

# 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.

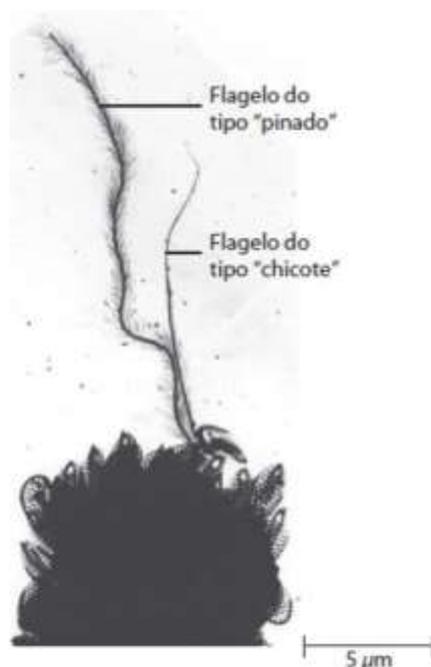
Os fósseis mais antigos interpretados como algas eucarióticas, por causa de suas dimensões e de sua forma consistente, são os de *Grypania*. Estima-se que tenham cerca de 2,1 bilhões de anos (Figura 15.1). Esses característicos fósseis encaracolados têm até 0,5 m de comprimento e 2 mm de diâmetro. Os 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*.



**15.2 Alga marinha.** *Postelsia palmaeformis*, a palmeira-marinha, é uma alga parda encontrada na costa do Pacífico da América do Norte, da Columbia Britânica à Califórnia. Ela está bem adaptada ao seu *habitat*: a zona entre a maré alta a média de áreas expostas a forte ação das ondas. Os estipes flexíveis (hastes) e apressórios firmemente aderidos de *Postelsia* opõem-se às forças de arraste exercidas pelas ondas e que removem mexilhões e algas que de outro modo competiriam com ela pelo espaço.

## Estramenópilos fotossintetizantes

Com base em análises de microscopia eletrônica, os pesquisadores há muito já suspeitavam que as diatomáceas, as crisófitas, as xantofíceas, as algas pardas e os oomicetos, e outros grupos não discutidos neste livro, estejam intimamente relacionados, em virtude da existência de pelos característicos, semelhantes a palha em um dos dois flagelos de suas células natantes. O termo *estramenópilos* é derivado do grego e significa “palha”. Nesses organismos, também conhecidos como *heterocontas* (que significa “flagelos diferentes”), o flagelo ornamentado com os pelos distintivos é longo e o outro é menor e sem pelos, como mostrado na Figura 15.13. Análises de sequência molecular agora confirmaram a suspeita, antes baseada apenas em seus flagelos singulares, de que os grupos listados anteriormente estão, de fato, intimamente relacionados. Os estudos também confirmaram que esses estramenópilos fotossintetizantes também apresentam correlação importante com vários clados de protistas heterotróficos sem plastídios. Entre esses últimos estão os oomicetos, que serão descritos mais adiante nesse capítulo.



**15.13 Flagelos dos estramenópilos.** A alga clorofícea de água doce *Synura petersenii* tem dois flagelos, um do tipo chicote e outro pinado, que são característicos dos estramenópilos. *Synura* é notória pelo odor e sabor desagradáveis que dá à água onde ela se desenvolve.

## Algas pardas | Classe Phaeophyceae

As algas pardas, um grupo quase totalmente marinho, incluem as algas marinhas bentônicas mais conspicuas das águas temperadas, boreais e polares. Apesar de haver somente cerca de 1.500 espécies, as algas pardas dominam as praias rochosas ao longo das regiões mais frias do globo (Figura 15.18). Muitas pessoas já observaram costões rochosos cobertos por algas pardas, membros da ordem Fucales. As maiores algas pardas, da ordem Laminariales, algumas das quais formam bancos extensos a pouca distância da costa, são chamadas *kelps*. Em águas claras, as algas pardas ocorrem desde o nível da maré baixa até a uma profundidade de 20 a 30 m. É digno de nota que bancos tropicais de *kelp* foram encontrados no oceano próximo às ilhas Galápagos em uma profundidade de aproximadamente 60 m. Em costões com declividade suave, os bancos de *kelp* podem estender-se por 5 a 10 km da costa.

Um membro da ordem Fucales, o *Sargassum*, forma imensas massas flutuantes no Mar dos Sargaços (assim denominado devido à abundância de *Sargassum*), no Oceano Atlântico, a nordeste do Caribe (Figura 15.19). *Sargassum muticum* e algumas outras algas pardas podem produzir crescimentos indesejáveis quando introduzidas em áreas não nativas, podendo interferir seriamente em atividades de maricultura comercial. *Sargassum* pode também competir e substituir membros de Laminariales e Fucales que, em suas comunidades, são considerados espécies-chave ou essenciais.

**A forma básica de uma alga parda é o talo.** Apesar de ser um grupo monofilético, as algas pardas variam em tamanho, desde formas microscópicas até macroalgas, como os *kelps*, os quais têm 60 m de comprimento e pesam mais de 300 kg. A forma básica de uma alga parda é o *talo*, um corpo vegetativo simples, relativamente indiferenciado. Os talos variam em complexidade desde filamentos simples ramificados, como em *Ectocarpus* (Figura 15.20), até agregações de filamentos ramificados que são chamados pseudoparênquimas, pois se parecem com tecidos verdadeiros, os parênquimas autênticos que são encontrados em *Macrocystis* (Figura 15.21). Assim como em certas algas verdes e em plantas, células adjacentes são tipicamente ligadas por plasmodesmos. Ao contrário dos plasmodesmos das plantas, os das algas pardas não parecem ter desmotúbulos conectando o retículo endoplasmático de células adjacentes (ver Figura 4.18).

**O pigmento fucoxantina dá às algas pardas sua cor característica.** As células das algas pardas contêm tipicamente numerosos plastídios discoides marrom-dourados que são similares tanto bioquímica quanto estruturalmente aos plastídios de crisofíceas e diatomáceas, com as quais elas têm, provavelmente, uma origem comum. Além das clorofilas *a* e *c*, os cloroplastos das algas pardas também contêm vários carotenoides, incluindo uma grande quantidade de fucoxantina, que dá aos membros dessa classe sua cor característica marrom-escura ou verde-oliva. O material de reserva nas algas pardas é o carboidrato *laminarina*, o qual fica armazenado em vacúolos. As análises moleculares sugerem que existem duas linhas ancestrais principais de algas pardas: aquelas com pirenoídes produtores de amido nos seus plastídios, incluindo *Ectocarpus* (Figura 15.20), e aquelas sem pirenoídes, tais como *Laminaria* e seus aparentados. Esses dois grupos também diferem, de modo evidente, na estrutura do seu anterozoide.

**As Laminariales e as Fucales têm os talos mais diferenciados.** Os talos dos *kelps* grandes, tais como *Laminaria*, estão diferenciados em regiões denominadas *apressório*, *estipe* e *lâmina*, com uma região meristemática localizada entre a lâmina e o estipe (Figura 15.18B). O padrão de crescimento, resultante desse tipo de atividade meristemática, é particularmente importante no uso comercial de *Macrocystis*, que é colhido ao longo da costa da Califórnia (EUA). Quando as lâminas mais velhas de *Macrocystis* são cortadas na superfície pelos barcos coletores de *kelps*, elas são capazes de se regenerar. Os *kelps* gigantes, tais como *Macrocystis* e *Nereocystis*, podem ter mais de 60 m de comprimento. Eles crescem muito rapidamente, de modo que uma quantidade considerável de material fica disponível para a coleta. Um dos mais importantes produtos derivados de *kelps* é um material intercelular mucilaginoso chamado *alginato*, o qual é importante como estabilizante e emulsificante de alguns alimentos e tintas e como revestimento de papel. O alginato, com a celulose das camadas da parede celular mais interna, fornece a flexibilidade e a resistência que permite às macroalgas suportar estresses mecânicos impostos por ondas e correntes. O alginato também ajuda a reduzir a dessecação quando as algas estão expostas na maré baixa, e aumenta a flutuação e ajuda a desprender os organismos que tentam colonizar as lâminas da alga.



A

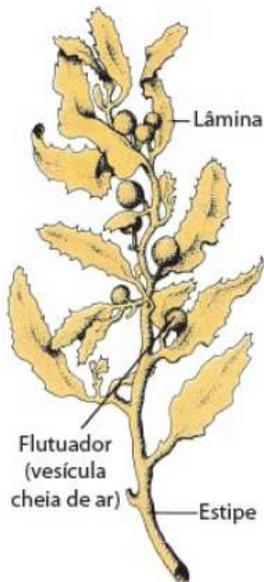


B



C

**15.18 Algas pardas.** A. O kelp *Durvillaea antarctica* exposto durante a maré baixa na costa acidentada de South Island, Nova Zelândia. B. Detalhe do kelp *Laminaria*, mostrando apressórios, estipes e as bases de diversas frondes. C. *Fucus vesiculosus* cobre densamente as praias rochosas, que ficam expostas na maré baixa. Quando submersas, as vesículas de ar das algas elevam as lâminas em direção à luz. As taxas fotossintéticas de algas marinhas frequentemente expostas são de uma a sete vezes maiores no ar do que na água, enquanto as taxas são maiores na água para aquelas raramente expostas. Essa diferença explica, em parte, a distribuição vertical das algas nas regiões entremarés.



A



B

**15.19 Sargassum.** **A.** A alga parda *Sargassum* apresenta um padrão complexo de organização. Membro da ordem Fucales, *Sargassum* tem um ciclo de vida semelhante ao de *Fucus* (Figura 15.23). **B.** Duas espécies desse gênero formam as imensas massas flutuantes do Mar dos Sargassos.

A estrutura interna dos *kelps* é complexa. Alguns apresentam, no centro do estipe, células alongadas que são modificadas para a condução de substâncias nutritivas. Estas células assemelham-se àquelas condutoras de seiva elaborada no floema de plantas vasculares, inclusive com a presença de placas crivadas (Figura 15.21B). As células podem conduzir o material alimentar rapidamente – a velocidade é bastante alta, chegando a 60 cm/h – das lâminas na superfície da água até as regiões do estipe e do apressório pobremente iluminadas, bem mais abaixo. A translocação lateral, das camadas fotossintéticas mais externas para as células mais internas, ocorre em muitos *kelps* relativamente espessos. O *manitol* é o carboidrato principal que é translocado junto com os aminoácidos.

O *Fucus* (Figura 15.18C) é uma alga parda ramificada dicotomicamente, que apresenta *vesículas de ar* próximo às extremidades de suas lâminas. O padrão de diferenciação de *Fucus*, porém, assemelha-se àquele dos *kelps*. O gênero *Sargassum* (Figura 15.19) é aparentado com *Fucus*. Algumas espécies de *Sargassum* permanecem fixas, enquanto em outras espécies, nas quais os apressórios foram perdidos, os indivíduos formam massas flutuantes. Ambas as formas ocorrem em algumas espécies. *Fucus*, *Sargassum* e algumas outras algas pardas crescem por meio de divisões sucessivas, a partir de uma única célula apical, não de um meristema intercalar localizado dentro do talo, como é característico dos *kelps*.



**15.20 Ectocarpus.** A alga parda *Ectocarpus* tem filamentos simples ramificados. Esta fotomicrografia de *Ectocarpus siliculosus* mostra esporângios uniloculares (as estruturas claras, pequenas e arredondadas) e esporângios pluriloculares (as estruturas escuras e mais longas), os quais crescem sobre os esporófitos. A meiose, que resulta em zoósporos haploides, ocorre dentro dos esporângios uniloculares. Os zoósporos diploides são formados nos esporângios pluriloculares. *Ectocarpus* ocorre em águas rasas e estuários de todo o mundo, desde as águas frias do Ártico e do Antártico até os trópicos.

**O ciclo de vida da maioria das algas pardas envolve meiose espórica.** Para a maioria das algas pardas, o ciclo de vida apresenta alternância de gerações e, conseqüentemente, meiose espórica (ver Figura 12.17C). Os gametófitos das algas pardas mais primitivas, tais como *Ectocarpus*, produzem estruturas reprodutivas multicelulares chamadas *gametângios pluriloculares*. Esses podem funcionar como gametângios masculinos ou femininos, ou podem produzir esporos haploides flagelados, que dão origem a novos gametófitos. Os esporófitos diploides produzem tanto *esporângios pluriloculares* quanto *uniloculares* (Figura 15.20). Os esporângios pluriloculares formam zoósporos diploides, que dão origem a novos esporófitos. A meiose ocorre dentro dos esporângios uniloculares, produzindo zoósporos haploides que germinam para produzir gametófitos. Os esporângios uniloculares, bem como os alginatos e os plasmodesmos, são caracteres distintivos das algas pardas.

Em *Ectocarpus*, o gametófito e o esporófito são similares em tamanho e aparência (isomórficos). Entretanto, muitas das maiores algas pardas, incluindo os *kelps*, passam por uma alternância de gerações heteromórficas – um esporófito grande e um gametófito microscópico, como ocorre em *Laminaria*, um *kelp* comum (Figura 15.22). Em *Laminaria*, os esporângios uniloculares são produzidos na superfície das lâminas maduras. A metade dos zoósporos produzidos nos esporângios tem o potencial de se desenvolver em gametófitos masculinos, e a outra metade, em gametófitos femininos. De acordo com uma hipótese, os gametângios pluriloculares originados nesses gametófitos modificaram-se, durante o curso da evolução, em anterídios unicelulares e oogônios unicelulares. Cada anterídio libera um único anterozoide e cada oogônio contém uma única oosfera. A oosfera fertilizada, em *Laminaria*, permanece fixa ao gametófito feminino e se desenvolve em um novo esporófito. Em diversos gêneros de algas pardas, os gametas femininos atraem os gametas masculinos por meio de compostos orgânicos.

*Fucus* e seus aparentados mais próximos apresentam um ciclo de vida gamético (Figura 15.23), assim como as diatomáceas e certas macroalgas verdes. O entendimento das pressões evolutivas que estimularam a origem de um ciclo de vida gamético nesses protistas pode elucidar o aparecimento precoce do ciclo de vida gamético em nossa própria linhagem dos metazoários (do grego *meta*, “entre” e *zoion*, “animal”).



**A**

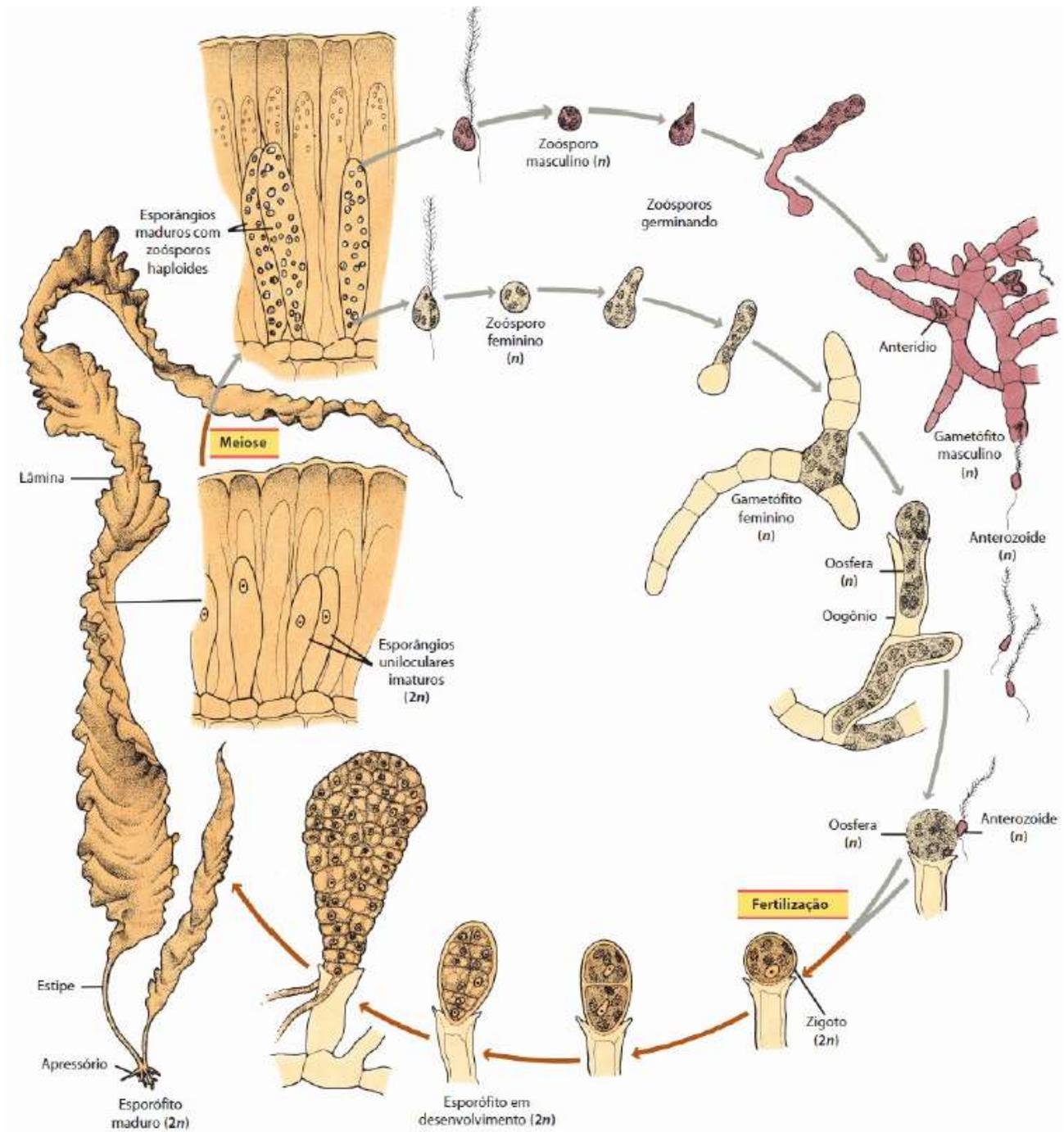
0,1 mm



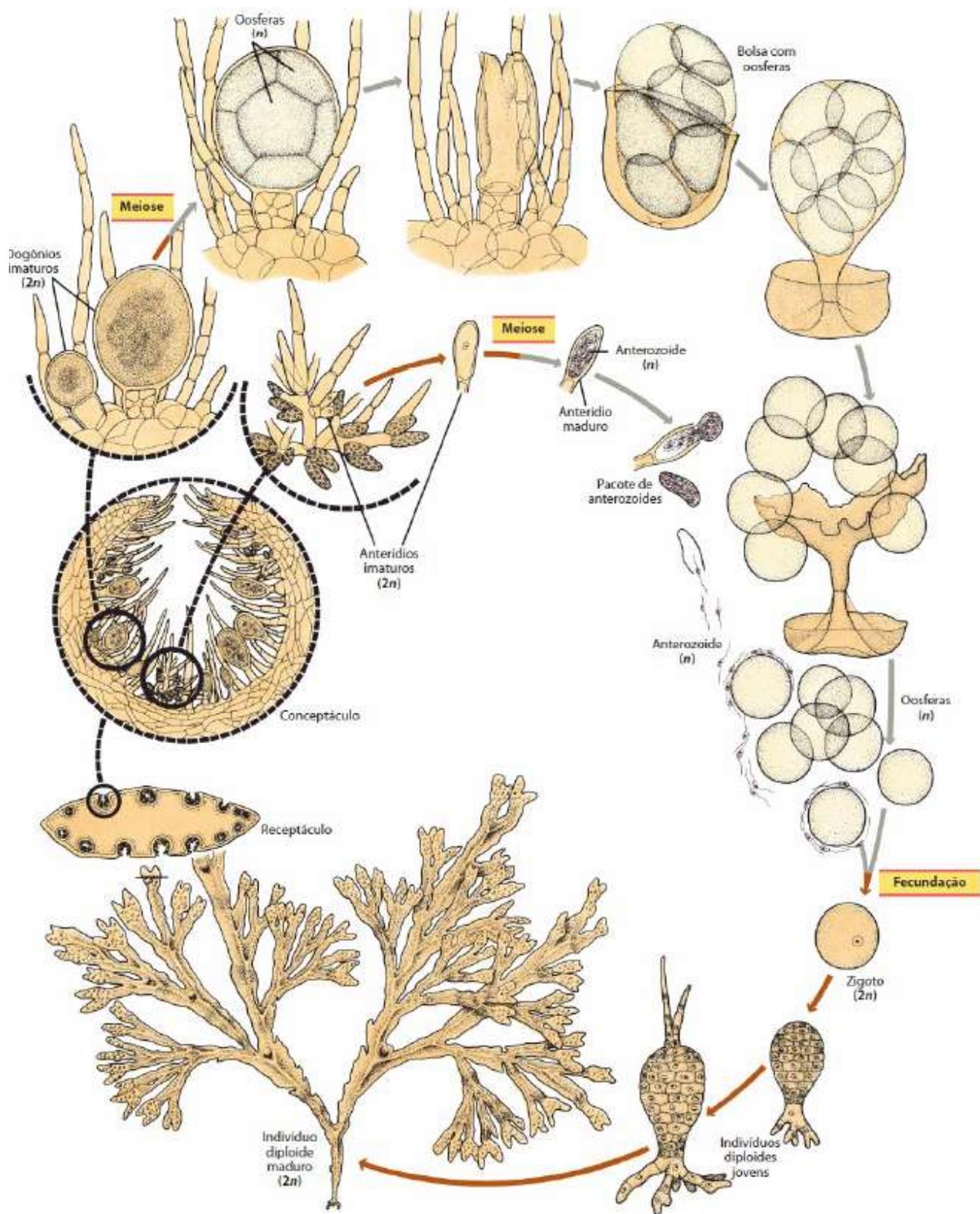
**B**

20 μm

**15.21 Macrocyctis.** Algumas algas pardas, como o *kelp* gigante *Macrocyctis integrifolia*, desenvolveram tubos crivados comparáveis àqueles encontrados no floema, tecidos condutores de seiva elaborada das plantas vasculares. **A.** Corte longitudinal de parte de um estipe com tubos crivados, que são os elementos relativamente largos no centro da fotomicrografia. Os componentes dos tubos crivados estão ligados extremidade a extremidade pelas placas crivadas, as quais aparecem aqui como paredes transversais estreitas. **B.** Corte transversal mostrando uma placa crivada.



**15.22 Ciclo de vida do kelp *Laminaria*.** Este ciclo de vida é um exemplo de meiose espórica ou alternância de gerações. Como muitas das algas pardas, *Laminaria* apresenta uma alternância de gerações heteromórficas, na qual o esporófito é conspícuo. Zoósporos haploides e móveis são produzidos nos esporângios após a meiose (no alto, à esquerda). A partir desses zoósporos, desenvolvem-se os gametófitos filamentosos microscópicos que, por sua vez, produzem anterozoides móveis e oosferas imóveis. Em algumas outras algas pardas, o esporófito e o gametófito são semelhantes; eles apresentam alternância de gerações isomórficas.



**15.23 Ciclo de vida de *Fucus*.** Em *Fucus*, os gametângios são formados em câmaras ocas especializadas conhecidas como conceptáculos, que se localizam em áreas férteis chamadas receptáculos, nas extremidades dos ramos de indivíduos diploides (embaixo, à esquerda). Há dois tipos de gametângios: oogônios e anterídios. A meiose é seguida imediatamente por mitose para dar origem a 8 oosferas por oogônio e 64 anterozoides por anterídio. Ao final, as oosferas e os anterozoides são liberados na água, onde acontece a fecundação. A meiose é gamética e o zigoto se desenvolve diretamente no novo indivíduo diploide.

Algumas macroalgas pardas, incluindo *Fucus*, podem conter grandes somas de compostos fenólicos que evitam os herbívoros. Outras ainda tendem a produzir terpenos com o mesmo propósito (Capítulo 2). Em alguns casos, esses compostos também têm atividade antimicrobiana ou antitumoral, incitando investigações de seu uso potencial em medicina humana.

## Algas vermelhas | Filo Rhodophyta

As algas vermelhas são particularmente abundantes em águas tropicais e quentes, apesar de muitas serem encontradas em regiões mais frias do mundo. Existem cerca de 6.000 espécies conhecidas, com aproximadamente 500 a 600 gêneros, dentre os quais poucos são unicelulares – tais como *Cyanidium*, um dos únicos organismos capazes de crescer em fontes termais ácidas – ou filamentosos microscópicos. A maioria das algas vermelhas é estruturalmente mais complexa, correspondendo às algas marinhas bentônicas macroscópicas. Pouco mais de 100 espécies diferentes de algas vermelhas são encontradas em ambientes de água doce (Figura 15.24), mas no mar, o número de espécies é muito maior do que a combinação de todos os outros tipos de algas marinhas bentônicas (Figura 15.25). As algas vermelhas crescem geralmente fixas às rochas ou a outras algas, mas existem algumas poucas formas flutuantes.

Os cloroplastos das algas vermelhas contêm ficobilinas, que mascaram a cor da clorofila *a* e dão a estas algas sua cor característica. Esses pigmentos são particularmente bem adaptados à absorção da luz verde e azul-esverdeada que penetra nas águas profundas, onde as algas vermelhas estão bem representadas. Bioquímica e estruturalmente, os cloroplastos das algas vermelhas assemelham-se aos das cianobactérias das quais elas certamente derivaram, diretamente, após uma endossimbiose. Algumas algas vermelhas perderam a maior parte ou todos os pigmentos e crescem como parasitos sobre outras algas vermelhas. Os cloroplastos de poucas algas vermelhas primitivas apresentam pirenoídes formadores de amido, mas parece que os pirenoídes foram perdidos antes da origem das formas mais complexas.