

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)



Procariotos e Vírus

De todos os organismos, os procariotos são os menores, os mais simples estruturalmente e os mais abundantes no mundo inteiro. Embora cada organismo seja microscopicamente pequeno, estima-se que o peso total dos procariotos no mundo seja maior que o de todos os outros organismos vivos reunidos. Por exemplo, no mar, os procariotos constituem, segundo estimativas, 90% ou mais do peso total de organismos vivos. Em um único grama de solo agrícola fértil, pode haver 2,5 bilhões de indivíduos procarióticos (Figura 13.1). Na atualidade, cerca de 5.000 espécies de procariotos são reconhecidas, porém milhares ainda aguardam a sua descoberta, mais provavelmente com o uso de tecnologias de sequenciamento de DNA.

Os procariotos são, em termos evolutivos, os mais antigos organismos da Terra. Os fósseis mais antigos conhecidos são procariotos em forma de cadeias encontrados em rochas no Oeste da Austrália, que datam de aproximadamente 3,5 bilhões de anos (ver Figura 1.2). Embora alguns procariotos atuais se assemelhem a esses organismos antigos na sua aparência, nenhum dos procariotos que vivem hoje em dia é primitivo. Na verdade, são organismos que conseguiram, com grande sucesso, adaptar-se a seus ambientes particulares.

Os procariotos são, de fato, as formas de vida dominantes e mais bem-sucedidas da Terra. Seu sucesso deve-se, sem dúvida alguma, à sua capacidade de metabolizar uma grande variedade de nutrientes, bem como à sua rápida taxa de divisão celular. Quando cresce em condições ideais, uma população do procarioto mais bem conhecido – *Escherichia coli* – é capaz de duplicar de tamanho e multiplicar-se a cada 20 min. Os procariotos podem sobreviver em muitos ambientes que não sustentam nenhuma outra forma de vida. Eles vivem nas terras geladas da Antártica, nas profundezas escuras dos oceanos, nas águas quase em ebulição de fontes termais naturais (Figura 13.2) e nas águas superaquecidas encontradas nas proximidades de fendas submarinas. Alguns procariotos estão entre os poucos organismos subsistentes capazes de sobreviver sem oxigênio livre, obtendo a sua energia por processos anaeróbicos. Algumas espécies morrem na presença de oxigênio, enquanto outras podem se adaptar e sobreviver na sua presença ou ausência.

Características da célula procariótica

Os procariotos carecem de núcleo circundado por um envoltório nuclear (ver Capítulo 6). Em seu lugar, apresentam uma única molécula de DNA circular ou contínua, associada a proteínas não histonas, que se localiza em uma região da célula denominada *nucleoide*. Além de seu *cromossomo*, uma célula procariótica também pode conter um ou mais segmentos extracromossômicos menores de DNA circular, denominados *plasmídios*, que se replicam independentemente do cromossomo celular e que transportam importantes traços genéticos.

O cromossomo procariótico é altamente organizado dentro do nucleoide, e a sua replicação começa e termina em pontos localizados nos lados opostos do cromossomo circular. Se fosse distendido, o cromossomo seria muito maior do que a própria célula – em alguns casos, 1.000 vezes mais comprido –, entretanto, a torção ou superespiralamento do cromossomo em uma forma compacta possibilita o seu acondicionamento dentro da célula.

Hoje em dia, sabe-se que não é correta a ideia de que o citoplasma da maioria dos procariotos é relativamente não estruturado. Embora os procariotos careçam de organelas delimitadas por membrana, muitos têm numerosos microcompartimentos contendo enzimas, cada um deles circundado por uma camada proteica que pode atuar como barreira semipermeável. Com frequência, o citoplasma tem uma aparência granular fina, em virtude de seus numerosos ribossomos – até 10.000 em uma única célula. Esses ribossomos procarióticos são menores do que os ribossomos citoplasmáticos dos eucariotos. Em certas ocasiões, os procariotos contêm *inclusões*, isto é, grânulos distintos que consistem em material de armazenamento. As cianobactérias e os proclorofitos contêm sistemas extensos de membranas (tilacoides) contendo clorofila e outros pigmentos fotossintéticos (Figuras 13.11 e 13.16). Os procariotos carecem de citoesqueleto, porém a maioria das células procarióticas apresenta polímeros semelhantes à actina e à tubulina, que funcionam de modo muito semelhante a um citoesqueleto e que desempenham papéis na segregação dos cromossomos e na divisão celular.

A membrana plasmática funciona como local de fixação de vários componentes moleculares

A membrana plasmática de uma célula procariótica é formada por uma camada dupla de lipídios, cuja composição química assemelha-se à da célula eucariótica. Entretanto, com raras exceções, as membranas plasmáticas dos procariotos carecem de esteróis. Nos procariotos capazes de respiração (aeróbicos ou anaeróbicos), a membrana plasmática incorpora a cadeia de transporte de elétrons que, nas células eucarióticas, encontra-se na membrana mitocondrial interna, fornecendo um suporte adicional para a teoria da endossimbiose serial (ver Capítulo 12). Nas bactérias purpúreas fotossintetizantes, os locais de fotossíntese encontram-se na membrana plasmática, que, com frequência, é extensamente convoluta, aumentando acentuadamente a sua superfície de ação (ver Figura 13.17). Além disso, a membrana contém sítios específicos de ligação para a molécula de DNA, assegurando a localização apropriada do cromossomo dentro da célula.

A parede celular da maioria dos procariotos contém peptidoglicanos

Os protoplastos de quase todos os procariotos são circundados por uma parede celular, que confere aos diferentes tipos as suas formas características. Muitos procariotos têm paredes rígidas, alguns apresentam paredes flexíveis e apenas poucos deles – os micoplasmas, os fitoplasmas e espécies do grupo *Thermoplasma* de Archaea – carecem de parede celular.

As paredes celulares dos procariotos são complexas e contêm muitos tipos de moléculas que estão ausentes nos eucariotos. As paredes das bactérias contêm polímeros complexos, conhecidos como *peptidoglicanos*, que são os principais responsáveis pela força mecânica da parede celular. As arqueas não contêm essas moléculas, de modo que o peptidoglicano foi designado como “molécula pessoal” para diferenciar as espécies de Bactéria das espécies de Archaea.

As bactérias podem ser divididas em dois grandes grupos, com base na capacidade de suas células de fixar o corante conhecido como violeta de cristal. As bactérias cujas células retêm o corante são denominadas *gram-positivas*, enquanto as que não o fazem são denominadas *gram-negativas*, em homenagem a Hans Christian Gram, o microbiologista dinamarquês que descobriu essa diferença. As bactérias gram-positivas e gram-negativas diferem acentuadamente na estrutura de suas paredes celulares. Nas bactérias gram-positivas, a parede celular, cuja espessura varia de 10 a 80 nm, tem aparência homogênea e consiste em até 90% de peptidoglicanos. Nas bactérias gram-negativas, a parede celular é constituída de duas camadas: uma camada interna de peptidoglicano, com apenas 2 a 3 nm de espessura, e uma camada externa de lipopolissacarídeos, fosfolipídios e proteínas. As moléculas da camada externa estão dispostas em uma camada dupla, com cerca de 7 a 8 nm de espessura, com estrutura semelhante à da membrana plasmática. A coloração de Gram é amplamente utilizada para identificar e classificar as bactérias, visto que reflete uma diferença fundamental na arquitetura da parede celular.

Muitos procariotos secretam substâncias viscosas ou pegajosas sobre a superfície externa das paredes celulares. Essas substâncias consistem, em sua maioria, em polissacarídeos, enquanto algumas são proteínas. Embora sejam comumente conhecidas como “cápsula”, o termo geral para essas camadas é *glicocálice*. O glicocálice desempenha um importante papel na infecção, propiciando a fixação de determinadas bactérias patogênicas a tecidos específicos do hospedeiro. O glicocálice também pode proteger as bactérias da dessecação e pode ser importante na ecologia dos micróbios em ambientes naturais.

Os procariotos armazenam vários compostos em grânulos

Uma ampla variedade de procariotos – tanto bactérias quanto arqueas – contém corpúsculos de incursão ou grânulos de armazenamento, constituídos de compostos semelhantes a lipídios, como o *ácido poli-β-hidroxibutírico*, e grânulos semelhantes ao amido, como o *glicogênio*, que servem de depósito de carbonos e energia. Compostos inorgânicos, como polifosfatos e grânulos de enxofre, também constituem importantes reservas nutrientes para alguns procariotos.

Os procariotos apresentam flagelos característicos

Muitos procariotos são móveis, e a sua capacidade de movimentação independente deve-se, habitualmente, a apêndices longos e finos, conhecidos como *flagelos* (Figura 13.3). Esses flagelos, que carecem de microtúbulos e de membrana plasmática, diferem acentuadamente daqueles dos eucariotos (ver Figura 3.28). Cada flagelo procariótico é composto de subunidades de uma proteína denominada flagelina; essas subunidades estão dispostas em cadeias que se enrolam em uma hélice triplíce (três cadeias) com um cerne oco. Os flagelos bacterianos crescem pela extremidade. As moléculas de flagelina formadas na célula passam pelo cerne oco e são acrescentadas na extremidade distante das cadeias. Em algumas espécies, os flagelos distribuem-se por toda a superfície celular; em outras, ocorrem isoladamente ou em tufo em uma ou em ambas as extremidades da célula.

Diversidade metabólica

Procariotos são autótrofos ou heterótrofos

Os procariotos exibem enorme diversidade metabólica. Embora alguns sejam autotróficos (o que significa “autoalimentadores”), isto é, utilizam o dióxido de carbono como a sua única fonte de carbono, os procariotos são, em sua maioria, *heterotróficos*, isto é, exigem compostos orgânicos como fonte de carbono. Os heterótrofos são, em sua grande maioria, *saprófitas* (do grego *sapros*: podre ou pútrido), obtendo o seu carbono a partir de matéria orgânica morta. As bactérias e os fungos saprófitos são responsáveis pela decomposição e reciclagem do material orgânico no solo; na verdade, são os recicladores da biosfera.

Entre os procariotos autotróficos, existem aqueles que obtêm sua energia da luz. Esses organismos são designados como *autótrofos fotossintetizantes*. Alguns autótrofos, conhecidos como *autótrofos quimiosintetizantes*, são capazes de utilizar compostos inorgânicos, em lugar da luz, como fonte de energia (Figura 13.10). A energia é obtida da oxidação de compostos inorgânicos reduzidos que contêm nitrogênio, enxofre ou ferro, ou da oxidação do hidrogênio gasoso.

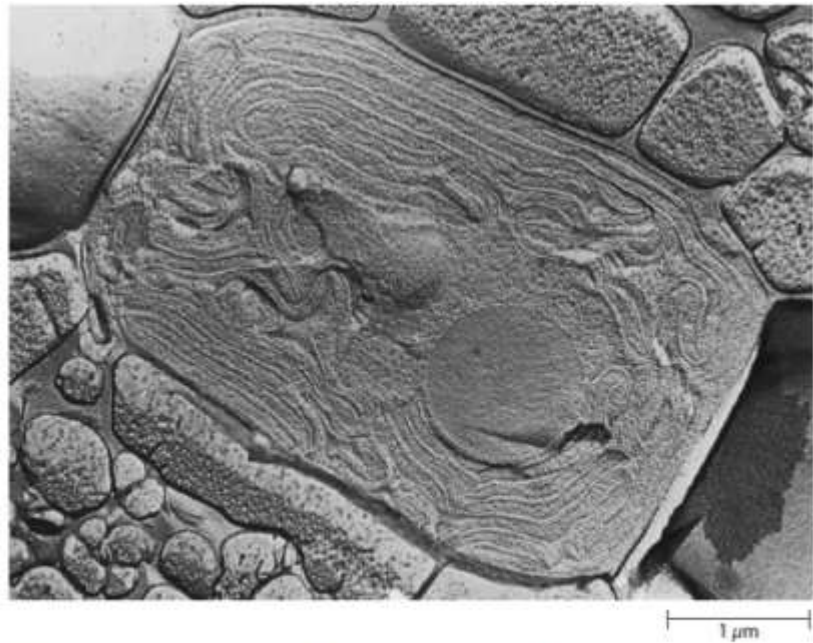
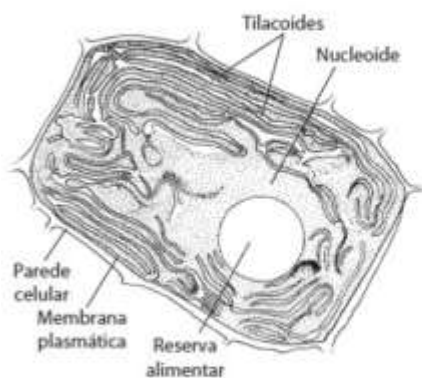
Os procariotos desempenham um papel vital no funcionamento do ecossistema mundial

As bactérias autotróficas contribuem enormemente para o equilíbrio global do carbono. O papel de certas bactérias na fixação do nitrogênio atmosférico – isto é, na incorporação do gás nitrogênio em compostos nitrogenados – também é de grande importância biológica (ver Capítulos 13 e 29). Por meio da ação dos decompositores, os materiais integrados aos corpos de organismos outrora vivos são degradados, liberados e disponibilizados para gerações sucessivas. Mais de 90% da produção de CO₂ na biosfera, excetuando aquela associada às atividades humanas, resulta da atividade metabólica de bactérias e fungos. O CO₂ é novamente convertido em matéria orgânica pelas plantas e por algumas bactérias. A capacidade de certas bactérias de decompor substâncias naturais e sintéticas tóxicas, como petróleo, pesticidas e corantes, pode levar a seu uso disseminado na limpeza de derramamentos perigosos e lixo tóxico, quando as técnicas de utilização dessas bactérias forem mais bem desenvolvidas. Nesse interim, bactérias de ocorrência natural estão trabalhando duro na limpeza de derramamentos de óleo no Golfo do México e em outros locais.

As cianobactérias são importantes do ponto de vista ecológico e evolutivo

As cianobactérias merecem ênfase especial em virtude de sua notável importância ecológica, particularmente nos ciclos globais do carbono e do nitrogênio, bem como devido à sua importância evolutiva. Elas representam uma das linhas evolutivas principais das Bacteria. As cianobactérias fotossintetizantes têm clorofila *a*, juntamente com carotenoides e outros pigmentos acessórios incomuns, denominados *ficobilinas*. Existem dois tipos de ficobilinas: a *ficocianina*, um pigmento azul, e a *ficoeritrina*, um pigmento vermelho. No interior das células das cianobactérias encontram-se numerosas camadas de membranas, frequentemente paralelas umas às outras (Figura 13.11). Essas membranas são tilacoides fotossintetizantes, que se assemelham àqueles encontrados nos cloroplastos – de fato, os cloroplastos correspondem, em tamanho, a toda uma célula de cianobactéria. O principal produto de armazenamento das cianobactérias é o glicogênio.

Muitas cianobactérias produzem um envoltório mucilaginoso ou bainha, que mantém unidos grupos de células ou filamentos. Com frequência, a bainha é intensamente pigmentada, sobretudo em espécies que algumas vezes são encontradas em ambientes terrestres. As cores das bainhas observadas em diferentes espécies incluem dourado-claro, amarelo, castanho, vermelho, verde esmeralda, azul, violeta e preto-azulado. Apesar de seu nome anterior – “algas verde-azuladas” –, apenas cerca da metade das espécies de cianobactérias exibe coloração verde-azulada, e essas espécies definitivamente não são algas.



13.11 Cianobactéria *Anabaena cylindrica*. A fotossíntese ocorre nas membranas que contêm clorofila – os tilacoides – no interior da célula. A qualidade tridimensional desta micrografia eletrônica é devida à técnica de fratura por congelamento usada na preparação das células.

As cianobactérias frequentemente formam filamentos e podem crescer formando grandes massas de até 1 m ou mais de comprimento. Algumas cianobactérias são unicelulares, poucas formam filamentos ramificados e muito poucas formam placas ou colônias irregulares (Figura 13.12). Após a divisão de uma célula de cianobactéria, as subunidades resultantes podem se separar, dando origem a novas colônias. À semelhança de outras bactérias filamentosas ou que formam colônias, as células das cianobactérias habitualmente estão unidas apenas pelas suas paredes ou por bainhas mucilaginosas, de modo que cada célula mantém uma vida independente.



A | 100 µm



B | 200 µm

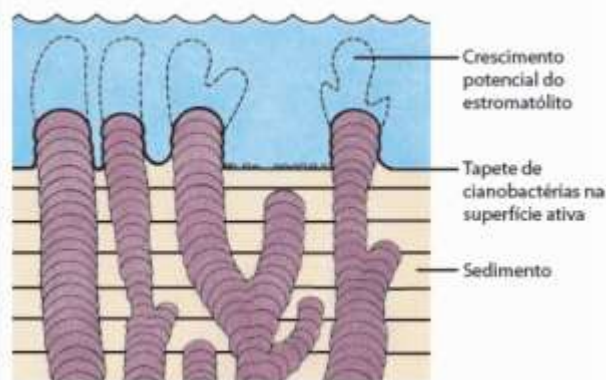


C | 30 µm

13.12 Três gêneros comuns de cianobactérias. **A.** *Oscillatoria*, cuja única forma de reprodução é por fragmentação dos filamentos. **B.** *Calothrix*, uma forma filamentosa com um heterocisto basal (ver Figura 13.14). *Calothrix* tem a capacidade de formar acinetos – células maiores que desenvolvem um envoltório externo resistente – logo acima dos heterocistos. **C.** Uma “bola” gelatinosa de *Nostoc commune*, contendo numerosos filamentos. Essas cianobactérias ocorrem frequentemente em habitats de água doce.

Algumas cianobactérias filamentosas são móveis, deslizam e giram em torno de seu eixo longitudinal. Pequenos segmentos, denominados *hormogônios*, separam-se de uma colônia de cianobactérias e deslizam, afastando-se da colônia-mãe em velocidade de até 10 mm por segundo. Esse movimento pode estar ligado à extrusão de mucilagem através de pequenos poros existentes na parede celular, juntamente com a produção de ondas contráteis em uma das camadas de superfície da parede. Algumas cianobactérias exibem movimentos espasmódicos intermitentes.

As cianobactérias podem viver em uma ampla variedade de ambientes. Embora mais de 7.500 espécies de cianobactérias tenham sido descritas e denominadas, podem existir, na realidade, apenas cerca de 200 espécies distintas de vida livre, não simbióticas. À semelhança de outras bactérias, as cianobactérias algumas vezes crescem em condições extremamente inóspitas, desde a água de fontes termais até lagos gelados da Antártica, onde algumas vezes formam tapetes luxuriantes de 2 a 4 cm de espessura nas águas, mais de 5 m abaixo do gelo permanente. A cor esverdeada de alguns ursos polares em zoológicos deve-se à presença de colônias de cianobactérias nos pelos ocios de sua pelagem. As cianobactérias não são encontradas em águas ácidas, onde as algas eucarióticas são frequentemente abundantes.



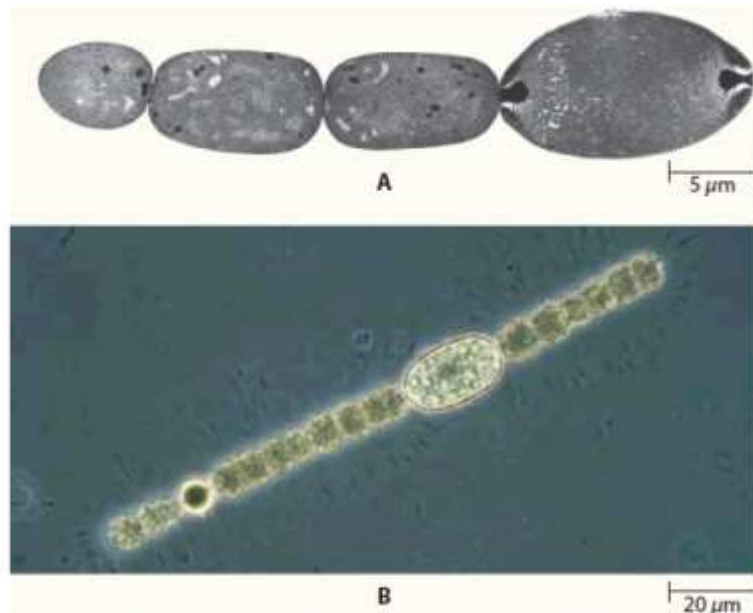
13.13 Estromatólitos. Os estromatólitos são produzidos quando colônias de cianobactérias em crescimento se ligam ao carbonato de cálcio em estruturas em forma de domo, como aquelas mostradas no diagrama e na fotografia, ou em outras formas mais complexas. Essas estruturas são abundantes nos registros fósseis; todavia, hoje em dia, estão se formando apenas em poucos ambientes muito apropriados, como as zonas de maré baixa de Hamelin Pool na Austrália Ocidental, como mostrado nesta fotografia.

Quando colônias de cianobactérias ligam-se a sedimentos ricos em cálcio, formam-se depósitos calcários em camadas, denominados *estromatólitos* (Figura 13.13), que têm um registro geológico contínuo que abrange 2,7 bilhões de anos. Hoje em dia, os estromatólitos são produzidos em apenas alguns locais – particularmente em águas rasas em climas quentes e secos –, como em Hamelin Pool na Shark Bay, na Austrália Ocidental. Sua abundância nos registros fósseis fornece uma evidência de que essas condições ambientais eram prevalentes no passado, quando as cianobactérias desempenharam um papel decisivo na elevação do nível de oxigênio livre da atmosfera, no início da vida na Terra. Os estromatólitos mais antigos (3 bilhões de anos ou mais), produzidos em ambiente livre de oxigênio, provavelmente foram formados por bactérias purpúreas e verdes.

Muitas cianobactérias marinhas são encontradas em pedras calcárias (carbonato de cálcio) ou em substratos ricos em calcário, como algas coralináceas (ver Capítulo 15) e as conchas de moluscos. Algumas espécies dulcícolas de cianobactérias, particularmente as que crescem em fontes termais, frequentemente depositam camadas espessas de calcário em suas colônias.

As cianobactérias formam vesículas de gás, heterocistos e acinetos. As células das cianobactérias que vivem em *habitats* dulcícolas ou marinhos – particularmente as que vivem nas camadas superficiais na água, na comunidade de organismos microscópicos conhecidos como *plâncton* – contêm comumente estruturas brilhantes e de forma irregular, denominadas *vesículas de gás*. Essas vesículas possibilitam e regulam a flutuabilidade dos organismos, de modo que eles possam flutuar em determinados níveis na água. Quando numerosas cianobactérias se tornam incapazes de regular adequadamente suas vesículas de gás – por exemplo, devido a variações extremas de temperatura ou suprimento de oxigênio –, elas podem flutuar na superfície da água e formar massas visíveis, denominadas “florações” (*blooms*). Algumas cianobactérias que formam florações secretam substâncias químicas que são tóxicas para outros organismos, causando grande número de mortes. O Mar Vermelho aparentemente recebeu esse nome em virtude das florações de espécies planctônicas de *Trichodesmium*, uma cianobactéria vermelha.

Muitos gêneros de cianobactérias podem fixar o nitrogênio, convertendo o gás nitrogênio em amônio, uma forma na qual o nitrogênio se torna disponível para reações biológicas. Nas cianobactérias filamentosas, a *fixação do nitrogênio* frequentemente ocorre dentro de *heterocistos*, que são células maiores especializadas (Figura 13.14). Os heterocistos são circundados por paredes celulares espessas contendo grandes quantidades de glicolipídios, que servem para impedir a difusão de oxigênio para dentro da célula. No interior do heterocisto, as membranas internas da célula são reorganizadas em um padrão concêntrico ou reticulado. Os heterocistos contêm baixo teor de ficobilinas e carecem do fotossistema II, de modo que a fotofosforilação cíclica que ocorre nessas células não resulta em produção de oxigênio (ver Capítulo 7). O oxigênio que está presente é rapidamente reduzido pelo hidrogênio, um subproduto da fixação do nitrogênio, ou é expelido através da parede do heterocisto. A nitrogenase, a enzima que catalisa as reações de fixação do nitrogênio, é sensível à presença de oxigênio, de modo que a fixação do nitrogênio é um processo anaeróbico. Os heterocistos apresentam pequenas conexões plasmodesmáticas – microplasmodesmos – com células vegetativas adjacentes. Os produtos da fixação do nitrogênio são transportados através dos microplasmodesmos do heterocisto para as células vegetativas, e os produtos da fotossíntese movem-se na direção oposta por essas mesmas conexões, das células vegetativas para o heterocisto.



13.14 Filamento de *Anabaena*. **A.** Micrografia eletrônica que mostra uma cadeia de células mantidas unidas por paredes incompletamente separadas. A primeira célula, na extremidade à direita da cadeia, é um heterocisto, onde ocorre a fixação de nitrogênio. A matriz gelatinosa desse filamento foi destruída durante a preparação da amostra para microscopia eletrônica. **B.** Nesta preparação, a matriz gelatinosa é pouco visível, na forma de estrias se estendendo para fora da superfície celular. A terceira célula a partir da esquerda é um heterocisto. *Anabaena*, assim como *Calothrix* mostrado na Figura 13.12B, forma acinetos (grande corpo oval à direita).

Entre as cianobactérias que fixam o nitrogênio, encontram-se espécies de vida livre, como *Trichodesmium*, que vive em certos oceanos tropicais. *Trichodesmium* contribui com cerca de um quarto do nitrogênio total fixado nesses oceanos, o que representa uma enorme quantidade. De modo semelhante, as cianobactérias simbióticas são muito importantes na fixação do nitrogênio. Nas partes mais quentes da Ásia, o arroz frequentemente cresce de modo contínuo no mesmo solo, sem a necessidade de adição de fertilizantes, graças à presença de cianobactérias fixadoras de nitrogênio nos campos de arroz (Figura 13.15). Nesses locais, as cianobactérias, particularmente membros do gênero *Anabaena* (Figura 13.14), frequentemente ocorrem com *Azolla*, a pequena samambaia aquática flutuante, que forma massas nos arrozais.



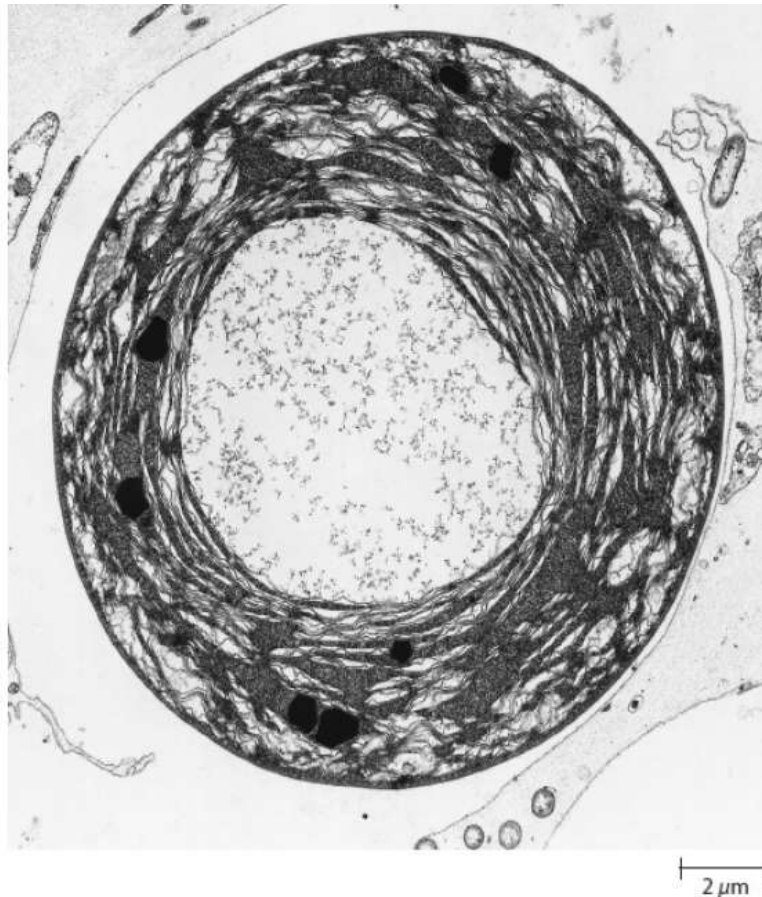
13.15 Plantação de arroz. Um agricultor preparando o seu campo para plantar arroz nos terraços de arroz de Dragon's Backbone, na província Guangxi, China. No Sudeste Asiático, o arroz frequentemente era cultivado de modo contínuo no mesmo solo, sem a adição de fertilizantes, graças à presença de *Anabaena azollae*, que tem a capacidade de fixar nitrogênio e vive nos tecidos da samambaia aquática *Azolla* que cresce nos arrozais.

As cianobactérias estão presentes como simbioses no corpo de um grande número de espécies: amebas, algumas esponjas, protozoários flagelados, diatomáceas, algas verdes que carecem de clorofila, outras cianobactérias, musgos, hepáticas, plantas vasculares e oomicetos; além disso, é bem conhecido o seu papel como parceiras fotossintetizantes em muitos líquens (ver Capítulo 14). Algumas cianobactérias simbióticas carecem de parede celular; neste caso, funcionam como cloroplastos. As cianobactérias simbióticas dividem-se ao mesmo tempo que a célula hospedeira por um processo semelhante ao da divisão dos cloroplastos.

Além dos heterocistos, algumas cianobactérias formam esporos resistentes, denominados *acinetos*, que consistem em células aumentadas, circundadas por envoltórios espessos (Figuras 13.12B e 13.14B). À semelhança dos endósporos formados por outras bactérias, os acinetos são resistentes ao calor e à seca, possibilitando, assim, a sobrevivência da cianobactéria durante períodos desfavoráveis.

As protodorófitas contêm clorofilas a e b e carotenoides

As *protochlorófitas* são um grupo de bactérias fotossintetizantes que contêm clorofilas *a* e *b*, bem como carotenoides, mas que carecem de ficobilinas. Até o momento, foram identificados apenas três gêneros de protochlorófitas. O primeiro deles é o *Prochloron*, que é encontrado apenas ao longo de costas tropicais como simbiote dentro de colônias de ascídias. As células do *Prochloron* são quase esféricas e contêm um extenso sistema de tilacoides (Figura 13.16).



13.16 *Prochloron*. Uma única célula da bactéria *Prochloron*, mostrando o extenso sistema de tilacoides. *Prochloron* é uma bactéria fotossintetizante que contém clorofilas *a* e *b* e carotenoides, os mesmos pigmentos encontrados nas algas verdes e nas plantas. As protochlorófitas assemelham-se à cianobactérias (visto que são procariotos e contêm clorofila *a*) e aos cloroplastos das algas verdes e das plantas (visto que contêm clorofila *b* em lugar de ficobilinas).

Os outros dois gêneros conhecidos de protochlorófitos são *Prochlorothrix* e *Prochlorococcus*. O *Prochlorothrix*, que é filamentosos, foi encontrado crescendo em vários lagos pouco profundos dos países baixos. O *Prochlorococcus* é o menor organismo fotossintetizante conhecido (cerca de 0,6 µm de diâmetro), apresenta o menor genoma entre as células fotossintetizantes, e acredita-se que seja o organismo fotossintetizante mais numeroso na face da Terra. Os prochlorococos são encontrados nos oceanos pobres em minerais, nas latitudes 40° norte a 40° sul e desde a superfície até a zona eufótica – a zona na qual a luz penetra o suficiente para que ocorra fotossíntese. Os prochlorococos representam 40 a 50% da biomassa do fitoplâncton, que produz metade do oxigênio na Terra, tornando o *Prochlorococcus* de grande importância ecológica.

As bactérias purpúreas e verdes apresentam um tipo singular de fotossíntese

As bactérias purpúreas e verdes representam, juntas, o segundo grupo importante de bactérias fotossintetizantes, depois das cianobactérias. O processo global de fotossíntese e os pigmentos fotossintéticos usados por essas bactérias diferem daqueles utilizados pelas cianobactérias e protoclorófitas. Enquanto as cianobactérias e as protoclorófitas produzem oxigênio durante a fotossíntese, as bactérias purpúreas e verdes não o fazem. De fato, essas bactérias podem crescer na presença de luz somente em condições anaeróbicas, visto que a síntese de pigmento nesses organismos é inibida pelo oxigênio. As cianobactérias empregam a clorofila *a* e dois fotossistemas no seu processo de fotossíntese. As proclorófitas têm as clorofilas *a* e *b* e dois fotossistemas. Em contrapartida, as bactérias purpúreas e verdes utilizam vários tipos diferentes de bacterioclorofila, que diferem, em certos aspectos, da clorofila, e apresentam um único fotossistema (Figura 13.17). Os fotossistemas presentes nas bactérias purpúreas e verdes parecem ser ancestrais dos fotossistemas individuais – o fotossistema II e o fotossistema I, respectivamente. Diferentemente das bactérias purpúreas e verdes, os autótrofos fotossintetizantes, como as plantas e as algas, bem como as cianobactérias e as protoclorófitas, apresentam ambos os fotossistemas.

As colorações características das bactérias fotossintetizantes estão associadas à presença de vários pigmentos acessórios que funcionam na fotossíntese. Em dois grupos de bactérias purpúreas, esses pigmentos são carotenoides amarelos e vermelhos. Nas cianobactérias, como já vimos, os pigmentos consistem nas ficobilinas vermelhas e azuis, que não são encontradas nas bactérias purpúreas e verdes.