

RAVEN BIOLOGIA VEGETAL

Ray F. Evert

University of Wisconsin, Madison

Susan E. Eichhorn

University of Wisconsin, Madison

Revisão Técnica

Jane Elizabeth Kraus

Professora Livre-docente aposentada do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (IB-USP).

Tradução

Ana Claudia M. Vieira (Capítulo 21)

Jane Elizabeth Kraus (Capítulos 18 a 20, Apêndices e Glossário)

Maria de Fátima Azevedo (Capítulos 1, 8, 11, 12, 15 e 17)

Patricia Lydie Vanux (Capítulos 2 a 7, 9, 10, 13, 14, 16, 22 a 24, 26 a 29)

René Gonçalves da Silva Carneiro (Capítulo 30)

Rose Mary Isaias (Capítulo 25)

Wellington Braz Carvalho Delitti (Capítulos 31 e 32)



Protistas | Algas e Protistas Heterotróficos

Com cerca de 70% de sua superfície coberta por água, a Terra é conhecida como o “planeta água”. Tal abundância de água criou as condições ideais para a existência dos *habitats* aquáticos nos quais a vida surgiu, há pelo menos 3,5 bilhões de anos, com o aparecimento dos primeiros procariotos.

Os fósseis mais antigos interpretados como algas eucarióticas, por causa de suas dimensões e de sua forma consistente, são os de *Grypania*. Estima-se que tenham cerca de 2,1 bilhões de anos (Figura 15.1). Esses característicos fósseis encaracolados têm até 0,5 m de comprimento e 2 mm de diâmetro. Os fósseis mais antigos que podem ser encaixados de modo confiável a um grupo moderno de algas são os filamentos não ramificados conhecidos como *Bangiomorpha*. Com aproximadamente 1,2 bilhão de anos, esses fósseis multicelulares são quase indistinguíveis da moderna alga vermelha *Bangia*.



15.1 *Grypania spiralis*. *Grypania spiralis* é o organismo eucariótico (multicelular) mais antigo conhecido. Esses fósseis têm cerca de 2,1 bilhões de anos e são interpretados como algas eucarióticas.

Atualmente, um conjunto de descendentes diferentes desses eucariotos primitivos – os protistas – vive nos oceanos e nas zonas costeiras (Figura 15.2), bem como em lagos, lagoas e rios. Embora alguns protistas vivam em *habitats* terrestres, seu principal domínio permanece sendo a água.

Os protistas incluem os eucariotos que não apresentam as características que os distinguem dos organismos pertencentes aos reinos Plantae, Fungi ou Animalia. A maioria dos biólogos concorda com a hipótese de que as plantas, os fungos e os animais derivam de ancestrais protistas. Assim, o estudo dos protistas atuais pode esclarecer a origem desses importantes grupos. Além de ter importância evolutiva, alguns protistas causam doenças relevantes às plantas ou aos animais, enquanto outros têm grande significado ecológico.

Os grupos de protistas tratados neste livro incluem os organismos fotossintetizantes, com função ecológica semelhante à das plantas – isto é, produtores primários que utilizam energia luminosa para fazer seu próprio alimento. Esses organismos são as algas, estudadas pelos *ficologistas*. Entre os diversos grupos de algas, as algas verdes são particularmente importantes porque as plantas são descendentes de um ancestral que, se ainda existisse, seria classificado como alga verde. Além destes organismos autotróficos, descreveremos alguns protistas heterotróficos incolores que não são algas: os oomicetos e os organismos plasmodiais, os quais têm sido tradicionalmente estudados pelos micologistas, os estudiosos dos fungos. Embora não sejam diretamente relacionados com eles, esses protistas heterotróficos continuam a ser descritos com a terminologia utilizada para os fungos. As semelhanças e as diferenças entre os grupos protistas abordadas neste capítulo estão resumidas na Tabela 15.1. A grande maioria dos protistas não será discutida aqui, como por exemplo, os ciliados, radiolários e outros grandes grupos de organismos heterotróficos.

Os protistas apresentam uma impressionante variedade de tipos estruturais, incluindo células ameboides; células isoladas – com ou sem parede celular – que podem ou não apresentar flagelos; colônias compostas por agrupamentos de células que podem ser flageladas (com um ou mais flagelos) ou não; filamentos ramificados ou não ramificados; lâminas com uma ou duas células de espessura; tecidos que se assemelham a alguns dos presentes em plantas ou animais; e massas multinucleadas de protoplasma com ou sem parede celular. Quanto ao tamanho, os protistas variam desde células microscópicas até as algas par-das com 30 m de comprimento, conhecidas como *kelps*. Tanto os tamanhos extremamente pequenos como os muito grandes conferem proteção contra o ataque por herbívoros aquáticos. Muitos protistas reproduzem-se sexuadamente e possuem histórico de vida complexo. Alguns, entretanto, reproduzem-se somente por via assexuada. Todos os três tipos de ciclo de vida sexual – zigótico, esporico e gamético – ocorrem entre os protistas. Não raro, as diferentes fases do ciclo de vida de uma única espécie de protista são muito distintas em tamanho e aparência.

Tabela 15.1 Resumo comparativo das características dos protistas.

Grupo	Número de espécies	Pigmentos fotossintetizantes	Reserva de carboidratos	Flagelos	Superfície celular
Euglenoides (Euglenophyta)	800 a 1.000	A maioria não tem ou tem clorofilas <i>a</i> e <i>b</i> ; carotenoides	Paramido	Geralmente 2; frequentemente desiguais, com 1 anterior e 1 posterior ou muito curto;	Película com estrias proteicas, flexível ou rígida sob a membrana

				estendem-se apicalmente	plasmática
Criptófitas (Cryptophyta)	200	Nenhum ou clorofilas <i>a</i> e <i>c</i> ; ficobilinas; carotenoides	Amido	2; desiguais; subapicais; pilosos	Camada rígida de placas proteicas sob a membrana plasmática
Haptófitas (Haptophyta)	300	Clorofilas <i>a</i> e <i>c</i> ; carotenoides, especialmente fucoxantina	Crisolaminarina	Nenhum ou 2; iguais ou desiguais; a maioria tem haptoneuma	Escamas de celulose; escamas de material orgânico calcificado em algumas
Dinoflagelados	4.000	Nenhum em muitos ou clorofilas <i>a</i> e <i>c</i> ; carotenoides, principalmente peridina	Amido	Nenhum (exceto nos gametas) ou 2, desiguais; lateral (1 transversal, 1 longitudinal)	Camadas de vesículas sob a membrana plasmática, com ou sem placas de celulose
Diatomáceas* (Bacillariophyceae)	10.000 a 12.000 reconhecidos	Nenhum ou clorofilas <i>a</i> e <i>c</i> ; carotenoides, principalmente fucoxantina	Crisolaminarina	Nenhum ou 1; apenas nos gametas do tipo cêntrico; apical; piloso	Silica
Algas douradas* (Chrysophyceae)	1.000	Nenhum ou clorofilas <i>a</i> e <i>c</i> ; carotenoides, principalmente fucoxantina	Crisolaminarina	Nenhum ou 2; apical; piloso anterior, liso posterior	Escamas de sílica; celulose nas escamas de algumas
Algas verde-amarelas* (Xanthophyceae)	600	Clorofilas <i>a</i> e <i>c</i> ; carotenoides, mas sem fucoxantina	Óleo	Nenhum ou 2; piloso anterior, liso posterior	Celulose, algumas vezes com sílica
Algas pardas* (Phaeophyceae)	1.500	Clorofilas <i>a</i> e <i>c</i> ; carotenoides, principalmente fucoxantina	Laminarina; manitol (transportado)	2; apenas nas células reprodutoras; laterais; piloso anterior, liso posterior	Celulose embebida na matriz de algina mucilaginosas; plasmodesmos em algumas espécies
Algas vermelhas (Rhodophyta)	6.000	Clorofila <i>a</i> ; ficobilinas; carotenoides	Amido das florideas	Nenhum	Microfibrilas de celulose embebidas na matriz (geralmente galactanas); depósitos de carbonato de cálcio em muitas espécies
					Glicoproteínas,

Algas verdes	17.000	Clorofilas <i>a</i> e <i>b</i> ; carotenoides	Amido	Nenhum ou 2 (ou mais); apicais ou subapicais; iguais ou desiguais; lisos	celulose ou polissacarídeos não celulósicos; plasmodesmos em algumas espécies
Oomicetos* (Oomycota)	700	Nenhum	Glicogênio	2; apenas nos zoósporos e gametas masculinos; apicais ou laterais; piloso anterior, liso posterior	Celulose ou semelhante a celulose
Mixomicetos (Myxomycota)	700	Nenhum	Glicogênio	Geralmente 2; apicais; desiguais; apenas nas células reprodutoras; lisos	Membrana plasmática ou na bainha; esporos com paredes de celulose; plasmódio
Dictiostelídeos (Dictyosteliomycota)	50	Nenhum	Glicogênio	Nenhum (amebóide)	Membrana plasmática e bainha nas mixamebas; parede celular espessa e rica em celulose nos macrocistos maduros

*Estramenópilos.

As relações filogenéticas entre os vários grupos de protistas ainda não estão claramente estabelecidas. Há muita controvérsia a respeito da relação filogenética existente, por exemplo, entre as algas pardas e as algas vermelhas. Enquanto alguns botânicos estudiosos da evolução afirmam que as algas vermelhas representam um grupo irmão das algas verdes e deveriam ser agrupadas com estas, outros combatem firmemente esta ideia. A aparente relação entre os mixomicetos e os dictiostelídeos tem sido questionada. Contudo, as árvores filogenéticas existentes, assim como ilustrado na Figura 12.10, mostram claramente que as algas pertencem a linhas evolutivas diversas e que os oomicetos, antigamente considerados fungos, estão muito mais próximos das algas pardas e das algas douradas.

Ecologia das algas

O mar aberto, a zona costeira e a terra firme são os três domínios que compõem a nossa biosfera. Dos três, o mar e a costa são as regiões mais antigas. Aqui, as algas desempenham papel preponderante, comparável ao das plantas no muito mais jovem domínio terrestre. Geralmente, as algas são também dominantes nos *habitats* de água doce – lagoas, rios e lagos – onde podem representar os maiores contribuintes para a produtividade destes ecossistemas. Nos locais em que se desenvolvem, as algas desempenham um papel ecológico comparável àquele exercido pelas plantas

nos *habitats* terrestres.

Ao longo da zona costeira rochosa, podem ser encontradas as macroalgas, de maior porte e complexidade, que são membros das algas pardas, vermelhas e verdes. Na maré baixa, distinguem-se facilmente padrões estriados ou camadas no costão rochoso que refletem a posição das espécies de algas em relação à sua capacidade de sobreviver à exposição. As algas desta zona intertidal são submetidas 2 vezes/dia a grandes flutuações de umidade, temperatura, salinidade e luz, além de estarem expostas à rebentação e às forças abrasivas dos movimentos da água. Algas marinhas encontradas próximo aos Polos Norte e Sul têm de resistir a meses de escuridão sob a camada de gelo. As macroalgas marinhas são também alvos de uma infinidade de herbívoros e hospedeiras de microrganismos patogênicos. A complexidade da bioquímica, estrutura e histórico de vida das algas marinhas reflete a adaptação a todos esses desafios físicos e biológicos.

Ancorados para além da zona costeira, fora do alcance das ondas, conjuntos de grandes algas pardas chamadas *kelps* formam verdadeiras florestas que fornecem abrigo a uma rica variedade de peixes e invertebrados, alguns dos quais de grande valor para a alimentação humana. Muitos grandes carnívoros, incluindo lontras-do-mar e atuns, encontram alimento e refúgio nesses leitos de *kelps*, tais como aqueles ao largo da costa da Califórnia (EUA). Os próprios *kelps* são colhidos pelo ser humano, juntamente com algumas espécies de algas vermelhas, para a fabricação de produtos industrializados (ver Quadro “Algas e Atividades Humanas”).

Em todos os corpos d’água, são encontrados diminutas células fotossintetizantes e pequeninos animais que formam o *plâncton* (do grego *plagktos*, “errante”) suspenso. As algas fotossintetizantes e as cianobactérias, que conjuntamente constituem o *fitoplâncton*, formam a base da cadeia alimentar para os organismos heterotróficos, que vivem nos oceanos e nos corpos de água doce. O plâncton heterotrófico inclui o *zooplâncton*, que é composto principalmente por minúsculos crustáceos e pelas larvas de animais pertencentes a diferentes filos, bem como por inúmeros protistas e bactérias (*bacterioplâncton*).

No mar, a maioria dos peixes pequenos e alguns dos maiores, bem como boa parte das grandes baleias, alimentam-se de plâncton, e ainda, os peixes maiores alimentam-se dos peixes menores. Deste modo, os “grandes prados do oceano”, como o plâncton é por vezes chamado, podem ser comparados aos campos terrestres, servindo de fonte de alimento para os organismos heterotróficos. Crisofíceas, diatomáceas, algas verdes e dinoflagelados – unicelulares ou coloniais, flutuantes ou natantes – são os organismos mais importantes na base das cadeias alimentares de ambientes de água doce. Nos ambientes marinhos, as formas unicelulares ou coloniais de haptófitas, dinoflagelados e diatomáceas representam os membros eucarióticos mais importantes do fitoplâncton, sendo, por esta razão, essenciais para a subsistência da vida animal marinha (Figura 15.3).

O fitoplâncton marinho está sendo cada vez mais utilizado como “forragem” para a produção nas fazendas de camarões, moluscos e outros frutos do mar de valor comercial. Além disso, algas marinhas bentônicas podem ser cultivadas em fazendas aquáticas para gerar produtos comestíveis e de utilidade industrial. Os dois usos comerciais das algas são exemplos de *maricultura*, por meio da qual organismos marinhos são cultivados em seu ambiente natural, analogamente aos sistemas agrícolas terrestres.

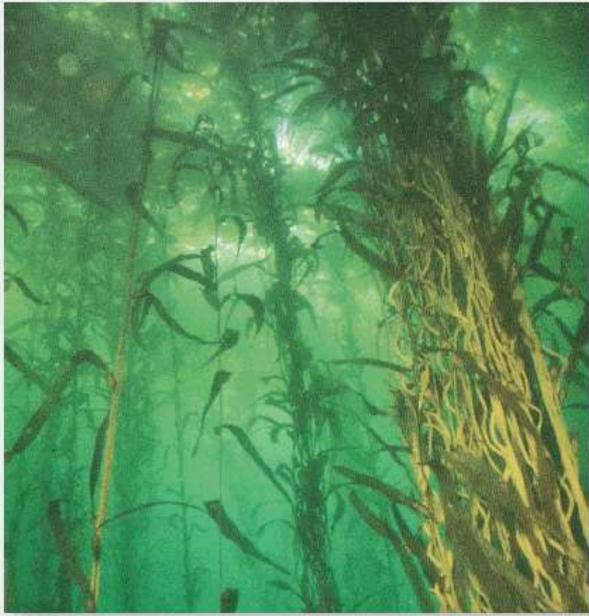
ALGAS E ATIVIDADES HUMANAS

Tanto as algas pardas quanto as vermelhas são consumidas por um grande número de pessoas de diferentes partes do mundo, especialmente do Extremo Oriente. *Kelps* (*kombu*) são consumidos regularmente como vegetais na China e no Japão. Algumas vezes são cultivados, mas na maioria dos casos são coletados de populações naturais. *Porphyra* (*nori*), uma alga vermelha, é consumida por muitos habitantes do Pacífico Norte – e, com a popularização do *sushi*, também por muitos habitantes dos EUA – e tem sido cultivada há séculos (ver mais adiante). Várias outras algas vermelhas são consumidas nas ilhas do Pacífico, bem como nas praias do Atlântico Norte. Em geral, as algas marinhas não têm valor nutritivo muito alto, como fontes de carboidratos, uma vez que faltam ao ser humano, assim como à maioria dos outros animais, as enzimas necessárias à quebra de grande parte do material da parede celular, como a celulose, e a matriz intercelular rica em proteínas. Contudo, as algas marinhas fornecem sais essenciais, bem como inúmeras vitaminas e elementos em quantidade mínima importantes, sendo assim valiosos suplementos alimentares. Algumas algas verdes, tais como a *Ulva* ou alface-do-mar, também são consumidas como verduras.

Em muitas regiões temperadas do hemisfério norte, as algas marinhas são coletadas para exploração de suas cinzas, que, em função de sua riqueza em sais de sódio e potássio, apresentam grande valor para processos industriais. Em muitas regiões, os *kelps* também são coletados para serem aplicados diretamente como fertilizantes.

Os alginatos, um grupo de substâncias derivadas de algas marinhas tais como *Macrocystis*, são largamente empregados na indústria alimentícia, têxtil, cosmética, farmacêutica, de papel e de solda, como agentes espessantes e estabilizadores coloidais. Ao longo da costa oeste dos EUA, os bancos de *Macrocystis* podem ser explorados várias vezes ao ano por meio de sua coleta logo abaixo da superfície da água.

Uma das aplicações comerciais diretas mais úteis de qualquer alga é o preparo do *ágar*, produzido a partir do material mucilaginoso extraído da parede celular de vários gêneros de algas vermelhas. O *ágar* é utilizado na produção de cápsulas que contêm vitaminas ou medicamentos, na fabricação do material de moldes dentários, como base de cosméticos e como meio de cultura para bactérias e outros microrganismos. A agarose purificada é frequentemente empregada como gel nos experimentos bioquímicos de eletroforese. O *ágar* é também usado como agente antidessecante em produtos de panificação, no preparo de gelatinas e sobremesas instantâneas e, nas regiões tropicais, como conservante temporário de peixes e carnes. O *ágar* é produzido em muitas partes do mundo, mas o Japão é seu principal fabricante. Um coloide algal semelhante, chamado carragenano, tem uso preferencial sobre o *ágar* na estabilização de emulsões tais como tintas, cosméticos e laticínios. Nas Filipinas, a alga vermelha *Eucheuma* é cultivada comercialmente como fonte de carragenano.



A



B



C

A. Floresta de *kelps* gigantes (*Macrocystis pyrifera*), crescendo ao longo da costa da Califórnia (EUA). **B.** Coleta manual da alga marinha *Nudaria*, no Japão, a partir de cordões que ficam submersos. **C.** Uma ceifadeira de *kelps* operando nas águas próximas à costa da Califórnia. As ceifadeiras da popa do navio são mergulhadas a 3 m da superfície da água, enquanto o navio se desloca de ré, cortando o dossel do *kelp*. As algas coletadas são transportadas para o interior de um recipiente coletor a bordo do navio, por meio de esteiras.



15.4 Filtragem com algas. Visão de um dispositivo de filtragem com algas em Falls City, Texas (EUA). Esses filtros melhoram a qualidade da água ao captar os nutrientes do efluente ou da água poluída e restaurar oxigênio. A biomassa produzida pelas algas pode ser convertida em combustível e já existem pesquisas para elaborar uma maneira custo-efetiva de fazê-lo.

Tendo em vista a preocupação com as repercussões da liberação de carbono por combustíveis fósseis e com o aquecimento global, grandes esforços têm sido envidados para descobrir fontes renováveis de energia, sobretudo combustíveis líquidos para transporte. Nos EUA, o milho tem sido utilizado para produzir etanol, mas há dúvidas quanto à viabilidade econômica desse uso do milho. Além disso, a demanda do milho como fonte de etanol compete com a demanda do milho como alimento. O etanol de celulose obtido da gramínea *Panicum virgatum* e de aparas de madeira ainda está em fase de pesquisa (ver Capítulo 21 “Biocombustíveis | Parte da Solução ou Outro Problema?”)

Uma resposta para o problema de energia é o cultivo de algas para a produção de biocombustível. O cultivo de algas não demanda o uso de valiosos recursos agrícolas. Além disso, a produção de biomassa de algas pode ser cinco a dez vezes maior do que a da agricultura baseada em solo. As duas maneiras mais comuns de produzir biocombustível a partir de algas são: (1) fermentação da biomassa de algas e (2) crescimento industrial de algas para extração de óleo. Nas algas pardas e nas algas verdes, grande parte da biomassa consiste em paredes celulares ricas em celulose. A celulose e outros carboidratos celulares podem ser fermentados a etanol. Outras algas, como as diatomáceas, armazenam quantidades relativamente altas de óleo e são promissoras para a extração de óleo no futuro.

Atualmente a filtragem da água com algas (Algal Turf Scrubbers® – ATSTM) é um sistema relativamente barato e muito produtivo para a produção em massa de algas (Figura 15.4). Esse sistema, pioneiro no tratamento de esgoto, consiste em uma comunidade de algas (*turf*) que cresce em telas em um conduto de água raso ou calha através da qual a água é bombeada. À medida que a água desce pela calha, as algas produzem oxigênio e removem nutrientes por meio de atividade biológica.

Os nutrientes removidos (*scrubbed*) da água são armazenados na biomassa de algas que cresce nas telas. As algas são coletadas aproximadamente 1 vez/semana durante a estação de crescimento.

Tanto nos ambientes marinhos como nos ambientes de água doce ainda relativamente a salvo de distúrbios antrópicos mais sérios, as populações fitoplanctônicas em geral são controladas por mudanças climáticas sazonais, pela limitação nutricional e pela predação. Entretanto, quando as atividades humanas poluem os ecossistemas naturais, certas algas podem ser liberadas dessas limitações, e suas populações passam a crescer em proporções indesejáveis, originando “florações”. Nos oceanos, algumas dessas florações são conhecidas como “marés vermelhas” ou “marés pardas”, porque a água torna-se colorida em função do grande número de células de algas que contêm pigmentos acessórios vermelhos ou marrons. As florações de algas frequentemente estão associadas à liberação de grandes quantidades de compostos tóxicos na água. Esses compostos, que talvez tenham surgido como uma defesa contra predadores protistas ou animais, podem causar doenças ao homem e levar à mortandade maciça de peixes, aves ou mamíferos aquáticos (ver Quadro “Marés Vermelhas/Florações Tóxicas”, adiante). Nos últimos anos, a frequência de florações tóxicas marinhas tem aumentado em todo o mundo, apesar de somente algumas dezenas de espécies fitoplanctônicas serem tóxicas. Muitos ecologistas vinculam esse aumento ao declínio global da qualidade da água, ocasionado pelo crescimento das populações humanas.

As algas, abundantes em nosso “planeta água”, exercem importante papel no ciclo do carbono (ver Quadro “Aquecimento Global | O Futuro É Agora”, no Capítulo 7). Elas são capazes de transformar o dióxido de carbono (CO₂) – um dos assim chamados “gases de efeito estufa” que contribuem para o aquecimento global – em carboidratos, por meio da fotossíntese, e em carbonato de cálcio, pela calcificação. Grandes quantidades desses carboidratos e carbonato de cálcio são incorporadas pelas algas e transportadas para o fundo dos oceanos. Atualmente, o fitoplâncton marinho absorve cerca de metade de todo o CO₂ resultante de atividades humanas, especialmente a queima de carvão e outros combustíveis fósseis. A quantidade de carbono que é transportado para as profundezas do oceano, não contribuindo, portanto, para o aumento da temperatura global, é assunto controverso.

O mecanismo pelo qual alguns organismos fitoplanctônicos reduzem a quantidade de CO₂ atmosférico é devido à formação do carbonato de cálcio, à medida que fixam o CO₂ durante a fotossíntese. O carbonato de cálcio é depositado em minúsculas escamas que recobrem o fitoplâncton. O CO₂ então removido da água é substituído pelo CO₂ atmosférico, criando um efeito de sucção também conhecido como “queda de CO₂”. Ao longo dos éons, ao depositar-se no assoalho oceânico, o fitoplâncton recoberto por carbonato de cálcio finalmente originou as famosas falésias brancas de Dover, Inglaterra, e os depósitos de petróleo no Mar do Norte, de grande importância econômica. Várias macroalgas vermelhas, verdes e pardas também podem apresentar incrustações de carbonato de cálcio. O efeito da calcificação destas algas no ciclo global do carbono ainda não é tão bem compreendido como o efeito da calcificação do fitoplâncton.

Alguns organismos do fitoplâncton marinho, particularmente as haptófitas e os dinoflagelados, produzem quantidades significativas de um composto orgânico contendo enxofre que auxilia na regulação da pressão osmótica intracelular. Um composto volátil derivado deste composto orgânico contendo enxofre é excretado pelas células e, posteriormente, convertido na atmosfera em óxidos de enxofre. Os óxidos de enxofre aumentam a cobertura de nuvens e assim refletem a luz solar para fora do planeta. Os óxidos de enxofre, que também são gerados pela queima de combustíveis fósseis, contribuem com a chuva ácida e têm o efeito de resfriar o clima. Os cientistas devem considerar tais consequências de resfriamento, juntamente com o resultado do aquecimento provocado pelos gases de efeito estufa, em seus esforços de prever climas futuros.