

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

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. Bioquimicamente 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 pirenoides formadores de amido, mas parece que os pirenoides foram perdidos antes da origem das formas mais complexas.



15.24 Alga vermelha de água doce. *Batrachospermum* sp., uma alga vermelha simples e filamentosa. Os eixos ramificados, gelatinosos e moles dessa alga vermelha são frequentemente encontrados em riachos, tanques e lagos frios do mundo inteiro.

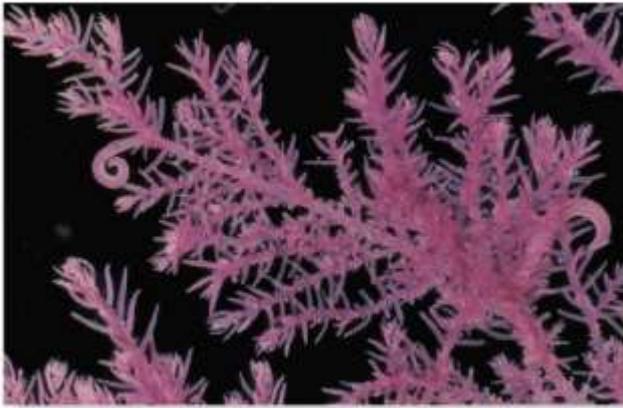
As células das algas vermelhas apresentam algumas características únicas

As algas vermelhas são peculiares entre as algas e únicas entre os filos das algas por não apresentarem centríolos nem células flageladas. Parece que os seus ancestrais tinham centríolos e que sua perda resultou da perda de função dos genes necessários para sua síntese. No lugar dos centríolos, observados em muitos outros eucariotos, as algas vermelhas têm centros de organização de microtúbulos chamados *anéis polares*. Os principais produtos de reserva das algas vermelhas são os grânulos de *amido das florídeas*, que estão armazenados no citoplasma. O amido das florídeas, uma molécula única que se assemelha à porção de amilopectina do amido, é na verdade mais semelhante ao glicogênio do que ao amido (Capítulo 2).

As paredes celulares da maioria das algas vermelhas são constituídas por uma rede frouxa de microfibrilas de celulose embebidas em uma mistura amorfa, semelhante a um gel, de mucilagens e polímeros sulfatados de galactano. Os poligalactanos sulfatados são os principais componentes do comercialmente valioso *ágar* e *carragenanos* (ver Quadro “Algas e Atividades Humanas”). É o componente mucilaginoso que confere às algas vermelhas a textura deslizante características deste grupo. A produção contínua e a troca da mucilagem auxiliam as algas a desfazer-se de outros organismos que poderiam colonizar sua superfície e reduzir sua exposição à luz.

Além disso, certas algas vermelhas depositam carbonato de cálcio em suas paredes celulares. A função da calcificação nas algas é incerta. Uma hipótese é de que a calcificação auxiliaria a alga a obter dióxido de carbono da água para a fotossíntese. Muitas das algas vermelhas calcificadas são especialmente resistentes e duras, e elas constituem a família *Corallinaceae*, as *algas coralináceas*. A calcificação explica a ocorrência de prováveis fósseis de algas coralináceas, que têm mais de 700 milhões de anos de idade. As algas coralináceas são comuns em todos os oceanos do mundo, crescendo sobre superfícies estáveis que recebem luz suficiente, incluindo rochas do leito oceânico de 268 m de profundidade (Figura 15.26). Outros *habitats* incluem as rochas da região de marés, nas quais as algas coralináceas articuladas crescem (Figura 15.25B), e as superfícies de arrebentação direcionadas à costa dos recifes de corais, onde as algas coralináceas incrustantes (*crostosas*) (Figura 15.25C) auxiliam a estabilizar a estrutura dos recifes. Amplas áreas de diversos recifes de corais em todo o mundo devem sua sobrevivência, em parte, à força arquitetural conferida pelas algas coralináceas. Recentemente, a bactéria laranja-brilhante que causa a doença letal das algas coralináceas foi espalhada por todo o Pacífico Sul, causando perigo a milhares de quilômetros de recifes.

Recentemente, quantidades relativamente pequenas de lignina foram detectadas em paredes celulares secundárias da alga coralina *Calliarthron cheilosporioides*. A lignina é mais abundante nos segmentos não calcificados, que são as partes que sofrem maior estresse mecânico da alga. Já se acreditou que a lignina verdadeira, que adiciona rigidez às paredes celulares, só ocorresse em plantas vasculares. Segundo uma hipótese, a via molecular que produz lignina surgiu muito antes de as plantas terrestres terem evoluído a partir das algas verdes. Essa via evoluiu independentemente mais de uma vez – um caso de evolução paralela ou convergente.



A



B

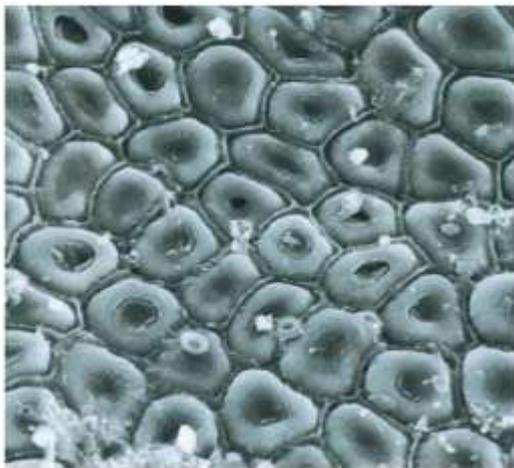


C

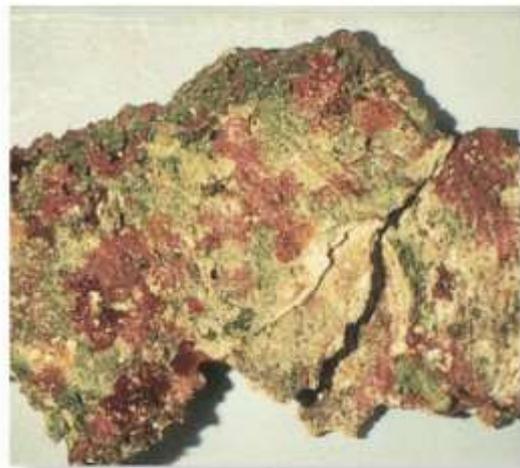


D

15.25 Algas vermelhas marinhas. **A.** Em *Bonnemaisonia hamifera* é bastante evidente a estrutura filamentosa básica das algas vermelhas. Os filamentos ramificados apresentam forma de ganchos, que se prendem a outras algas. **B.** Algas coralináceas articuladas em uma poça de maré na Califórnia (EUA). **C.** *Porolithon craspedium*, alga vermelha coralinácea, crostosa, estabilizando os recifes. **D.** *Chondrus crispus*, conhecida como musgo-irlandês, uma importante fonte de carragenano.

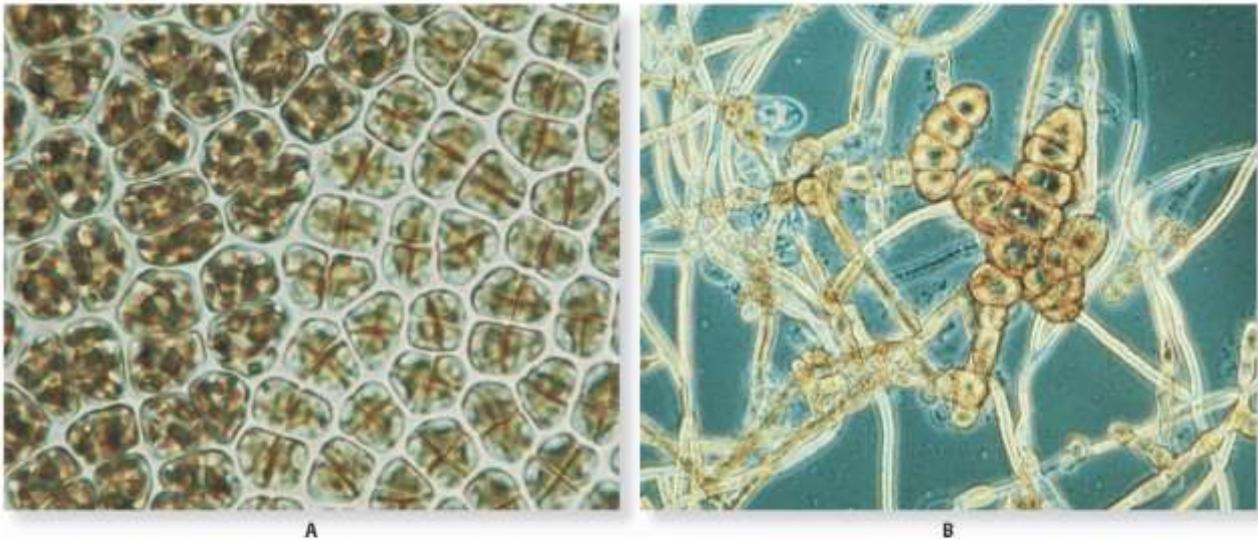


A



B

15.26 Algas coralináceas. **A.** Micrografia eletrônica de varredura de uma espécie não identificada de alga vermelha crostosa, encontrada a uma profundidade de 268 m, em uma elevação oceânica nas Bahamas, aproximadamente 100 m abaixo dos limites inferiores estabelecidos para a ocorrência de qualquer outro organismo fotossintetizante. Nessa profundidade, a intensidade luminosa foi estimada em 0,0005% do seu valor na superfície oceânica. A alga forma manchas de aproximadamente 1 m, cobrindo cerca de 10% da superfície rochosa. Quando testada no laboratório, essa espécie foi 100 vezes mais eficiente do que espécies aparentadas que vivem em ambientes de águas rasas em capturar e utilizar a energia luminosa. **B.** Algas coralináceas crostosas de cor púrpura da mesma elevação oceânica.



15.27 *Porphyra nereocystis*. O histórico de vida desta alga vermelha inclui fases em forma de lâmina e filamentosa. **A.** A fase em forma de lâmina, que corresponde ao gametófito, produz gametângios femininos, chamados carpogônios (agregados de células avermelhadas à esquerda), e gametângios masculinos, chamados espermatângios (agregados de células à direita). **B.** Após a fecundação, os carpósporos diploides originam um sistema de filamentos ramificados. A meiose ocorre durante a germinação dos esporos (concósporos) produzidos pela fase filamentosa. Essas células haploides crescem originando o gametófito com forma de lâmina.

Muitas espécies de algas vermelhas produzem terpenoides tóxicos raros (Capítulo 2), que podem ajudar a afastar os herbívoros. Alguns desses terpenoides das algas vermelhas apresentam atividades antitumorais e estão sendo atualmente testados como possíveis fármacos anticancerígenos.

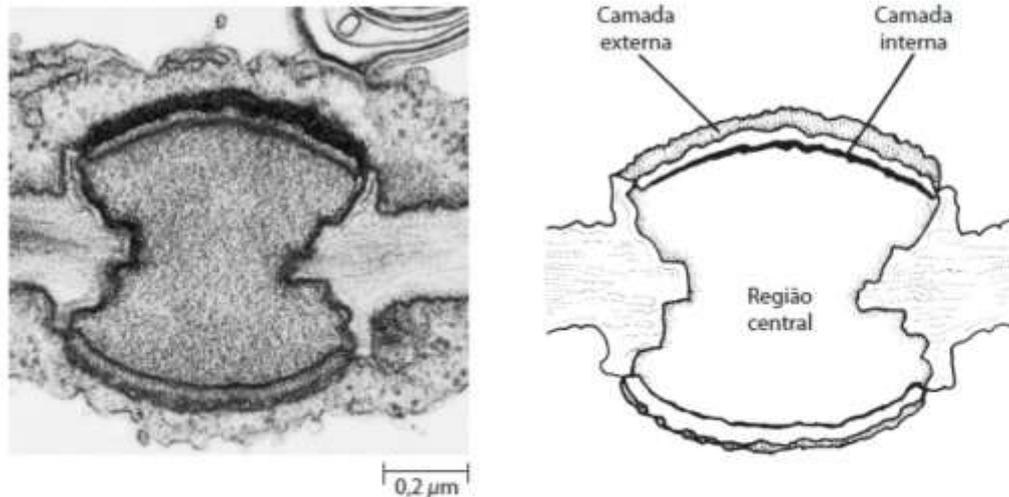
Poucos gêneros, tais como *Porphyra*, têm células justapostas formando lâminas de uma ou duas camadas (Figura 15.27). Entretanto, a maioria das algas vermelhas é composta de filamentos que, frequentemente, estão densamente entrelaçados e unidos por uma camada mucilaginosa que apresenta consistência bem firme. O crescimento nas algas vermelhas filamentosas é iniciado por uma única célula apical com forma de domo que se divide, produzindo segmentos em sequências para formar um eixo. Esse eixo, por sua vez, forma verticilos de ramos laterais. Na maioria das algas vermelhas, as células são interconectadas por *ligações celulares primárias* ou conexões celulares primárias (Figura 15.28), que se desenvolvem na citocinese. Muitas algas vermelhas são multiaxiais – isto é, constituídas de vários filamentos coesos formando um corpo tridimensional. Em tais formas, os filamentos estão interconectados pela formação de *ligações celulares secundárias*. Essas ligações formam-se entre as células de diferentes filamentos quando estes filamentos entram em contato um com o outro.

As algas vermelhas têm históricos de vida complexos

Muitas espécies de algas vermelhas reproduzem-se assexuadamente por liberação de esporos, chamados *monósporos*, na água do mar. Quando as condições são favoráveis, os monósporos podem fixar-se ao substrato. Mediante repetidas mitoses, é produzida uma nova alga similar à planta-mãe produtora de monósporos. A reprodução sexuada também ocorre amplamente entre as algas vermelhas multicelulares e pode envolver históricos de vida muito complexos.

O tipo mais simples de histórico de vida das algas vermelhas envolve uma alternância de gerações entre duas formas multicelulares e separadas da mesma espécie – uma haploide produtora de gametas, o *gametófito*, e uma diploide produtora de esporos, o *esporófito*. O gametófito produz *espermátangios*, estruturas que originam e liberam os *espermácios* não móveis, ou gametas masculinos, que são levados até os gametas femininos pelas correntes de água. O gameta feminino, ou oosfera, é a parte inferior que contém o núcleo de uma estrutura conhecida como *carpogônio*, que se origina no mesmo gametófito, como os espermátangios, e permanece fixo a ele. O carpogônio desenvolve uma estrutura, o *tricogine*, para receber os espermácios. Quando um espermácio entra em contato com o tricogine, as duas células se fundem. O núcleo masculino migra para a parte inferior do tricogine em direção ao núcleo feminino, fundindo-se a ele. O zigoto diploide resultante produz poucos *carpósporos* diploides, que são liberados na água pelo gametófito genitor. Quando sobrevivem, os carpósporos fixam-se a uma superfície e desenvolvem-se em esporófito, que produz esporos haploides através da meiose esporica. Quando esses esporos haploides sobrevivem, eles se fixam a uma superfície e desenvolvem gametófitos, completando, então, o ciclo de vida.

Os especialistas acreditam que as algas vermelhas adquiriram uma alternância de duas gerações multicelulares no início da sua história evolutiva, como uma resposta adaptativa à ausência de gametas masculinos flagelados. Os gametas masculinos não flagelados não podem nadar em direção aos gametas femininos, como fazem os gametas masculinos flagelados de outros protistas, animais e algumas plantas. Por esta razão, a fecundação pode ser mais uma questão do acaso, e, conseqüentemente, a formação do zigoto pode ser relativamente rara. A alternância de gerações é considerada uma adaptação que aumenta o número e a diversidade genética da progênie resultante de cada evento individual de fecundação ou zigoto. Este aumento ocorre porque um esporófito multicelular pode produzir muito mais esporos – e mais esporos haploides diversos – do que poderia um único núcleo zigótico meiótico. A alternância de duas gerações multicelulares também ocorre em vários outros grupos de protistas, tais como as algas verdes e pardas, e em briófitas e plantas vasculares (ver Capítulos 16 a 19), onde pode haver benefícios genéticos e ecológicos similares.



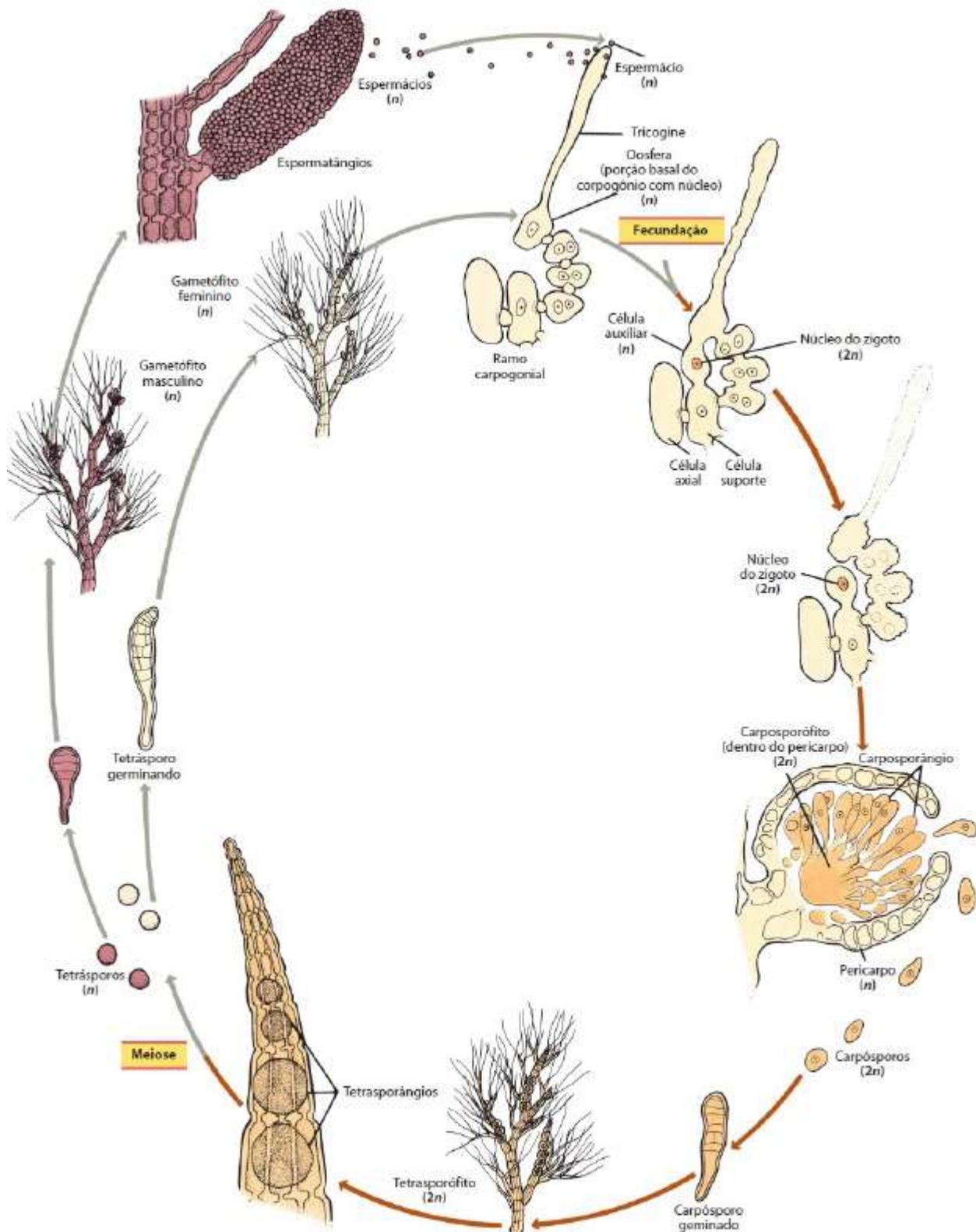
15.28 Ligação celular primária na alga vermelha *Palmaria*. As ligações celulares primárias são tampões em forma de lente, bem diferenciados, que se formam entre as células das algas vermelhas durante a divisão celular. Tampões semelhantes, denominados ligações celulares secundárias, são, também, frequentemente formados entre as células de filamentos adjacentes que entram em contato uns com os outros, unindo as estruturas de um indivíduo das algas vermelhas. A região central das ligações celulares é constituída por proteínas, e as camadas externas são, em parte, constituídas por polissacarídeos.

Um avanço evolutivo posterior ocorreu na maioria das algas vermelhas. Em vez de produzir esporos imediatamente, o núcleo zigótico divide-se repetidamente por mitose, gerando uma terceira fase multicelular do ciclo de vida, a geração diploide *carposporofítica*. A geração carposporofítica permanece ligada ao seu gametófito parental e provavelmente recebe nutrientes orgânicos dele. Esses nutrientes auxiliam a suportar a rápida proliferação de células produzidas pela mitose. Quando o carposporófito atinge o seu tamanho maduro, a mitose ocorre nas células apicais, originando os carpósporos. Os carpósporos são liberados na água, fixam-se a um substrato e crescem formando esporófitos diploides distintos.

Em muitas algas vermelhas, uma cópia do núcleo zigótico diploide produzida mitoticamente é transferida para uma outra célula do gametófito. Essa célula, conhecida como *célula auxiliar*, serve como um hospedeiro e fonte nutricional para as repetidas mitoses do núcleo adotado. A proliferação dos filamentos diploides a partir da célula auxiliar gera um carposporófito e carpósporos. Em muitas formas, cópias múltiplas do núcleo zigótico diploide são transportadas pelo crescimento de células tubulares longas através de todo o corpo da alga e são depositadas em várias células auxiliares adicionais. Cada núcleo diploide produz muitos carposporófitos, que liberam um grande número de carpósporos na água. Em um exemplo, cada núcleo zigótico resultou na liberação de 4.500 carpósporos. Cada carpósporo é capaz de originar uma geração diploide multicelular, geralmente de vida livre, chamada de *tetrasporófito*. A meiose ocorre em células especializadas do tetrasporófito, chamadas de *tetrasporângios*. Cada tetrásporo produzido pode germinar um novo gametófito, se as condições forem favoráveis. *Polysiphonia*, uma alga vermelha marinha com distribuição ampla, é um exemplo deste tipo de ciclo de vida (Figura 15.29).

O histórico de vida da maioria das algas vermelhas, portanto, consiste em três fases: (1) um gametófito haploide; (2) uma fase diploide, o carposporófito; e (3) outra fase diploide, o tetrasporófito. A geração carposporofítica é considerada uma forma adicional para aumentar os produtos genéticos da reprodução sexuada quando as taxas de fecundação são baixas. A alternância de gerações envolvendo três gerações multicelulares é peculiar às algas vermelhas. A capacidade de produzir muitos carposporófitos, que resultam em um grande número de carpósporos e potencialmente um enorme número de tetrasporos, todos a partir de um único zigoto, tem auxiliado as algas vermelhas a sobrepujar a inabilidade sexual imposta pela ausência de flagelos.

Na maioria das algas vermelhas, as gerações gametofíticas e tetrasporofíticas assemelham-se entre si e, portanto, são referidas como isomórficas, como em *Polysiphonia* (Figura 15.29). As algas coralíneas também apresentam ciclos de vida isomórficos. Entretanto, um número crescente de ciclos de vida heteromórficos também está sendo descoberto. Nessas espécies, os tetrasporófitos são microscópicos e filamentosos ou consistem em uma crosta delgada que está firmemente fixa ao substrato rochoso. Ficólogos especulam que as diferenças na aparência apresentam vantagens seletivas ao responderem a mudanças sazonais ou a outras variações ambientais. O desenvolvimento de técnicas para cultivar algas em laboratório tem levado à descoberta de que espécies aparentemente distintas são, em alguns casos, gerações alternantes da mesma espécie.



15.29 Ciclo de vida de *Polysiphonia*, uma alga vermelha marinha. Os órgãos sexuais desenvolvem-se próximo aos ápices dos ramos dos gametófitos haploides, que se originam a partir dos tetrasporos haploides (embaixo, à esquerda). Os espermatângios, que ocorrem em densos grupos, liberam células que funcionam diretamente como espermiácios. A porção basal alargada do carpogônio contém o núcleo e funciona diretamente como uma oosfera. Após a fecundação, carpósporos diplóides são formados por mitose dentro dos carposporângios. Os carpósporos são liberados através de uma abertura no pericarpo, que é uma estrutura externa que se desenvolve ao redor deles. O pericarpo é derivado de células que circundam o ramo carpogonial. Os carpósporos germinam, dando origem aos tetrasporófitos, que são semelhantes em tamanho e aparência aos gametófitos. Os tetrasporófitos produzem tetrasporângios. Em cada tetrasporângio, um evento meiótico origina quatro tetrasporos haploides, e o ciclo se reinicia.