958). Até então, a classificação desses microrganismos em Pilobolaceae era somente com base nas características morfológicas. No entanto, estudos moleculares posteriores demonstraram que *Pilaira* não pertence essa família, mas à Mucoraceae (O'DONNELL et al., 2001; VOIGT; OLSSON, 2008).

Representantes de Pilobolaceae liberam seus esporangiosporos de forma ativa (*Pilobolus*) ou passiva (*Utharomyces*) (BOEDIJN, 1958). O esporangióforo, com uma vesícula subesporangial inflada e fototropismo positivo, emerge de um trofocisto que absorve os nutrientes. Os zigosporos são lisos e com apêndices apostos. Esses fungos são caracterizados por se desenvolverem quase que exclusivamente em excrementos de herbívoros e roedores (KIRK; BENNY, 1980; HOFFMANN et al., 2013). Segundo Foos et al. (2011), espécies de *Pilobolus* filogeneticamente próximas compartilham as mesmas características correspondentes ao tamanho e forma dos esporangiosporos. Foos e Scheehan (2011) apontaram que as características morfológicas usadas na classificação das espécies de *Pilobolus* são problemáticas por serem indecisas e sobrepostas.

Pilobolus, gênero tipo de Pilobolaceae, é o mais representativo em número de espécies dentro dessa família, sendo conhecido por sua exigência nutricional complexa, sendo coprófilo obrigatório (FOOS et al., 2011). As espécies desse gênero apresentam trofocistos longos variando em forma, desde subglobosa à alongada cilíndrica, desenvolvendo-se imersos ou emersos ao longo do substrato, dando origem ao esporangióforo. Esses últimos exibem fototropismo positivo, podendo ser observados a olho nu, sobre o substrato, de onde surgem eretos, alguns levemente curvados, com comprimento que varia desde alguns milímetros a um centímetro (HU; ZHENG; CHENG, 1989). Nesses fungos, uma vesícula ovoide antecede os esporângios, os quais são negros, subglobosos ou semiesféricos e comportam

esporangiosporos hialinos ou amarelados, de parede lisa, simples ou dupla, e com formas variadas (SANTIAGO; CAVALCANTI; TRUFEM, 2008).

Ao longo dos anos, vários estudos têm contribuído com o conhecimento taxonômico de *Pilobolus* (NAUMOV, 1935; BOEDIJN, 1958; NAND; MEHROTRA, 1968, 1977; TANDON, 1968; ZYCHA et al., 1969; FOOS; RAKESTRAW, 1985; FOOS; ROYER, 1989). Hu, Zheng e Chen (1989) reclassificaram os táxons desse gênero, apresentando cinco espécies e sete variedades: *P. crystallinus* var. *crystallinus* (F.H. Wigg.) Tode, *P. crystallinus* var. *hyalosporus* (Boedijn) F.M. Hu & R.Y. Zheng, *P. crystallinus* var. *kleinii* (Tiegh.) R.Y. Zheng & G.Q. Chen, *P. lentiger* var. *lentiger* Corda, *P. lentiger* var. *minutus* (Speg.) R.Y. Zheng & G.Q. Chen, *P. longipes* Tiegh., *P. oedipus* Monti., *P. roridus* var. *roridus* (Bolton) Pers. e *P. roridus* var. *umbonatus* (Buller) F.M. Hu & R.Y. Zheng. Segundo Wijayawardene et al. (2020), são reconhecidas 10 espécies e uma subespécie de *Pilobolus*.

O monoespecífico *Utharomyces* compreende *U. epalocaullus* Boedijn ex P.M. Kirk & Benny, que teve sua primeira descrição invalidada, de acordo com o artigo 37.1 do ICBN (Código Internacional de Nomenclatura Botânica), devido à ausência de indicação do holótipo por Boedijn (GREUTER et al., 2000). No entanto, o nome foi validado por Kirk e Benny (1980). Com base em características morfológicas, uma outra espécie foi descrita para esse gênero, *U. indicus* A.K. Sarbhoy, S.N. Singh & D.K. Agarwal. Todavia, a mesma foi sinonimizada com *U. epallocaulus* (KIRK; BENNY, 1980). *Utharomyces epallocaulus* forms um trofocisto subgloboso, separado do micélio aéreo por um septo. Os esporangióforos são eretos, hialinos, com fototropismo positivo, finalizando em uma vesícula subesporangial separada do esporângio por um pedicelo de parede dupla. Os esporângios são globosos a hemiesféricos, com parede equinulada, e os esporangiosporos são hialinos e globosos. Os zigosporos de *U. epallocaulus* ainda são desconhecidos (BOEDIJN, 1958, DELGADO-ÁVILA; GARCÍA; CHÁVEZ, 2005, ALVES; CRUZ; SANTIAGO, 2020).

2.1.1.6 Rhizopodaceae

No estudo de sistemática filogenética multigênica, realizado por Hoffmann et al. (2013), as espécies de Rhizopodaceae K. Schum., assim como as de Backusellaceae, foram agrupadas em um clado bem suportado, separado de

Mucoraceae. Na árvore filogenética de Rhizopodaceae observaram-se três grupos: 1 - *R. microsporus* Tiegh., 2 - *R. arrhizus* A. Fisch. 3 - *R. stolonifer* (Ehrenb.) Vuill., *Sporodiniella* Boedijn e *Syzygites* Ehrenb. (HOFFMANN et al., 2013). *Rhizopus* Ehrenb., *Sporodiniella* e *Syzygites* são os gêneros reconhecidos em Rhizopodaceae (WIJAYAWARDENE et al., 2020), sendo o primeiro o mais comumente isolado, tendo sido reportado em amostras de solo, excrementos de animais, grãos estocados e material vegetal em decomposição (ZHENG et al., 2007).

Morfologicamente, espécies de *Rhizopus* são caracterizadas por formarem rizoides opostos ou não aos esporangióforos que saem de estolões ou do micélio aéreo. Os esporangióforos são eretos, hialinos a levemente amarronzados, exibindo em seu ápice um esporângio negro, apofisado, com esporangiosporos lisos ou estriados. Os zigospórangios são ornamentados e desprovidos de apêndices. Kocková-Kratochvílová e Palkoska (1958), Schipper (1984) e Schipper e Stalpers (1984) classificaram *Rhizopus* de acordo com características morfológicas, como tamanho dos esporangióforos, esporângios e esporangiosporos, assim como de acordo com a ramificação dos rizoides. *Rhizopus* foi monografado por Schipper (1984), tendo as espécies sido classificadas em *R. oryzae* Went & Prins. Geerl. e em dois grupos de espécies: *R. stolonifer* (com duas espécies e duas variedades) e *R. microsporus* (duas espécies e quatro variedades). Essa classificação foi posteriormente consolidada pelo estudo filogenético de Abe et al. (2006).

Zheng et al. (2007) monografaram *Rhizopus* de acordo com características morfológicas e moleculares, assim descrevendo 10 espécies e nove variedades: *R. americanus* (Hesselt. & J.J. Ellis) R.Y. Zheng, G.Q. Chen & X.Y. Liu, *R. arrhizus* var. *arrhizus*, *R. arrhizus* var. *delemar* (Boidin ex Wehmer & Hanzawa) J.J. Ellis, *R. arrhizus* var. *tonkinensis* (Vuill.) R.Y. Zheng & X.Y. Liu, *R. caespitosus* Schipper & Samson, *R. homothallicus* Hesselt. & J.J. Ellis, *R. microsporus* var. *microsporus* Tiegh., *R. microsporus* var. *azygosporus* (G.F. Yuan & S.C. Jong) Schwertz, Villaume, Decaris, Percebois & Mejean, *R. microsporus* var. *chinensis* (Saito) Schipper & Stalpers, *R. microsporus* var. *oligosporus* (Saito) Schipper & Stalpers, *R. microsporus* var. *rhizopodiformis* (Cohn) Schipper & Stalpers, *R. microsporus* var. *tuberosus* R.Y. Zheng & G.Q. Chen, *R. niveus* M. Yamaz., *R. reflexus* Bainier, *R. schipperae* Weitzman, McGough, Rinaldi & Della, *R. sexualis* (G. Sm.) Callen e *R. stolonifer*.

Dolatabadi et al. (2014) sinonimizaram, baseados nos aspectos morfológicos, fisiológicos e moleculares, todas as variedades de *R. microsporus* apresentadas por

Abe et al. (2006) e Zheng et al. (2007). Apesar de ser um gênero de ampla distribuição e prevalência, estudos filogenéticos sobre esse gênero ainda não são suficientes para esclarecer a evolução desses fungos (GRYGANSKYI et al., 2018). No mais recente *Outline* dos fungos, 13 espécies foram consideradas em *Rhizopus* (WIJAYAWARDENE et al., 2020).

Representantes de *Rhizopus* estão entre os mais citados na literatura, por serem agentes da doença pós-colheita em morango e batata-doce (BENNY et al., 2016). Além disso, *R. microsporus* (SAKAMOTO et al., 2018) e *R. arrizus* (KURAKADO; MATSUMOTO; SUGITA, 2021) têm sido citadas como agentes causadoras de mucormicose. Espécies desse gênero são ainda usadas na produção de alimentos fermentados e de enzimas (ESPOSITO; AZEVEDO, 2010)

2.1.1.7 Syncephalastraceae

Protomycocladus Schipper & Samson e *Syncephalastrum* J. Schröt. compõe Syncephalastraceae Naumov ex R.K. Benj., a única família de Mucorales cujas espécies formam merosporângios. *Syncephalastrum* é o representante mais comum dessa família, e as suas espécies são comumente isoladas de solo, excrementos de animais e vegetais (BENNY; HUMBER; MORTON, 2001). As espécies desse gênero são caracterizadas pela formação de hifas somáticas ramificadas, frequentemente se diferenciando em rizoides, esporangióforos monopodialmente ou simpodialmente ramificados, finalizando em uma vesícula globosa a alongada de onde surgem merosporângios uni ou multiesporados. Os esporos, denominados merosporos ou merosporangiosporos, variam em forma, podendo ser cilíndricos, globosos ou ovoides. Já os zigosporos apresentam uma parede espessa e escura, suspensores distintos morfológicamente e desprovidos de apêndices (BENJAMIN, 1959; BENNY; HUMBER; MORTON, 2001).

Após a descrição de *Syncephalastrum racemosum* Cohn ex J. Schröt., outros táxons foram descritos, como *S. almaataense* Novobr. (NOVOBRANOVA, 1972), *S. verrucosum* Misra, com merosporângios multiesporados (MISRA, 1975), e *S. monosporum* R.Y. Zheng, G.Q. Chen & F.M. Hu, com merosporângios uniesporados (ZHENG; CHEN; HU, 1988). Devido à variação morfológica intraespecífica nesse gênero, as espécies com merosporângios multiesporados foram sinonimizadas com

S. racemosum. Recentemente, mais uma espécie foi descrita: *S. contaminatum* A.S. Urquhart & A. Idnurm (URQUHART; IDNURM, 2020).

2.1.2 Kickxellomycota

Kickxellomycotina foi um dos quatro subfilos propostos por Hibbett et al. (2007), o qual abrangia as ordens Kickxellales, Dimargaritales, Harpellales Lichtw. & Manier e Asellariales Manier ex Manier & Lichtw. Em um estudo mais recente, desenvolvido por Tedersoo et al. (2018), o filo Kickxellomycota foi proposto pertencendo ao novo sub-reino Zoopagomyceta, mantendo-se Kickxellomycotina, com as classes Kickxellomycetes Tedersoo et al. (Kickxellales), Aselariomycetes Manier ex Manier & Lichtw. (Asellariales), Barbatosporomycetes Tedersoo et al. (Barbatosporales Doweld), Dimargaritomycetes Tedersoo et al. (Dimargaritales), Harpellomycetes Tedersoo et al. (Harpellales) e Ramicandelaberomycetes Tedersoo et al. (Ramicandelaberales Doweld) (TEDERSOO et al., 2018).

Membros de Kickxellomycota são sapróbios, micoparasitas ou simbiontes obrigatórios, sendo caracterizados morfológicamente por seus esporóforos que emergem a partir de haustórios ou de hifas subaéreas ramificadas e septadas. Esses esporóforos são simples ou ramificados, com septos lenticulares regulares apresentando poros com plugs. Esses formam tricosporos, artrosporos e merosporângios contendo de um a vários merosporos. Quanto aos zigosporos, esses são principalmente globosos (BENNY, 1982; HIBBETT et al., 2007; TEDERSOO et al., 2018).

2.1.2.1 Kickxellaceae

A família Kickxellaceae Linder foi descrita por Linder (1943) com base na coleção de espécimes isoladas por R. Thaxter e pertencentes ao Herbário Farlow (Universidade de Harvard), acomodando *Coemansia* Tiegh. & G. Le Monn., *Kickxella* Coem. e *Martensella* Coem. De início, esses gêneros foram acomodados em Hyphomycetes, por formarem número resumido de esporos por merosporângio, sendo a formação desses esporos semelhante à dos conídios em fungos imperfeitos. No entanto, Linder (1943) observou semelhanças entre as estruturas reprodutivas assexuadas de *Coemansia*, *Syncephalastrum* e *Syncephalis* Tiegh. & G. Le Monn.,

assim como a formação de zigosporos por esses fungos, levando ao reconhecimento de *Coemansia*, *Kickxella* e *Martensella* como fungos zigospóricos (LINDER, 1943; BENJAMIN, 1958). Atualmente, são conhecidos oito gêneros em Kickxellaceae: *Coemansia*, *Dipsacomycetes* R.K. Benj., *Kickxella*, *Linderina* Raper & Fennell, *Martensella* Coem., *Martensiomyces* J.A. Mey., *Mycoemilia* Kurihara, Degawa & Tokum., *Myconymphaea* Kurihara, Degawa & Tokum., *Pinnaticoemansia* Kurihara & Degawa, *Spirodactylon* R.K. Benj. e *Spiromyces* R.K. Benj. *Coemansia* compreende 25 espécies, enquanto *Linderina* e *Spiromyces* abrangem duas espécies e os demais gêneros são monoespecíficos (WIJAYAWARDENE et al., 2020).

As espécies de Kickxellaceae são caracterizadas por formarem um micélio vegetativo hialino, ramificado, de parede fina, regularmente septado (THAXTER, 1897). Os esporóforos são eretos ou ascendentes, simples ou ramificados, apresentando septação regular. A vesícula fértil, denominada esporocládio, septada ou não, suporta pseudofiálides ovoides ou cilíndricas, contendo merosporângios unisporados de parede persistente (LINDER, 1943). Os merosporos são hialinos ou amarelados, ovoides, elipsoides ou fusiformes, comumente envolvidos por um líquido na maturidade (TORREY, 1921). Os zigosporos exibem uma parede espessa, sendo hialinos ou amarelos, formados a partir da fusão de hifas semelhantes. As hifas somáticas e reprodutivas, com poro central disciforme com plugs biconvexos ou biumbonados, são singulares nos membros dessa família (BENJAMIN, 1958). Esses fungos são sapróbios do solo, de excrementos de animais mamíferos, insetos e outros substratos orgânicos, crescendo bem em uma variedade de meios de cultura, sendo que alguns representantes apresentam especificidade nutricional, restringindo-se a certos tipos de meios para desenvolver suas estruturas reprodutivas (BENJAMIN, 1958).

Coemansia, o gênero mais representativo de Kickxellaceae, é caracterizado morfológicamente pelo poro central biconvexo com um plug, presente nas hifas vegetativas e nos esporangióforos que possuem uma região fértil com vários esporocládios septados (LINDER, 1943). Esses esporocládios são multicelulares, de onde saem as pseudofiálides e comumente apresentam uma célula apical fértil. A partir de cada pseudofiálide, emerge um merosporângio unisporado. Os zigosporos são lisos e globosos (BENJAMIN, 1959; 1966). Esses fungos têm sido isolados de solo, humus, material vegetal e insetos, embora sejam mais comuns em excrementos

de roedores, coelho, morcego (BENJAMIN, 1958), sapo, cavalo e búfalo (LINDER, 1943).

Chuang et al. (2017), ao estudarem espécies de *Coemansia*, isoladas em Taiwan, observaram espécimes com esporóforos apresentando uma ramificação curta com disposição irregular dos esporocládios e uma ramificação longa contorcida com numerosos esporocládios. Os autores entenderam se tratar de uma espécie até então não conhecida, descrevendo *Coemansia biformis* S.C. Chuang, H.M. Ho & C.Y. Chien, a única espécie conhecida do gênero a possuir dois tipos de estrutura reprodutiva no mesmo esporóforo (CHUANG et al., 2017). Muitas espécies de *Coemansia* formam esporóforos com região fértil reta a curvada, embora *C. linderi* Kwaśna, M.J. Richardson & G.L. Bateman, *C. umbellata* S.C. Chuang, H.M. Ho, J.L. Tsai & Benny, *C. helicoidea* H.M. Ho, S.C. Chuang, Benny & C.Y. Chien, *C. spiralis* (Bainier) Bainier e *C. bainieri* Kwaśna, M.J. Richardson & G.L. Bateman exibam a região esporogênica em espiral (KWAŚNA; RICHARDSON; BATEMAN, 2002; CHUANG et al., 2017). *Coemansia scorpioidea* Linder se diferencia das demais por formar esporocládios dispostos em um formato escorpioide (LINDER, 1943).

Coemansia foi monografado por Linder (1943), o qual descreveu e ilustrou todas as espécies do gênero conhecidas à época, exceção feita a *C. pectinata* (Coem.) Bainier. Após essa publicação, outros táxons foram descritos, como *C. alma-atensis* Schwarzman, a qual, posteriormente, foi sinonimizada com *C. aciculifera* Linder (MILKO, 1974), *C. asiática* Kurihara & Sukarno, *C. javaensis* Sukarno & Kurihara (KURIHARA et al., 2008), *C. mojavensis* R.K. Benj. (BENJAMIN, 1958), *C. nantahalensis* C.Y. Chien (CHIEN, 1971) e *C. furcata* Kurihara, Tokum. & C.Y. Chien (KURIHARA; TOKUMASU; CHIEN, 2000). Algumas espécies não foram reportadas após sua descrição original, como aponta Kurihara et al. (2008) e Chuang e Ho (2011). Isso dificulta o conhecimento da diversidade, morfologia e filogenia de *Coemansia* (CHUANG et al., 2017). Análises multigênicas de Tretter et al. (2013, 2014) e White et al. (2006) mostram que *Coemansia* forma um clado próximo de *Kickxella* e *Spirodactylon*, por sua vez distinto de *Spiromyces* e *Ramicandelaber* Y. Ogawa, S. Hayashi, Degawa & Yaguchi, resultado corroborado posteriormente por Tedersoo et al. (2018).

O primeiro estudo filogenético de *Coemansia* foi desenvolvido por Chuang et al. (2017), os quais demonstraram que a classificação com base na morfologia encontra suporte na filogenia molecular, com exceção do clado formado por *C. furcata*

e *C. pectinata*, em que mais estudos morfológicos e moleculares são necessários para melhor entender a diferença entre essas duas espécies. No mesmo estudo, os autores descrevem quatro novas espécies de *Coemansia* isoladas em Taiwan, disponibilizando uma chave taxonômica com 23 espécies.

2.1.3 Zoopagomycota

Zoopagomycota foi descrito no estudo de Spatafora et al. (2016). Esse nome, do grego Zoo = animal e Pago = unido, se refere à relação parasitária, comensalista ou mutualista de alguns desses fungos com animais. Zoopagomycota foi descrito primeiramente comportando os subfilos Entomophthoromycotina, Kickxellomycotina e Zoopagomycotina (SPATAFORA et al., 2016). Posteriormente, com a descrição do sub-reino Zoopagomyceta, Zoopagomycota abrange Zoopagomycetes, com a ordem Zoopagales, e suas famílias: Cochlonemataceae Dudd., Helicocephalidaceae Boedijn, Piptocephalidaceae Sred., Sigmoideomycetaceae Benny, R.K. Benj. & P.M. Kirk e Zoopagaceae Drechsler (TEDERSOO et al., 2018; WIJAYAWARDENE et al., 2020).

Táxons de Zoopagomycota são endo ou ectoparasitas de protozoários, pequenos animais, como amebas, rotíferos ou nematoides, além de fungos Mucorales, Mortierellales e, menos comumente, Ascomycota (BENJAMIN, 1958). Apresentam hifas delicadas, hialinas e ramificadas. Os representantes ectoparasitas formam haustórios que penetram no hospedeiro (HIBBETT et al., 2007). A reprodução assexuada dá-se por artrosporos, clamidosporos ou merosporângios carregados de merosporos que se organizam em uma cadeia simples ou ramificada. Quanto às estruturas sexuadas, os zigosporos são globosos e suas hifas semelhantes às vegetativas (TEDERSOO et al., 2018). As hifas dos Zoopagomycota podem ser compartimentadas por um septo completo ou apresentando um poro com plugs (BENNY, 1982; SPATAFORA et al., 2016).

Representantes de Zoopagomycota são os fungos zigospóricos menos estudados. A exigência nutricional desses fungos dificulta a obtenção de culturas axênicas dos mesmos, assim contribuindo para o limitado conhecimento sobre a distribuição, evolução e relação desses fungos com outros grupos de organismos. A maioria das espécies de Zoopagomycota nunca foi isolada em cultura axênica (DRECHSLER et al., 1937; BENNY et al., 2016; LAZARUS et al., 2017), e o conhecimento taxonômico desse grupo se dá, majoritariamente, por base nas

características morfológicas, sendo limitado pela presença de variações interespecíficas nos gêneros. No entanto, com o desenvolvimento de técnicas moleculares, alguns estudos filogenéticos pioneiros têm sido realizados, contribuindo para o conhecimento da classificação sistemática desses fungos (DAVIS et al., 2019; REYNOLD et al., 2019). No entanto, esses poucos estudos filogenéticos são insuficientes para preencher algumas lacunas sobre a relação evolutiva e número de espécies das famílias de Zoopagomycota (WHITE et al., 2006).

2.1.3.1 Piptocephalidaceae

Piptocephalidaceae, família mais representativa de Zoopagomycota, foi descrita para acomodar *Piptocephalis* e *Syncephalis* (BENJAMIN, 1985). Por um bom tempo, considerou-se a relação sistemática desses fungos com Mucorales, tendo por base os merosporângios formados em *Syncephalastrum*. Todavia, Benjamin (1979) transferiu Piptocephalidaceae de Mucorales para Zoopagales, considerando a formação dos merosporângios, bem como a morfologia dos zigosporos e a formação de haustórios. Em Piptocephalidaceae, estão os gêneros *Piptocephalis* e *Syncephalis*, caracterizados morfológicamente por serem parasitas merosporangiais que infectam seu hospedeiro com apressório e, posteriormente, formam o haustório dentro da hifa hospedeira. *Piptocephalis* e *Syncephalis* abrigam 25 e 55 espécies, respectivamente. São abundantes no solo e em excrementos de mamíferos herbívoros, apresentando distribuição cosmopolita (REYNOLDS et al., 2019). Micologistas especialistas em fungos zigospóricos dão maior preferência aos excrementos, principalmente de animais roedores, para a observação de *Piptocephalis* e *Syncephalis* (BENNY; HUMBER; MORTON, 2001).

Piptocephalis é morfológicamente distinto por formar hifas vegetativas finas, esporóforos septados, podendo apresentar estrias longitudinais, dicotomicamente ramificados, várias vezes, finalizando em uma célula decídua ou persistente que suporta os merosporângios comportando dois ou mais merosporos (BENJAMIN, 1958). Um dos primeiros micologistas a se dedicar ao estudo de *Piptocephalis* foi R. K. Benjamin, o qual produziu uma série de publicações (BENJAMIN, 1959; 1963; 1966; 1979; 1985) que contribuíram para o conhecimento desses fungos. Zycha, Siepmann e Linnemann (1969) produziram uma chave taxonômica com 25 espécies até então descritas para o gênero. Gräfenhan (1998) monografou o gênero,

descrevendo e ilustrando 23 táxons, incluindo seis novas espécies e introduzindo duas sinonímias. A forma das células terminais, a formação de rizoides, o número de merosporos por merosporângios, o sistema de ramificação e a formação de uma gotícula de água na célula terminal foram as principais características morfológicas usadas pelo autor para estruturar uma chave taxonômica e diferenciar as espécies (GRÄFENHAN, 1998). Poucos estudos sobre *Piptocephalis* têm sido desenvolvidos desde então, principalmente em Taiwan (HO, 2003; 2004; 2006a; 2006b, HO; KIRK, 2009), em que foram reportadas novas ocorrências de *P. debaryana* B.S. Mehrotra, *P. curvata* Baijal & B.S. Mehrotra, *P. fimbriata* M.J. Richardson & Leadb., *P. formosana* H.M. Ho & P.M. Kirk, *P. graefenhanii* H.M. Ho, *P. indica* B.S. Mehrotra & Baijal e *P. tieghemiana* Matr. Devido ao resumido número de trabalhos, pouco se conhece sobre a distribuição geográfica desses fungos, quando comparado com outros grupos fúngicos. Ainda existem continentes sem registros de *Piptocephalis*. Para a América do Sul, há o relato de três espécies no Brasil: *P. freseniana* de Bary (TRUFEM, 1984) *P. lemonnieriana* Vuill. e *P. lepidula* (Marchal) Sacc. (SANTIAGO et al., 2011).

As espécies de *Syncephalis* são morfológicamente descritas apresentando hifas vegetativas hialinas, delicadas, septadas, na velhice, apresentando nodos de anastomose. Apresórios robustos que penetram a parede da hifa hospedeira formando haustórios ramificados e asseptados são observados (THAXTER, 1905). Os esporóforos são simples ou ramificados, eretos ou curvados, septados e hialinos, posteriores aos rizoides ramificados. Vesículas são formadas no ápice do esporóforo, globosas ou clavadas, de onde surgem merosporângios simples ou ramificados que saem diretamente da vesícula ou de células basais, majoritariamente cilíndricos, possuindo dois ou mais merosporos asseptados, de formas variadas (globosos, cilíndricos, elipsoides, fusiformes), hialinos, com parede não ornamentada (BENNY, 1982). De início, esses merosporângios são secos, mas tornam-se envoltos por uma gota de fluído na maturidade. Os zigosporos são globosos, hialinos, rugosos, formados a partir da copulação de progametângios distintamente enrolados (BENJAMIN, 1959; 1982).

Esses fungos são micoparasitas, principalmente de Mucorales e Mortierellales (LAZARUS et al., 2017), embora haja registros de *Syncephalis* parasitando Ascomycota (BENNY et al., 2016). Van Tieghem (1875) isolou *S. cordata* Tiegh. & G. Le Monn., *S. nodosa* Tiegh. e *S. reflexa* Tiegh. em cultura pura, assim generalizando que fungos desse gênero não são parasitas obrigatórios. No entanto, nenhuma das

espécies se desenvolveram com êxito na ausência do hospedeiro, assim sendo reconhecido que *Syncephalis* spp., assim como *Piptocephalis* spp. precisam do hospedeiro para bom desenvolvimento (BENJAMIN, 1959).

Mesmo sendo um gênero numeroso em espécies, muitas têm ocorrência limitada a sua descrição original, sendo poucas as imagens de *Syncephalis* spp. publicadas (BENNY; SMITH, 2020). Uma representativa coleção de espécimes de *Syncephalis*, montada por R. Thaxter, que os observou parasitando em excrementos de animais, se encontra no acervo do Herbário Farlow, na Universidade de Harvard (BENNY; SMITH, 2018). Nos últimos seis anos, espécies de *Syncephalis* dessa coleção e de outras têm sido descobertas parasitando hospedeiros no solo ou em excrementos: *S. aethiopica* Benny & M.E. Sm. (BENNY; SMITH, 2018), *S. latigena* R.K. Benj. & Benny (BENNY; SMITH, 2020), *S. digitata* Benny & H.M. Ho, *S. floridana* Benny & H.M. Ho, *S. pseudoplumigaleata* Benny & H.M. Ho, *S. pyriformis* S.C. Chuang, H.M. Ho & Benny, *S. unispora* Benny & H.M. Ho (BENNY et al., 2016) e *S. alagoensis* L.W.S. Freitas, H.M. Ho, R.F.R Melo & A.L. Santiago (FREITAS et al., 2020).

Assim como para *Piptocephalis*, a sistemática filogenética de *Syncephalis* ainda é pouco explorada (BENNY; SMITH, 2020). Lazarus et al. (2017) estudaram a filogenia de *Syncephalis* analisando marcadores do rDNA (18S, 5.8S e 28S) e um da RNA polimerase II (RPB1). O desafio da obtenção de cultura axênica foi contornado pelos autores que utilizaram ágar gérmen de trigo e ágar extrato de malte + fígado bovino (MEYE+BL) para obtenção de culturas puras. No entanto, muitas espécies se desenvolveram apenas com seu hospedeiro, sendo preciso designar um primer específico para *Syncephalis* que teve suas espécies agrupadas nos clados: *hypogena*, *unispora*, *vivipara*, *cornu*, *californica*, *pyriformis*, *depressa*, *intermedia*, *sphaerica*, *depressa*, *intermedia*, *obconica*, *parvula*, *nodosa*, *nana* e *clavata* (LAZARUS et al., 2017).

2. 2 ECOLOGIA DOS FUNGOS ZIGOSPÓRICOS COPRÓFILOS

A coprofilia como a propriedade do fungo em se desenvolver sobre excrementos de animais, além de outros substratos, tem sido considerada, em algumas literaturas (DE SOUZA et al., 2017; BABASAHEB; PALGHADMAL, 2019; MELO et al., 2020). Todavia, esse termo, usado nesse contexto, é um ponto de

divergência entre autores, visto que alguns consideram como fungo coprófilo somente aquele que possui a capacidade de germinar e crescer nos excrementos após terem passado pelo trato digestivo do animal (KIRK, 2008; KRUG; BENNY; KELLER, 2004). A hipótese de que os fungos coprófilos co-evoluíram com o hábito endotérmico dos mamíferos foi levantada, assim sendo a distribuição dos fungos intrínseca com a desses animais (WEBSTER, 1970).

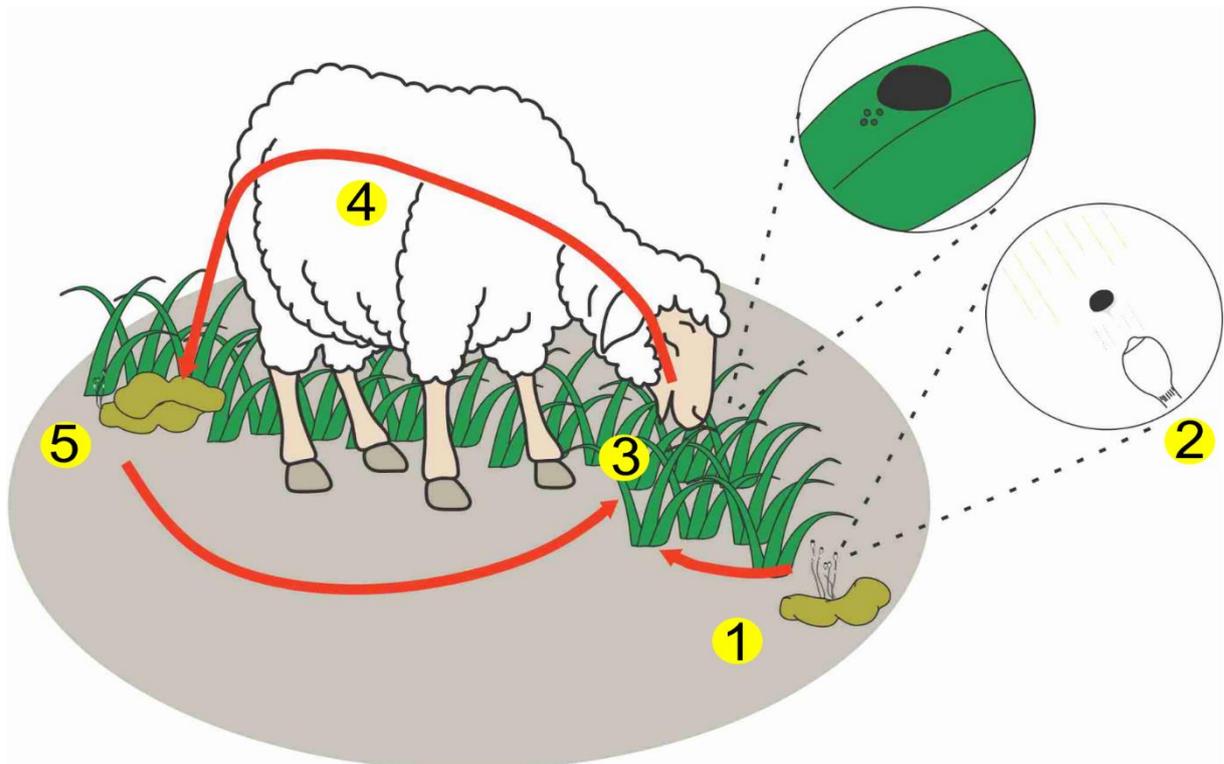
Os fungos zigospóricos possuem grande representação com relação à microbiota presente nos excrementos de mamíferos herbívoros (MELO et al., 2020), onde se utilizam da matéria orgânica restante do processo digestivo dos animais, que é rica em minerais, proteínas, carboidratos, resíduos de células sanguíneas e pigmentos biliares (KRUG; BENNY; KELLER, 2004). Em geral, os Mucorales são os primeiros a se desenvolverem nos excrementos, seguidos por espécies mais competitivas e adaptadas de Ascomycota e Basidiomycota. Esse pioneirismo é consequência da estratégia ecológica ruderal dos Mucorales, os quais investem energia em crescimento e reprodução (KENDRICK, 2000). Nos fungos zigospóricos coprófilos, observam-se estratégias ecológicas específicas para o desenvolvimento desses nos excrementos, as quais serão comentadas a seguir. Salienta-se que, dentre os fungos zigospóricos, apenas espécies de *Pilobolus* são coprófilas obrigatórias (FOOS et al., 2011).

Muitos fungos zigospóricos apresentam fototropismo positivo, principalmente espécies de *Mucor*, *Pilobolus* e *Utharomyces*. Tal mecanismo contribui para a dispersão mais efetiva dos seus esporângios ou esporangiosporos, visto que o fototropismo visa a liberação dessas estruturas em direção à luz, o que possibilita um maior alcance pelos esporângios e esporos (KENDRICK, 1992). A liberação ativa dos esporângios para, até dois metros ou mais, é bem conhecida em *Pilobolus* sp. (DEACON, 2005). Uma vez que os fungos coprófilos necessitam da passagem pelo trato digestivo do animal, a dispersão para longe do excremento facilita a ingestão dos esporângios pelo herbívoro junto com o vegetal. Presume-se que os fungos coprófilos obrigatórios foram evolutivamente selecionados por liberarem seus esporos mediados pelo fototropismo, sendo beneficiados pela liberação ativa, alcançando a vegetação ao redor do excremento, ficando passivos para serem ingeridos pelos herbívoros. Em contrapartida, aqueles que perduravam sobre ou muito próximo ao excremento não eram ingeridos, impossibilitando assim a germinação e geração futura (INGOLD, 1965; KENDRICK, 2000).

A melanização de estruturas reprodutivas constitui uma estratégia de proteção contra a radiação solar, desde a liberação dessas estruturas, junto com os excrementos, até sua reingestão pelo animal. Atrélado à melanização, o espesso epispório, camada mais externa dos esporos fúngicos, é uma adaptação quanto à permanência da viabilidade desses propágulos. O tempo do ciclo de vida que os esporos levam entre ingestão e desenvolvimento requer adaptações específicas e, tanto a melanização quanto o espesso epispório, são observados em *Pilobolus* (DIX; WEBSTER, 1995; ISAAC, 1998). Após a eliminação junto com o excremento, os esporangiosporos de *Pilobolus* se desenvolvem no substrato, formando os esporangióforos. Uma faixa amarelada de carotenoides, na base da vesícula, seguida do esporangióforo e antecessora ao esporângio, capta os feixes de luz e atua como uma lente que focaliza a luz alinhando o esporângio na direção da luminosidade. O esporangióforo é desenvolvido com alta pressão de turgor, que leva ao rompimento da vesícula por ação enzimática, lançando o esporângio a uma distância de mais de dois metros, numa velocidade de 90 km/h, caindo assim na vegetação ao redor do excremento. Auxiliado pela mucilagem, os esporângios se fixam no material vegetal até a ingestão pelo animal herbívoro. Ao passarem pelo sistema digestivo dos animais, os esporos são expostos à acidez e a outras “perturbações” químicas suportadas pelo largo epispório, levando à quebra da dormência desses esporos. Dessa forma, ao serem expelidos, mantendo sua viabilidade, dão início à mais um ciclo (Figura 1) (DEACON, 2005).

Dentre os fungos zigospóricos, os mais frequentes e representativos em solo e excrementos de mamífero herbívoros são *Mucor* e *Pilobolus* (SANTIAGO et al., 2011; DE SOUZA et al., 2017). Quanto mais diferentes os tipos de excremento, sistema digestivo e alimentação do animal, maior a probabilidade de diferenças significativas entre riqueza e composição dos fungos zigospóricos, embora alguns padrões, como fezes de ruminantes e não-ruminantes, não apresentem variação na composição de táxons (SANTIAGO et al., 2011). O resumido número de estudos impossibilita a conclusão sobre a influência da sazonalidade na riqueza de fungos zigospóricos nos excrementos. Segundo os resultados de Santiago et al. (2011), a sazonalidade influencia consideravelmente a composição de espécies, mas não a riqueza. Tal conhecimento diverge do apresentado por de Souza et al. (2017), em que a riqueza, mas não a composição, é influenciada pela sazonalidade. Dessa forma, trazendo à tona a necessidade de mais estudos para acurácia de tal conhecimento.

Figura 1 – Ciclo de vida do fungo coprófilo *Pilobolus*.



Fonte: Cruz, M.O. (2022).

2.3 ZIGOSPÓRICOS COPRÓFILOS NO BRASIL

Os primeiros registros de fungos zigospóricos coprófilos no Brasil foram fornecidos pelo Professor Augusto Chaves Batista. Nestes estudos, Batista (1948) e Batista e Pontual (1948) descreveram representantes de Mucorales em diferentes excrementos coletados em Recife, Pernambuco. Após os anos 2000, outros estudos foram realizados no estado de Pernambuco. Alves, Trufem e Milanez (2002) monografaram espécies de *Mucor* isoladas dos excrementos de bisão, boi, búfalo, cabra, coelho, cutia, eland, cavalo, ovelha e veado-catingueiro, coletados no Parque Estadual de Dois Irmãos (PEDI) ou no Departamento de Zootecnia da Universidade Federal Rural de Pernambuco, no decorrer de doze meses. Os autores descreveram, ilustraram e apresentaram uma chave taxonômica com 12 táxons.

Alguns anos mais tarde, Santiago et al. (2011) investigaram a diversidade de fungos zigospóricos nos excrementos de anta, cutia, jumento, cavalo, camelo, veado-catingueiro, waterbuck e lhama, no Parque Estadual de Dois Irmãos, durante doze meses, sendo essa bibliografia o maior inventário de fungos zigospóricos coprófilos

até o momento, com um total de 38 táxons relatados. Posteriormente, mais três estudos foram desenvolvidos nesse estado. Um desses foi o trabalho de Lima (2014), que estudou os Mucorales nos excrementos de bovinos, caprinos e ovinos, durante seis meses, no Parque Nacional do Catimbau (divisa entre o agreste e sertão de Pernambuco), isolando 11 táxons. Em seguida, Melo (2015) ao estudar os fungos coprófilos do litoral (Recife, complexo Mata Atlântica), agreste e sertão semiárido de Pernambuco, registrou 17 espécies de fungos zigospóricos. Posteriormente, de Souza et al. (2017) reportaram 24 táxons de Mucorales nos excrementos de bovinos, caprinos e ovinos em três áreas do semiárido de Pernambuco.

O estado de São Paulo é o segundo estado brasileiro com maior número de fungos zigospóricos coprófilos relatados. Trufem (1984) reportou dez espécies desses fungos nos excrementos de cabra-de-malta, camelo, carneiro-da-montanha, cavalo, girafa, gnu, orix, veado-catingueiro e zebra, do Parque Zoológico do Estado de São Paulo. Trufem e Viriato (1985) citaram 11 táxons de Mucorales nas fezes de cabra, camelo, carneiro, cavalo, girava, guanaco, gnu, orix, veado-catingueiro e zebra, enquanto Viriato e Trufem (1985b) registraram a ocorrência de fungos zigospóricos coprófilos merosporangiadados, incluindo micoparasitas, em São Paulo. Outro estudo foi realizado somente com a família Pilobolaceae, por Viriato e Trufem (1985b), os quais registraram dez espécies, apresentando descrições, ilustrações e uma chave taxonômica. Um inventário de *Pilobolus* em excrementos de herbívoros também foi realizado por Viriato (2008), o qual descreveu dez espécies desse gênero em amostras estudadas entre 1994 e 1995.

Nos demais estados brasileiros, os registros de fungos zigospóricos em excrementos resumem-se a uma ou duas espécies. Em um estudo dos fungos em excrementos coletados em várias partes do mundo, Richardson (2001) reportou *P. crystalinus* e *P. sphaerosporus* (Grove) Palla (= *P. lentiger*), no Mato Grosso do Sul. Mais recentemente, Alves, Cruz e Santiago (2020) registraram *Utharomyces epallocaulus* se desenvolvendo em excrementos de coelho, no Piauí, e Lima et al. (2020) propuseram uma nova espécie, *M. merdophiylus* D.X. Lima, R.W. Barreto, H.B. Lee & A.L. Santiago, se desenvolvendo em fezes de cachorro no Rio de Janeiro. Dessa forma, fica claro o limitado conhecimento da diversidade de fungos coprófilos no Brasil, com ocorrências somente em quatro dos 26 estados do país.

Das 100 espécies de fungos zigospóricos conhecidas para o Brasil, mais de 50% foram registradas em Pernambuco. Segundo Melo et al. (2020), 52 táxons de

fungos zigospóricos coprófilos foram reportados no Brasil. No entanto, conforme a tabela 1, que exhibe os táxons de fungos zigospóricos coprófilos do Brasil, a riqueza desses fungos é maior, com 65 espécies, incluindo uma variedade e quatro formas registradas.

Tabela 1 – Táxons de fungos zigospóricos coprófilos do Brasil.

(continua)

TÁXON	EXCREMENTO	ESTADO	LITERATURA
Mucoromyceta			
Mucoromycota			
Backusellaceae			
<i>Backusella lamprospora</i> (Lendn.) Benny & R.K. Benj.	Cutia	PE	Santiago et al. (2011)
Choanephoraceae			
<i>Gilbertella persicaria</i> (E.D. Eddy) Hesselt.	Anta, jumento, cervo-nobre	PE	Santiago et al. (2011)
Cunninghamellaceae			
<i>Absidia cylindrospora</i> Hagem	Boi ^{1,2} , cabra ¹	PE	Lima (2014) ¹ , de Souza et al (2017) ²
<i>Absidia repens</i> Tiegh.	Boi, cavalo, galinha, porco, cabra, asno	PE	Batista et al. (1961)
<i>Cunninghamella blakesleeana</i> Lendn.	Cutia	PE	Santiago et al. (2011)
<i>C. echinulata</i> (Thaxt.) Thaxt.	Anta ¹ , boi ² , cutia ¹ , cervo-nobre ¹	PE	Santiago et al. (2011) ¹ , de Souza et al. (2017) ²
<i>C. phaeospora</i> Boedijn	Cutia	PE	Santiago et al. (2011)
Lichtheimiaceae			
<i>Circinella minor</i> Lendn.	Orix, veado-catingueiro, zebra	SP	Trufem e Viriato (1985)
<i>C. muscae</i> (Sorokīn) Berl. & De Toni	Anta ² , boi ⁴ , cabra ^{3,4} , cutia ² , girafa ¹ , guanaco ¹ , jumento ² , orix ¹ , ovelha ⁴ , zebra ¹	PE ^{2,3,4} SP ¹	Trufem e Viriato (1985) ¹ , Santiago et al. (2011) ² , Lima (2014) ³ , de Souza et al. (2017) ⁴

Tabela 1 – Táxons de fungos zigospóricos coprófilos do Brasil.

			(continuação)
<i>C. rigida</i> G. Sm.	Lhama	PE	Santiago et al. (2011)
<i>C. umbellata</i> Tiegh. & G. Le Monn.	Anta ¹ , cabra ¹ , carneiro ¹ , cutia ² , cervo-nobre ² , guanaco ¹ , lhama ² , orix ¹ , veado-catingueiro ¹ , waterbuck ¹	PE ² SP ¹	Trufem e Viriato (1985) ¹ , Santiago et al. (2011) ²
<i>Lichtheimia brasiliensis</i> A.L. Santiago, D.X. Lima & R.J.V. Oliveira	Ovelha	PE	de Souza et al. (2017)
<i>L. hyalospora</i> (Saito) Kerst. Hoffm., Walther & K. Voigt	lhama	PE	Santiago et al. (2011)
<i>L. ramosa</i> (Zopf) Vuill.	Boi ² , cabra ² , orix ³ , ovelha ^{2,3}	PE ^{2,3} SP ¹	Trufem e Viriato (1985) ¹ , Lima (2014) ² , de Souza et al. (2017) ³
<i>Thamnostylum piriforme</i> (Bainier) Arx & H.P. Upadhyay	Anta, camelo, cervo-nobre, cotia, lhama, waterbuck	PE	Santiago et al. (2011)
Mucoraceae			
<i>Mucor circinelloides</i> Tiegh.	Anta ³ , bisão ² , boi ^{1,2,4} , cabra ⁴ , cavalo ³ , cutia ³ , cervo-nobre ³ , girafa ¹ , jumento ³ , lhama ³ , ovelha ⁴ , waterbuck ³	PE	Trufem e Viriato (1985) ¹ , Alves; Trufem e Milanez (2002) ² , Santiago et al. (2011) ³ , de Souza et al. (2017) ⁴
<i>M. fuscus</i> Bainier	Gnu ¹ , lhama ² , orix ¹ , zebra ¹		Trufem e Viriato (1985) ¹ , Santiago et al. (2011) ²
<i>M. genevensis</i> Lendn.	Carneiro, cutia	PE	Alves, Trufem e Milanez (2002)
<i>M. griseocyanus</i> Hagem	Bisão ¹ , boi ³ , cabra ^{1,3} , carneiro ¹ , coelho ¹ , eland ¹ , veado-catingueiro ¹ , ovelha ³ , waterbuck ²	PE	Alves, Trufem e Milanez, (2002) ¹ , Santiago et al. (2011) ² , de Souza et al. (2017) ³
<i>M. guilliermondii</i> Nadson & Philippow	Anta	PE	Santiago et al. (2011)

Tabela 1 – Táxons de fungos zigospóricos coprófilos do Brasil.

(continuação)

<i>M. hiemalis</i> Wehmer	Anta ⁴ , bisão ³ , cabra ^{2,3,5,6} , camelo ^{1,4} , carneiro ^{1,2} , cavalo ^{1,2,3} , cervo-nobre ⁴ , coelho ³ , cutia ³ , girafa ¹ , gnu ^{1,2} , guanaco ² , lhama ⁴ , orix ^{1,2} , ovelha ^{5,6} , veado-catingueiro ^{1,2} , zebra ^{1,2} , waterbuck ⁴	PE ^{3,4,5,6} SP ^{1,2}	Trufem (1984) ¹ , Trufem e Viriato (1985) ² , Alves, Trufem e Milanez (2002) ³ , Santiago et al. (2011) ⁴ , Lima (2014) ⁵ , de Souza et al. (2017) ⁶
<i>M. indicus</i> Lendn.	Cabra, ovelha	PE	de Souza et al. (2017)
<i>M. jansseni</i> Lendn.	Boi ³ , cervo-nobre ² , coelho ¹ , eland ¹ , Veado-catingueiro ¹ , cutia ² , ovelha ³	PE	Alves, Trufem e Milanez (2002) ¹ , Santiago et al. (2011) ² , de Souza et al. (2017) ³
<i>M. lusitanicus</i> Bruderl.	Boi ³ , cutia ² , veado- catingueiro ¹ , ovelha ³	PE	Alves et al. (2002) ¹ , Santiago et al. (2011) ² , de Souza et al. (2017) ³
<i>M. luteus</i> Linnem.	Boi ² , Cabra ^{1,2} , cavalo ¹ , carneiro ¹ , coelho ¹ , cutia ¹ , ovelha ²	PE	Alves, Trufem e Milanez (2002) ¹ , de Souza et al. (2017) ²
<i>M. merdicola</i> C.A.F. de Souza & A.L. Santiago	Boi	PE	Li et al. (2016)
<i>M. merdophylus</i> D.X. Lima, R.W. Barreto, H.B. Lee & A.L. Santiago	Cão	RJ	Lima et al. (2020)
<i>M. mousanensis</i> Bajjal & B.S. Mehrotra	Anta ¹ , camelo ¹ , cervo- nobre ¹ , cutia ¹ , girafa ² , waterbuck ¹ , lhama ¹	PE ² SP ¹	Trufem e Viriato (1985) ¹ , Santiago et al. (2011) ²
<i>M. mucedo</i> L.	Anta ³ , cabra ² , camelo ^{1,3} , carneiro ¹ , cervo-nobre ³ , cutia ³ , girafa ^{1,2} , gnu ² , guanaco ² , jumento ³ , lhama ³ , orix ^{1,2} , veado- catingueiro ² , zebra ² , waterbuck ³	PE ³ SP ^{1,2}	Trufem (1948) ¹ , Trufem e Viriato (1985) ² , Santiago et al. (2011) ³

Tabela 1 – Táxons de fungos zigospóricos coprófilos do Brasil.

(continuação)

<i>M. pyriformis</i> f. <i>pyriformis</i> scop.	Camelo ¹ , cavalo ² , girafa ¹ , orix ¹ , zebra ¹	PE ² SP ¹	Trufem e Viriato (1985) ¹ Alves, Trufem e Milanez (2002) ²
<i>M. pyriformis</i> f. <i>nanus</i> M.H. Alves & Trufem 2002	Bisã	PE	Alves, Trufem e Milanez (2002) ¹
<i>M. plumbeus</i> Bonord.	Carneiro, orix	PE	Trufem (1948)
<i>M. racemosus</i> f. <i>chibinensis</i> (Neophyt.) Schipper	Anta ² , bisã ¹ , cabra ¹ , camelo ² , cavalo ² , cervo-nobre ² , coelho ¹ , cotia ¹ , waterbuck ²	PE	Alves, Trufem e Milanez et al. (2002) ¹ , Santiago et al. (2011) ²
<i>M. racemosus</i> f. <i>racemosus</i> Fresen.	Boi	PE	de Souza et al. (2017)
<i>M. ramosissimus</i> Samouts	Anta ¹ , boi ² , cabra ² , cervo-nobre ¹ , jumento ¹ , ovelha ²	PE	Santiago et al. (2011) ¹ , de Souza et al. (2017) ²
<i>M. subtilissimus</i> Berk.	Anta ² , cavalo ¹ , jumento ²	PE	Alves, Trufem e Milanez (2002) ¹ , Santiago et al. (2011) ²
<i>M. souzae</i> C.A. de Souza, D.X. Lima & A.L. Santiago	Boi	PE	Crous et al. (2018)
<i>M. variosporus</i> Schipper	Ovelha ² , veado- catingueiro ¹	PE	Alves, Trufem e Milanez (2002) ¹ , de Souza et al. (2017) ²
<i>Pilaira anomala</i> (Ces.) J. Schröt.	Camelo ^{2,3} , cabra, carneiro ² , girafa ² , orix ² , zebra ²	PE ³ SP ^{1,2}	Trufem (1948) ² , Viriato e Trufem (1985a) ² , Santiago et al. (2011) ³
Phycomycetaceae			
<i>Phycomyces</i> <i>blakesleeanus</i> Burgeff	Cavalo	SP	Trufem e Viriato (1985)
Pilobolaceae			

Tabela 1 – Táxons de fungos zigospóricos coprófilos do Brasil.

(continuação)

<i>P. crystallinus</i> (F.H. Wigg.) Tode	Anta ⁵ , boi ^{6,7,8} ,	PE ^{1,5,6,7}	Batista (1948) ¹ , Trufem (1984) ² , Viriato e Trufem (1985a) ³ , Viriato (2007) ⁴ , Santiago et al. (2011) ⁵ , Lima (2014) ⁶ , de Souza et al. (2017) ⁷ , Richardson (2001) ⁸
	cabra ^{1,2} , camelo ^{3,5} ,	SP ^{2,3,4}	
	carneiro ² , cavalo ^{3,4} , girafa ³ , gnu ³ , guanaco ^{3,4} , orix ^{2,3,4} , jumento ⁵ , lhama ⁵ , ovelha ^{6,7} , veado- catingueiro ^{2,4} , zebra ⁴	MS ⁸	
<i>P. kleinii</i> Tiegh	Anta ⁵ , boi ^{1,6,7} ,	PE ^{1,5,6,7}	Batista e Pontual (1948) ¹ , Trufem (1984) ² , Viriato e Trufem (1985a) ³ , Viriato (2002) ⁴ , Santiago et al. (2011) ⁵ , Lima (2014) ⁶ , de Souza et al. (2017) ⁷
	cabra ^{2,7} , camelo ^{2, 5,4, 7} ,	SP ^{2,3,4}	
	cavalo ^{4, 5} , cervo- nobre ⁵ , girafa ³ , gnu ³ , guanaco ³ , jumento ⁵ , lhama ⁵ , orix ² , ovelha ^{6,7} , zebra ⁴ , waterbuck ⁵		
<i>P. lentiger</i> Corda	Anta ³ , boi ⁵ , cabra ¹ ,	PE ^{3,4}	Viriato e Trufem (1985a) ¹ , Viriato (2007) ² , Santiago et al. (2011) ³ , Lima (2014) ⁴ , Richardson (2001) ⁵
	camelo ^{1,3} , cavalo ^{1,2} ,	SP ^{1,2}	
	cervo-nobre ³ , guanaco ² , girafa ¹ , gnu ¹ , jumento ¹ , ovelha ⁴ , orix ^{1,2} , veado- catingueiro ^{1,2} , veado- nobre ² , zebra ^{1,2}	MS ⁵	
<i>P. longipes</i> Tiegh.	Boi ^{4,5} , cabra ⁵ ,	PE ^{1,3,4,5}	Batista e Pontual (1948) ¹ , Viriato e Trufem (1985a) ² , Santiago et al. (2011) ³ , Lima (2014) ⁴ , de Souza et al. (2017) ⁵
	camelo ³ , carneiro ² , cavalo ^{1,2,3} , jumento ³ , ovelha ^{4,5} , zebra ¹	SP ²	
<i>P. minutus</i> Speg.	Anta ³ , boi ⁴ , camelo ^{1,3} ,	PE ^{3,4}	Viriato e Trufem (1985a) ¹ , Viriato (2007) ² , Santiago et al. (2011) ³ , de Souza et al. (2017) ⁴
	cervo-nobre ³ , cotia ¹ , gnu ¹ , jumento ³ , lhama ³ , orix ¹ , zebra ²	SP ^{1,2}	
<i>P. nanus</i> Tiegh.	Cavalo ² , porco ¹	PE ²	Batista e Pontual (1948) ¹ , Viriato (2007) ²
		SP ¹	
<i>P. oedipus</i> Mont.	Boi ³ , cabra ³ , cavalo ¹² ,	PE ³	Viriato e Trufem (1985a) ¹ , Viriato (2007) ² , de Souza et al. (2017) ³
	ovelha ³ , zebra ¹²	SP ^{1,2}	

Tabela 1 – Táxons de fungos zigospóricos coprófilos do Brasil.

(continuação)

<i>P. pullus</i> Masee	Camelo ¹ , cavalo ² , guanaco ² , orix ¹ , veado-catingueiro ¹	SP	Viriato e Trufem (1985) ¹ , Viriato (2007) ²
<i>P. roridus</i> (Bolton) Pers.	Jumento, cavalo	PE	Santiago et al. (2011)
<i>P. umbonatus</i> Buller	Cavalo	PE	Santiago et al. (2011)
<i>Utharomyces epallocalus</i> Boedijn ex P.M. Kirk & Benny	Coelho	PI	Alves, Cruz e Santiago (2020)
Rhizopodaceae			
<i>Rhizopus arrhizus</i> var. <i>arrhizus</i> A. Fisch.	Anta ¹ , cabra ² , jumento ¹ ovelha ^{2,3}	PE	Santiago et al. (2011) ¹ , Lima (2014) ² , de Souza et al. (2017) ³
<i>R. microsporus</i> Tiegh.	Cabra, ovelha	PE	Lima (2014)
<i>R. stolonifer</i> (Ehrenb.) Vuill.	Boi, ovelha	PE	de Souza et al. (2017)
Syncephalastraceae			
<i>Syncephalastrum racemosum</i> Cohn ex J. Schröt.	Anta ² , cavalo ¹ , boi ^{3,4} , cabra ^{2,3} , cervo- nobre ² , ovelha ^{3,4}	PE ^{2,3,4} SP ¹	Viriato e Trufem (1985) ¹ , Santiago et al. (2011) ² , Lima (2014) ³ , de Souza et al. (2017) ⁴
Zoopagomyceta			
Kickxellomycota			
Dimargaritaceae			
<i>Dimargaris bacillispora</i> R. K. Benj.	Anta	PE	Santiago et al. (2011)
<i>Dispira cornuta</i> Tiegh.	Anta ² , cavalo ¹ , guanaco ¹ , cervo- nobre ² , waterbuck ²	PE ² SP ¹	Trufem e Viriato (1985) ¹ , Santiago et al. (2011) ²
Zoopagomycota			
Piptocephalidaceae			

Tabela 1 – Táxons de fungos zigospóricos coprófilos do Brasil.

(conclusão)

<i>Piptocephalis lemonnieriana</i> Vuill.	Camelo, cervo-nobre	PE	Santiago et al. (2011)
<i>P. lepidula</i> (Marchal) Sacc.	Anta, jumento	PE	Santiago et al. (2011)
<i>P. freseniana</i> de Bary	Cabra ² , camelo ¹ , cavalo ² , girafa ¹² , guanaco ² , orix ¹² , veado-catingueiro ¹² , zebra ²	SP	Trufem (1984) ¹ , Viriato e Trufem (1985b) ²
<i>Syncephalis asymmetrica</i> Tiegh. & G. Le Monn.	Camelo, zebra	SP	Viriato e Trufem (1985)
<i>S. cornu</i> Tiegh. & G. Le Monn.	Cabra ¹ , cavalo ² , cervo-nobre ³ girafa ² , orix ¹	PE ² SP	Trufem (1984) ¹ , Viriato e Trufem (1985) ² , Santiago et al. (2011) ³
<i>S. penicillata</i> Indoh	Girafa	SP	Viriato e Trufem (1985)
<i>S. sphaerica</i> Tiegh.	Cavalo	SP	Viriato e Trufem (1985)
<i>S. tengi</i> S.H. Ou	Cavalo ² , orix ¹ , zebra ¹	SP	Trufem (1984) ¹ , Viriato e Trufem (1985) ²

Fonte: Cruz, M.O. (2022).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 ÁREA DE ESTUDO E COLETA DE EXCREMENTOS

O estudo foi desenvolvido com excrementos de 8 animais da classe Mammalia: anta (*Tapirus terrestres* L., ordem Perissodactyla), coelho (*Oryctolagus cuniculus* Lilljeborg, Lagomorfa), ouriço (*Erinaceus europaeus* L., Erinaceomorpha), paca (*Cuniculus paca* L., Rodentia), porco da Índia (*Cavia porcellus* L., Rodentia), veado-catingueiro [*Mazama gouazoubira* G. Fischer (von Waldheim), Artiodactyla] foram coletados no Parque Estadual Dois Irmãos (8°00'54.0"S 34°56'40.2"O), localizado no Recife. As fezes de Boi (*Bos indicus* L., Artiodactyla) e Cavalo (*Equus caballus* L., Perissodactyla), foram coletadas no Departamento de Zootecnia da Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE) (8°01'12.8"S 34°57'14.6"O), situado no Recife. Informações sobre a alimentação dos animais foram fornecidas pelos cuidadores dos animais (Quadro 1). A similaridade entre a alimentação dos animais foi analisada usando o índice Jaccard, considerando presença ou ausência dos alimentos (Figura 2). Os excrementos dos animais citados foram coletados nos meses de novembro, dezembro (2020), janeiro, fevereiro, março e junho (2021). A coleta do material foi realizada com o auxílio de uma espátula previamente esterilizada em álcool 70° GL. As amostras foram acondicionadas em sacos plásticos e encaminhadas ao laboratório da Pós-graduação em Biologia de Fungos, localizado no Departamento de Micologia da Universidade Federal de Pernambuco, Recife.

3.2 INCUBAÇÃO DAS AMOSTRAS E ISOLAMENTO DOS FUNGOS ZIGOSPÓRICOS

Aproximadamente, vinte gramas dos excrementos de anta, boi e cavalo foram incubadas, em triplicata, em câmaras úmidas esterilizadas, que consistem em placas de Petri de vidro contendo duas folhas (discos) de papel filtro umedecidas com água destilada esterilizada. Da mesma forma, dez sibilas de excrementos de coelho, ouriço, paca, porco-da-Índia e veado catingueiro foram incubadas em triplicata. As amostras foram mantidas sob temperatura (28 ± 2°C) e luminosidade ambientes. A análise do desenvolvimento dos fungos zigospóricos foi realizada diariamente, a partir

de 24 horas de incubação, durante 12 dias, com auxílio de microscópio estereoscópico (Leica EZ4). Fragmentos dos fungos foram transferidos (estrias) para placas de Petri contendo batata dextrose ágar (BDA) (BENNY, 2008), acrescido de cloranfenicol (100 mg.L⁻¹). As placas foram mantidas sob condições de temperatura (28± 2°C) e luminosidade ambientes. Em seguida, fragmentos das colônias puras foram transferidos para tubos de ensaio comportando BDA.

3.3 IDENTIFICAÇÃO MORFOLÓGICA DOS FUNGOS ZIGOSPÓRICOS

A identificação dos isolados foi realizada pela comparação com a literatura especializada das características macro (textura, cor, diâmetro e altura das colônias) e micromorfológicas (tamanho e forma dos esporangióforos, esporângios, esporocládios, merosporângios, rizoides, columelas e esporangiosporos), das colônias crescidas nos meios BDA e ágar extrato de malte (MEA) (BENNY, 2008). A coloração das colônias foi determinada de acordo com o catálogo de cores de Kornerup e Wancher (1978). Os fungos não cultiváveis foram identificados a partir de lâminas montadas em glicerol (50%), concomitante ao surgimento dos mesmos nos excrementos. Registros fotográficos das novas espécies e novas ocorrências foram realizados com o auxílio de um microscópio de luz (Carl Zeiss Axioscope 40). Foram usados como base para a identificação os trabalhos de Hesseltine e Ellis (1964), Trufem e Viriato (1985), Schipper (1975), Schipper (1978, 1984), Schipper e Stalpers (1984), Zheng e Chen (2001), Alves, Trufem e Milanez (2002), Santiago, Cavalcanti e Trufem (2008), Alvarez et al. (2011), Lima et al. (2016), Zheng, Liu e Wang (2017), Reynolds et al. (2019), Alves, Cruz e Santiago (2020), Freitas et al. (2020) e Leitão et al. (2021).

3.4 IDENTIFICAÇÃO MOLECULAR DOS FUNGOS ZIGOSPÓRICOS

3.4.1 Extração do DNA, amplificação e sequenciamento

As possíveis espécies novas, bem como as raras e primeiras citações para o Brasil, além de espécimes duvidosos, tiveram as regiões ITS e LSU do rDNA sequenciadas para a confirmação taxonômica desses táxons. A extração do DNA foi realizada a partir da transferência de fragmentos de culturas puras para microtubos

de 2ml contendo 0,5g de pérolas de vidro para trituração do micélio por agitação em alta velocidade em vórtex. Após a trituração do micélio, o DNA foi extraído seguindo Góes-Neto, Loguercio-Leite e Guerrero (2005). Foram amplificadas as regiões ITS do rDNA, utilizando os iniciadores ITS1 e ITS2 (SANTIAGO; SANTOS; MAIA, 2013), e LSU, com os primers LR1/LSU2 (DE SOUZA et al., 2017). Os produtos amplificados foram purificados com PureLink – PCR Purification Kit (Invitrogen) seguindo a metodologia do fabricante. As amostras foram enviadas para sequenciamento no Laboratório Central de Sequenciamento da Universidade Federal de Pernambuco, Recife.

3.4.2 Análise filogenética

As sequências obtidas foram alinhadas com as disponíveis no GenBank utilizando o programa Clustal X com o auxílio do programa BioEdit para edição das mesmas (HALL, 1999; LARKIN, 2007). Construção de árvores Bayesianas em MrBayes 3.1.2 (RONQUIST; HUELSENBECK, 2003) e de máxima verossimilhança (GUINDON; GASCUEL, 2003) foram executadas com o auxílio do programa Topali 2.5. As sequências obtidas dos fungos isolados foram comparadas com as depositadas no “GenBank” (www.ncbi.nlm.nih.gov) para confirmação molecular dos táxons.

3.5 INCORPORAÇÃO DOS ESPÉCIMES À COLEÇÃO DE CULTURAS MICOTECA URM, DE LÂMINAS NO HERBÁRIO URM E DAS SEQUÊNCIAS ITS E LSU DO rDNA NO GENBANK

Amostras fúngicas cultiváveis foram incorporadas à Coleção de Culturas Micoteca URM, da Universidade Federal de Pernambuco, preservadas em óleo mineral e por liofilização. Lâminas permanentes de novas, raras espécies ou primeiras citações para o Brasil, das amostras fúngicas não cultiváveis, serão incorporadas ao Herbário URM da Universidade Federal de Pernambuco. As sequências da região ITS e/ou LSU do rDNA das novas citações para o Brasil serão depositadas no GenBank, de acordo com protocolo de depósito estabelecido por esse banco genômico.

3.6 ANÁLISE DOS DADOS

As alfa e beta diversidades das comunidades de fungos zigospóricos foram acessadas com base na presença ou ausência das espécies em placas de Petri. Em seguida, o procedimento de rarefação foi realizado para os cálculos das diversidades de Shannon e Simpson, frequência de ocorrência, abundância e riqueza de espécies, de acordo com métodos disponibilizados na biblioteca R 'vegan' versão 2.5-7 (OKSANEN et al., 2020). A influência das variáveis ambientais sobre a estrutura das comunidades de fungos zigospóricos foi avaliada por meio da análise de variância multivariada permutacional (PERMANOVA). A matriz de Jaccard foi utilizada para estatística do modelo de escalonamento multimensional não-métrico (NMDS), de acordo a estatística utilizada na função 'metaMDS' (versão 2.4-2) da biblioteca R 'vegan'. A análise de similaridade de porcentagens (CLARKE, 1993) foi utilizada para determinar quais espécies contribuem mais para a diferença da estrutura das comunidades entre as diferentes espécies de animais. Para isso, também foi utilizada a distância de Jaccard e a função 'simper' da biblioteca 'vegan'.

A análise de correlação entre a composição geral dos fungos mais abundantes nos excrementos de cada espécie animal foi realizada utilizando a biblioteca 'vegan'. Para tanto, a correlação de Spearman (ρ) foi utilizada para estimar a associação monotônica, calculando os valores de probabilidade (p) com base na cauda superior da distribuição de Spearman's e na aproximação da série Edgeworth, através do algoritmo AS66 (HILL, 1973).

4 RESULTADOS

4.1 ECOLOGIA DE FUNGOS ZIGOSPÓRICOS COPRÓFILOS DO RECIFE, PERNAMBUCO, BRASIL

Foram obtidos 130 espécimes de fungos (excluindo-se os fungos não cultiváveis em meios de cultura) correspondendo a quarenta táxons pertencentes a 14 gêneros e distribuídos entre as ordens Mucorales (Mucoromyceta; 32 táxons), Kickxellales (Zoopagomyceta; 2 táxons) e Zoopagales (Zoopagomyceta; 6 táxons). Maior riqueza de táxons foi observada para o gênero *Mucor*, com 9 táxons, seguido por *Pilobolus* (7 táxons). *Circinella umbellata*, *Lichtheimia hyalospora*, *Mucor mousanensis* e *Thamnostylum piriforme* destacam-se por terem ocorrido em todos os meses de coleta (Tabela 2).

Tabela 2 – Fungos zigospóricos ocorrentes nos excrementos de mamíferos do Parque Estadual de Dois Irmãos e Departamento de Zootecnia da UFRPE, Recife, PE no decorrer dos meses de coleta. (Continua...)

Fungos zigospóricos	Mês/ano					
	Nov/20	Dez/20	Jan/21	Fev/21	Mar/21	Ju/21
Mucoromyceta						
Mucoromycota						
Backusellaceae						
<i>Backusella constricta</i> D.X. Lima, C.A.F. de Souza & A.L. Santiago	+	-	+	+	+	-
Cunninghamellaceae						
<i>Absidia aguabelensis</i> J.D. Leitão, T.R.L. Cordeiro, Hyang B. Lee & A.L. Santiago	+	+	-	+	-	+
<i>Cunninghamella echinulata</i> var. <i>antarctica</i> (Caretta & Piont.) R.Y. Zheng & G.Q. Chen	+	-	-	+	-	-
<i>Cunninghamella echinulata</i> var. <i>echinulata</i> (Thaxt.) Thaxt. ex Blakeslee	-	-	-	+	+	-
<i>Cunninghamella echinulata</i> var. <i>verticillata</i> (F.S. Paine) R.Y. Zheng & G.Q. Chen	+	-	+	+	+	-
Lichtheimiaceae						
<i>Circinella muscae</i> (Sorokīn) Berl. & De Toni	+	-	-	+	-	-
<i>C. umbellata</i> Tiegh. & G. Le Monn.	+	+	+	+	+	+

Tabela 2 – Fungos zigospóricos ocorrentes nos excrementos de mamíferos do Parque Estadual de Dois Irmãos e Departamento de Zootecnia da UFRPE, Recife, PE no decorrer dos meses de coleta.
(Continuação)

<i>Lichtheimia brasiliensis</i> A.L. Santiago, D.X. Lima & R.J.V. Oliveira	-	-	-	+	+	-
<i>L. corymbifera</i> (Cohn) Vuill.	+	-	+	-	-	+
<i>L. ramosa</i> (Zopf) Vuill.	+	-	-	-	+	-
<i>L. hyalospora</i> (Saito) Kerst. Hoffm., Walther & K. Voigt	+	+	+	+	+	+
<i>Thamnostylum piriforme</i> (Bainier) Arx & H.P. Upadhyay	+	+	+	+	+	+
Mucoraceae						
<i>Mucor</i> sp.	-	-	-	-	-	+
<i>M. circinelloides</i> Tiegh.	-	-	-	+	-	-
<i>M. ardhaengiktus</i> B.S. Mehrotra & B.M. Mehrotra	+	+	-	-	+	+
<i>M. griseocyanus</i> Hagem	-	+	-	-	-	-
<i>M. lusitanicus</i> Bruderl.	-	+	+	-	-	+
<i>M. luteus</i> Linnem.	+	+	-	+	+	+
<i>M. merdicola</i> C.A.F. de Souza & A.L. Santiago	+	-	+	+	+	+
<i>M. mousanensis</i> Baijal & B.S. Mehrotra	+	+	+	+	+	+
<i>M. racemosus</i> f. <i>chibinensis</i> (Neophyt.) Schipper	+	+	+	+	-	-
Pilobolaceae						
<i>Pilobolus crystallinus</i> (F.H. Wigg.) Tode	+	+	+	+	+	-
<i>P. kleinii</i> Tiegh.	+	+	-	-	+	-
<i>P. lentiger</i> Corda	+	-	-	+	+	-
<i>P. longipes</i> Tiegh.	+	-	-	+	-	-
<i>P. minutus</i> Speg.	-	+	-	+	-	-
<i>P. oedipus</i> Mont.	-	-	+	-	-	+
<i>P. umbonatus</i> Buller	-	-	+	-	-	+
<i>Utharomyces epallocaulus</i> Boedijn ex P.M. Kirk & Benny	-	-	-	+	+	-
Rhizopodaceae						
<i>Rhizopus arrhizus</i> var. <i>arrhizus</i> A. Fisch.	+	+	-	-	-	-
<i>R. stolonifer</i> (Ehrenb.) Vuill.	-	-	-	+	+	-
Syncephalastraceae						
<i>Syncephalastrum racemosum</i> Cohn ex J. Schröt.	+	-	-	-	-	-
Zoopagomyceta						
Zoopagomycota						
Kickxellaceae						
<i>Coemansia</i> sp.	+	+	+	-	-	+
<i>Coemansia erecta</i>	+	+	+	-	-	+
Piptocephalidaceae						
<i>Piptocephalis graefenharii</i> H.M. Ho	-	-	-	-	-	+
<i>Piptocephalis xenophila</i> Dobbs & M.P. English	-	-	-	-	-	+

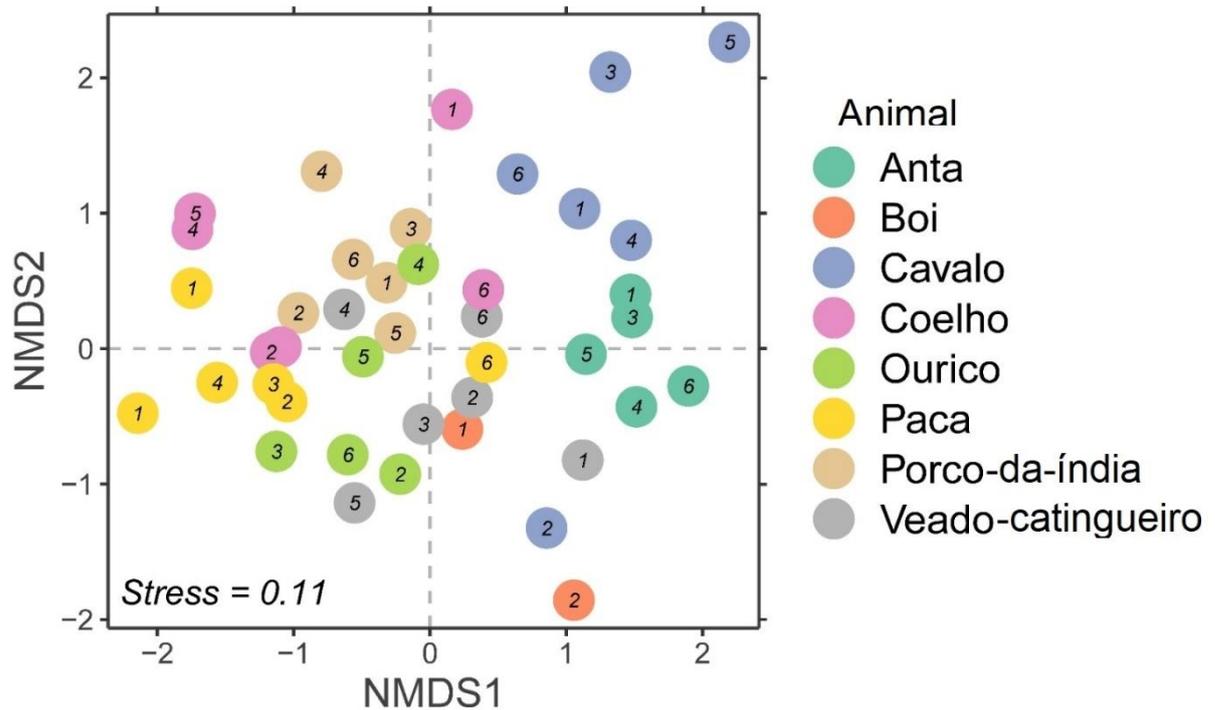
Tabela 2 – Fungos zigospóricos ocorrentes nos excrementos de mamíferos do Parque Estadual de Dois Irmãos e Departamento de Zootecnia da UFRPE, Recife, PE no decorrer dos meses de coleta. (Conclusão)

<i>Syncephalis clavata</i> H.M. Ho & Benny	-	-	-	-	+	-
<i>S. floridana</i> Benny & H.M. Ho	-	-	-	-	+	-
<i>S. plumigaleata</i> Embree	-	-	+	-	+	+
<i>Syncephalis</i> sp.	-	-	-	-	-	+
Total	23	16	16	21	20	18

Fonte: Cruz, M.O. (2022).

A análise de dispersão multivariada, quanto ao tipo de animal e coletas, demonstrou dispersão com baixo nível de *stress* (0,11) das estruturas de comunidades de fungos nos excrementos. As estruturas das comunidades de fungos dos excrementos de anta e porco-da-índia foram as mais estáveis, ou seja, permaneceram mais agrupadas ao longo das coletas, indicando que houve uma menor variação estrutural dessas comunidades de fungos zigospóricos ao longo do tempo (considerando-se as diferentes coletas). O contrário foi observado para as comunidades de fungos zigospóricos nos excrementos dos outros animais, com destaque para os de veado-caatingueiro, coelho e cavalo. As comunidades de fungos zigospóricos nos excrementos de cavalo e anta foram mais próximas, embora distantes das comunidades nos excrementos dos outros animais (Figura 2).

Figura 2 – Dispersão multivariada da estrutura das comunidades de fungos zigospóricos encontrados em excrementos de oito espécies de herbívoros em uma sucessão temporal (números). Os eixos foram calculados de acordo com o escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) utilizando a matriz de distância de Jaccard.



Fonte: Cruz, M.O. (2022)

Algumas espécies de fungos zigospóricos foram restritas a um tipo de excremento. *Lichtheimia brasiliensis*, *P. umbonatus*, *S. racemosum* e *Syncephalis* sp. ocorreram apenas nos excrementos de anta, veado-catingueiro, paca e coelho, respectivamente. *Coemansia* sp., *C. erecta*, *M. circinelloides* e *P. xenophila* ocorreram somente nos excrementos de porco-da-índia. Assim como *P. lentiger*, *P. minutus* e *S. plumigaleata* foram observadas em excrementos de cavalo. As fezes de ouriço foram os únicos substratos de ocorrência de *S. clavata*, *S. floridana* e *U. epallocaulus* (Tabela 3).

Tabela 3 – Ocorrência dos táxons de fungos zigospóricos nos excrementos de mamíferos do Parque Estadual de Dois Irmãos e Departamento de Zootecnia da UFRPE, Recife, PE.

(Continua)

Fungos zigospóricos	Excrementos							
	Anta	Boi	Cavalo	Coelho	Ouriço	Paca	Porco-da-índia	Veado-catingueiro
Mucoromyceta								
Mucoromycota								
Backusellaceae								
<i>Backusella constricta</i>	-	-	+	+	+	+	+	+
Cunninghamellaceae								
<i>Absidia aguabelensis</i>	-	-	-	+	-	-	-	+
<i>Cunninghamella echinulata</i> var. <i>antarctica</i>	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>C. echinulata</i> var. <i>echinulata</i>	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>C. echinulata</i> var. <i>verticillata</i>	-	-	-	-	-	-	+	+
Lichtheimiaceae								
<i>Circinella muscae</i>	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>C. umbellata</i>	-	-	+	-	+	+	+	-
<i>Lichtheimia brasiliensis</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. corymbifera</i>	-	+	+	+	-	-	+	-
<i>L. ramosa</i>	-	+	-	-	-	-	+	-
<i>L. hyalospora</i>	-	-	-	+	+	+	+	+
<i>Thamnostylum piriforme</i>	-	-	-	+	+	+	+	+
Mucoraceae								
<i>Mucor</i> sp.	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>M. circinelloides</i>	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>M. ardhaengiktus</i>	-	+	+	+	-	-	+	-
<i>M. griseocyanus</i>	-	-	-	+	-	-	+	+
<i>M. lusitanicus</i>	-	-	-	+	+	+	-	+
<i>M. luteus</i>	+	-	+	+	-	-	+	+
<i>M. merdicola</i>	+	-	-	-	-	+	+	+
<i>M. mousanensis</i>	-	+	-	-	+	-	+	+
<i>M. racemosus</i> f. <i>chibinensis</i>	+	-	+	-	+	-	+	+
Pilobolaceae								
<i>Pilobolus crystallinus</i>	-	+	+	-	-	-	-	+
<i>P. kleinii</i>	-	-	+	-	-	-	-	+
<i>P. lentiger</i>	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>P. longipes</i>	+	-	+	-	-	-	-	-
<i>P. minutus</i>	-	-	+	-	-	-	-	-

Tabela 3 – Ocorrência dos táxons de fungos zigospóricos nos excrementos de mamíferos do Parque Estadual de Dois Irmãos e Departamento de Zootecnia da UFRPE, Recife, PE.

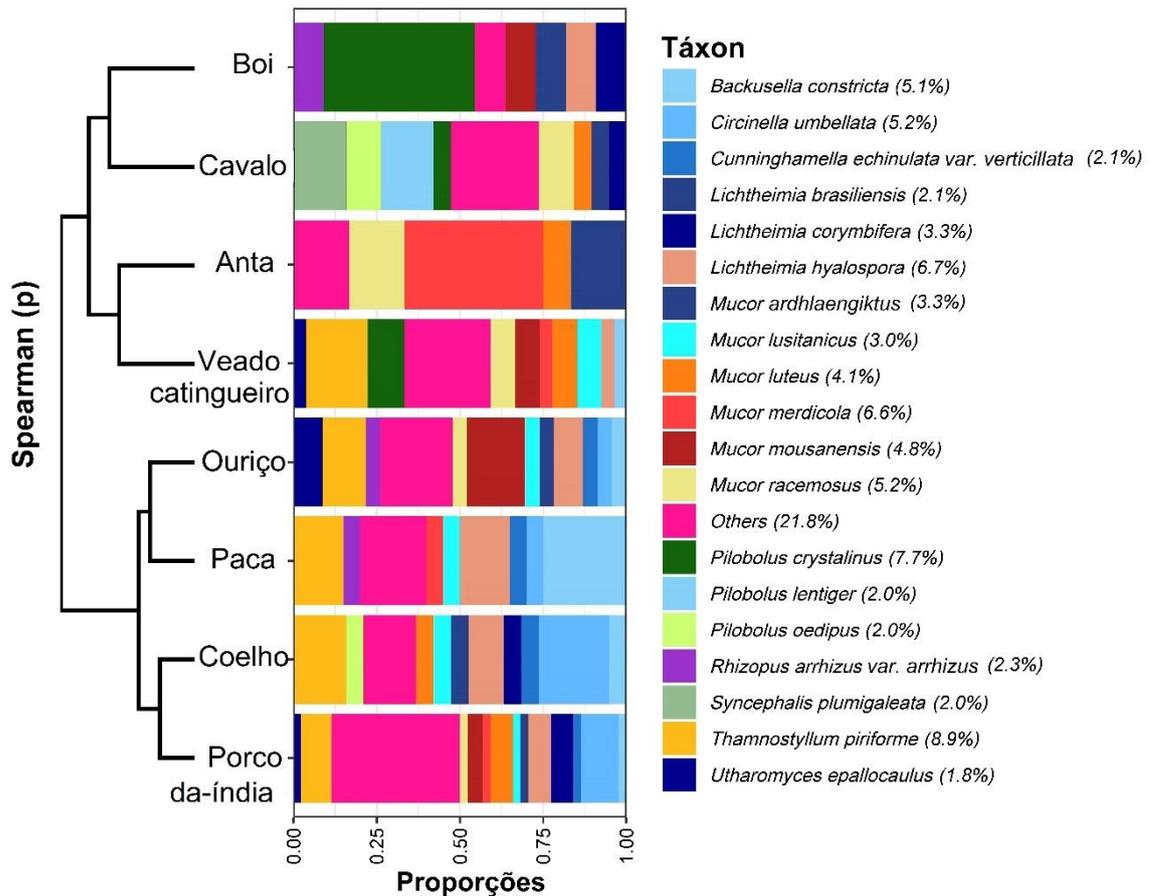
	(Conclusão)							
<i>P. oedipus</i>	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>P. umbonatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Utharomyces epallocaulus</i>	-	-	-	-	+	-	-	-
Rhizopodaceae								
<i>Rhizopus arrhizus</i> var. <i>arrhizus</i>	-	+	-	-	+	+	-	-
<i>R. stolonifer</i>	-	-	-	-	+	+	-	-
Syncephalastraceae								
<i>Syncephalastrum racemosum</i>	-	-	-	-	-	+	-	-
Zoopagomyceta								
Zoopagomycota								
Kickxellaceae								
<i>Coemansia</i> sp.	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Coemansia erecta</i>	-	-	-	-	-	-	+	-
Piptocephalidaceae								
<i>Piptocephalis graefenhanii</i>	-	-	-	+	-	+	-	-
<i>P. xenophila</i>	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Syncephalis</i> sp.	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>S. clavata</i>	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>S. floridana</i>	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>S. plumigaleata</i>	-	-	+	-	-	-	-	-
Total	6	6	13	13	15	11	18	15

Fonte: Cruz, M.O. (2022).

Os táxons mais frequentes no decorrer das coletas foram *T. piriforme* (8.9%), *P. crystalinus* (7.7%), *L. hyalospora* (6.7%), *M. merdicola* (6.6%), *C. umbellata*, *M. racemosus* (5.2%) e *B. constricta* (5.1%). Vinte e um táxons exibiram frequência menor que 1.8% e foram agrupados em um *cluster*, sendo a soma de suas frequências igual a 21.8%. Esse *cluster* foi mais frequente em excrementos de cavalo, veado-catingueiro, ouriço e porco-da-índia. *Pilobolus crystalinus* foi o mais frequente nos excrementos de boi, assim como *M. merdicola*, nos excrementos de anta. *Backusella constricta* e *C. umbellata* foram os fungos zigospóricos mais frequentes nas fezes de paca e coelho, respectivamente. Ainda de acordo com a matriz de distância, calculada pela correlação de Spearman, e, levando em consideração a frequência de ocorrência dos fungos, pode-se observar quais comunidades foram mais próximas entre si. A comunidade de fungos zigospóricos nos excrementos de boi foi mais próxima da dos excrementos de cavalo. Da mesma forma, a comunidade desses fungos nos

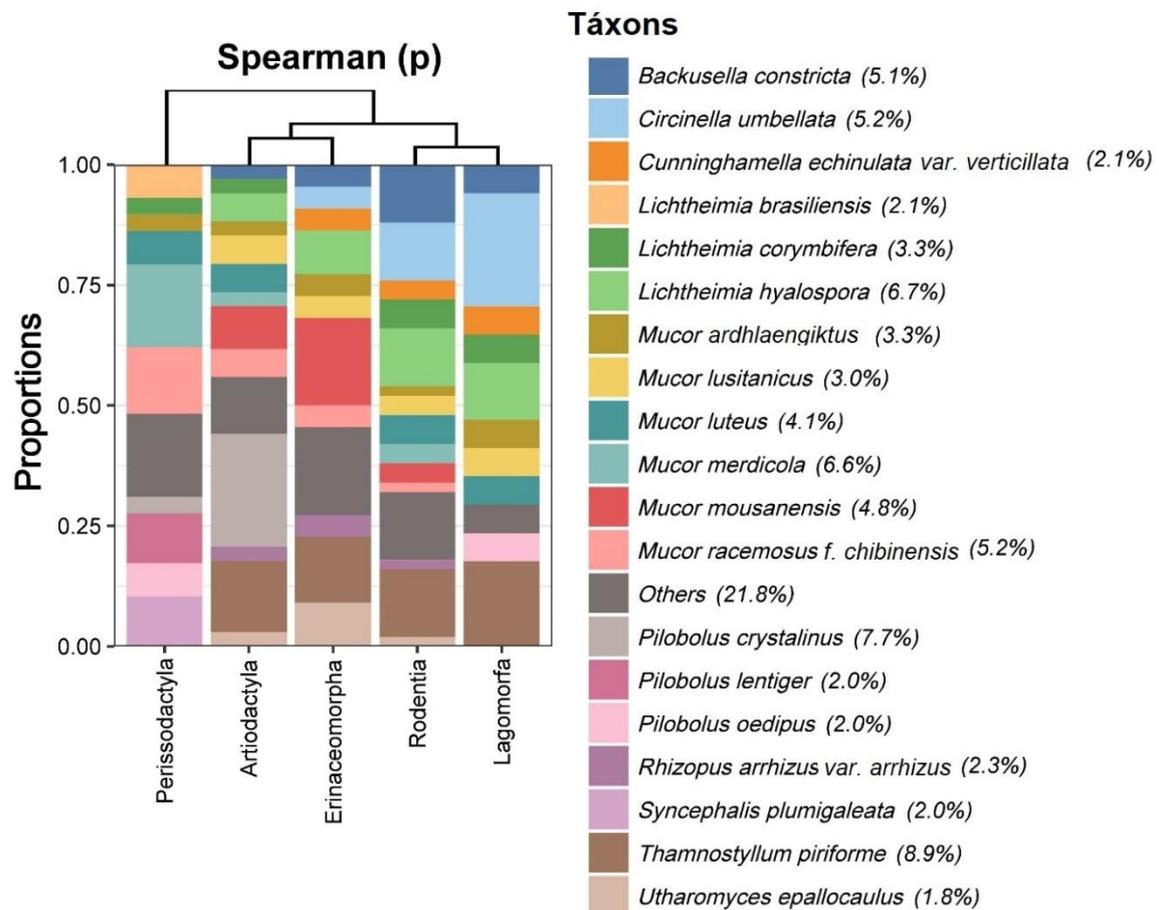
excrementos de anta, ouriço e coelho foram mais próximas da comunidade fúngica nos excrementos de veado-catingueiro, paca e porco-da-índia, respectivamente (Figura 3).

Figura 3 – Frequência relativa das 20 espécies de fungos zigospóricos mais frequentes identificadas em excrementos de oito espécies de animais herbívoros. A árvore foi construída de acordo com a matriz de distância calculada pela correlação de Spearman.



Utilizando a relação de Spearman, para observação da distribuição dos fungos mais frequentes entre os excrementos dos animais agrupados a nível taxonômico de ordem, a estrutura da comunidade de fungos dos excrementos de roedores (ordem Rodentia – paca e porco-da-índia) está mais próxima da estrutura da comunidade fúngica dos excrementos do animal lagomorfo (ordem Lagomorfa – Coelho). A estrutura da comunidade de fungos nos excrementos dos animais da ordem Perissodactyla (anta e cavalo) foi a que mais se distanciou das comunidades fúngicas dos excrementos de animais das outras ordens (Figura 4).

Figura 4 – Frequência relativa das 20 espécies de fungos zigospóricos mais frequentes identificadas em excrementos de cinco ordens de animais herbívoros. A árvore foi construída de acordo com a matriz de distância calculada pela correlação de Spearman.



Fonte: Cruz, M.O. (2022)

Os animais estudados apresentam alimentação variada (Quadro 1). Coelho e porco-da-índia receberam alimentação mais similar, assim como boi e cavalo (Figura 5).

Quadro 1 – Alimentação dos animais do Parque Estadual de Dois Irmãos e Departamento de Zootecnia da UFRPE.

(continua)

Alimento	Anta	Boi	Cavalo	Coelho	Ouriço	Paca	Porco da índia	Veado-catingueiro
Abóbora	+					+		+
Amedoim					+	+		
Banana	+				+	+		+
Batata doce	+					+		+
Calcário	+							

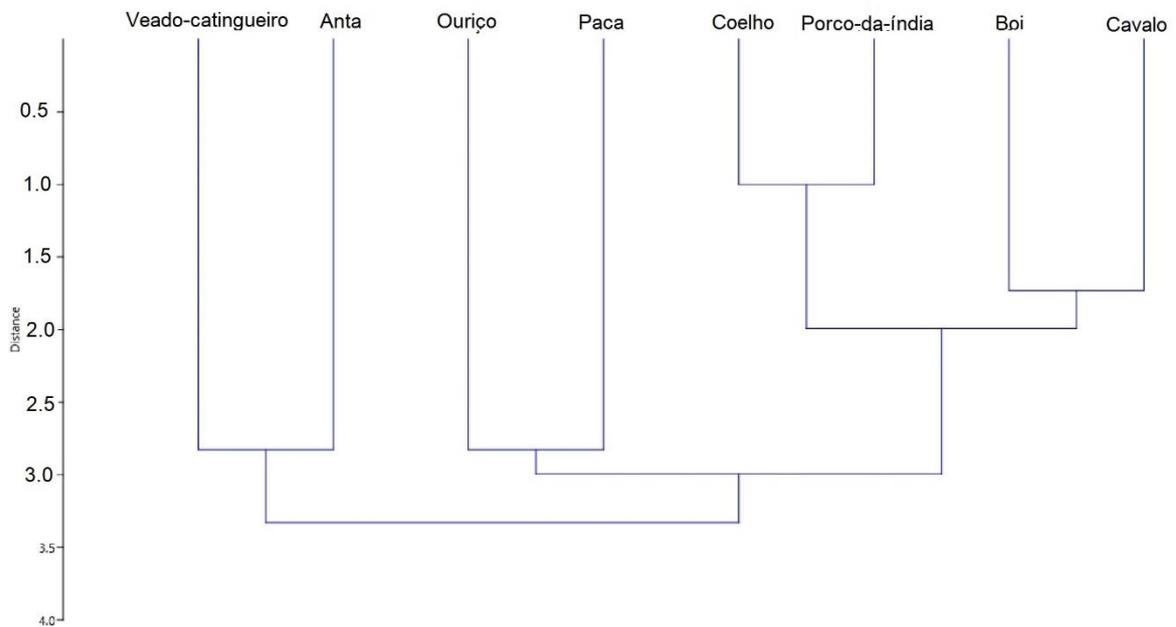
Quadro 1 – Alimentação dos animais do Parque Estadual de Dois Irmãos e Departamento de Zootecnia da UFRPE.

(conclusão)

Capim	+	+	+			+		
Cenoura	+					+		+
Coco					+			
Couve-folha								+
Feno		+						+
Folhas					+			
Maçã	+							
Mamão	+				+	+		+
Melancia	+				+			+
Melão	+				+			+
Ração equina	+		+					
Ração labina					+	+	+	
Ração ovina								+
Ração para coelho				+			+	
Tomate	+							
Milho, soja e trigo		+						

Fonte: Cruz, M.O. (2022)

Figura 5 – Análise de Similaridade da alimentação dos animais.

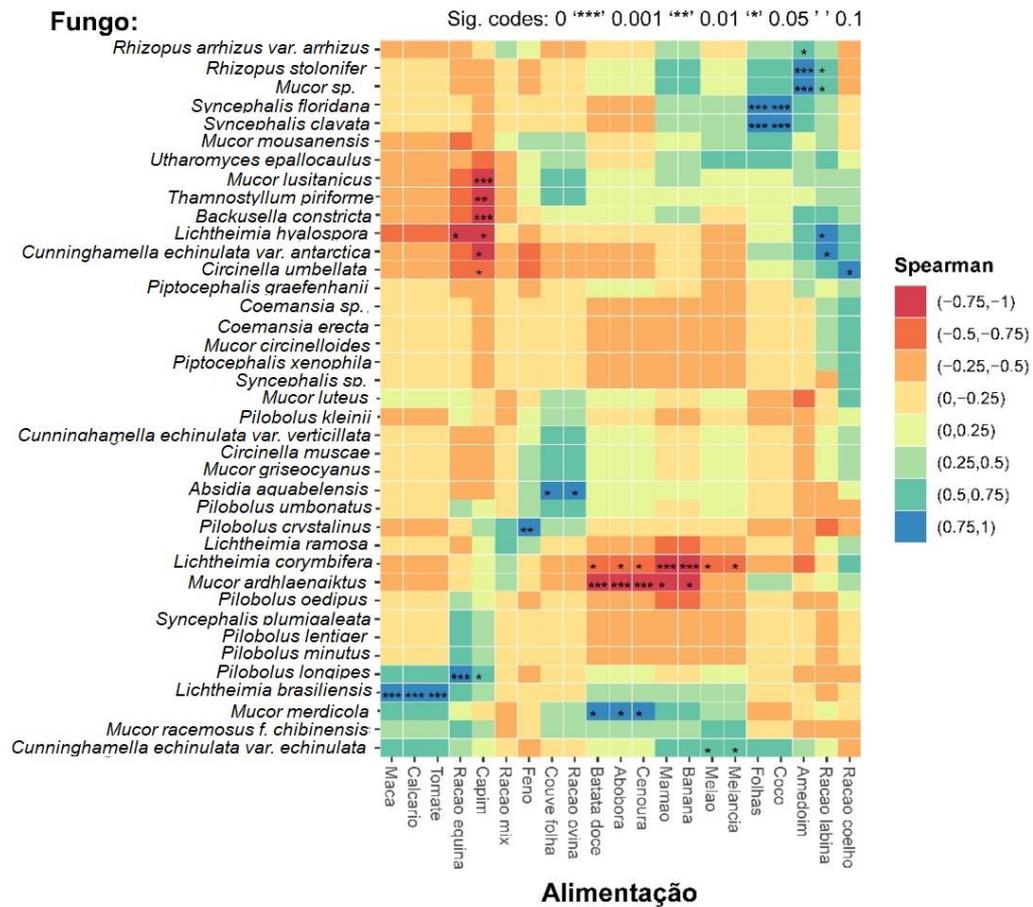


Fonte: Cruz, M.O. (2022)

A análise de associações monotônicas mostrou o nível de correlação entre os alimentos e a ocorrência dos fungos nos excrementos. Maçã, calcário e tomate apresentam uma correlação fortemente positiva com a ocorrência de *L. brasiliensis* nos excrementos. Ração equina e capim apresentaram correlação fortemente positiva

com a ocorrência de *P. longipes*. Por outro lado, ração equina apresentou correlação negativa com a ocorrência de *L. hyalospora* nos excrementos, assim como capim apresentou correlação fortemente negativa com a ocorrência de *B. constricta*, *C. echinulata* var. *antarctica*, *C. umbellata*, *L. hyalospora*, *M. lusitanicus*, *T. piriforme* e *U. epallocaulus*. Feno influenciou positivamente a ocorrência de *P. crystalinus*. A ocorrência de *A. aguabelensis* nos excrementos teve correlação positiva com a presença de couve-folha e ração ovina na alimentação dos animais. A ocorrência de *L. corymbifera* foi negativamente influenciada por todos os alimentos, com exceção de ração mix e ração para coelho. A ocorrência de *S. clavata* e *S. floridana* foi fortemente positivamente correlacionada com a presença de coco e folhas (além de diferentes frutas) nos alimentos. Correlações positivas também foram verificadas entre a presença de amendoim na dieta do animal e a ocorrência de *Mucor* sp., *R. arrhizus* var. *arrhizus* e *R. stolonifer* nos excrementos. Ração labina teve correlação positiva com a ocorrência de *C. echinulata* var. *antarctica*, *L. hyalospora*, *Mucor* sp. e *R. stolonifer*. Correlação positiva também foi observada entre a presença de ração para coelho na dieta dos animais e a ocorrência de *C. umbellata* nos excrementos desses. Todas as espécies de *Pilobolus* foram positivamente influenciadas pelo capim e ração equina, com exceção de *P. kleinii*, que foi (levemente) negativamente influenciado pelo capim (Figura 6).

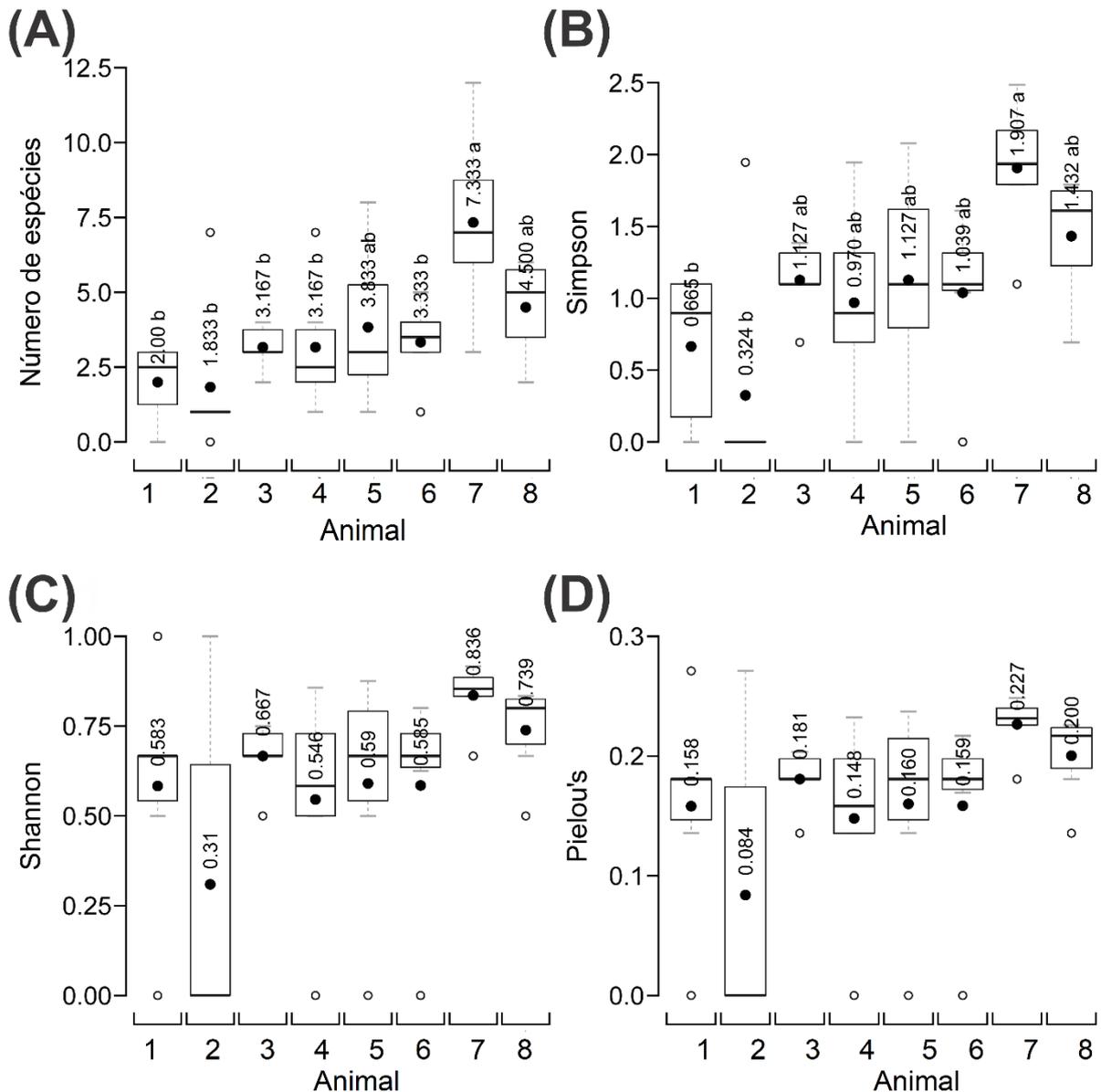
Figura 6 – Associações monotônicas entre tipos de alimentos e ocorrência de espécies de fungos. Retângulos com cores diferentes correspondem às diferentes faixas de correlações agrupadas de forma discreta.



Maior riqueza de táxons foi verificada nos excrementos de porco-da-índia (18 táxons), seguida pela riqueza entre de ouriço e veado-catingueiro (15 táxons) (Tabela 2). De fato, a média do número de táxons entre os excrementos de porco-da-índia foi acima da verificada para as fezes de ouriço e veado-catingueiro, e as médias da riqueza dos fungos zigospóricos nos excrementos de porco-da-índia, ouriço e veado-catingueiro diferiram estatisticamente das dos excrementos dos outros animais. Os excrementos de anta, boi e cavalo apresentaram menor riqueza de táxons, todavia não variaram estatisticamente entre si (Figura 7A). Com relação ao índice de diversidade de Simpson, a diversidade de fungos zigospóricos foi mais elevada nos excrementos de porco-da-índia ($H' = 1.907$), sendo essa menor nos excrementos de boi ($H' = 0.324$) e anta ($H' = 0.665$), embora, estatisticamente, não tenham ocorrido diferenças entre as diversidades dos fungos zigospóricos das fezes desses últimos dois animais. Estatisticamente, a diversidade (Simpson) de fungos zigospóricos não

variou entre os excrementos de cavalo, coelho, ouriço, paca e veado-catingueiro (Figura 7B). Aplicando-se o índice de diversidade de Shannon-Wiener, a diversidade de fungos zigospóricos também foi maior em excrementos de porco-da-índia ($H' = 0.836$) e menor em boi ($H' = 0.31$). Todavia, o teste T entre os excrementos não revelou diferenças significativas entre as diversidades (Shannon-Wiener) nos excrementos inventariados (Figura 7C). A equitabilidade entre todos os tipos de excremento foi semelhante (Figura 7D).

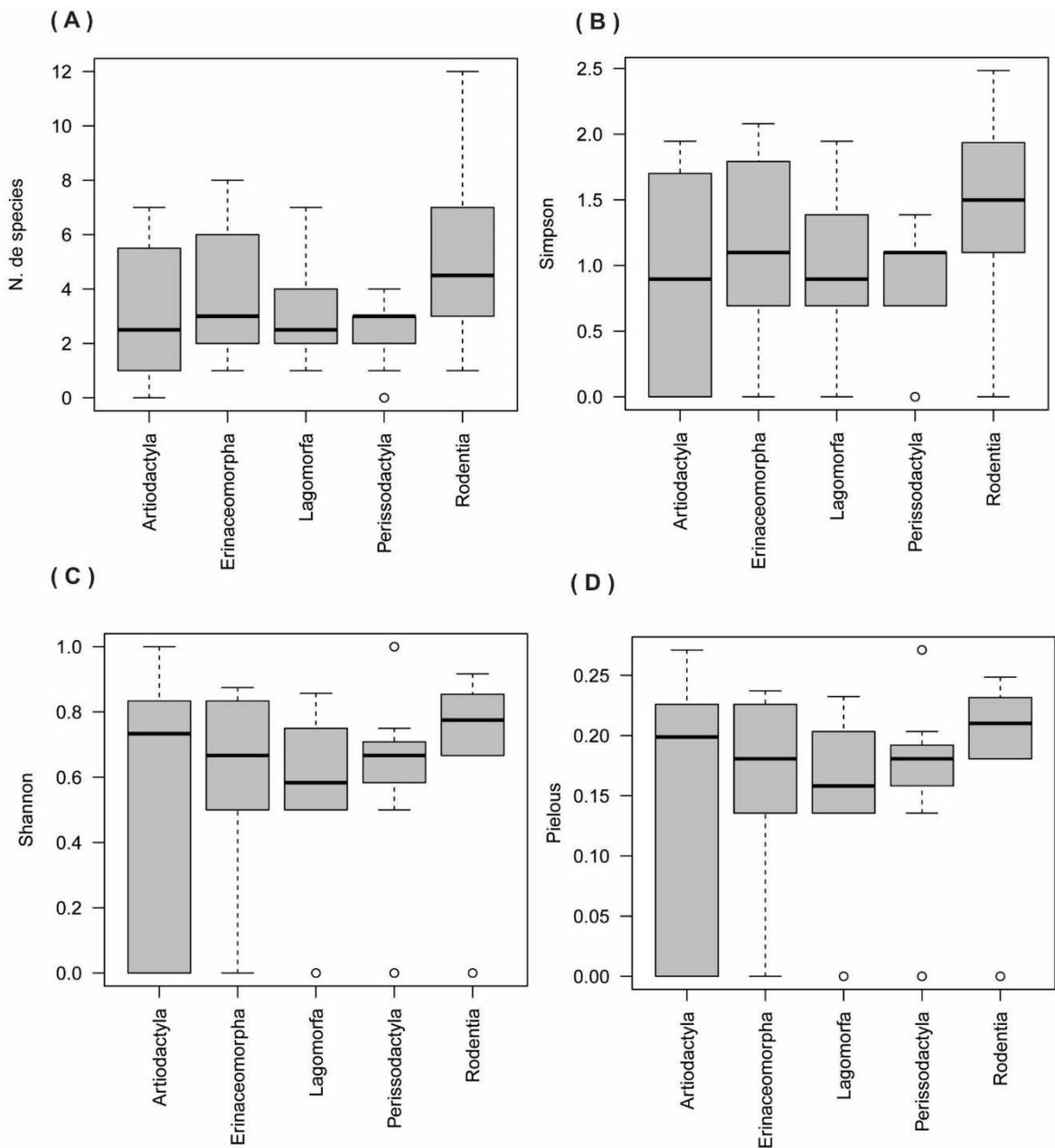
Figura 7 - Dispersões das métricas de alpha-diversidade para a composição de comunidades de fungos coprófilos encontrados em excremento de oito espécies de animais. As imagens mostram as seguintes dispersões: (A) número médio de espécies; (B) índice de diversidade de Simpson; (C) índice de diversidade de Shannon-Wiener; (D) coeficiente de equabilidade de Pielou's. As médias (pontos pretos) seguidos pelas mesmas letras minúsculas não diferiram estatisticamente de acordo com o teste de Tukey ao nível de significância de 5%. As médias nos índices de Shannon e Pielou's não foram sucedidas por letras, pois não apresentaram variância significativa pelo teste F ($p = 0.05$). Animais: 1 (Anta), 2 (Boi), 3 (Cavalo), 4 (Coelho), 5 (Ouriço), 6 (Paca), 7 (Porco-da-índia), 8 (Veado-catingueiro).



Fonte: Cruz, M.O. (2022)

Agrupando os excrementos de acordo com a categoria taxonômica dos animais a nível de ordem, pode-se observar que a riqueza de fungos zigospóricos nos excrementos de animais roedores (ordem Rodentia – paca e porco-da-índia) foi a mais elevada. Todavia, de acordo com o teste T, não houve diferença significativa na riqueza de fungos zigospóricos nos excrementos analisados. O mesmo aplica-se para a diversidade de Shannon-Wiener e Simpson, assim como para equitabilidade de Pielous (Figura 8).

Figura 8 - Dispersões das métricas de alpha-diversidade para a composição de comunidades de fungos zigospóricos coprófilos encontrados em excremento de cinco ordens de animais. As imagens mostram as seguintes dispersões: (A) número médio de espécies; (B) índice de diversidade de Simpson; (C) índice de diversidade de Shannon-Wiener; (D) coeficiente de equabilidade de Pielou's. As médias não apresentaram variância significativa pelo teste F ($p = 0.05$).



Fonte: Cruz, M.O. (2022)

As espécies mais frequentes apresentaram maior contribuição para dissimilaridade entre as comunidades de fungos zigospóricos nos excrementos. As espécies mais influentes, com sua respectiva contribuição, são: *T. piriforme* (7.97%),

P. crystalinus (7.09%), *C. umbellata* (6.52%), *B. constricta* (6.44%), *L. hyalospora* (6.10%) e *M. merdicola* (5.83), as quais contribuíram acumulativamente com 39.94% para a dissimilaridade das comunidades dos fungos em estudo (Tabela 4).

Tabela 4 - Análise de porcentagem de similaridade (SIMPER) demonstrando as espécies de fungos zigospóricos que somaram 1% ou mais de contribuição da dissimilaridade total das comunidades desses fungos nos excrementos de oito espécies de animais.

(continua)

Fungos zigospóricos	Av. dissim	Contrib. (%)	Cumul. (%)	Média da Frequência (%)								
				Anta	Boi	Cavalo	Coelho	Ouriço	Paca	Porco	Veados	
<i>Thamnostyllum</i>												
<i>piriforme</i>	7.20	7.97	7.97				15.8	13.0	15.0	9.1	18.5	
<i>Pilobolus crystalinus</i>	6.41	7.09	15.05		45.4	5.3						11.1
<i>Circinella umbellata</i>	5.89	6.52	21.57				21.0	4.4	5.0	11.4		
<i>Backusella constricta</i>	5.82	6.44	28.01				5.3	4.4	25.0	2.3	3.7	
<i>Lichtheimia hyalospora</i>	5.52	6.10	34.11		9.1		10.5	8.7	15.0	6.8	3.7	
<i>Mucor merdicola</i>	5.27	5.83	39.94	41.7					5.0	2.3	3.7	
<i>Mucor racemosus</i> f.												
<i>chibinensis</i>	4.20	4.64	44.59	16.7		10.5		4.4		2.3	7.4	
<i>Mucor mousanensis</i>	4.00	4.42	49.01		9.1			17.4		4.5	7.4	
<i>Mucor luteus</i>	3.66	4.05	53.05	8.4		5.3	5.3			6.8	7.4	
<i>Lichtheimia corymbifera</i>	2.91	3.22	56.27		9.1	5.3	5.3			6.8		
<i>Mucor lusitanicus</i>	2.80	3.10	59.37				5.3	4.4	5.0	2.3	7.4	
<i>Cunninghamella</i>												
<i>echinulata</i> var.												
<i>antarctica</i>	2.22	2.45	61.82				5.3	4.4	5.0	2.3		
<i>Pilobolus lentiger</i>	2.22	2.45	64.27			15.8						
<i>Syncephalis</i>												
<i>plumigaleata</i>	2.22	2.45	66.72			15.8						
<i>Mucor ardhlaengiktus</i>	1.99	2.20	68.92		9.1	5.3	5.3	4.4		2.3		
<i>Pilobolus kleinii</i>	1.85	2.04	70.96			5.3				2.3	3.7	
<i>Absidia aguabelensis</i>	1.83	2.02	72.98				5.3				7.4	
<i>Utharomyces</i>												
<i>epallocaulus</i>	1.77	1.96	74.94					8.7		2.3	3.7	
<i>Pilobolus oedipus</i>	1.69	1.87	76.81			10.5	5.3					

Tabela 4 - Análise de porcentagem de similaridade (SIMPER) demonstrando as espécies de fungos zigospóricos que somaram 1% ou mais de contribuição da dissimilaridade total das comunidades desses fungos nos excrementos de oito espécies de animais.
(conclusão)

<i>Cunninghamella</i>										
<i>echinulata</i> var.										
<i>verticilata</i>	1.66	1.83	78.64					6.8	3.7	
<i>Rhizopus arrhizus</i> var.										
<i>arrhizus</i>	1.65	1.83	80.47	9.1		4.4	5.0			
<i>Rhizopus stolonifer</i>	1.64	1.82	82.28			4.4	10.0			
<i>Coemansia</i> sp.	1.50	1.65	83.93					9.1		
<i>Coemansia erecta</i>	1.50	1.65	85.59					9.1		
<i>Lichtheimia brasiliensis</i>	1.37	1.52	87.11	16.7						
<i>Pilobolus minutus</i>	1.32	1.46	88.56		10.5					
<i>Pilobolus longipes</i>	1.26	1.39	89.96	8.4	5.3					
<i>Pilobolus umbonatus</i>	1.22	1.35	91.31		5.3					3.7
<i>Mucor</i> sp.	1.21	1.34	92.65			4.4	5.0			
<i>Cunninghamella</i>										
<i>echinulata</i> var.										
<i>echinulata</i>	1.04	1.15	93.80	8.4		4.4				
<i>Piptocephalis</i>										
<i>graefenharii</i>	0.91	1.01	94.81			5.3	5.0			
Outros	0.86	0.95	95.76	9.1	5.3	8.8	11.5	7.4		
TOTAL	-	-	100.0	100	100	100	100	100	100	100

Fonte: Costa, D.P. (2022)

Coemansia sp., *Syncephalis* sp. e *Mucor* sp. exibiram características morfológicas diferentes das outras espécies do gênero, sendo novas. Infelizmente, não foi possível o isolamento de *Coemansia* sp. e *Syncephalis* sp. em meios de cultura, o que impossibilitou o sequenciamento genético desses espécimes. O sequenciamento das regiões LSU e ITS do rDNA de *Mucor* sp., que cresce facilmente em meios de cultura, está em andamento. Por se tratarem de espécies novas, ainda não publicadas, a descrição morfológica das mesmas não será fornecida nessa dissertação. *Coemansia erecta*, *M. ardhaengiktus*, *S. floridana*, *S. plumigaleata*, *P. graefenharii* e *P. xenophila* estão sendo registradas pela primeira vez para a América do Sul.

4.2 ASPECTOS TAXONÔMICOS DE FUNGOS ZIGOSPÓRICOS COPRÓFILOS DO PARQUE ESTADUAL DOIS IRMÃOS E DO DEPARTAMENTO DE ZOOTECNIA DA UFRPE

Chave para identificação dos fungos zigospóricos isolados ou observados nas amostras de excrementos coletadas.

1. Fungo micoparasita.....2
1. Fungo não parasita de outros fungos 7
2. Esporangióforos dicotomicamente ramificados3
2. Esporangióforos sem ramificações dicotômicas 4
3. Merosporângios elipsoides, contendo dois merosporos.....
..... *Piptocephalis graefenharii*
3. Merosporângios cilíndricos, contendo de 3 a 10 merosporos *P. xenophila*
4. Esporangióforos sempre solitários 5
4. Esporangióforos ocasionalmente em pares 6
5. Esporangióforos com o ápice clavado; vesículas não diferenciadas em forma; merosporos doliformes *Syncephalis clavata*
5. Esporangióforos sem ápice clavado; vesículas globosas; merosporos elipsoides *S. plumigaleata*
6. Esporangióforos com 50–160 μm em comprimento; merosporângios com 3–4 merosporos cilíndricos de 7–13 \times 3–4 μm *S. floridana*
6. Esporangióforos com 65–120 μm em comprimento; merosporângios com 3–6 merosporos elipsoides de 5–8 \times 3–4 μm *Syncephalis* sp.
7. Esporóforos apresentando esporocládios e pseudofiálides 8
7. Esporóforos desprovidos de esporocládios e pseudofiálides 9
8. Região fértil com ramificações longas; célula estéril apical do esporocládio medindo 1.5–2.5 \times 1–2.5 μm *Coemansia erecta*
8. Região fértil com ramificações curtas; célula estéril apical do esporocládio medindo 4.5–11 \times 2–4 μm *Coemansia* sp.
9. Esporóforos com trofocisto 10
9. Esporóforos sem trofocisto 17
10. Pedicelo presente entre o esporângio e vesícula subesporangial, esporângio sem liberação ativa *Utharomyces epalocaullus*

10. Pedicelo ausente entre o esporângio e vesícula subesporangial, esporângio com liberação ativa	11
11. Trofocisto crescendo paralelo ao substrato, medindo até 1500 µm em comprimento	<i>Pilobolus longipes</i>
11. Trofocisto submerso no substrato, medindo até 900 µm em comprimento	12
12. Esporângios umbonados	<i>P. umbonatus</i>
12. Esporângios não umbonados	13
13. Esporangiosporos com parede dupla	<i>P. oedipus</i>
13. Esporangiosporos com parede simples	14
14. Columelas mamiformes; esporangióforos com até 10 mm em comprimento	<i>P. crystalinus</i>
14. Columelas não mamiformes; esporangióforos com até 7 mm em comprimento .	15
15. Esporangiosporos elipsoides	<i>P. kleinii</i>
15. Esporangiosporos globosos	16
16. Esporangiosporos com 9–20 µm de diâmetro	<i>P. lentiger</i>
16. Esporangiosporos medindo 8–14 µm de diâmetro.....	<i>P. minutus</i>
17. Esporóforos apresentando esporangiólos; esporângios presentes ou ausentes	18
17. Esporangióforos desprovidos de esporangiólos; esporângios ou merosporângios presentes	22
18. Esporangiosporos em esporângios no ápice do eixo principal do esporóforo e em esporangiólos multiesporados no ápice de ramificações ou de fascículos que saem do eixo principal do esporangióforo	19
18. Esporangiosporos em esporangiólos uniesporados no ápice do eixo principal e/ou das ramificações do esporóforo	20
19. Esporangíolos no ápice de ramificações que saem do eixo principal do esporóforo	<i>Backusella constricta</i>
19. Esporangíolos no ápice de fascículos que saem do eixo principal do esporóforo	<i>Thamnostyllum piriforme</i>
20. Eixo principal do esporóforo com ou sem vesícula terminal	<i>Cunninghamella echinulata</i> var. <i>antarctica</i>
20. Eixo principal do esporóforo com vesícula terminal	21
21. Esporóforos sem ramificações verticiladas, vesícula do eixo principal globosa a subglobosa	<i>C. echinulata</i> var. <i>echinulata</i>

21. Esporóforos com ramificações verticiladas, vesícula do eixo principal globosa *C. echinulata* var. *verticillata*
22. Esporangiosporos em merosporângios *Syncephalastrum racemosum*
22. Esporangiosporos em esporângios 23
23. Esporangióforos com esporângios apofisados 24
23. Esporangióforos sem esporângios apofisados 30
24. Esporangióforos saindo de hifas aéreas ou de estolões, com rizoides opostos; esporangiosporos com estriações 25
24. Esporangióforos saindo de hifas aéreas ou de estolões, mas nunca com rizoides opostos; esporangiosporos sem estriações 26
25. Esporangióforos atingindo até 1500 µm em comprimento, rizoides presentes ou ausentes *Rhizopus arrhizus* var. *arrhizus*
25. Esporangióforos atingindo até 3800 µm em comprimento, rizoides sempre presentes *Rhizopus stolonifer*
26. Fungo mesofílico (não se desenvolvendo em temperatura superior à 40 °C); esporangióforos solitários ou em conjunto de 2–6 saindo de um mesmo ponto *Absidia aguabelensis*
26. Fungo termofílico (desenvolvendo-se em temperatura superior à 40 °C); esporangióforos solitários 27
27. Columelas hemisféricas; células gigantes ausentes em BDA com 7 dias a 25 °C *Lichtheimia brasiliensis*
27. Columelas de outras formas; células gigantes presentes em BDA com 7 dias a 25 °C 28
28. Esporângios negros portando esporangiosporos globosos, rugosos e marrons *L. hyalospora*
28. Esporângios amarronzados portando esporangiosporos globosos, subglobosos ou elipsoides, lisos, hialinos 29
29. Esporangiosporos principalmente globosos ou subglobosos *L. corymbifera*
29. Esporangiosporos principalmente elipsoides, raramente subglobosos ... *L. ramosa*
30. Esporangióforos com ramificações circinadas presentes, podendo ser umbeladas 31
30. Esporangióforos com ramificações circinadas presentes ou ausentes, nunca umbeladas 32
31. Ramificações não umbeladas ao longo do esporangióforo com 1–3 esporângios acompanhados de espinhos estéreis *Circinella muscae*

31. Ramificações umbeladas ao longo do esporangióforo com 2–12 esporângios desprovidos de espinhos estéreis *C. umbellata*
32. Esporangióforos não ramificados; esporângios negros-azulados, de parede persistente *M. mousanensis*
32. Esporangióforos ramificados; esporângios nunca negros-azulados, de parede deliquescente..... 33
33. Clamidosporos presentes no esporangióforos, podendo ser observados também em columelas *M. racemosus* f. *chibinensis*
33. Clamidosporos ausentes nos esporangióforos e columelas 34
34. Colônias alcançando mais de 2 cm de altura em BDA, após 6 dias a 25 °C; esporângios com até 175 µm em diâmetro *Mucor* sp.
34. Colônias alcançando até 1,5 cm de altura em BDA após 6 dias a 25 °C; esporângios com até 95 µm em diâmetro 35
35. Esporângios abortivos presentes *M. ardhlaengiktus*
35. Esporângios abortivos ausentes 36
36. Esporangiosporos irregulares frequentes, com até 15 µm em comprimento .. *M. lusitanicus*
36. Esporangiosporos irregulares ausentes 37
37. Esporangiosporos apenas elipsóides à fusiformes *M. luteus*
37. Esporangiosporos elipsoides, ou elipsoides e globosos ou elipsoides à fusiformes e subglobosos 38
38. Columelas globosas, subglobosas e aplanadas *M. merdicola*
38. Columelas obovóides e globosas, esporangiosporos principalmente elipsoides 39
39. Esporângios negros, columelas com tons de cinza-azulado *Mucor griseocyanus*
39. Esporângios marrons a cinzas, columelas cinzas-amarronzadas *M. circinelloides*

Coemansia erecta Bainier, Bulletin de la Société Mycologique de France 22: 220 (1906) (Figura 9)

Esporangióforos hialinos, eretos, simples, distantemente septados, 450–985 × 12–22 µm, bifurcados ou trifurcados, com parede delgada; porção fértil longa, ereta, produzindo esporocládios simpodialmente dispostos. Estipe dos esporocládios

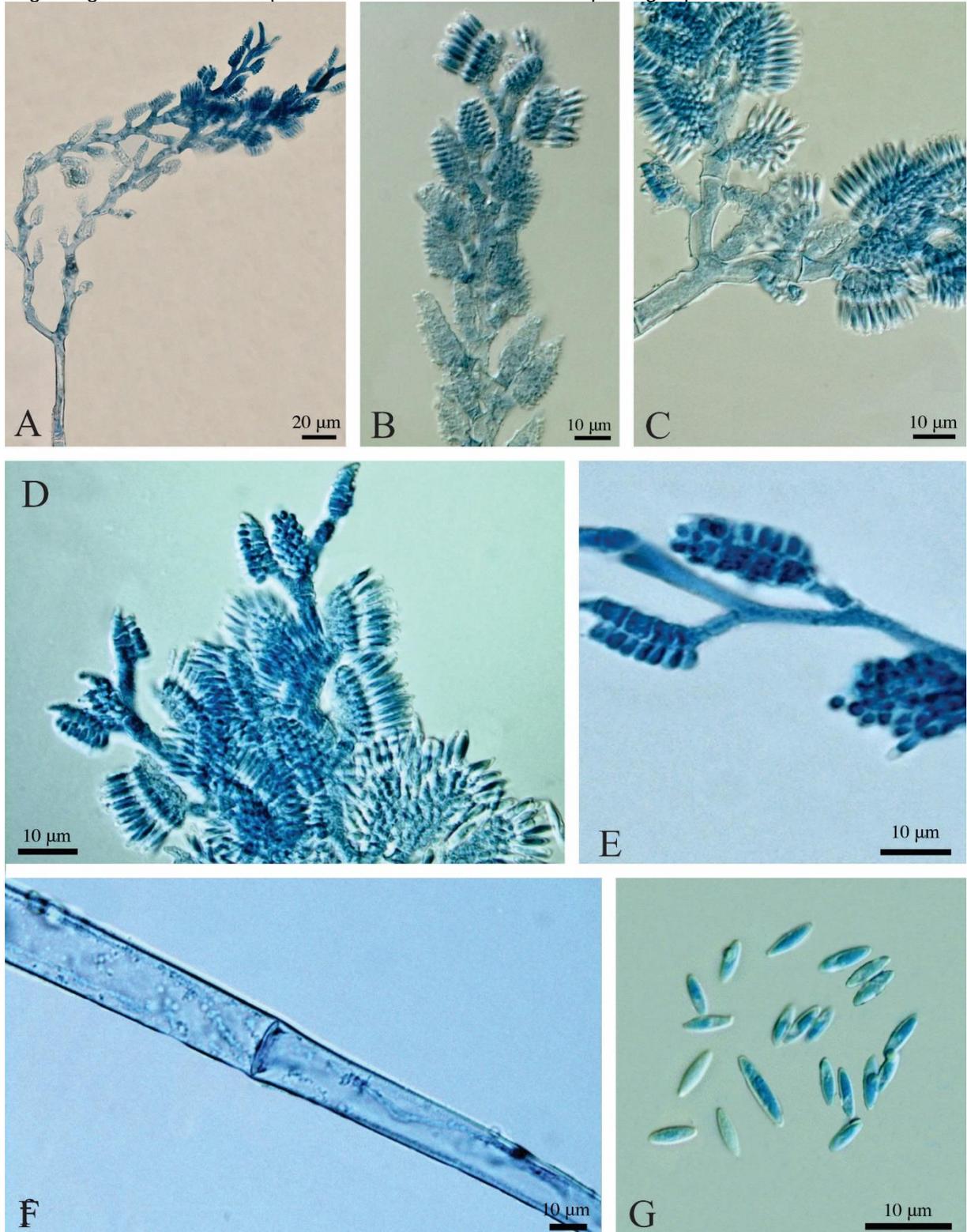
consistindo de uma célula, surgindo em um ângulo agudo ao eixo principal, 4–5 × 23 µm, com parede delgada. Esporocládios hialinos, com 4–6 septos, excluindo o estipe, 15–22 × 2.5–7 µm, parede lisa; células terminais hialinas, estéreis, 1.5–2.5 × 1–2.5 µm, levemente recurvadas, cenocíticas, com ápice arredondado; a distância entre os esporocládios sendo de 8–12 µm. Pseudofiálides hialinas, ovoides, formadas na porção superior do esporocládio, duas saindo de cada célula do esporocládio, 2–3 × 1–1.5 µm, parede delgada. Esporangíolos hialinos, monospóricos, subcilíndricos com ápice arredondado, 2–10 × 3–4 µm, parede delgada. Esporangiosporos hialinos, parede fina, subcilíndricos, com ápice arredondado, 8–10 × 2–3 µm (C/L =3.6).

Habitat: Excrementos de mamíferos ou solo.

Distribuição: Austrália, Brasil, Canadá, França, Idonésia, Jamaica, Polônia, Eslovênia, Espanha, Reino Unido e Estados Unidos.

Material examinado: Brasil. Pernambuco: Recife (8°00'54.0"S 34°56'40.2"O): excremento de *Cavia porcellus* (Porco-da-índia), 04.11.2020, M.O. Cruz 007PEDI1 (URM 94473).

Figura 9 – *Coemansia erecta*. A. Região fértil de um esporóforo bifurcado. B, D. Parte apical do esporóforo. C. Parte inicial da região fértil com bifurcação. E. Estipe do esporocládio saindo de um ângulo agudo do eixo. F. Septo com cavidade lenticular. G. Esporangiosporos.



Fonte: Cruz, M.O. (2022).

Mucor ardhlaengiktus B.S. Mehrotra & B.M. Mehrotra, Sydowia 31 (1-6): 94 (1979)
(Figura 10,11)

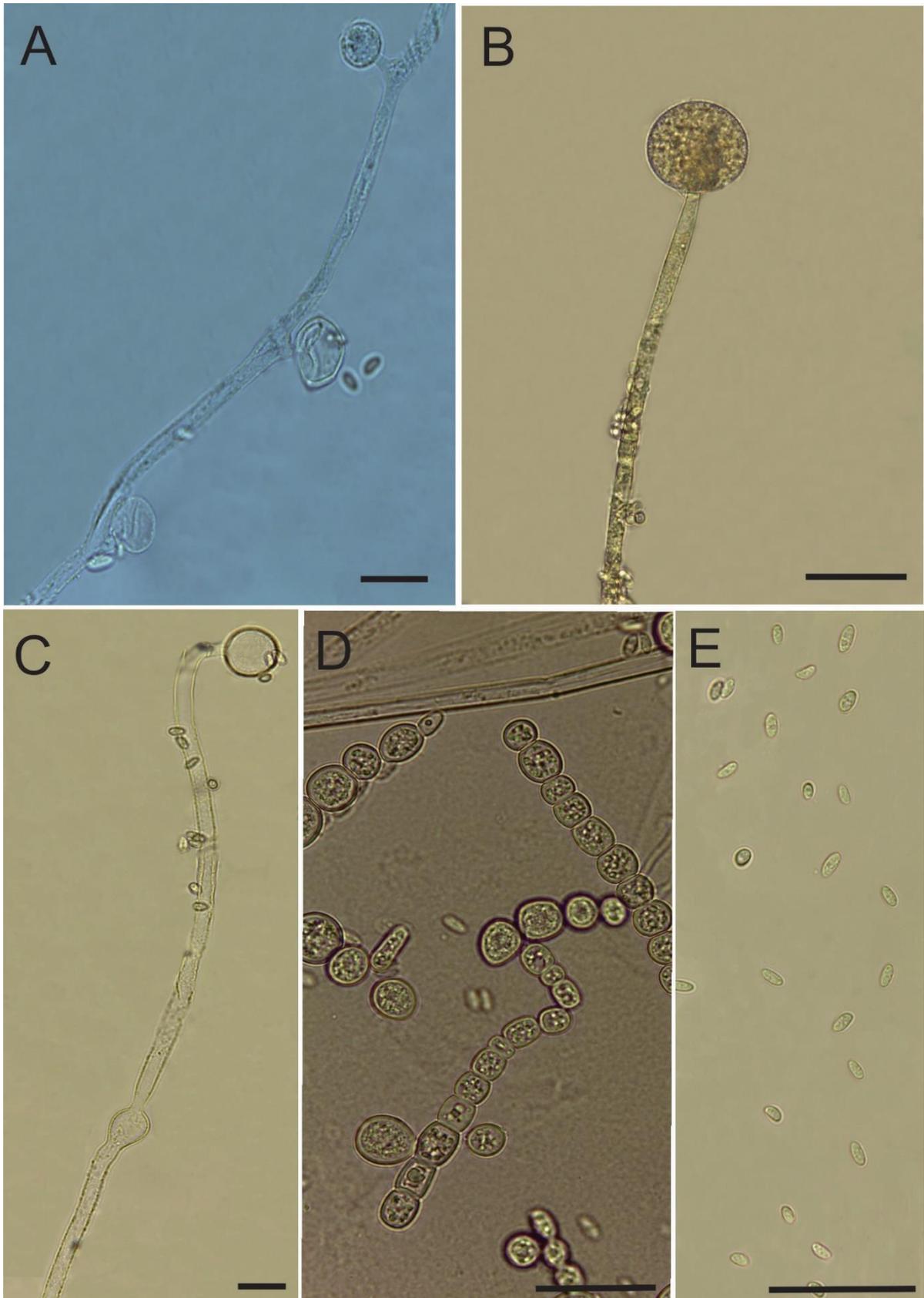
Colônia de crescimento moderado (7cm diâm., após 5 dias, em BDA, a 28°C), aveludada, branca (2A1), tornando-se amarela pálida com a idade (4A2); reverso amarelo opaco (5A2). Rizoides abundantes, simples ou ramificados. Esporangióforos hialinos, com fototropismo positivo, simples ou simpodialmente ramificados, bifurcados ou trifurcados no ápice, algumas ramificações curtas quase que tornando os esporângios sésseis, 800–2500 × 4–10 µm, parede lisa. Esporângios amarelos pálidos, globosos ou subglobosos, 12–40 × 18–50 µm, com parede equinulada. Columelas globosas ou subglobosas, hialinas, algumas truncadas na base, 10–40 µm, parede lisa. Esporangiosporos hialinos, elipsoides, alguns com um dos lados achatados, sem conteúdo quando jovem, apresentando gúttulas em colônias mais velhas, 4–8 × 2–3,5 µm, parede lisa. Clamidosporos de formas variadas presentes em hifas vegetativas. Zigosporos não observados.

Habitat: Solo e amostra clínica de humanos.

Distribuição: Austrália, Brasil, Estados Unidos e Índia.

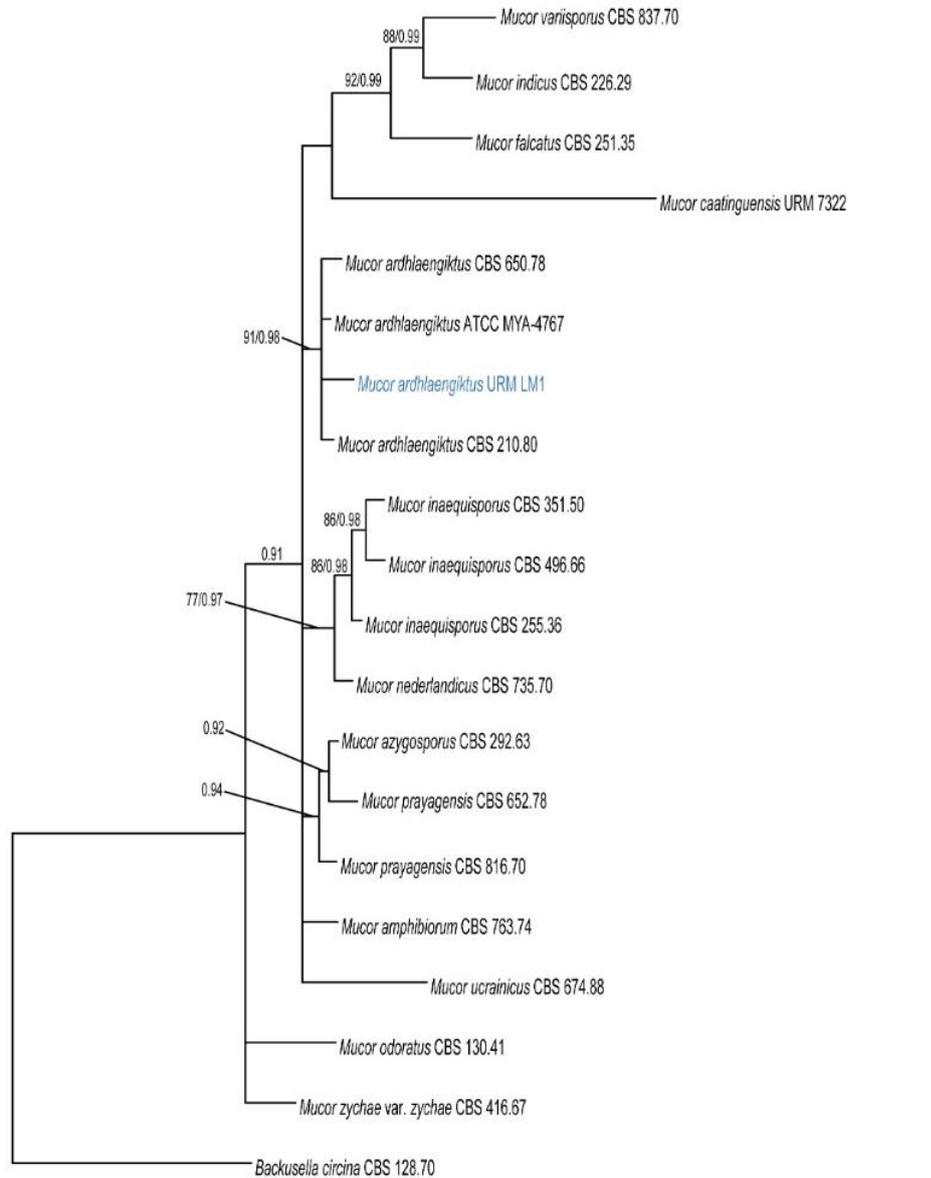
Material examinado: Brasil. Pernambuco: Recife (°01'12.8"S 34°57'14.6"O): excremento de *Bos indicus* (Boi), 10.11.2020, M.O. Cruz (URM 8403).

Figura 10 - *Mucor ardhlaengiktus*. A. Esporangióforo com columelas quase que sésseis. B. Esporangióforos com esporângio, C. Esporangióforo com esporângio abortivo (intercalar). D. Clamidosporos. E. Esporangiosporos. Barras de escala: 40 μ m.



Fonte: Cruz, M.O. (2022).

Figura 11 – Árvore filogenética de *Mucor ardhlaengiktus* e espécies relacionadas construída usando as sequências de LSU rDNA. *Backusella circina* foi usada como grupo externo. Os valores de suporte são para análise de máxima verossimilhança e inferência bayesiana. Valores de bootstrap maiores que 70% e para probabilidades posteriores bayesianas (BYPP) acima de 0.90 são colocados acima dos ramos. A sequência obtida neste estudo está em azul.



Fonte: Cruz, M.O. (2022).

Syncephalis floridana Benny & H.M. Ho, Mycologia 108 (6): 1117 (2016) (Figura 12)

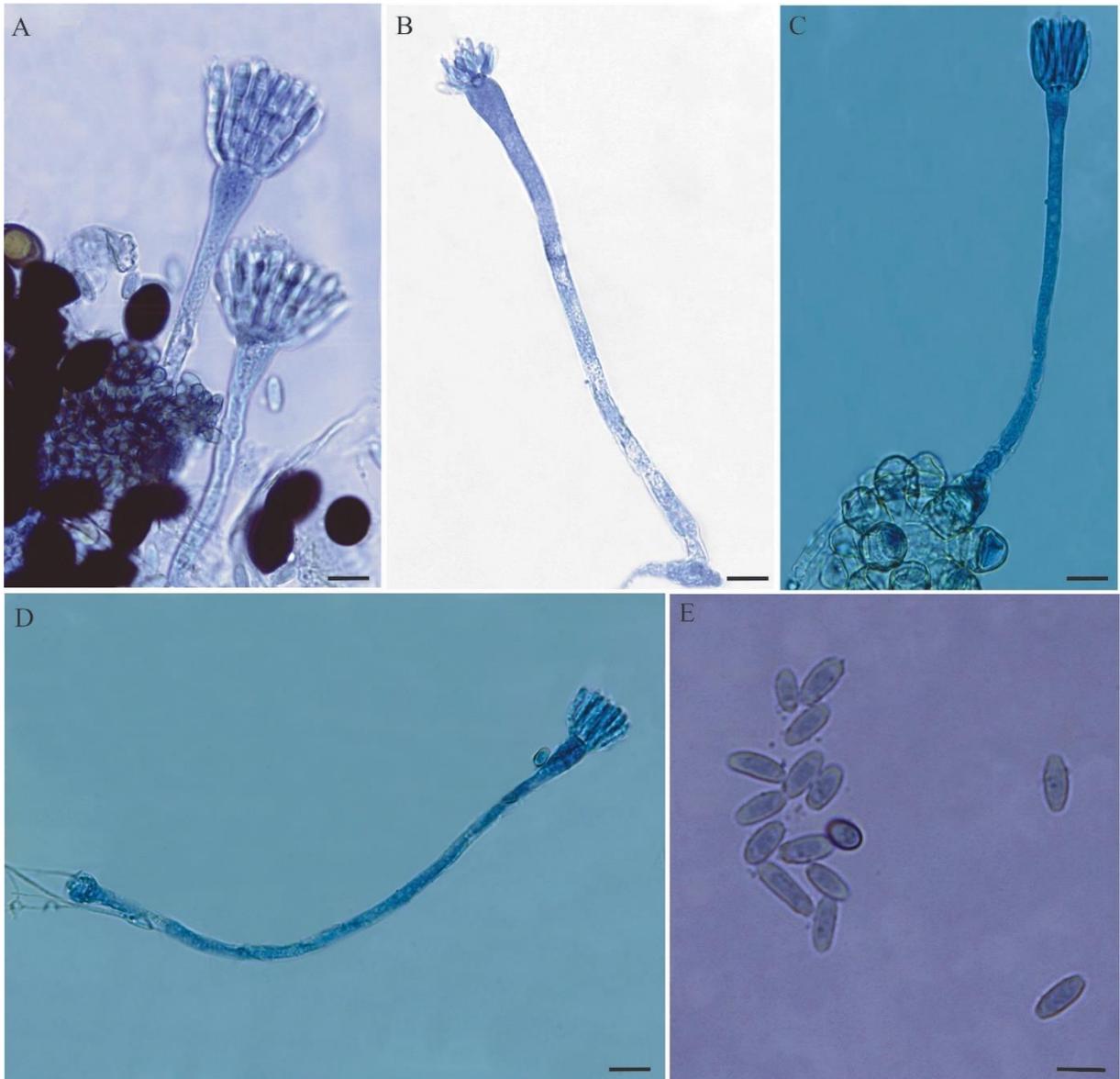
Hifas somáticas escassas, delicadas, hialinas. Rizoides pouco desenvolvidos, hialinos, penetrando nas hifas do hospedeiro, pobremente ramificados, cenocíticos, de parede lisa, 10–15 μm de comprimento. Merosporangióforos hialinos, não ramificados, com base não dilatada ou bulbosa, sem intumescimentos nodais, eretos ou com pouca curvatura, solitários ou em par, 160–210 \times 5–7,5 μm , parede lisa. Vesículas férteis hialinas, obovoides a truncadas, 14,5–17 \times 10–12 μm , parede lisa. Merosporângios cilíndricos, hialinos, eretos ou curvados, principalmente na base, não ramificados, sem células basais, originando-se da parte superior da vesícula, com 2–4 merosporangiosporos cada, 22–35 \times 2.5–4 μm , parede lisa. Merosporangiosporos longo cilíndricos, hialinos, 5–13 \times 3–4 μm , parede lisa. Zigosporos não observados.

Habitat: Parasitando *Cunninghamella echinulata* em solo e *Thamnostylum piriforme* e *Curvularia* sp., em excrementos de ouriço.

Distribuição: Brasil e Estados Unidos.

Material examinado: Brasil. Pernambuco: Recife (8°00'54.0"S 34°56'40.2"O): parasitando *Thamnostylum piriforme* em excremento de *Erinaceus europaeus* L. (Ouriço), 27.03.2021, M.O. Cruz (URM XXXX).

Figura 12 – *Syncephalis floridana*. A,C,D. Merosporangióforos com merosporângios maduros. B. Merosporangióforo com merosporângios jovens. E. Merosporos. Barras de escala = 10 µm.



Fonte: CRUZ, M.O. (2022)

Syncephalis plumigaleata Embree, American Journal of Botany 52: 737 (1965) (Figura 13)

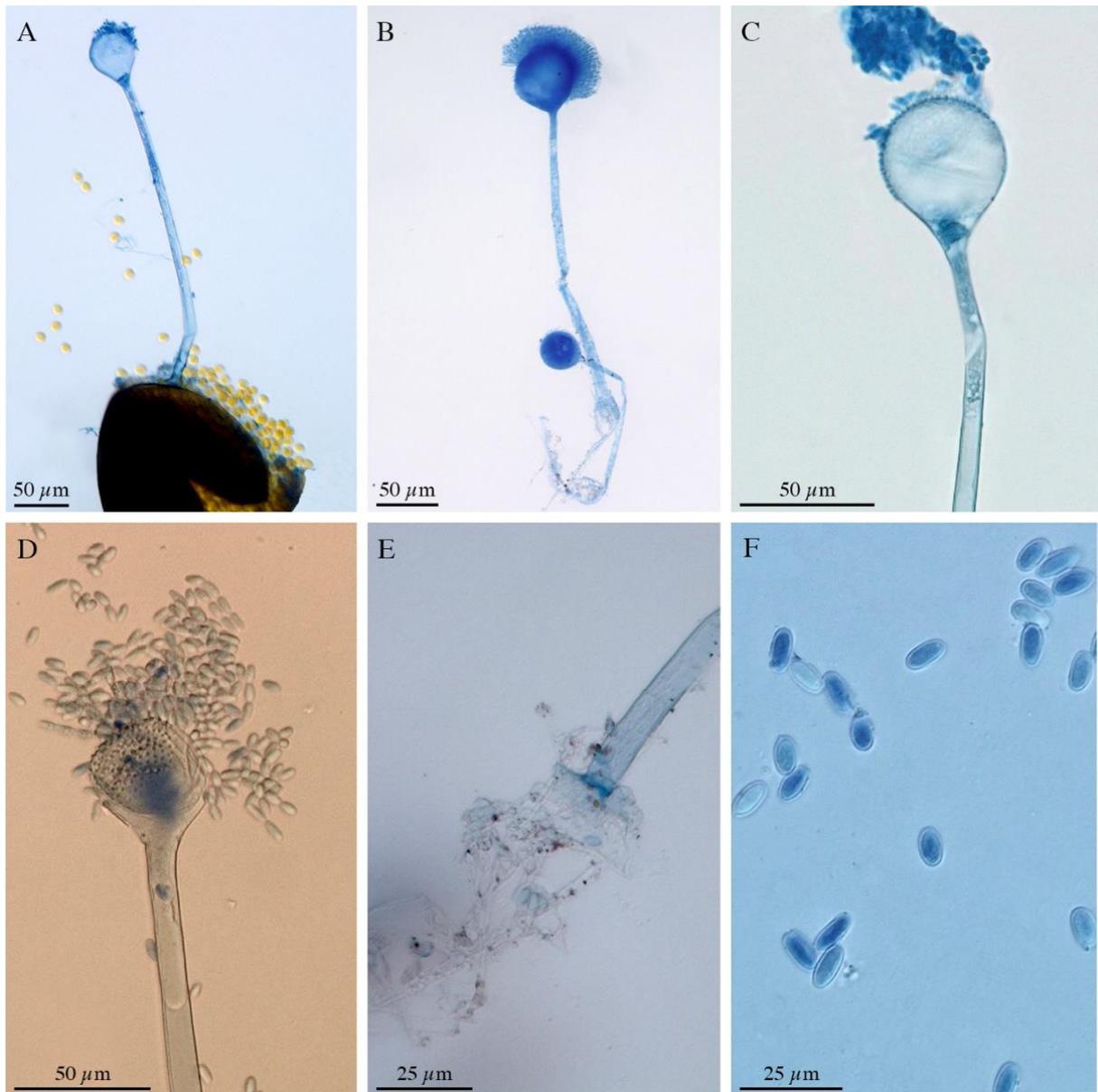
Hifas somáticas pouco desenvolvidas, finas, delicadas, hialinas. Rizoides bem desenvolvidos, hialinos, penetrando na hifa do hospedeiro, fortemente ramificados, cenocíticos, 25–55 μm em comprimento, parede lisa. Merosporangióforos hialinos, simples, não ramificados, base não vesiculada ou bulbosa, desprovidos de nodos, eretos, sem contorção abrupta abaixo da vesícula, 180–645 \times 6–12 μm , parede lisa. Vesículas férteis, hialinas à pálidas amarelas, na maturidade, globosas a subglobosas, colapsando na maturidade, 45–65 \times 35–60 μm , parede lisa. Merosporângios hialinos, cilíndricos, eretos, dispostos unilateralmente na vesícula, não ramificados, sem célula basal, surgindo da parte superior da vesícula, com 3–6 merosporangiosporos cada, parede lisa, 18–55 \times 9–20 μm . Merosporangiosporos hialinos, ovoides a elipsoides, 6.5–13 \times 3–4.5 μm , parede lisa e delgada. Zigosporos não observados.

Habitat: Parasita de Mucorales e Kickxellales em excrementos mamíferos como cavalo.

Distribuição: Áustria, Brasil, Índia, Malásia, Sri Lanka, Estados Unidos e Zimbábwe.

Material examinado: Brasil. Pernambuco: Recife ($^{\circ}01'12.8''\text{S}$ $34^{\circ}57'14.6''\text{O}$): parasitando *Pilobolus* sp. em excremento de *Equus caballus* (Cavalo) 27.03.2021, M.O. Cruz (URM 94420).

Figura 13 - *Syncephlais plumingaleata*. A. Merosporangióforo fixado em um esporângio de *Pilobolus* sp. com vesícula e merosporos. B. Dois merosporangióforos com rizóides. C, D. Merosporangióforo com vesícula e merosporos. E. Porção basal do merosporangióforo com rizoide. F. Merosporos.



Fonte: CRUZ, M.O. (2022).

Piptocephalis graefenharii H.M. Ho, Bot. Studies (Taipei) 47(4): 453 (2006) (Figura 14)

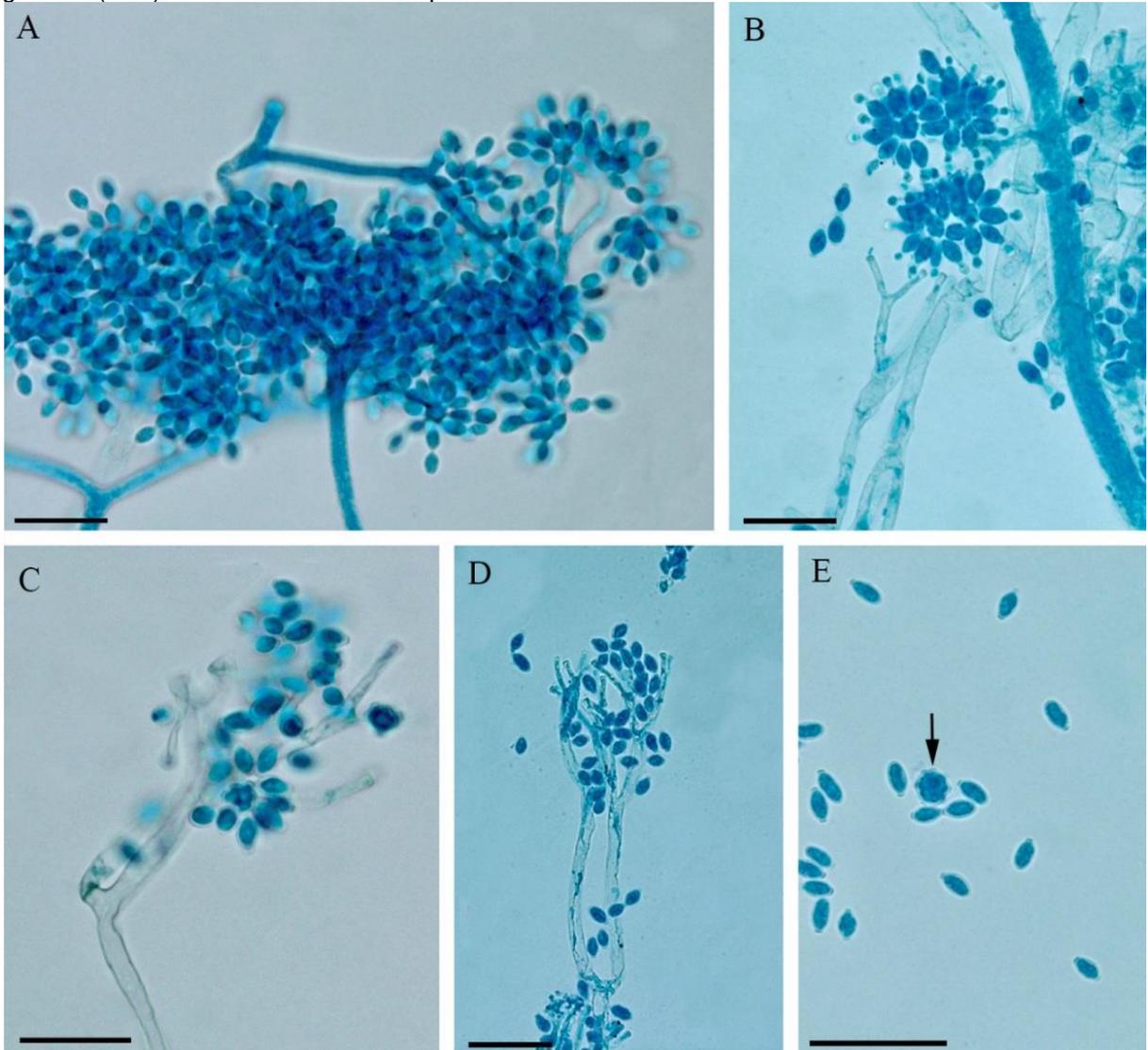
Hifas vegetativas submersas, finas, delicadas, hialinas. Rizoides não observados. Esporóforos hialinos, eretos ou ascendentes, parede lisa, septados com a idade. Esporóforos principais, 1800–3600 μm em comprimento e 2–4 μm de diâm.; região fértil consistindo de até seis ramificações dicotômicas sucessivas; ramos primários, 600–1800 \times 2,5 μm , penúltimos ramos, 7–27 \times 1,5–2,5 μm e ramos terminais, 6,5–15 \times 1–2 μm . Células terminais decíduas, hialinas, globosas, com projeções cônicas, de parede lisa, 4,5–6 \times 4–6 μm , comportando 4–14 merosporângios, secos na maturidade. Merosporângios eretos, hialinos, elipsoides, com dois merosporos, em que os merosporos apicais brotam dos basais, 10–13 \times 3–3,5 μm , parede lisa. Merosporos elipsoides, hialinos, 5–6,5 \times 2,5–3 μm , parede lisa. Zigosporos não observados.

Habitat: Parasita de fungo mucoráceo do solo e excremento de paca.

Distribuição: Afeganistão, Austrália, Brasil, China e Reino Unido.

Material examinado: Brasil. Pernambuco: Recife (8°00'54.0"S 34°56'40.2"O): parasitando *Mucor* sp. em excremento de *Cuniculus paca* (Paca), 26.06.2021, M.O. Cruz (URM 94643).

Figura 14 - *Piptocephalis graefenharii*. A–D Região fértil ramificada do esporóforo com merosporângios (ver disposição dos merosporângios na célula terminal em B e C). E. Merosporos e uma célula terminal globosa (seta). Barras de escala = 25 µm.



Fonte: Cruz, M.O. (2022).

Piptocephalis xenophila Dobbs & M.P. English, Trans. Br. mycol. Soc. 37(4): 375 (1954) (Figura 15)

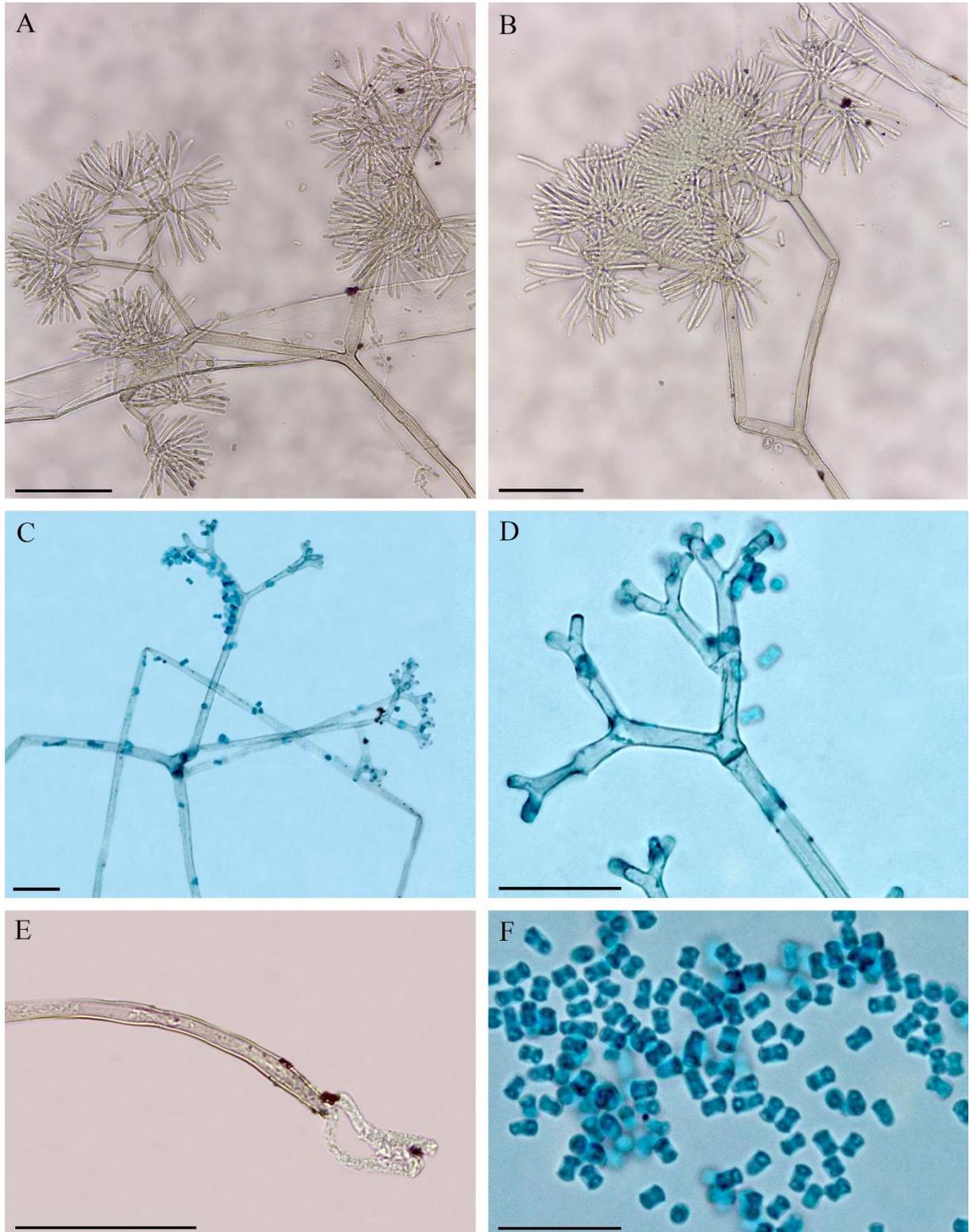
Hifas vegetativas submersas, delicadas, hialinas. Rizoides hialinos, pouco ramificados, até 22 μm de comprimento e 2,2 μm de diâm. Esporóforos eretos, hialinos, apresentando septação com a idade, longitudinalmente estriados, parede lisa. Esporóforos principais, 1250–3000 \times 3–5 μm , com porção fértil apresentando até sete ramificações dicotômicas. Ramificações primárias, 300–1500 \times 2,5 μm , penúltima ramificação, 7–10 \times 1,5–2 μm , ramos terminais, 6,5–15 \times 1–2 μm . Células terminais decíduas, hialinas, triangulares, parede lisa, de 4 μm de diâm., suportando 5 a 12 merosporângios que permanecem secos na maturidade. Merosporângios cilíndricos, hialinos, eretos, com 3–10 merosporos, 23–26 \times 2–3 μm ., parede lisa. Merosporos hialinos, cilíndricos, 4–6 \times 2,5–3 μm , parede lisa. Zigosporos não observados.

Habitat: Solo e parasitando *Mucor* sp. em excremento de porco-da-índia.

Distribuição: Afeganistão, Austrália, Brasil, Canadá, China, Reino Unido, Estados Unidos e Japão.

Material examinado: Brasil. Pernambuco: Recife (8°00'54.0"S 34°56'40.2"O): parasitando *Mucor* sp. em *Cavia porcellus* (Porco-da-índia), 26.06.2021, M.O. Cruz (URM 94644).

Figura 15 - *Piptocephalis xenophila*. A–B. Esporóforo ramificado com merosporângios. C. Esporóforo ramificado após a liberação dos merosporos. D. Detalhe das ramificações terminais do esporóforo após a liberação dos merosporos. E. Rizoide. F. Merosporos (Barras de escala = 25 µm).



Fonte: Cruz, M.O. (2022).

5 DISCUSSÃO

5.1 ASPECTOS ECOLÓGICOS DE FUNGOS ZIGOSPÓRICOS COPRÓFILOS DO RECIFE, PE, BRASIL

A coprofilia dos fungos corresponde à capacidade desses organismos em degradarem os biocompostos presentes nos excrementos e assim se desenvolverem em conjunto com outros organismos como bactérias e nematóides (KRUG, BENNY; KELLER, 2004). Essa forma de vida dos fungos ainda é pouco explorada e, até onde se conhece, apenas 1,1% dos fungos conhecidos são sapróbios de excrementos de animais (PÖLME et al., 2021).

O presente estudo implementa a lista de fungos coprófilos do Brasil. Segundo o Flora do Brasil (2020), 6.320 fungos foram catalogados para o país e, desses, 271 foram reportados de excrementos de animais herbívoros (MELO et al., 2020). Infelizmente, o aumento do conhecimento da copromicodiversidade no Brasil tem ocorrido de forma lenta, principalmente, pelo escasso número de micologistas que exploram esse grupo de organismos no país (CALAÇA, TEREZA; SANTOS, 2020, MELO et al., 2020).

A coprodiversidade dos fungos zigospóricos também é pouco conhecida. Em escala global, somente 1,5% dos fungos zigospóricos conhecidos são sapróbios em excremento de animais (PÖLME et al., 2021). Nesse contexto, os resultados do presente estudo elevam o conhecimento da diversidade de fungos zigospóricos coprófilos. Apesar dos conhecidos registros desse grupo de fungos no Brasil (BATISTA, 1948; BATISTA; PONTUAL, 1948; BATISTA; VITAL; SILVA-MAIA, 1955; BATISTA et al., 1961; RICHARDSON, 2001; CALAÇA; SANTOS, 2017), apenas Trufem (1981, 1984, 1985), Alves, Trufem e Milanez (2002), Santiago et al. (2011), Lima (2014) e de Souza et al. (2017) exploram exclusivamente os fungos zigospóricos. Entre esses, apenas Santiago et al. (2001), Lima (2014) e de Souza et al. (2017) apresentam análises ecológicas das comunidades de fungos comparando múltiplas variáveis. No entanto, Lima (2014) e de Souza et al. (2017) exploraram somente a ordem Mucorales e Alves, Trufem e Milanez (2002) estudaram apenas o gênero *Mucor*. Quanto aos estudos de Trufem (1981, 1984, 1985), esses limitam-se aos aspectos taxonômicos, com poucas observações de caráter ecológico.

O presente estudo é o mais completo inventário de fungos zigospóricos coprófilos em escala mundial, no que se refere à riqueza de espécies, quando comparado com outros estudos previamente desenvolvidos. A riqueza (40 táxons) de fungos zigospóricos observada nos excrementos de oito animais supera as reportadas por Santiago et al. (2011) (38 táxons desse grupo a partir dos excrementos de oito tipos de animais herbívoros, coletados durante 12 meses, no Parque Estadual de Dois Irmãos, Recife, PE), Lima (2014) (11 táxons em excrementos de ovinos, caprinos e bovinos coletados no decorrer de seis meses em áreas da Caatinga no mesmo estado), de Souza et al. (2017) (24 táxons de fungos zigospóricos a partir de excrementos de oito tipos de herbívoros coletados ao longo de oito meses em Pernambuco) e Melo (2015) (17 espécies de fungos zigospóricos a partir de nove animais equinos, bovinos e caprinos, ao longo de 10 coletas em Pernambuco). No entanto, essa diferença da riqueza observada entre o atual estudo e os supracitados já era esperada, já que o número de espécies isoladas depende de vários fatores, como local de estudo, os tipos de excrementos analisados (espécies e raça dos animais), alimentação dos animais e número de coletas realizadas.

Nesse estudo, dos 40 táxons reportados, 31 pertencem a ordem Mucorales, corroborado os dados de Santiago et al. (2011), que reportaram 34 táxons de Mucorales entre os 38 fungos zigospóricos observados no seu estudo. Fungos mucoráceos apresentam alto grau de ruderabilidade, com elevado investimento energético em crescimento e reprodução, como estratégia ecológica que torna esses fungos dominantes em ecossistemas pós-perturbação (COOKE; WHIPPS, 1993). Essas características ecofisiológicas fazem com que os fungos mucoráceos sejam pioneiros na sucessão ecológica que ocorre nos excrementos, embora alguma sobreposição com fungos de outros filos, principalmente Ascomycota possa ser observada (KRUG, BENNY; KELLER, 2004). Em contrapartida, representantes de Kickxellales tendem a ser observados após cinco dias de incubação das amostras, quando ascomicetos começam a ser observados com maior proporção. Já os representantes de Zoopagales, micoparasitas, são observados sobre as hifas colapsadas de mucoráceos após 10 dias de incubação das câmaras (BENNY, 2008). Outros estudos sobre fungos coprófilos, como os de Richardson (2004, 2008) e Abdel-Azeem e Salem (2015) também evidenciaram uma menor riqueza de espécies de Kickxellales e Zoopagales do que as de Mucorales, corroborando os dados do presente estudo.

A maioria dos táxons listados neste trabalho foram reportados por outros autores em excrementos de mamíferos herbívoros. Piontelli, Santa-Maria e Caretta (1981) estudando fungos em fezes de cavalo, no Chile, também reportaram *Mucor circinelloides*, *M. hiemalis*, *M. racemosus* e *P. kleinii*. Ainda no Chile, Piontelli, Cruz e Toro (2006) reportaram *Syncephalastrum racemosum* em excremento de coelho. *Mucor hiemalis*, *M. racemosus*, *P. kleinii* e *Rhizopus stolonifer* foram observados em excrementos na Itália, por Caretta e Piontelli (1996), assim como *Cunninghamella echinulata*, *P. crystallinus*, *P. kleinii* e *P. umbonatus*, na França, por Richardson (2008). Onze espécies isoladas neste estudo também foram isoladas por Abdel-Azeen e Salem (2015), no Egito: *Circinella muscae*, *C. umbellata*, *L. corymbifera*, *M. hiemalis*, *M. racemosus*, *P. crystallinus*, *P. kleinii*, *P. lentiger*, *R. stolonifer*, *S. racemosum* e *T. piriforme*.

Quase todos os fungos listados neste estudo foram reportados por outros inventários de fungos zigospóricos coprófilos no Brasil. Dezoito espécies aqui reportadas foram citadas por Santiago et al. (2011) em Pernambuco: *Circinella muscae*, *C. umbellata*, *C. echinulata*, *L. hyalospora*, *M. circinelloides*, *M. griseocyanus*, *M. lusitanicus*, *M. mousanensis*, *M. racemosus* f. *chibinensis*, *P. crystallinus*, *P. kleinii*, *P. lentiger*, *P. longipes*, *P. minutus*, *P. umbonatus*, *R. arrhizus* var. *arrhizus*, *S. racemosum* e *Thamnostylum piriforme*. *Lichtheimia brasiliensis*, *L. ramosa*, *M. luteus*, *R. arrhizus* e *R. stolonifer* foram reportadas por de Souza et al. (2017), em fezes de mamíferos herbívoros da Caatinga de Pernambuco. O registro de *M. merdicola*, *Syncephalis clavata* e *Utharomyces epallocaulus* neste inventário corresponde à segunda ocorrência desses microrganismos em fezes de animais herbívoros no Brasil, tendo as mesmas sido registradas por Li et al. (2016), Melo, Santiago e Cavalcanti (2011) e Alves, Cruz e Santiago (2020), respectivamente.

Coemansia erecta, *S. plumigaleata* e *L. corymbifera* foram registradas em fezes de mamíferos herbívoros em outros países, como Jamaica (LINDER, 1943), Zimbabwe (EMBREE, 1965) e Estados Unidos (ELLIS; HESSELTINE, 1966), respectivamente. No presente estudo, essas espécies estão sendo reportadas pela primeira vez nesse tipo de substrato, no Brasil. Ainda, *Absidia aguabelensis* (LEITÃO et al., 2021), *Backusella constricta* (LIMA et al., 2016), *M. ardhaengiktus* (MEHROTRA; MEHROTRA, 1978), *Piptocephalis graefenhani*, *P. xenophila* (GRÄFENHAN, 1998) e *S. floridana* (BENNY et al., 2016), com ocorrência principalmente em solo, estão sendo aqui relatadas pela primeira vez em excrementos

de mamíferos herbívoros, dados esses que elevam o conhecimento da diversidade ecológica dos fungos zigospóricos. A presença de *C. erecta*, *M. ardhaengiktus*, *S. floridana*, *S. plumigaleata*, *P. graefenharii* e *P. xenophila* para a América do Sul, além das novas espécies que foram observadas e/ou isoladas nos excrementos dos animais, *Coemansia* sp., *Syncephalis* sp. e *Mucor* sp., confirmam a quarta hipótese desse estudo.

Dentre os fungos zigospóricos isolados, *Mucor* foi o gênero mais representativo em número de espécies (Tabela 2), tendo o mesmo sido verificado por Santiago et al. (2011) e de Souza et al. (2017), enquanto Melo (2015) reportou esse gênero como o segundo gênero mais representativo em número de espécies. Entretanto, diferindo do resultado aqui exposto, no trabalho de Lima (2014), apenas uma espécie de *Mucor* foi reportada. De fato, *Mucor* abrange o maior número de espécies na ordem Mucorales, sendo sapróbios comuns do solo e de material vegetal. Como são coprófilos facultativos, é bem provável que o seu elevado desenvolvimento em excrementos de animais se deva ao contato desse substrato com o solo, principal substrato dos representantes de *Mucor*, assim como ocorre para outros gêneros de Mucorales, como *Absidia*, *Backusella*, *Cunningamella*, *Lichtheimia* e *Syncephalastrum*. Obviamente que esporos desses gêneros também podem ser ingeridos através da alimentação dos animais. Contudo, com os dados gerados nesse trabalho, não é possível estimar quais espécimes coprófilos podem ou não ser oriundos de contaminação externa aos excrementos.

Assim como o observado nesse estudo (Tabela 2), *Pilobolus* também foi o segundo gênero mais representativo em número de espécies no inventário apresentado por Santiago et al. (2011) e de Souza et al. (2017). Em contrapartida, foi o fungo zigospórico mais representativo nos estudos de Lima (2014) e Melo (2015). *Pilobolus* é o único fungo coprófilo obrigatório conhecido. A liberação ativa do esporângio, a formação de esporangióforos com fototropismo positivo e a liberação ativa do esporângio melanizado são características que, juntas com a especificidade nutricional, tornam esses fungos especializados para crescerem em excrementos de animais e a partir desses se dispersarem de forma eficiente (DEACON, 2005).

Thamnostyllum piriforme ocorreu em todas as coletas de excrementos (Tabela 2) e apresentou maior frequência (Figura 3) também no estudo de Santiago et al. (2011). De fato, *Thamnostyllum piriforme* tem sido reportado com maior frequência em excrementos, como destaca Krug, Benny e Keller (2004), em comparação com o solo

(BENNY; BENJAMIN, 1975). O desenvolvimento micelial dessa espécie foi observado, no presente estudo, a partir do segundo ou terceiro dias de incubação, em que o micélio rapidamente se estende por toda a câmara cobrindo o micélio de outros mucoráceos. *Pilobolus crystalinus*, que teve a segunda maior frequência neste estudo (Figura 4), já foi citada em diferentes inventários de fungos coprófilos (TRUFEM, 1984; VIRIATO; TRUFEM, 1985; VIRIATO, 2008; RICHARDSON, 2008; SANTIAGO et al., 2011; LIMA, 2014; ABDEL-AZEEN; SALEM, 2015, DE SOUZA et al., 2017), demonstrando ser um fungo coprófilo bastante comum.

Com exceção dos excrementos de anta e porco-da-índia, a análise de dispersão multivariada mostrou variações nas comunidades de fungos zigospóricos nos excrementos dos outros animais ao longo das coletas (Figura 2). No entanto deve-se salientar que variações nas comunidades de fungos coprófilos quanto ao tipo de animal e coletas podem estar relacionadas às variáveis não exploradas nesse estudo. Há indicação de que fatores abióticos, como precipitação (SANTIAGO et al., 2011) e localização geográfica (RICHARDSON, 2001) influenciam a micota nos excrementos de animais.

Algumas espécies de fungos foram restritas a um determinado tipo de excremento, no presente trabalho, e, por vezes, observou-se uma única ocorrência de alguns desses fungos em uma única coleta (ex: *M. circinelloides*, *P. xenophila* – porco-da-índia; *S. racemosum* – paca; *S. clavata* – ouriço; *S. floridana* - ouriço e *Syncephalis* sp. – coelho). Nesse caso, fica difícil inferir que sejam casos de especificidade do fungo pelo excremento de determinado animal, podendo tratarem-se de espécies raras, muitas vezes contaminantes pouco frequentes do solo. Entretanto, *C. erecta* e *Coemansia* sp., apresentaram certa predileção, já que ocorreram nos excrementos de porco-da-índia em quatro coletas. O mesmo foi observado em *S. plumigaleata*, que ocorreu em três coletas, sempre nos excrementos de cavalo (Tabela 2, 3). Alves, Trufem e Milanez (2002) afirmam que ocorre seletividade do substrato para o desenvolvimento de táxons de fungos zigospóricos. Todavia, alguns dos fungos supracitados que ocorreram em apenas um tipo de excremento, neste estudo, foram previamente isolados a partir de outros tipos de excrementos. *Mucor circinelloides* foi isolado de excrementos de bisão, boi (ALVES; TRUFEM, MILANEZ, 2002) e caprinos (DE SOUZA et al., 2017). Há registro de *S. racemosum* isolado a partir dos excrementos de boi, caprinos e ovinos (DE SOUZA et al., 2017). Melo, Santiago e Cavalcanti (2011) registraram ocorrência de *S. clavata* parasitando *T. piriforme* em

excrementos de paca. *Coemansia erecta* foi isolada de excrementos de morcegos por Linder (1943). Embree (1965) registrou a observação de *S. plumigaleata* parasitando fungos Mucorales em excrementos de roedores, mas não especificou o animal.

Embora paca e porco-da-Índia sejam roedores (ordem Rodentia), as comunidades, com base nas frequências de ocorrência dos fungos zigospóricos, nos excrementos de porco-da-índia, foram mais próximas às de coelho, animal lagomorfo (Ordem Lagomorfa) (Figura 3). Mesmo considerando a diferenciação na dentição desses animais, a alimentação de porco-da-índia é mais similar à de coelho, já que ambos se alimentaram de ração para coelho (Figura 5; Quadro 1). A estrutura das comunidades de fungos zigospóricos, com base na frequência relativa das 20 espécies mais frequentes, nos excrementos de paca (animal roedor, ordem Rodentia) foi mais próxima à de ouriço (animal não roedor, ordem Erinaceomorpha) (Figura 3) e a riqueza, assim como a diversidade, segundo índice de Simpson, de fungos zigospóricos nesses excrementos foram iguais (Figura 7). Em concordância, a alimentação de paca é mais similar à alimentação de ouriço. Ambos se alimentam de ração labina, amendoim e algumas frutas (Figura 5; Quadro 1). A distância de similaridade entre a alimentação dos animais (Figura 5) e a matriz de distância entre as comunidades de fungos nos excrementos (Figura 3) corresponderam para todos os animais, em que, nas duas análises, boi, anta, ouriço e coelho formaram *clusters* com cavalo, veado, paca e porco, respectivamente. Essas comparações apontam que a similaridade entre a alimentação dos animais reflete nas comunidades de fungos zigospóricos nos excrementos dos mesmos, assim confirmando a terceira hipótese desse trabalho.

Estudos como de Lima (2014), Santiago et al. (2011) e de Souza et al. (2017) indicam que a comunidade fúngica dos excrementos de herbívoros é um reflexo da alimentação dos animais. Esses relatos corroboram a análise realizada nesse estudo, correlacionando alimentação dos animais e a ocorrência de fungos nos excrementos, em que a maioria dos alimentos tiveram correlação negativa ou positiva com a ocorrência dos fungos zigospóricos (Figura 6). Capim apresentou maior número de correlações negativas para os fungos zigospóricos, com correlações positiva relacionadas às espécies de *Pilobolus*. De fato, a ingestão de capim pelo animal é uma das etapas do ciclo de vida dos fungos desse gênero (Figura 1), tornando clara a relação desse alimento com a comunidade de fungos nos excrementos dos animais que o ingerem. O elevado número de correlações negativas entre esse alimento e a

maioria das espécies de fungos zigospóricos é uma provável consequência da inabilidade da maioria das espécies em degradarem os carboidratos complexos do capim, e, portanto, esses fungos não são frequentes nesse alimento. A ração para coelho influenciou positivamente o aparecimento de fungos de diversos gêneros. Isso pode ser reflexo da composição química dessa ração, que, provavelmente, é a mais nutritiva dentre as que compõem a dieta dos animais. Como pontuado por Richardson (2001), o alimento ingerido pelo animal influencia a concentração de compostos, como lignina e celulose, nos excrementos, e essa composição química interfere na micota coprófila de acordo com a exigência nutricional dos fungos.

Mucor ardhaengiktus e *L. corymbifera* foram as espécies negativamente influenciadas pelo maior número de alimentos. O feno, folhas, coco e ração para coelho foram os alimentos responsáveis pelo aparecimento de *Mucor ardhaengiktus* nos excrementos. Como essa espécie foi apenas isolada de solo (MEHROTRA; MEHROTRA, 1978), pode-se considerar também a contaminação dos excrementos com solo como um dos fatores que levam ao desenvolvimento dessa espécie. As rações mix e para coelho foram os únicos alimentos que apresentaram correlação positiva com *L. corymbifera*. Dessa forma, é muito provável, que assim como para outras espécies, que o desenvolvimento de *L. corymbifera* nos excrementos também esteja relacionado à contaminação de excrementos pelo o solo. *Lichtheimia brasiliensis* e *M. merdicola* foram os fungos que apresentaram o maior número de alimentos com correlação positiva. Entre esses alimentos estão frutas, calcário, ração e folha. Efetivamente, tais alimentos compõem a dieta dos animais provedores dos excrementos com ocorrência de *L. brasiliensis* e *M. merdicola*. Até onde se sabe, *L. brasiliensis* foi apenas isolada de amostras de solo (SANTIAGO et al., 2012) e excrementos de ovelha (DE SOUZA et al., 2017), e *M. merdicola* foi isolada de excrementos de boi (LI et al., 2016), com nenhum relato do isolamento de *L. brasiliensis* de excrementos de anta e isolamento de *M. merdicola* a partir dos excrementos de anta, paca, porco-da-índia e veado-catingueiro, como apresentado neste estudo. Cabe ressaltar que couve-folha, ração ovina, ração labina e ração para coelho foram os alimentos que influenciaram positivamente o desenvolvimento de *T. piriforme*, espécie com maior frequência nesse estudo. Estes alimentos não compõem a dieta de anta, boi e cavalo, o que pode explicar a ausência de *T. piriforme* nos excrementos desses animais (Figura 6; Quadro 1).

Na análise da frequência relativa dos fungos inventariados, pode-se analisar quais fungos foram mais ocorrentes em cada tipo de excremento (Figura 3). Comparando com a análise de associações monotônicas entre tipos de alimentos e ocorrência de espécies de fungos (Figura 6), pode-se perceber que a maior ocorrência dos fungos em determinado excremento reflete a presença de certos alimentos na dieta do animal. Por exemplo, *P. crystalinus* foi o fungo mais ocorrente nos excrementos de boi (Figura 3), por vez, a ocorrência dessa espécie tem correlação positiva com feno (Figura 6), alimento presente na dieta do boi (Quadro 1). *Mucor merdicola* foi o fungo mais ocorrente nos excrementos de anta (Figura 3), sendo que a ocorrência dessa espécie tem elevada correlação positiva com abóbora, batata-doce e cenoura (Figura 6), alimentos presentes na dieta de anta (Quadro 1). Tal comparação reforça que a alimentação do animal reflete a comunidade de fungos zigospóricos em seus excrementos.

De acordo com a análise de diversidade, segundo o índice de Simpson, os excrementos de porco-da-índia exibiram maior diversidade de fungos zigospóricos (Figura 7B). *Circinella muscae*, *Coemansia* sp., *C. erecta*, *L. ramosa*, *M. circinelloides*, *M. gryseocyanus* e *P. xenophila* são os fungos presentes nos excrementos de porco-da-índia que apresentaram frequência de ocorrência menor que 1.8% (Figura 3) e podem ser responsáveis pela maior diversidade nos excrementos desse animal. Embora muitas espécies raras estejam presentes em inventários de fungos zigospóricos, tanto de excrementos como de outros substratos, o índice de diversidade de Simpson não tem sido empregado, assim não existindo outros dados na literatura para comparação com os apresentados neste trabalho.

Outros estudos com fungos coprófilos têm aplicado o índice de diversidade de Shannon e, diferente do presente estudo, constataram diferenças de diversidade entre os excrementos inventariados. Richardson (2001), ao analisar excrementos de boi, coelho, lebre, ovelha, pernil e veado, constatou diferença na diversidade de fungos coprófilos. Melo, Bezerra e Cavalcanti (2012) consideraram diferença na diversidade de Ascomycetes entre os diferentes excrementos de herbívoros estudados com distribuição homogênea. No entanto os índices de diversidade e equitabilidade não foram aplicados nos estudos de carácter ecológico já realizados sobre fungos zigospóricos de excrementos. Todavia, existem estudos que exploram as diferenças na riqueza, diversidade (índice de Shannon) e equitabilidade de fungos zigospóricos de solo, e, assim como neste estudo, não evidenciaram diferenças significativas

dessas variáveis entre as comunidades analisadas. Lima (2018) estudou os fungos Mucorales de solo de brejos situados em Pernambuco, não havendo observando diferenças na riqueza e diversidade das comunidades inventariadas. Lima et al. (2020) reportaram resultados semelhantes, sem diferenças na riqueza, diversidade e equitabilidade entre as comunidades de Mucorales inventariados no solo de Mata Atlântica.

No inventário de fungos zigospóricos em excrementos de herbívoros realizado por Santiago et al. (2011), não foi verificada diferença no número de táxons entre os excrementos de animias ruminantes e não ruminates. A mesma observação foi realizada por Melo, Bezerra e Cavalcanti (2012), ao estudarem Ascomycetes em excrementos de herbívoros. Estes resultados corroboram os do presente estudo, o qual mostra que não há diferenças na riqueza, diversidade e equitabilidade dos fungos zigospóricos entre os excrementos de animais roedores (ordem Rodentia) e não roedores (Artiodactyla, Erinaceomorpha, Lagomorfa e Perissodactyla) (Figura 8), dessa forma não confirmando a primeira e segunda hipóteses desse trabalho. No entanto, merece comentário o fato de as duas únicas espécies de Kickxellales observadas nesse trabalho (*Coemansia* sp. e *C. erecta*) terem ocorrido em excrementos de porco-da-índia, que é roedor, dessa forma corroborando os dados de Benny (2008), que afirmou que zigomicetos da ordem Kickxellales são mais frequentes em excrementos de mamíferos roedores, quando comparados aos não roedores.

A dissimilaridade entre as comunidades de fungos zigospóricos foi influenciada em grande parte pelas espécies mais frequentes (ex: *T. piriforme*, *P. crystalinus*, *C. umbellata*, *B. constricta*), a quais contribuíram com quase 50% dessa dissimilaridade (Tabela 4). Até o presente, não se conhecem estudos com fungos coprófilos que tenham utilizado essa análise de dissimilaridade, não existindo, portanto, dados para comparações. De toda forma, essas espécies mais frequentes, observadas nesse estudo, têm sido comumente reportadas em excrementos de animais do Brasil e até em outros países (exceto *M. merdicola*), de forma que resultados semelhantes poderão ser observados por outros autores, principalmente, em regiões de clima tropical.

5.2 ASPECTOS TAXONÔMICOS DE FUNGOS ZIGOSPÓRICOS COPRÓFILOS DO RECIFE, PE, BRASIL

5.2.1 Primeira ocorrência de *Coemansia erecta* na América do Sul

Coemansia erecta foi observada sobre excrementos de porco-da-índia neste estudo. Muitas espécies desse gênero, incluindo *C. erecta*, já foram isoladas de excrementos de roedores (LINDER, 1943). Tentativas de cultivo nos meios de cultura BDA, MEYE, PYED e ágar com farinha de milho sob diferentes temperaturas foram realizadas, mas o fungo não se desenvolveu. Os meios de cultura e condições de incubação foram planejados de acordo com Benny (2008) e Chuang et al. (2017). Com isso, a identificação ocorreu apenas por análise morfológica em lâminas montadas com glicerol a 50% e azul de lactofenol. Cabe ressaltar que tentativas de montagem de lâminas com PVLG foram feitas, mas as estruturas se colapsavam inviabilizando a visualização das estruturas.

Esporangióforos bifurcados ou trifurcados sem ramificações dicotômicas e esporangiosporos subcilíndricos com base truncada e ápice arredondado, são as principais características que diferenciam *C. erecta* das outras espécies do gênero. *Coemansia guatemalensis* Thaxt. ex Linder é morfológicamente similar à *C. erecta*, como apontado por Chuang et al. (2017), diferindo por formar ocasionalmente esporangióforos bifurcados, nunca trifurcados. Além disso, *C. guatemalensis* forma esporangiosporos fusóides, com $L/C = 6.8$, maiores que os esporangiosporos de *C. erecta* ($L/C = 3.9$).

As características morfológicas observadas no espécime brasileiro apresentam boa correspondência com os descritos por Bainier (1906). Todavia, o espécime descrito por Bainier (1906) forma esporóforos menores (até 33,6 μm em comprimento) do que os de *C. erecta* URM (94473) (até 985 μm em comprimento). Linder (1943) descreveu algumas estruturas maiores que as descritas para o espécime aqui descrito, como esporóforos (2–4 mm \times 7,2–14 μm diâm.), estipes dos esporocládios com comprimento de 3,5–7,2 μm e esporocládios medindo 20–36 \times 5,5–6,5 μm em diâmetro. URM (94473) é morfológicamente semelhante ao descrito por Boedijn (1958), mas o espécime desse autor apresentou algumas estruturas maiores: pseudophialides (3–5 \times 1,5–2 μm diâm.), estipes dos esporocládios (4–8 \times 3–4 μm diâm.) e esporocládios (26–37 \times 4–6 μm diâm.). Boedijn (1958) também reportou de

5 a 9 septos em cada esporocládio, enquanto URM (94473) forma esporocládios com 4–6 septos. Contudo, Linder (1943) pontuou que espécime de *C. erecta* variam consideravelmente em termos morfológicos.

5.2.2 Primeira ocorrência de *Mucor ardhlaengiktus* na América do Sul

Mucor ardhlaengiktus está sendo reportado pela primeira vez na América do Sul, tendo sido isolado de excremento de boi. Esta espécie foi isolada de solo e descrita por Mehrotra e Mehrotra (1978), na Índia. *M. ardhlaengiktus* foi reportada na Austrália, Estados Unidos e Índia. *Mucor ellipsoideus* E. Álvarez, Cano, Stchigel, Deanna A. Sutton & Guarro, descrita em 2011, foi posteriormente sinonimizada com *M. ardhlaengiktus* (WALTHER et al., 2013).

A única descrição morfológica de *M. ardhlaengiktus* a que tivemos acesso corresponde à da espécie sinonimizada (*M. ellipsoideus*), apresentada por Álvarez et al. (2011), e o espécime de *M. ardhlaengiktus* isolado nesse estudo corresponde bem a essa descrição. No entanto, o esporangióforo aqui descrito é mais curto (de até 2500 µm em comprimento) do que o descrito por Álvarez et al. (2011), com até 3000 µm em comprimento. Diferente da descrição apresentada pelos autores supracitados, *M. ardhlaengiktus* isolado no Brasil não apresentou columelas cônicas. A análise molecular usando o marcador LSU rDNA do isolado confirma a identificação, mesmo com a limitada comparação morfológica.

5.2.3 Primeira ocorrência de *Syncephalis floridana* na América do Sul

Syncephalis floridana foi observada neste estudo parasitando *Thamnostylum piriforme* em excremento de ouriço. Lâminas com glicerol 50% e azul de lactofenol foram montadas para análise morfológica do espécime. Raramente, consegue-se obter cultura axênica de espécies micoparasitas como as desse gênero e tentativas de co-cultivo (parasita e hospedeiro) não foram eficientes para o cultivo desse fungo no presente estudo.

Esse trabalho reporta a primeira ocorrência de *S. floridana* em excrementos, bem como o primeiro registro dessa espécie para América do Sul e o segundo registro da mesma em uma escala global. Esse micoparasita foi descoberto na Flórida, parasitando *Cunninghamella echinulata* no solo (BENNY et al. 2016).

Segundo Benny et al. (2016), *S. floridana* se diferencia das outras espécies do gênero, principalmente, por apresentar um inchaço na região de infecção no hospedeiro, bem como por formar merosporangióforos longos, de até 170 µm em comprimento, com merosporângios não ramificados comportando de 2–4 merosporangiosporos cada. Outras espécies, como *S. furcata* Tiegh., *Syncephalis leadbeateri* Bawcutt, *S. nana* Dade, *S. tetraspora* M.S. Patil & B.J. Patil e *S. vivipara* B.S. Mehrotra & R. Prasad, também formam merosporângios comportando o mesmo número de merosporangiosporos do que *S. floridana*. No entanto, segundo Benny et al. (2016), outras características morfológicas diferenciam essas espécies de *S. floridana* como as seguintes: *S. furcata* forma merosporangióforos ramificados e merosporangiosporos doliformes; *S. leadbeateri* forma merosporangiosporos cilíndricos, elipsoides e alguns fusiformes, os quais, além de serem diferentes em forma, são bem menores (8,5–9 µm de comprimento) do que os de *S. floridana* (6,5–17 µm de comprimento); *S. nana* forma merosporangiosporos fusiformes; *S. tetraspora* forma merosporangiosporos menores (5–5,5 µm de comprimento) e os merosporângios de *S. vivipara* variam bastante em tamanho no mesmo merosporangióforo, característica singular dessa última espécie.

O espécime de *S. floridana* descrito neste trabalho apresenta concordância com a descrição do holótipo por Benny et al. (2016). No entanto, o espécime brasileiro apresentou merosporangióforos mais longos (160–210 µm em comprimento) do que os descritos (44–170 µm em comprimento) por Benny et al. (2016). Além do mais, esses autores citaram merosporangióforos em conjunto de três ou mais, diferente da descrição aqui percorrida em que foram observados somente merosporangióforos solitários ou em pares. Os tamanhos dos merosporângios e merosporos também foram diferentes. Os merosporângios do holótipo são menores (22,5–27 × 2,5–3,5 µm diâm.) e os merosporos maiores (6,5–17 × 3–3,5 µm diâm.) do que os do espécime brasileiro (22–35 × 2,5–4 µm e 5–13 × 3–4 µm em diâmetro, respectivamente).

5.2.4 Primeira ocorrência de *Syncephalis plumigaleata* na América do Sul

Syncephalis plumigaleata está sendo reportada pela primeira vez na América do Sul, onde foi observada parasitando *Pilobolus* sp. em fezes de cavalo, em Pernambuco, nordeste do Brasil. De acordo com Freitas et al. (2020), 44 espécies de *Syncephalis* foram reportadas nos Neotrópicos. Destas, somente nove foram citadas

na América do Sul (<https://www.gbif.org>). *Syncephalis plumigaleata* foi isolada de solo na Áustria (LAZARUS et al., 2017), Estados Unidos (GBIF, 2021) e Índia (MEHROTRA; PRASAD, 1967), e de fezes de roedor nos Estados Unidos, Sri Lanka (GBIF, 2021) e Zimbabwe (EMBREE, 1965). Essa espécie também foi observada na Malásia, mas sem indicação do substrato de onde a mesma foi isolada (GBIF, 2021).

Morfológicamente, *S. plumigaleata* diferencia-se de outras espécies do gênero pela disposição unilateral dos merosporângios no ápice da vesícula. *Syncephalis obliqua* H.M. Ho & Benny e *S. pseudoplumigaleata* Benny & H.M. Ho são morfológicamente semelhantes à *S. plumigaleata*. Todavia, *S. plumigaleata* difere de *S. obliqua* por formar merosporos ovoides a elipsoides e maiores (6,5–13 × 3–4,5 µm) que os de *S. obliqua*, que medem 5,5–6 × 2,5–3 µm, sendo cilíndricos a doliformes (HO; BENNY, 2008; LAZARUS et al. (2017). *Syncephalis plumigaleata* difere de *S. pseudoplumigaleata* por formar merosporangióforos sem uma torção apical abrupta logo abaixo da vesícula, uma característica comum de *S. pseudoplumigaleata* (BENNY et al., 2016). Adicionalmente, diferente de *S. plumigaleata*, *S. pseudoplumigaleata* pode apresentar merosporangióforos curvados e em pares.

De acordo com a análise filogenética multigênica de *Syncephalis* spp. por Lazarus et al. (2017), *S. plumigaleata* é próxima de *S. hypogena*. Todavia, as duas espécies são morfológicamente distintas. Diferente de *S. plumigaleata*, *S. hypogena* apresenta rizoides robustos, merosporangióforos menores (até 110 µm em comprimento) e merosporângios hipógenos que saem da porção inferior da vesícula, com um ou dois merosporos.

As características morfológicas de *S. plumigaleata* (URM 94420) correspondem bem às descrições de Embree (1965) e Mehrotra e Prasad (1967). URM 94420 forma merosporangióforos menores que os descritos por Mehrotra e Prasad (1967) (450–975 × 9–13,5 µm). Diferente da descrição de Embree (1965) e Mehrotra e Prasad (1967), os quais mencionaram somente vesículas globosas, na descrição deste trabalho vesículas subglobosas também foram observadas em URM 94420. O espécime brasileiro forma merosporangióforos um pouco mais longos (até 13 µm de comprimento) do que aqueles descritos por Embree (1965) (até 10 µm de comprimento) e Mehrotra e Prasad (1967) (até 12 µm de comprimento).

5.2.5 Primeira ocorrência de *Piptocephalis graefenhanii* na América do Sul

Piptocephalis graefenhanii está sendo reportada pela primeira vez na América do Sul, parasitando *Mucor* sp. em excrementos de paca. Até então, Essa espécie havia sido citada somente como parasita em solo. Essa espécie ocorre no Afeganistão, Austrália, China e Reino Unido.

Uma espécie de *Piptocephalis* foi apresentada por Baijal e Mehrotra (1968), no entanto esses autores não apresentaram uma diagnose do táxon. Gräfenhan (1998), ao revisar o gênero *Piptocephalis*, descreveu essa espécie apresentada por Baijal e Mehrotra (1968) e a nomeou como *P. richardii* Baijal & B. S. Mehrotra ex NN. No entanto, Ho (2006a) não considerou *P. richardii* como válida, assim propondo *P. graefenhanii* como novo nome.

Piptocephalis graefenhanii é morfologicamente similar à *P. lepidula* (Marchal) Sacc. A principal característica comum às duas espécies é a formação de merosporos apicais a partir do brotamento do merosporo basal. Todavia, diferente dos esporóforos de *P. graefenhanii*, que se ramificam até seis vezes e não possuem estriação, os esporóforos de *P. lepidula* se ramificam até oito vezes e exibem estriação. A ramificação primária dos esporóforos de *P. graefenhanii* é mais longa (até 1800 µm em comprimento) do que a ramificação primária de *P. lepidula* (até 700 µm em comprimento). Também são observadas diferenças quanto ao número e tamanho dos merosporângios. Em *P. graefenhanii*, as células terminais comportam de 4–14 merosporângios, enquanto em *P. lepidula* o número de merosporângios nas células terminais é maior, de 15–30. Estes merosporângios de *P. graefenhanii* são mais longos (10–13 µm em comprimento) do que os de *P. lepidula* (6.5–9 µm em comprimento).

De acordo com a análise filogenética de *Piptocephalis* desenvolvida por Reynolds et al. (2019), *P. graefenhanii* é bastante próxima de *P. curvata* Baijal & B.S. Mehrotra e de *P. fimbriata* M.J. Richardson & Leadb. No entanto, *P. curvata* é morfologicamente diferente de *P. graefenhanii* por apresentar células terminais dentro de uma gotícula de água na maturidade. Além do mais, as células terminais de *P. graefenhanii* são globosas, diferente das células terminais de *P. curvata*, que são lobadas. Diferenças morfológicas entre essas duas espécies também são observadas nos merosporângios e merosporos. Diferentes dos merosporângios de *P. graefenhanii* que são eretos, os merosporângios de *P. curvata* são curvados. Os merosporos de *P.*

graefenharii são elipsoides, já a forma dos merosporos de *P. curvata* é um pouco diferente, sendo de doliformes a elipsoides. O brotamento dos merosporos apicais a partir dos basais, como ocorre em *P. graefenharii*, não ocorre em *P. lepidula*.

Piptocephalis graefenharii também é morfológicamente diferente de *P. fimbriata*. Diferindo-se das células terminais em *P. graefenharii*, as células terminais em *P. fimbriata* permanecem dentro de uma gotícula de água na maturidade. Adicionalmente, *P. fimbriata* não possui célula terminal, sendo os merosporângios suportados diretamente na última ramificação do esporóforo. Até 14 merosporângios são encontrados em conjunto em *P. graefenharii*, diferente de *P. fimbriata*, onde são dispostos até 20 merosporângios em conjunto. O número de merosporos por merosporângios também é diferente entre essas espécies. Em *P. graefenharii* os merosporângios possuem dois merosporos, enquanto em *P. fimbriata* os merosporângios possuem até seis merosporos.

As características morfológicas de *P. graefenharii* descritas neste estudo exibem boa correspondência com a descrição apresentada por Ho (2006a) e Gräfenhan (1998). O espécime brasileiro apresentou apenas seis ramificações dicotômicas, diferente da descrição por Ho (2006a) que menciona sete dicotomias. Ademais, no espécime brasileiro, a última ramificação é mais delgada (1 µm) do que a do espécime descrito por Ho (2006a) (2 µm). Por vez, os merosporos de *P. graefenharii* observados no Brasil são menores (5–6,5 × 2,5–3 µm) do que os mencionados por Gräfenhan (1998) (4–8 × 3–4 µm).

5.2.6 Primeira ocorrência de *Piptocephalis xenophila* na América do Sul

Piptocephalis xenophila está sendo reportada pela primeira vez na América do Sul, parasitando *Mucor* sp. em excrementos de porco-da-índia. Até então, essa espécie havia sido registrada apenas como parasita em solo (GRÄFENHAN, 1998). *Piptocephalis xenophila* foi registrada no Afeganistão, Austrália, Canadá, China, Estados Unidos, Japão e Reino Unido.

A forma triangular das células terminais de *P. xenophila* é também observada em *P. microcephala* Tiegh. e *P. indica* B.S. Mehrotra & Baijal. Porém, outras características morfológicas diferenciam essa espécie de *P. xenophila*. O sistema de ramificação do esporóforo de *P. xenophila* forma até sete dicotomias, diferente do sistema de ramificação de *P. microcephala* e *P. indica* que formam até onze e oito

dicotomias, respectivamente. As células terminais de *P. xenophila* sustentam até 12 merosporângios, enquanto as de *P. microcephala* e *P. indica* sustentam até seis merosporângios. Além disso, diferente de *P. xenophila*, os merosporângios de *P. microcephala* permanecem em uma gota de água na maturidade. Diferenças morfológicas também são observadas entre os merosporos. *Piptocephalis xenophila* forma merosporos cilíndricos medindo $4-6 \times 2,5-3 \mu\text{m}$, enquanto os merosporos de *P. microcephalis* e *P. indica* são doliformes, medindo $2,5-9 \times 2,5-3,5 \mu\text{m}$ e $2-2,5 \times 3,8-5 \mu\text{m}$, respectivamente.

Na análise filogenética do gênero *Piptocephalis*, segundo Reynolds et al. (2019), *P. xenophila* forma um clado próximo de *P. moniliformis* (R.K. Benj.) N.K. Reynolds, H.M. Ho, Benny & M.E. Sm., e *P. arrhiza* Tiegh. & G. Le Monn. Todavia, as características morfológicas dessas espécies são diferentes. Os merosporos moniliformes em cadeias organizadas em zig-zag e ausência de células terminais em *P. moniliformis* são as principais características que diferenciam essa espécie de *P. xenophila*. Adicionalmente, *P. arrhiza* forma células terminais lobadas e merosporos doliformes, características suficientes para diferenciar esta espécie de *P. xenophila*.

As características morfológicas do espécime de *P. xenophila* descrito neste trabalho possui concordância com a descrição original por Dobbs e English (1954) e com a descrição apresentada por Gräfenhan (1998). Diferindo do descrito por Gräfenhan (1998), que mencionou até oito dicotomias sucessivas no sistema de ramificação, o espécime brasileiro apresenta até sete ramificações. Além do mais, Gräfenhan (1998) mencionou merosporângios ocasionalmente ramificados, mas o espécime aqui descrito apresentou somente merosporângios não ramificados.

6 CONCLUSÕES

A partir dos dados obtidos nessa pesquisa, dentro das condições pré-estabelecidas, conclui-se que:

A riqueza e diversidade de Simpson de fungos zigospóricos variam entre os excrementos de alguns animais, sendo mais elevadas nos excrementos de porco-da-índia, enquanto a diversidade de Shannon-Wiener e a equitabilidade das comunidades desses fungos não variam entre excrementos dos animais estudados.

Não existem diferenças entre as comunidades de fungos zigospóricos nos excrementos dos animais roedores (ordem Rodentia) e não roedores (ordens Artiodactyla, Erinaceomorpha, Lagomorfa e Perissodactyla).

A alimentação dos animais influencia na estruturação das comunidades de fungos zigospóricos nos excrementos de herbívoros do Recife, principalmente no que se refere à frequência relativa desses fungos.

Mucor e *Pilobolus* são os gêneros mais representativos em número de espécies, enquanto *Thamnostyllum piriforme* é o fungo zigospórico mais frequente nas fezes de herbívoros de Recife.

Thamnostyllum piriforme, *Pilobolus crystalinus* e *Circinella umbellata* são as espécies que mais contribuem para a dissimilaridade entre as comunidades de fungos zigospóricos nos excrementos de animais herbívoros de Recife.

Os excrementos dos mamíferos herbívoros do Recife abrigam espécies novas e primeiros registros de fungos zigospóricos para a América do Sul.

REFERÊNCIAS

- ABDEL-AZEEM, A.M.; SALEM, F.M. Fungi fimicola Aegyptiaci: I. Recent investigations and conservation in arid South Sinai. **Mycosphere**, [Chiang Rai], v. 6, n. 2, p. 174-194, 2015.
- ABE, A. et al. The molecular phylogeny of the genus *Rhizopus* based on rDNA sequences. **Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry**, [Tokyo], v. 70, p. 2387-2393, 2006.
- ALASTRUEY-IZQUIERDO, A. et al. Species recognition and clinical relevance of the Zygomycetous Genus *Lichtheimia* (syn. *Absidia* Pro Parte, *Mycocladius*). **Journal of Clinical Microbiology**, [Washington], v. 48, p. 2154–2170, 2010.
- ALEXOPOULOS, C. J.; MIMS, C. W.; BLACKWELL, M. **Introductory Mycology**. 4. ed. New York: John Wiley & Sons, 1996.
- ÁLVAREZ, E. et al. Two new species of *Mucor* from clinical samples. **Medical Mycology**, [Oxford], v. 49, p. 62–72, 2011.
- ALVES, M. H.; DA CRUZ, M. O.; SANTIAGO, A. L. C. M. A. The first record of the coprophilous fungi *Utharomyces epallocaulus* Boedijn ex P.M. Kirk & Benny (Mucoromycotina, Mucorales, Pilobolaceae) in Brazil. **Check List**, [S.I.], v. 16, n. 3, p. 737-741, 2020.
- ALVES, M.H. et al. Screening of *Mucor* spp. for the production of amylase, lipase, polygalacturonase and protease. **Brazilian Journal of Microbiology**, [Rio de Janeiro], v. 33, n. 4, p. 325-330, 2002.
- ALVES, M.H.; TRUFEM, S.F.B.; MILANEZ, A.I. Táxons de *Mucor* Fresen. (Zygomycota) em fezes de herbívoros, Recife, PE, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, [São Paulo], v. 25, n. 2, p. 147–160, 2002.
- AMORIM, R.V.S. et al. Faster chitosan production by Mucorelean strains in submerged culture. **Brazilian Journal of Microbiology**. [Rio de Janeiro], v. 32, p. 20–23, 2001.
- ANDRADE, R. F. S. et al. Promising Biosurfactant Produced by *Cunninghamella echinulata* UCP 1299 Using Renewable Resources and Its Application in Cotton Fabric Cleaning Process. **Advances in Materials Science and Engineering**, [Cairo], v. 2018, p. 1-12, 2018.
- ARIYAWANSA, H. A. et al. Fungal diversity notes 111–252—taxonomic and phylogenetic contributions to fungal taxa. **Fungal Diversity**, [Hong Kong], v. 75, p. 27–274, 2015.
- BABASAHEB, P.; PALGHADMAL, K. Determination of Coprophilous fungal species and their diversity on the dung substrates. **International Journal of Research and Analytical Reviews**, [Bhavnagar], v. 6, p. 935–940, 2019.

BAIJAL, U.; MEHROTRA, B. S. An interesting species of Piptocephalis. **Zentralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde, Infektionskrankheiten und Hygiene. Zweite Naturwissenschaftliche Abteilung: Mikrobiologie der Landwirtschaft, der Technologie und des Umweltschutzes**, [Germania], v. 122, p. 181–184, 1968.

BAINIER, M.G. Mycothèque de l'Ecole de Pharmacie. VIII, VIII. **Bulletin de la Société Mycologique de France**, [Paris], v. 22, p. 216–223, 1906.

BATISTA, A.C. *Pilobolus crystallinus* (Wiggs) Tode. **Boletim da Secretaria de Agricultura, Indústria e Comércio**, [Recife], v. 15, p. 1-6, 1948.

BATISTA, A.C. et al. Leveduras e outros fungos das fezes de ovinos, caprinos, suínos, galináceos e animais cativos, no Recife. **Boletim do Instituto de Micologia da Universidade do Recife**, [Recife], v. 327, p. 1-27, 1961.

BATISTA, A.C., PONTUAL, D. Alguns fungos coprófilos de Pernambuco. **Boletim da Secretaria de Agricultura, Indústria e Comércio**, v. 15, p. 27-44, 1948.

BATISTA, A.C., VITAL, A.F., SILVA-MAIA, H. Alguns Discomicetos recolhidos em Pernambuco. **Anais da Sociedade de Biologia de Pernambuco**, [Recife], n. 28, 1955.

BENCH, M. E.; WHITE, M. M. N. New species and first records of Trichomycetes from 703 immature aquatic insects in Idaho. **Mycologia**, [Lancaster], v. 104, p. 295–312, 2012.

BENJAMIN, R. K. A new genus of the Piptocephalidaceae (Zoopagales) from Japan. **Botanical Journal of the Linnean Society**, [Londres], v. 91, p. 117-133, 1985.

BENJAMIN, R. K. Sexuality in the Kickxellaceae. **Aliso**, [Califórnia], v. 4, p. 149–169, 1958.

BENJAMIN, R. K. The merosporangium. **Mycologia**, [Lancaster], v. 58, p. 1-42, 1966.

BENJAMIN, R. K. Zygomycetes and their spores. In: KENDRICK, B. (Org.). **The whole fungus: sexual-aseexual synthesis**. Otta: National Museums of Canada, 1979. p. 573-621.

BENJAMIN, R.K. Addenda to “The merosporangiferous Mucorales” II. **Aliso**, [Califórnia], v. 5, p. 273-288, 1963.

BENJAMIN, R.K. The merosporangiferous Mucorales. **Aliso**, [Califórnia], v. 4, n. 2, p. 321-433 1959.

BENNY, G. L. et al. Challenges and Future Perspectives in the Systematics of Kickxellomycotina, Mortierellomycotina, Mucoromycotina, and Zoopagomycotina. In: LI, D.W. (org.) **Biology of Microfungi, Fungal Biology**. Switzerland: Springer International Publishing, 2016. p. 65-126.

BENNY, G. L., HUMBER, R. A., VOIGT, K. Zygomycetous Fungi: Phylum Entomophthoromycota and Subphyla Kickxellomycotina, Mortierellomycotina, Mucoromycotina, and Zoopagomycotina. In: MCLAUGHLIN, D.J. (org.). **The Mycota VII: Systematics and Evolution**. Berlin: Springer Berlin Heidelberg, 2014. p 209–250.

BENNY, G. L. Current systematics of Zygomycota with a brief review of their biology. In: MISRA, J. K.; TEWARI, J. P.; DESHMUKH, S. K. (org.) **Systematics and evolution of Fungi**. Enfield: Science, 2012. p. 55-105.

BENNY, G. L. et al. Five new species of the obligate mycoparasite *Syncephalis* (Zoopagales, Zoopagomycotina) from soil. **Mycologia**, [Lancaster], v. 108, p. 1114–1129, 2016.

BENNY, G. L. **Zygomycetes**. In: PARKER, S. P. (org.) **Synopsis and classification of living organisms**. Nova Iorque: Mc Graw-Hill Book Company, 1982, p. 184-195.

BENNY, G.L. The methods used by Dr. R.K. Benjamin, and other Mycologists to isolate Zygomycetes. **Aliso**, [Califórnia], v. 26, p. 37–61, 2008.

BENNY, G.L., BENJAMIN, R.K. Observations on Thamnidiaaceae (Mucorales). New taxa, new combinations, and notes on selected species. **Aliso**, [Califórnia], v. 8, n. 3, p. 301–351, 1975.

BENNY, G.L.; HUMBER, R.A.; MORTON, J.B. Zygomycota: Zygomycetes. 113–146, In: DJ MCLAUGHLIN et al. (org.). **The Mycota, Systematics and Evolution**, Berlin: Springer-Verlag, 2001. p. 113-146.

BENNY, G.L.; SMITH, M. E. Notes on *Syncephalis* (Zoopagales, Zoopagomycota) from the Farlow Herbarium, with the description of a new species, *Syncephalis aethiopica*, **Mycologia**, [Lancaster], v. 110, n. 1, p. 192-200, 2018.

BENNY, G.L.; SMITH, M. E. Taxonomic notes on eight species of obligate mycoparasites in the genus *Syncephalis* isolated from soil and dung. **Mycologia**, [Lancaster], v. 112, n. 3, p. 552-569, 2020.

BERBEE, M.L.; TAYLOR, J.W. Fungal Molecular Evolution: Gene Trees and Geologic Time. In: MCLAUGHLIN D.J., MCLAUGHLIN E.G., LEMKE P.A. (org.) **Systematics and Evolution. The Mycota (A Comprehensive Treatise on Fungi as Experimental Systems for Basic and Applied Research)**. Berlin: Springer, 2001. p. 229-245.

BŁASZKOWSKI, J. **Glomeromycota**. Cracóvia: Polish Academy of Sciences. 2012.

BOEDIJN, K.B. Notes on the Mucorales of Indonesia. **Sydowia**, [Horn], v. 12, p. 321-362. 1958.

BUDZISZEWSKA, J.; PIATKOWSKA, J. Taxonomic position of *Mucor hiemalis* f. *luteus*. **Mycotaxon**, [Ithaca], v. 111, p. 75–85, 2010.

CALAÇA, F.; SANTOS, S. X. **Fungos coprófilos: a biodiversidade oculta nos excrementos**. Goiânia: Editora da Universidade Estadual de Goiás e Oikos, 2017.

CALAÇA, F.; TEREZA, V. B.; SANTOS, S. X. Additions to a checklist of coprophilous fungi and other fungi recorded on dung from Brazil: an overview of a century of research. **Mycotaxon**, [Ithaca], v. 135, n. 4, p. 1-22, 2020.

CARETTA, G.; PIONTELLI, E. Coprophilous fungi from confined deers in pavia (Lombardia, Italy). **Boletín Micológico**, [Salamanca], v. 11, p. 41-50, 1996.

CHEN, G.-Q., ZHENG, R.-Y. A new species of *Mucor* with giant spores. **Acta Mycologica Sinica**, [Beijing], v. 1, p. 56-60, 1986.

CHIEN, C. Y. A new species of *Coemansia*. **Mycologia**, [Lancaster], v. 63, p. 1046–1050, 1971.

CHUANG, S. C. et al. Preliminary phylogeny of *Coemansia* (Kickxellales) with descriptions of four new species from Taiwan. **Mycologia**, [Lancaster], v. 109, n. 5, p. 815–831, 2017.

CHUANG, S. C.; HO, H. M. The Merosporangiferous Fungi from Taiwan (VIII): Two New Records of *Coemansia* (Kickxellales, Kickxellomycotina). **Taiwania**, [Taipé], v. 56, n. 4, p. 295–300, 2011.

CLARKE, K.R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. **Australian Journal of Ecology**, [Canberra], v.18, p. 117–143, 1993.

COOKE, R.C.; WHIPPS, J.M. **Ecophysiology of Fungi**. Reino Unido: Blackwell Scientific Publications, 1993.

CORDEIRO, T. R. L. et al. Two new species of the industrially relevant genus *Absidia* (Mucorales) from soil of the Brazilian Atlantic Forest. **Acta Botanica Brasilica**, [São Paulo], v. 34, n. 3, p. 549-558, 2020.

CROUS, P. W. et al. Fungal Planet description sheets: 1182-1283. **Persoonia**, [Leida], v. 46, p. 313-528, 2021.

CROUS, P. W. et al. Fungal Planet description sheets: 716-784. **Persoonia**, [Leida], v. 40, p. 240-393, 2018.

CROUS, P. W. et al. Fungal Planet description sheets: 868-950. **Persoonia**, [Leida], v. 42, p. 291-473, 2019.

DAVIS, W. J. et al. Genome-scale phylogenetics reveals a monophyletic Zoopagales (Zoopagomycota, Fungi). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [San Diego], v. 133, p. 152-163, 2019.

DE SOUZA, J. I. et al. A new species of *Backusella* (Mucorales) from a Cerrado reserve in Southeast Brazil. **Mycological Progress**, [Germania], v. 13, n. 4, p. 975–980, 2014.

DE SOUZA, C. A. F. et al. Coprophilous Mucorales (ex Zygomycota) from three areas in the semi-arid of Pernambuco, Brazil. **Brazilian Journal of Microbiology**, [Rio de Janeiro], v. 48, p. 79–86, 2017.

DEACON, J.W. **Fungal Biology**. 4. ed. Cornualha: Wiley-Blackwell, 2005.

DELGADO ÁVILA, A. E.; GARCÍA, L. M.U, CHÁVEZ, A. J.P. *Utharomyces epallocaulus* Boedijn. ex Kirk & Benny. A new record from Venezuela. **Revista Científica**, [Barcelona], v. 15, n. 2, p. 159–162, 2005.

DIX, N.J.; WEBSTER, J. **Fungal ecology**. Londres: Chapman & Hall, 1995.

DOBBS, C.G.; ENGLISH, M.P. *Piptocephalis xenophila* sp. nov. parasitic on non-mucorine hosts. **Transactions of the British Mycological Society**, [Cambridge], v. 37, p. 375-389, 1954.

DOLATABADI, S.; DE HOOG, G. S.; MEIS, J. F.; WALTHER, G. Species boundaries and nomenclature of *Rhizopus arrhizus* (syn. *R. oryzae*). **Mycoses**, [Berlin], v. 57, p. 108-127, 2014.

DRECHSLER, C. et al. New Zoopagaceae destructive to soil rhizopods. **Mycologia**, [Lancaster], v. 29, n. 2, p. 229-249, 1937.

ELLIS, J. J.; HESSELTINE, L. W. A new member of the Mucorales. **Mycologia**, [Lancaster], v. 61, p. 863–872, 1969.

ELLIS, J.J.; HESSELTINE, C.W. Species of *Absidia* with ovoid sporangiospores. II. **Sabouraudia**, [Abingdon], v. 5, p. 59-77, 1966.

ELLIS, J.J.; HESSELTINE, C.W. The genus *Absidia*: globose-spored species. **Mycologia**, [Lancaster], v. 57, p. 222-235, 1965.

EMBREE, R.W. A new species of *Syncephalis* (Mucorales). **American Journal of Botany**, [Baltimore], v. 52, n. 7, p. 737-741, 1965.

ESPOSITO, E.; AZEVEDO, J. L. **Fungos: uma introdução à biologia, bioquímica e biotecnologia**. Caxias do Sul: EDUCS, 2010.

Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: < <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> >. Acesso em: 04 jan. 2022

FOOS, K. M. et al. Phylogeny of Pilobolaceae. **Mycologia**, [Lancaster], v. 103, p. 36-44, 2011.

FOOS, K. M.; SHEEHAN, K. B. Molecular identification of *Pilobolus* species from Yellowstone National Park. **Mycologia**, [Lancaster], v. 103, n. 6, p. 1208-1215, 2011.

FOOS, M.K.; RAKESTRAW, J.B. A survey of *Pilobolus* from Lake County, Ohio. **Ohio Journal of Science**, [Columbus], v. 85, n. 3, p. 137-138, 1985.

FOOS, M.K.; ROYER, J.A. A survey of *Pilobolus* from Yellowstone National Park. **Mycotaxon**, [Ithaca], v. 34, n. 2, p. 395-397, 1989.

FREITAS, L. W. S. et al. *Syncephalis alagoensis*, a new species of Zoopagales (Zoopagomycota) from the Brazilian Atlantic Forest. **Sydowia**, [Horn], v. 72, p. 35–38, 2020.

GBIF – THE GLOBAL BIODIVERSITY INFORMATION FACILITY. Disponível em: <<https://www.gbif.org/what-is-gbif>>. Acesso em: 10 set. 2021.

GŁADKOWSKI, W. et al. Lactones 35 [1]. Metabolism of iodolactones with cyclohexane ring in *Absidia cylindrospora* culture. **Enzyme and Microbial Technology**, [Guildford], v. 48, p. 326–333, 2011.

GÓES-NETO, A.; LOGUERCIO-LEITE, C.; GUERRERO, R.T. DNA extraction from frozen field collected and dehydrated herbarium fungal basidiomata: performance of SDS and CTAB- base methods. **Biotemas**, [Florianópolis], v. 18, p. 19-32, 2005.

GRÄFENHAN, Tom. **Taxonomic revision of the genus *Piptocephalis* (Fungi)**. 1998. Dissertação – Universidade de Greifswald, Germania, 1998.

GREUTER, W. et al. **International Code of Botanical Nomenclature (Saint Louis Code). Regnum Vegetabile. 138**. Konigstein: Koeltz Scientifics Books, 2000.

GROVE, W.B. A systematic account and arrangement of the Pilobolidae. In: BULLER, AHR (org.). **Researches on Fung**. Londres: Longmans Green and Co. 1934.p. 191-224.

GRYGANSKYI, A. P. et al. Phylogenetic and phylogenomic definition of *Rhizopus* species. **PLoS One**, [São Francisco], v. 5, p. 1-41, 2018.

GUINDON, S.; GASCUEL, O. A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. **Systematic Biology**, [Washington], v. 52, p. 696–704, 2003.

HALL, T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. **Nucleic Acids Symposium**, [Oxford], v. 41, p. 95–98, 1999.

HALLUR, V. et al. *Cunninghamella arunalokeia* New Species of *Cunninghamella* from India Causing Disease in an Immunocompetent Individual. **Journal of Fungi**, [Basel], v. 7, n. 670, p. 2-13, 2021.

HAWKSWORTH, D.L.; LÜCKING, R. Fungal Diversity revisited: 2.2 to 3.8 millions species. **Microbiology Spectrum**, [Washington], v. 5, n. 4, p. 1–17, 2017.

HERMET, A. et al. Molecular systematics in the genus *Mucor* with special regards to species encountered in cheese. **Fungal Biology**, [Amesterdão], v. 116, p. 692- 705, 2012.

HESELTIME, C.W. Genera of Mucorales with notes on their synonymy. **Mycologia**, [Lancaster], v. 47, p. 344-366, 1955.

HESELTIME, C.W. The section *Genevensis* of the genus *Mucor*. **Mycologia**, [Lancaster], v. 46, p. 358-366, 1954.

HESELTIME, C.W.; ELLIS, J.J. Mucorales. In: AINSWORTH, G.C.; SPARROW, F.K. (Org.). **The Fungi: An Advanced Treatise. Volume IVB. A Taxonomic Review with Keys: Basidiomycetes and Lower Fungi**. Nova Iorque: Academic Press. 1973. p. 187–217.

HESELTIME, C.W.; FENNELL, D. I. The genus *Circinella*. **Mycologia**, [Lancaster], v. 47, p. 193–212, 1955.

HESELTIME, C.W.; J. J. ELLIS. The genus *Absidia*: *Gongronella* and cylindrical-spored species of *Absidia*. **Mycologia**, [Lancaster], v. 56, p. 568-601, 1964.

HIBBETT, D. S. et al. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. **Mycological Research**, [Cambridge], v. 3, p. 509-547, 2007.

HILL, I.D. Algorithm AS66, the normal integral. **Applied Statistics**, [Londres], v. 22, p. 424–427. 547, 1973.

HO, H.-M. A new species of *Piptocephalis* from Taiwan. **Botanical Studies**, [Taipei], v. 47, p. 453-456, 2006a.

HO, H.-M. The merosporangiferous fungi from Taiwan (III): Three new records of Piptocephalidaceae (Zoopagales, Zygomycetes). **Taiwania**, [Taipei], v. 48, p. 53-59, 2003.

HO, H.-M. The merosporangiferous Fungi from Taiwan (IV): Two new records of *Piptocephalis* (Piptocephalidaceae, Zoopagales). **Taiwania**, [Taipei], v. 49, n. 3, p. 188-193, 2004.

HO, H.-M. The merosporangiferous Fungi from Taiwan (VI): Two new records of *Piptocephalis* (Piptocephalidaceae, Zoopagales, Zygomycetes). **Taiwania**, [Taipei], v. 51, n. 3, p. 210-213, 2006b.

HO, H.-M.; KIRK, P. M. *Piptocephalis formosana*, a new species from Taiwan. **Botanical Studies**, [Taipei], v. 50, p. 69-72, 2009.

HOFFMANN, K. et al. The family structure of the Mucorales: a synoptic revision based on comprehensive multigene-genealogies. **Persoonia**, [Taipei], v. 30, p. 57-76, 2013.

HOFFMANN, K., VOIGT, K. *Absidia parricida* plays a dominant role in biotrophic fusion parasitism among mucoralean fungi (Zygomycetes): *Lentamyces*, a new genus for *A. parricida* and *A. zychae*. **Journal of Plant Biology**, [Seul], v. 11, p. 537–554, 2009.

- HOFFMANN, K.; DISCHER, S.; VOIGT, K., Revision of the genus *Absidia* (Mucorales, Zygomycetes) based on physiological, phylogenetic, and morphological characters; thermotolerant *Absidia* spp. form a coherent group, Mycocladiaceae fam. nov. **Mycological Research**, [Cambridge], v. 111, p. 1169-1183, 2007.
- HOFFMANN, K.; WALTHER, G.; VOIGT, K. *Mycocladus* vs. *Lichtheimia*: a correction (Lichtheimiaceae fam. nov., Mucorales, Mucoromycotina). **Mycological Research**, [Cambridge], v. 113, p. 277–278, 2009.
- HU, F. M.; ZHENG, R. Y.; CHEN, G. Q. A redelimitation of the species of *Pilobolus*. **Mycosystema**, [Beijing], v. 2, p. 111–133, 1989.
- INGOLD, C.T. **Spore liberation**. Oxford: Clarendon Press. 1965.
- ISAAC, S. What factors determine the duration of the dormancy of fungus spores prior to germination?. **The Mycologist**, [Cambridge], v. 12, p. 38-39. 1998.
- JACOBS, K.; BOTHA, A. *Mucor renisporus* sp. nov., a new coprophilous species from Southern Africa. **Fungal Diversity**, [Hong Kong], v. 29, p. 27-35, 2008.
- JAMES, T. Y. et al. Reconstructing the early evolution of Fungi using a six-gene phylogeny. **Nature**, [Reino Unido], v. 443, n. 7113, p. 818-822, 2006.
- JENSEN, A. B, et al. Relationships of the insect-pathogenic order Entomophthorales (Zygomycota, Fungi) based on phylogenetic analyses of nuclear small subunit ribosomal DNA sequences (SSU rDNA). **Fungal Genetic Biology**, [Salt Lake], v. 24, p. 325–334, 1998.
- KAR, R.; MANDAOKAR, B.D.; KAR, R.K. Fungal taxa from the Miocene sediments of Mizoram, northeast India. **Review of Palaeobotany and Palynology**, [Amsterdam], v. 158, n. 3, p. 240–249, 2010.
- KENDRICK, B. **The Fifth Kingdom**. Newburyport: Focus Publishing, 2000.
- KENDRICK, B. **The Fifth Kingdom**. Ontario: Micologue Publications. 1992.
- KIRK, P. M. **Dictionary of the Fungi**, 10^a ed. CABI, Wallingford, UK. 2008.
- KIRK, P. M.; BENNY, G. L. The genus *Utharomyces* Boedijn (Pilobolaceae: Zygomycetes). **Transactions of the British Mycological Society**, [Manchester], v. 75, p. 123–131, 1980.
- KOCKOVÁ-KRATOCHVÍLOVÁ, A.; PALKOSKA, V. A. Taxonomic study of the genus *Rhizopus* Ehrenberg 1820. **Preslia**, [Praga], v. 30, p. 150-164, 1958.
- KORNERUP, A.; WANSCHER, J.H. **Methuen Handbook of Colour**. 3 ed. Londres: Eyre Methuen, 1978.

KRINGS, M. et al. Fossil fungi with suggested affinities to the Endogonaceae from the Middle Triassic of Antarctica. **Mycologia**, [Lancaster], v. 104, n. 4, p. 835–844, 2012.

KRUG, J.C.; BENNY, G.L.; KELLER, H.W. Coprophilous fungi. In: MUELLER, G.M., BILLS, G.F., FOSTER, M. S.(org.). **Biodiversity of Fungi**. Londres: Elsevier, 2004. p. 468–499.

KURAKADO, S.; MATSUMOTO, Y.; SUGITA, T. Efficacy of Posaconazole against *Rhizopus oryzae* Infection in Silkworm. **Medical Mycology Journal**, [Tokyo], v. 62, n. 3, p.53–57, 2021.

KURIHARA, Y. et al. Indonesian Kickxellales: two species of *Coemansia* and *Linderina*. **Mycoscience**, [Tokyo], v. 49, p. 250–257, 2008.

KURIHARA, Y.; TOKUMASU, S.; CHIEN, C. Y. *Coemansia furcata* sp. nov. and its distribution in Japan and Taiwan. **Mycoscience**, [Tokyo], v. 41, p. 579–583, 2000.

KWASNA, H.; RICHARDSON, M. J.; BATEMAN, G. L. Morphological variation in the *Coemansia spiralis* complex. **Mycological Research**, [Cambridge], v. 106, p. 252–256, 2002.

LARKIN, M.A. Clustal W and Clustal X version 2.0. **Bioinformatics**, [S.I.], v. 23, p. 2947–2948, 2007.

LAZARUS, K. L. et al. Phylogenetic systematics of *Syncephalis* (Zoopagales, Zoopagomycotina), a genus of ubiquitous mycoparasites. **Mycologia**, [Lancaster], v. 109, p. 333-349, 2017.

LEITÃO, J. D. A. et al. *Absidia aguabelensis* sp. nov.: a new mucoralean fungi isolated from a semiarid region in Brazil. **Phytotaxa**, [Auckland], v. 516, n. 1, p. 83-91, 2021.

LI, G. J. et al. Fungal diversity notes 253–366: taxonomic and phylogenetic contributions to fungal taxa. **Fungal Diversity**, [Hong Kong], v. 78, n. 1, p. 1-237, 2016.

LIMA, C. L. F. et al. *Absidia bonitoensis* (Mucorales, Mucoromycota), a new species isolated from the soil of an upland Atlantic forest in Northeastern Brazil. **Nova Hedwigia**, [Weinheim], v. 112, n. 1-2, 2021.

LIMA, Catarina Letícia Ferreira de. **Diversidade de Mucorales em duas áreas de brejo de altitude de Pernambuco**. 2018. Dissertação (Mestrado em Biologia de Fungos) – Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2018.

LIMA, D. X. et al. *Circinella simplex*—a misapplied name of *Mucor circinatus* sp. nov. **Phytotaxa**, [Auckland], v. 329, n. 3, p. 269-276, 2017.

LIMA, D. X. et al. Communities of Mucorales (phylum Mucoromycota) in different ecosystems of the Atlantic Forest. **Acta Botanica Brasilica**, [São Paulo], v. 34, n. 4, p. 796-806, 2020.

LIMA, D. X. et al. Description of *Backusella constricta* sp. nov. (Mucorales, ex Zygomycota) from the Brazilian Atlantic Rainforest, including a key to species of *Backusella*. **Phytotaxa**, [Auckland], v. 289, n. 1, p. 59-68, 2016.

LIMA, D. X. et al. Morphological and molecular evidence for two new species of *Absidia* from Neotropical soil. **Phytotaxa**, [Auckland] v. 446, n. 1, p. 61-71, 2020.

LIMA, D. X. et al. Novel Mucoralean Fungus From a Repugnant Substrate: *Mucor merdophylus* sp. nov., Isolated From Dog Excrement. **Current Microbiology**, [Nova Iorque], v. 77, n. 1, p. 1-10, 2020.

LIMA, Diogo Xavier. **Diversidade de Mucorales do solo e de excrementos de herbívoros no Parque Nacional do Catimbal – PE, Brasil**. 2014. Dissertação (Mestrado em Biologia de Fungos) – Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2014.

LINDER, D. H. The genera *Kickxella*, *Martensella* and *Coemansia*. **Farlowia**, [Cambridge], v. 1, p. 49–77, 1943.

LIU, X.Y.; HUANG, H.; ZHENG, R.Y. Relationships within *Cunninghamella* based on sequence analysis of ITS r DNA. **Mycotaxon**, [Itchaca], v. 80, p. 77–95, 2001.

MEHROTRA, B. S.; MEHROTRA, B. M. Another azygosporic species of *Mucor* from India. **Sydowia**, [Horn], v. 31, p. 94–96, 1978.

MELO, R.F.R. et al. Coprophilous fungi from Brazil: updated identification keys to all recorded species. **Phytotaxa**, [Auckland], v. 436, n. 2, p. 104-124, 2020.

MELO, R.F.R.; BEZERRA, J.L.; CAVALCANTI, M.A.Q. Diversity of coprophilous ascomycetes from captive wild animals in Dois Irmãos State Park, Brazil. **Nova Hedwigia**, [Weinheim], v. 94, n. 1-2, p. 153-162, 2012.

MELO, R.F.R.; SANTIAGO, A.L.C.M.A.; CAVALCANTI, M.A.Q. *Syncephalis clavata* (Zoopagales, Zygomycetes), a first record from the Neotropics. **Mycotaxon**, [Itchaca], v. 16, p. 133-136, 2011.

MELO, Roger Fagner Ribeiro. **Fungos coprófilos de Pernambuco**. 2015. Tese (Doutorado em Biologia de Fungos) – Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2015.

MEHROTRA, B. S.; PRASAD, R. Species of *Syncephalis* from India – III. **Mycopathologia et Mycologia Applicata**, [Holanda], v.32, p. 199–204, 1967.

MILKO, A. A. **Identification of Mucoralean Fungi**. Ucrânia: Academy of Science Ukrainian, 1974.

MIRZA, J.H. et al. **Mucorales of Pakistan**. Faicalabade: University of Agriculture, 1979.

MISRA, P.C. A new species of *Syncephalastrum*. **Mycotaxon**, [Itchaca], v. 3, p. 51-54, 1975.

NAND, K.; MEHROTRA, B.S. Species of *Pilobolus* and *Pilaira* from India. **Sydowia**, [Horn], v, 22, p. 299-306, 1968.

NAND, K.; MEHROTRA, B.S. Species of *Pilobolus* and *Pilaira* from India. **Sydowia**, [Horn], v. 30, p. 283-289, 1977.

NARANJO-ORTIZ, M. A.; GABALDÓN, T. Fungal evolution: diversity, taxonomy and phylogeny of the Fungi. **Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society**, [Londres], v. 94, p. 2101-2137, 2019.

NAUMOV, N.A. **Opredelitel Mukorovykh (Mucorales)**. 2 ed. Moscow: Bot. Inst. Acad. Sci. U.S.S.R. 1935.

NGUYEN, T. T. T. et al. Discovery of Novel *Backusella* (Backusellaceae, Mucorales) isolated from Invertebrates and Toads in Cheongyang, Korea. **Journal of Fungi**, [Basel], v. 7, n. 513, p. 1-15, 2021.

NOVOBRANOVA, T.I. Species novae fungorum imperfectorum e regione Alma-Ataensi. **Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii**, [Lenigrado], v. 9, p.180-187,1972.

O'DONNELL, K. et al. Evolutionary relationships among mucoralean fungi (Zygomycota): evidence for family polyphyly on a large scale. **Mycologia**, [Lancaster], v. 93, p. 286–297, 2001.

O'DONNELL, K.L. **Zygomycetes in culture**. Georgia: University of Georgia, 1979.

OGAWA, Y. et al. Polyphyly of intraspecific groups of *Umbelopsis ramanniana* and their genetic and morphological variation. **Mycoscience**, [Tokyo], v. 52, n. 2, p. 91–98, 2011.

OKSANEN, J. et al. **Vegan: Community Ecology Package**. R package version 2.5-7. 604, 2020.

PIDOPLICHKO, R. M.; MILKO, A. A. **Atlas of the Mucorales Fungi**. Kiev: Naukova Dumka, 1971.

PIONTELLI, E.L.; CRUZ, R.C.; TORO, M.A.S.M. Coprophilous fungal community of wild rabbit in a park of a hospital (Chile): a taxonomic approach. **Boletín Micológico**, [Salamanca], v. 21, p. 1-17, 2006.

PIONTELLI, E.L.; SANTA-MARIA, M.A.; CARETTA, G. Coprophilous fungi of the house. **Mycopathologia**, [Haia], v. 74, p. 89-105, 1981.

PÕLME, S. et al. FungalTraits: a user-friendly traits database of fungi and fungus-like Stramenopiles. **Fungal diversity**, [Hong Kong], v. 105, n. 1, p. 1-16, 2021.

QURESHI, A. S. et al. Production and partial characterization of invertase from *Mucor geophilus* EFRL 03. **African Journal of Biotechnology**, [Nairóbi], v. 11, n. 47, p. 10736-10743, 2012.

REYNOLDS, N. K. et al. Phylogenetic and morphological analyses of the mycoparasitic genus *Piptocephalis*. **Mycologia**, [Lancaster], v. 111, n. 1, p. 54-68, 2019.

REYNOLDS, N. K. et al. Resolving relationships at the animal-fungal divergence: A molecular phylogenetic study of the protist trichomycetes (Ichthyosporia, Eccrinida). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [San Diego], v. 109, p. 447–464, 2017.

RICHARDSON, M.J. Coprophilous fungi from Morococco. **Botanical Journal of Scotland**, [Edimburgo], v. 56, n. 2, p. 147-162, 2004.

RICHARDSON, M.J. Diversity and occurrence of coprophilous fungi. **Mycological Research**, [Cambridge], v. 105, n. 4, p. 387–402, 2001.

RICHARDSON, M.J. Records of French coprophilous fungi. **Cryptogamie Mycologie**, [Paris], v. 29, n. 2, 157-177, 2008.

RONQUIST, F.; HUELSENBECK, J.P. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. **Bioinformatics**, [S.I.], v. 19, p. 1572–1574, 2003.

SAKAMOTO, H. et al. Primary oral mucormycosis due to *Rhizopus microsporus* after allogeneic stem cell transplantation. **Internal Medicine**, [Washington], v. 57, n. 17, p. 2567-2571, 2018.

SANTIAGO, A. L. C. M. A.; SOUZA-MOTTA, C. M. Mucorales isolados do solo de mineração de cobre e produção de amilase e inulinase. **Acta Botanica Brasilica**, [São Paulo], v. 20, n. 3, p. 641-647, 2006.

SANTIAGO, A.L.C.M. A. et al. Zygomycetes from herbivore dung in the ecological reserve of Dois Irmãos, Northeast Brazil. **Brazilian Journal of Microbiology**, [Rio de Janeiro], v. 42, p. 89–95, 2011.

SANTIAGO, A.L.C.M.A. et al. A new species of *Lichtheimia* (Mucoromycotina, Mucorales) isolated from Brazilian soil. **Mycological Progress**, [Germania], v. 13, p. 343–352, 2014.

SANTIAGO, A.L.C.M.A., CAVALCANTI, M.A.Q., TRUFEM, S.F.B. *Pilobolus* (Mucoraceae) from herbivore dung in Recife, Pernambuco, Brazil. **Mycotaxon**, [Ithaca], v. 104, p. 111-122, 2008.

SANTIAGO, A.L.C.M.A.; SANTOS, P.J.P.; MAIA, L.C. Mucorales from the semiarid of Pernambuco, Brazil. **Brazilian Journal of Microbiology**, [Rio de Janeiro], p. 1678-4405, 2013.

- SARBHOY, A.K. A new species of *Absidia* from India. **Canadian Journal of Botany**, [Ottawa], v. 43, n. 8, p. 999-1001, 1965.
- SCHIPPER, M. A. A. A revision of the genus *Rhizopus*. I. The *Rhizopus stolonifer*-group and *Rhizopus oryzae*. **Studies in Mycology**, [Baarn], v. 25, p. 1-34, 1984.
- SCHIPPER, M. A. A. On certain species of *Mucor* with a key to all accepted species. **Studies in Mycology**, [Baarn], v. 25, p. 1-53, 1990.
- SCHIPPER, M.A.A. A study on variability in *Mucor hiemalis* and related species. **Studies in Mycology**, (Baarn), v. 4, p. 1-40, 1973.
- SCHIPPER, M.A.A. *Mucor mucedo*, *Mucor flavus* and related species. **Studies in Mycology**, (Baarn), v. 10, p. 1-33, 1975.
- SCHIPPER, M.A.A. On certain species of *Mucor* with a key to all accepted species. **Studies in Mycology**, (Baarn), v. 17, p. 1–9, 1978.
- SCHIPPER, M.A.A. On *Mucor circinelloides*, *Mucor racemosus* and related species. **Studies Mycology**, (Baarn), v. 12, p. 1-40, 1976.
- SCHIPPER, M.A.A.; SAMSON, R.A. Miscellaneous notes on Mucoraceae, **Mycotaxon**, [Ithaca], v. 50, p. 475-491, 1994.
- SCHIPPER, M.A.A.; STALPERS, J.A. A revision of the genus *Rhizopus*. II. The *Rhizopus microsporus*-group. **Studies in Mycology**, (Baarn), v. 25, p. 20-34. 1984.
- SCHOENLEIN-CRUSIUS, I. H.; MILANEZ, A. I. Fungos microscópicos da Mata Atlântica de Paranapiacaba, São Paulo, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, [São Paulo], v. 21, p. 73-79, 1998.
- SCHULTZE, K. et al. Sexuality and parasitism share common regulatory pathways in the fungus *Parasitella parasitica*. **Gene**, [S.I.], v. 348, p. 33–44, 2005.
- SCHWARTZE, U.V.; JACOBSEN, I.D. Mucormycoses caused by *Lichtheimia* species. **Mycoses**, [Berlim], v. 57, n. 3, p. 73-38, 2014.
- SPATAFORA, J.W. et al. A phylum-level phylogenetic classification of zygomycete fungi based on genome-scale data. **Mycologia**, [Lancaster], v. 108, n. 5, p. 1028–1046, 2016.
- SUBRAHAMANYAM, A. Studies on themomycology. *Mucor thermo-hyalospora* sp. nov. **Bibliotheca mycologica**, [Nova Iorque], v. 91, p. 421-423, 1983.
- TANABE, Y. et al. Molecular phylogeny of parasitic Zygomycota (Dimargaritales, Zoopagales) based on nuclear small subunit ribosomal DNA Sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [San Diego], v. 16, p. 253-262, 2000.

TANDON, R. N. **Mucorales of India**. Nova Deli: India Concil of Agricultural Research, 1968.

TAUK-TORNISIELO, S. M. et al. Lipid formation and γ -linolenic acid production by *Mucor circinelloides* and *Rhizopus* sp., grown on vegetable oil. **Brazilian Journal of Microbiology**, [Rio de Janeiro], v. 40, n. 2. p. 342–345, 2009.

TAYLOR, T.N. et al. Protoascon missouriensis, a complex fossil microfungus revisited. **Mycologia**, [Lancaster], v. 97, n. 3, p. 725–729, 2005.

TEDERSOO, L. et al. High-level classification of the fungi and a tool for evolutionary ecological analyses. **Fungal Diversity**, [Hong Kong], v. 90, p. 135–159, 2018.

TEDERSOO, L.; SMITH, M.E. Lineages of ectomycorrhizal fungi revisited: foraging strategies and novel lineages revealed by sequences from belowground. **Fungal Biology Review**, [Manchester], v. 27, p. 83–99, 2013.

THAXTER, R. A new American species of *Wynnea*. **Botanical Gazette**, Crawfordsville, v. 39, p. 241–247, 1905.

THAXTER, R. New or peculiar American Zygomycetes. I. Dispira. **Botanical Gazette**, [Chicago], v. 20, p. 513-518, 1897.

TORREY, G. S. *Coronella nivea* Crouan. **Bulletin trimestriel de la Société mycologique de France**, [Paris], v. 37, p. 88-93, 1921.

TRETTER, E. D. et al. An eight-gene molecular phylogeny of the Kickxellomycotina, including the first phylogenetic placement of Asellariales. **Mycologia**, [Lancaster], v. 106, n. 5, p. 912–935, 2014.

TRETTER, E. D. et al. Examining new phylogenetic markers to uncover the evolutionary history of early-diverging fungi: comparing MCM7, TSR1 and rRNA genes for single- and multi-gene analyses of Kickxellomycotina. **Persoonia**, [Leida], v. 30, p. 106–125, 2013.

TRUFEM, S. F. B. Mucorales do Estado de São Paulo 1: Gênero *Mucor* Micheli. **Rickia**, [São Paulo], v. 9, p. 81-91, 1981.

TRUFEM, S.F.B. Mucorales do Estado de São Paulo. 4. Espécies coprófilas. **Rickia**, [São Paulo], v. 11, p. 53–64, 1984.

TRUFEM, S.F.B.; VIRIATO, A. Mucorales do Estado de São Paulo. 6. Mucoraceae coprófilas. **Rickia**, [São Paulo], v. 12, p. 113–123, 1985.

UPADHYAY, H.P. *Helicostylum* and *Thamnostylum* (Mucorales). **Mycologia**, [Lancaster], v. 65, p. 733-751, 1973.

URQUHART, A. S. et al. Diversity of *Backusella* (Mucoromycotina) in south-eastern Australia revealed through polyphasic taxonomy. **Persoonia**, [Leida], v. 46, p. 1-25, 2021.

URQUHART, A. S.; IDNURM, A. *Syncephalastrum contaminatum*, a new species in the Mucorales from Australia. **Mycoscience**, [Tokyo], v. 61, n. 3, p. 111–115, 2020.

VAN TIEGHEM, P. Nouvelles recherches sur les Mucorinées. **Annales des Sciences Naturelles, Botanique**, [Paris], v. 1, p. 5-175, 1875.

VIRIATO, A. *Pilobolus* species found on herbivore dung from the São Paulo Zoological Park, Brazil. **Acta Botanica Brasilica**, [São Paulo], v. 22, p. 614–620, 2008.

VIRIATO, A., TRUFEM, S.F.B. Mucorales de São Paulo.7. Espécies Merosporangiadas. **Rickia**, [São Paulo], v. 12, p. 147–154, 1985a.

VIRIATO, A.; TRUFEM, S.F.B. Mucorales do Estado de São Paulo. 5. Pilobolaceae. **Rickia**, [São Paulo], v. 12, p. 77–88. 1985b.

VOGLMAYR, H.; CLÉMENÇON, H. Identification and taxonomic position of two mucoralean endoparasites of *Hysterangium* (Basidiomycota) based on molecular and morphological data. **Mycological Progress**, [Germania], v. 15, n. 1, p. 1-17, 2016.

VOIGT, K. et al. Early-diverging fungal phyla: taxonomy, species concept, ecology, distribution, anthropogenic impact, and novel phylogenetic proposals. **Fungal Diversity**, [Hong Kong], v. 109, p. 59–98, 2021.

VOIGT, K.; OLSSON, I. Molecular phylogenetic and scanning electron microscopical analysis places the Choanephoraceae and the Gilbertellaceae in a monophyletic group within the Mucorales (Zygomycetes, Fungi). **Acta Biologica Hungarica**, [Budapeste], v. 59, p. 365-383, 2008.

WAGNER, L. et al. A new species concept for the clinically relevant *Mucor circinelloides* complex. **Persoonia**, [Leida], v. 44, p. 67-97, 2020.

WALTHER, G. et al. DNA barcoding in Mucorales: an inventory of biodiversity. **Persoonia**, [Leida], v. 30, p. 11–47, 2013.

WANASINGHE, D.N. et al. Fungal diversity notes 709–839: taxonomic and phylogenetic contributions to fungal taxa with an emphasis on fungi on Rosaceae. **Fungal Diversity**, [Hong Kong], v. 89, p. 1-236, 2018.

WANG, Y.; LIU, X.; ZHENG, R. Four New Species Records of *Umbelopsis* (Mucoromycotina) from China. **Journal of Mycology**, [Nova Iorque], v. 2013, p. 1–6, 2013.

WATANABE, T. Two new species of homothallic *Mucor* in Japan. **Mycologia**, [Lancaster], v. 86, p. 691-695, 1994.

WEBSTER, J. Presidential Address. Coprophilous fungi. **Transactions of the British Mycological Society**, [Manchester], v. 54, p. 161-180, 1970.

WHITE, M. M. et al. Phylogeny of the Zygomycota based on nuclear ribosomal sequence data. **Mycologia**, [Lancaster], v. 98, p. 872–884, 2006.

WIJAYAWARDENE, N.N. et al. Outline of Fungi and fungus-like taxa. **Mycosphere**, [Chiang Rai], v. 11, n. 1, 2020.

WALTHER, G.; WAGNER, G.; KURZAI, O. Updates on the taxonomy of Mucorales with an emphasis on clinically important taxa. **Journal of Fungi**, [Basel], v. 5, n. 4, p. 106. 2019.

YAMAMOTO, K.; DEGAWA, Y.; YAMADA, A. Taxonomic study of Endogonaceae in the Japanese islands: New species of *Endogone*, *Jimgerdemannia*, and *Vinositunica*, gen. nov. **Myologia**, [Lancaster], v. 112, n. 2, p. 1–20, 2020.

ZADEH, P.H.; MOGHIMI, H.; HAMED, J. Biosurfactant production by *Mucor circinelloides*: Environmental applications and surface-active properties. **Engineering in Life Sciences**, [S.I.], v. 18, p. 317-325, 2018.

ZALAR, P. et al. *Mucor troglophilus*, a new species from cave crickets. **Mycotaxon**, [Itchaca], v. 65, p. 507-516, 1997.

ZHENG, R-Y.; CHEN, G-G. A Monograph of *Cunninghamella*. **Mycotaxon**, [Itchaca], v. 80, p. 1-75, 2001.

ZHENG, R-Y.; CHEN, G-Q.; HU F.-M. Monosporus varieties of *Syncephalastrum*. **Mycosystema**, [Beijing], v. 1, p. 35-52, 1988.

ZHENG, R-Y. et al. A Monograph a *Rhizopus*. **Sydowia**, [Horn], v. 59, n. 2, p. 273-372, 2007.

ZHENG, R-Y.; LIU, X-Y.; WANG, Y-N. *Circinella* (Mucorales, Mucoromycotina) from China. **Mycotaxon**, [Itchaca], v. 132, p. 43-62, 2017.

ZONG, T-K. et al. Taxonomy and Phylogeny of Four New Species in *Absidia* (Cunninghamellaceae, Mucorales) From China. **Frontiers in Microbiology**, [Lausanne], v. 1, n. 677836, p. 1-14, 2021.

ZYCHA, H.; SIEPMANN, R.; LINNEMANN, G. **Mucorales**. Germany: J. Cramer, 1969.