

Divisão Cyanophyta

Número de táxons

Calcula-se cerca de 150 gêneros e 2.000 espécies (Fott, 1971).

Caracteres derivados próprios

As cianobactérias possuem clorofila α (e não bacterioclorofila) e os fotossistemas I e II (ao contrário das outras bactérias fotossintéticas), realizando, assim, a fotossíntese em presença de oxigênio. São também as únicas a possuírem ficobilissomos, com os pigmentos acessórios ficoeritrina, ficocianina e aloficocianina. Alguns desses caracteres encontram-se nos plastídios dos eucariontes originados das cianobactérias (ver Reviere, 2002).

Estrutura vegetativa

■ **CARACTERÍSTICAS GERAIS.** Essas algas são conhecidas como “algas azuis” (*blue-green algae*, para os anglófonos), devido à sua pigmentação, ou como “cianobactérias”, por serem procariontes. Os microbiologistas classificam as cianobactérias no reino das Eubacteria. São as únicas algas procariontes.

A estrutura vegetativa é do tipo cocóide (**Fig. 1.1a, 1.11**), colonial (**Fig. 1.1b**) ou filamentosos (**Fig. 1.2 a 1.4**). Os filamentos, sem a bainha de mucilagem, são denominados “tricomas”. Nas Rivulariaceae, a extremidade dos filamentos é afilada e constituída de células alongadas, estreitas, incolores, muito vacuoladas e que não têm capacidade de crescimento ulterior; essas estruturas são, às vezes, denominadas “pêlos” (**Fig. 1.3c**). Nesses tricomas, o crescimento ocorre na parte mediana. Um tricoma pode se romper no interior da bainha gelatinosa; o crescimento das duas partes, cujas extremidades encontram-se face à face, provoca uma curvatura desses filamentos, que continuam a crescer perpendicularmente ao eixo inicial, produzindo uma falsa ramificação (**Fig. 1.3f, g**).*

* N. de T. Bourrelly (1970, 1985) descreve e ilustra falsas ramificações e ramificações verdadeiras (ver **Fig. 1.4b, e, f**), apresentadas por alguns gêneros de algas azuis.

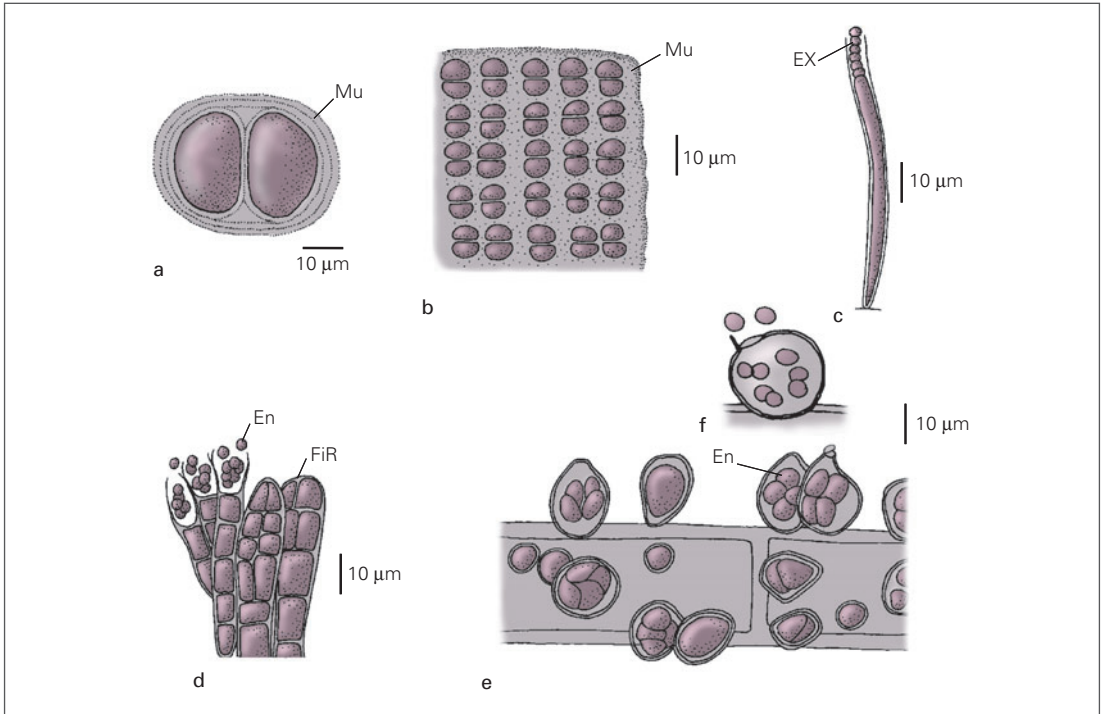


Fig. 1.1. Diversidade das Cyanophyta: exemplos de Chroococcales e de Pleurocapsales. a-c. Chroococcales. a. *Chroococcus turgidus*. b. *Merismopedia elegans*. c. *Chamaesiphon curvatus*. d-f. Pleurocapsales. d. *Pleurocapsa minor*. e, f. *Cyanocystis valiae-allorgei* (f, liberação de endósporos). En = endósporo (ou baeóci-to). Ex = brotamento de exósporos. FiR = filamento ramificado. Mu = mucilagem. (Seg. Bourrelly, 1970).

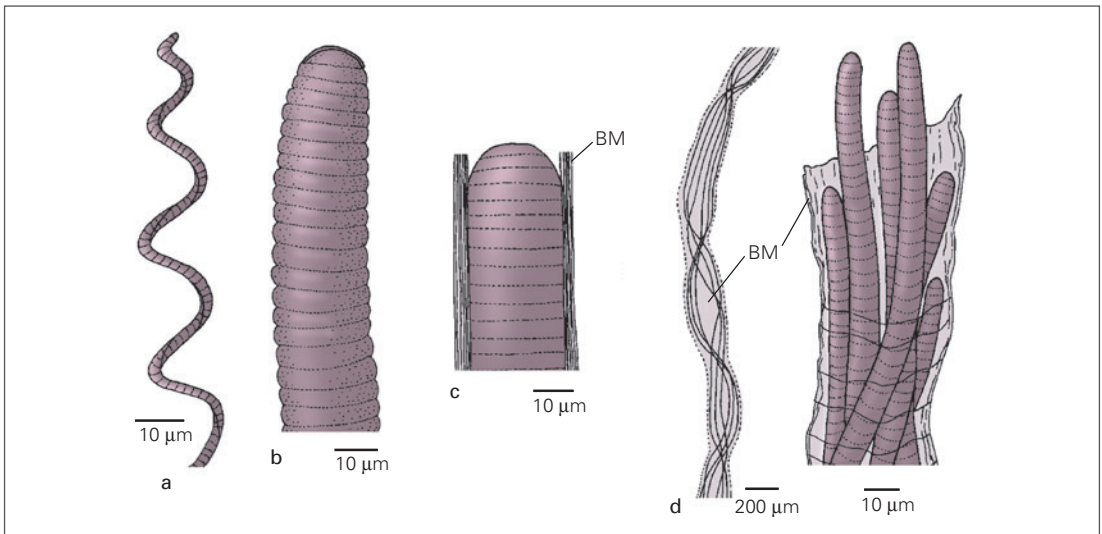


Fig. 1.2. Diversidade das Cyanophyta: exemplos de Oscillatoriales. a. *Arthrospira (Spirulina) platensis*. b. *Oscillatoria margaritifera*. c. *Lyngbya majuscula*. d. *Microcoleus* (à esquerda, disposição dos filamentos na bainha mucilaginosa de *M. acutissimus*; à direita, *M. vaginatus*). BM = bainha mucilaginosa. (Seg. Bourrelly, 1970).

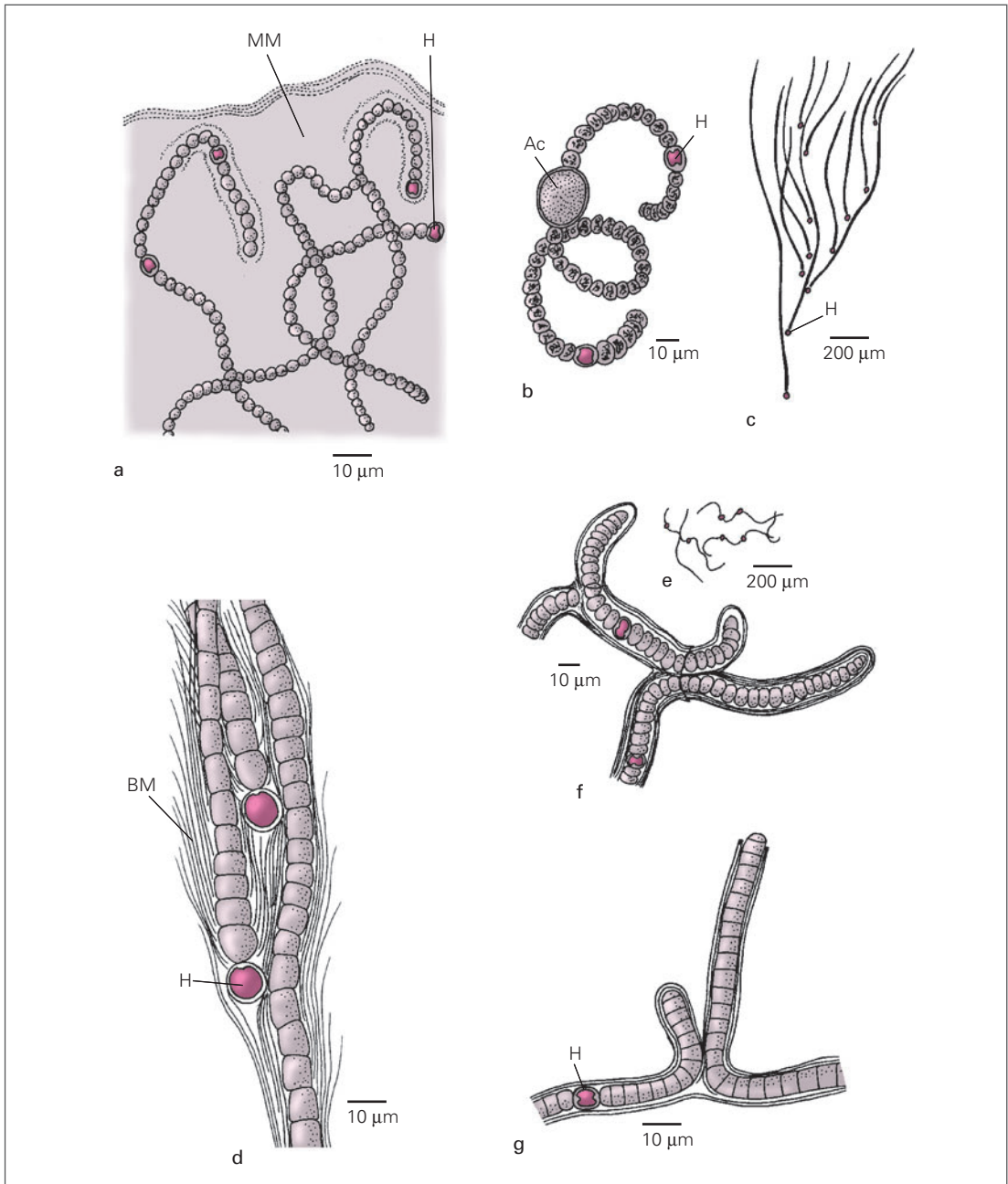


Fig. 1.3. Diversidade das Cyanophyta: exemplos de Nostocales. a. *Nostoc parmelioides*. b. *Anabaena spiroides*. c, d. *Rivularia haematites*. e, f. *Scytonema millei* (f, falsa ramificação). g. *Scytonema javanicum*. Falsa ramificação. Ac = acinet. BM = bainha mucilaginosa. H = heterocisto. MM = massa mucilaginosa. (Seg. Bourrelly, 1970).

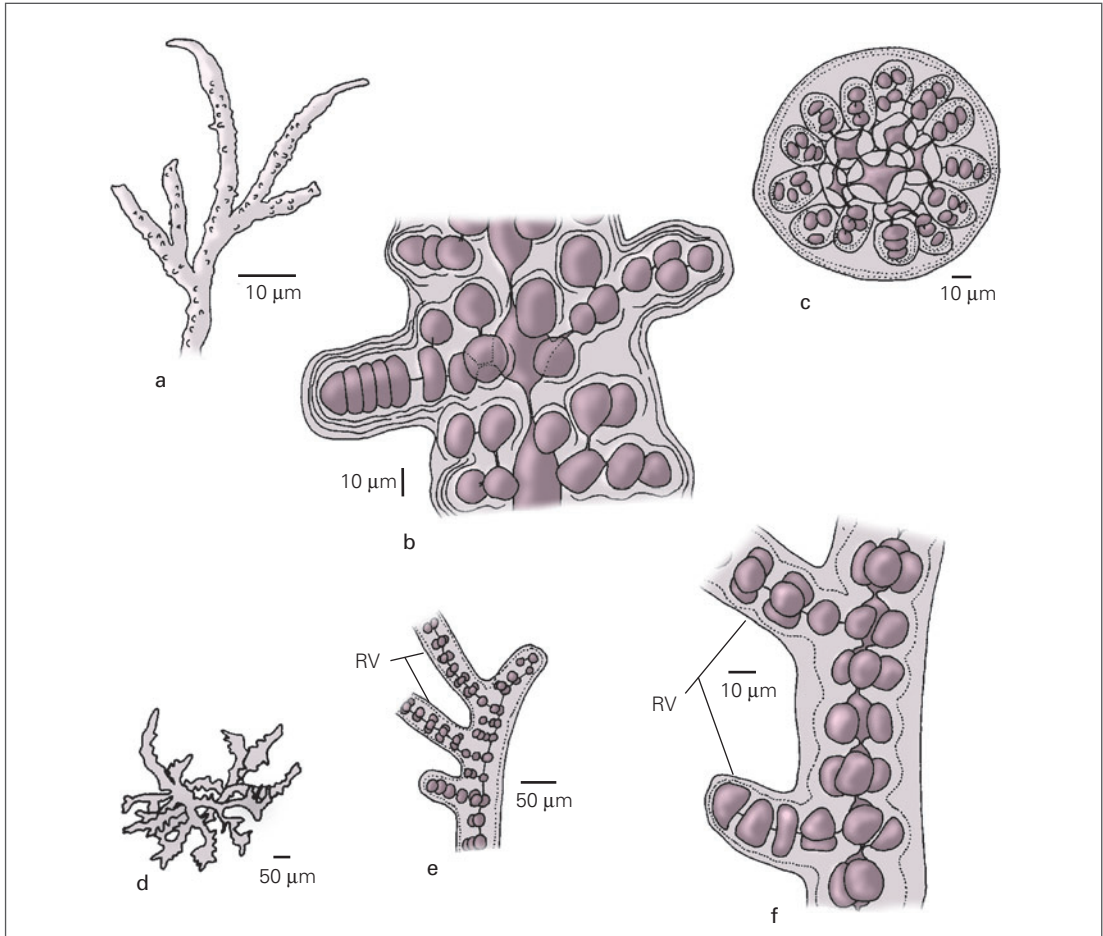


Fig. 1.4. Diversidade das Cyanophyta: exemplos de Stigonematales. a-c. *Stigonema mamillosum* (c, seção transversal). d-f. *Stigonema minutum*. Os filamentos são plurisseriados, e estruturas semelhantes às sinapses das algas vermelhas estão presentes entre as células. RV = ramificação verdadeira. (Seg. Bourrelly, 1970).

As cianobactérias nunca apresentam flagelos.

A organização celular (Fig. 1.5) é do tipo procarionte, sem núcleo nem organelas. A respiração ocorre no nível do plasmalema e dos tilacóides. No centro (nucleoplasma), as células contêm seu genoma e plasmídeos circulares. Há vários tipos de reservas. As reservas nitrogenadas são constituídas de cianoficina (polipeptídeo formado de arginina e asparagina). As reservas carbonadas são formadas pelo amido das cianofíceas e de pequenas gotas lipídicas. Existem também grânulos de polifosfatos que se tingem pelo azul de toluidina. Algumas cianobactérias possuem vesículas de ácido poli-β-hidroxibutírico, produto de reserva encontrado em numerosas bactérias. Observam-se também carboxissomos (reserva de rubisco) e vacúolos gasosos (Quadro 1.1; Fig. 1.5). As paredes celulares com mureína (= peptideoglicano), características das eubactérias, são de tipo gram-negativo (ver Revers, 2002). As cianobactérias, muitas vezes, também possuem uma bainha mucilaginosa comum a vários tricomas (Fig. 1.2d, por exemplo). Esses organismos contêm diversos pigmentos carotenóides, em particular, a mixoxantofila, que não ocorre em nenhum outro grupo de algas.

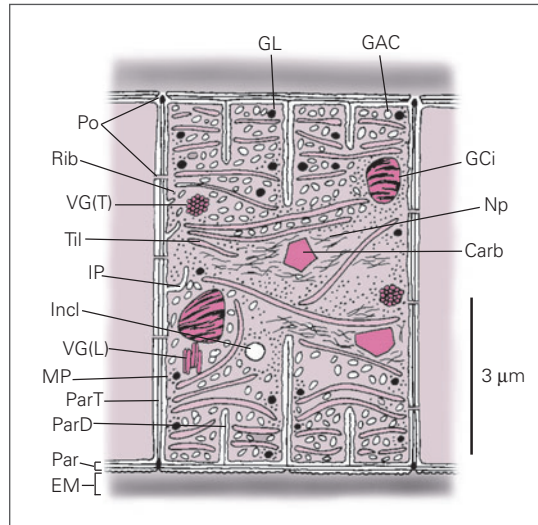


Fig. 1.5. Organização celular de uma cianobactéria. Carb = carboxissomo (aparecendo como um corpo poliédrico), reserva de rubisco (200-300 nm). EM = envoltório mucilaginoso. GAC = grânulo de amido das cianofíceas ($\varnothing \approx 30$ nm), visível somente em microscopia eletrônica. GCi = grânulos de cianoficina ($\varnothing \approx 0,5$ μ m), visíveis em microscopia óptica. GL = gota lipídica ($\varnothing \approx 30-90$ nm). Incl = inclusão semelhante a um vacúolo, mas não envolta por uma membrana. IP = invaginação do plasmalema. MP = membrana plasmática (7 nm de espessura). Np = nucleoplasma: uma ou várias moléculas circulares, cada uma correspondendo a um genoma. Par = parede. ParD = jovem parede transversal, formando-se como um diafragma que se fecha. ParT = parede (septo) transversal. Po = poros ($\varnothing \approx 70$ nm). Rib = ribossomo (tipo procarionte: $\approx 20 \times 30$ nm; os ribossomos das células eucariontes medem $\approx 22 \times 32$ nm). Til = tilacóides periféricos (portam ficobilissomos, invisíveis na figura; o conjunto forma o cromatoplasma; a disposição dos tilacóides é idêntica àquela observada nas algas vermelhas e nas Glaucophyta). Os pigmentos lipossolúveis estão localizados na membrana dos tilacóides; os carotenóides também estão presentes no plasmalema e na membrana lipopolissacarídica. VG(L) = vesículas gasosas em vista longitudinal. VG(T) = vesículas gasosas em vista transversal. (Seg. Pankratz & Bowen, redesenhado seg. Hoek *et al.*, 1995).

Aprofundamento

1.1. Certas cianobactérias podem controlar sua flutuabilidade

As cianobactérias possuem vacúolos gasosos constituídos de vesículas gasosas, cujas paredes são protéicas, permeáveis, portanto, aos gases, não à água. Estabelece-se, assim, um equilíbrio com os gases dissolvidos no citoplasma. Essas estruturas permitem à alga controlar sua flutuabilidade (p. ex., em *Anabaena flos-aquae*, *Aphanizomenon* spp.) e mover-se em direção à superfície ou a zonas mais profundas. As células situadas a uma profundidade onde a luminosidade é fraca produzem mais vacúolos gasosos, o que as faz subir novamente em direção à luz. O resultado dessa migração é o aumento da atividade fotossintética; os açúcares de pequena massa molecular são sintetizados, o que aumenta a pressão osmótica. Além disso, a entrada de

íons K^+ depende da intensidade luminosa, aumentando mais a pressão. Quando a pressão, associada à intensidade luminosa, ultrapassa um valor crítico, os vacúolos se rompem, e a alga desce novamente. Ela pode, assim, situar-se em um *optimum* para sua fotossíntese. Em *Microcystis*, os vacúolos são resistentes e não se rompem; essa cianobactéria sintetiza, então, amido, que é pesado e funciona como um lastro (ou um balastro). Observa-se também um fototactismo em algumas espécies bentônicas ou que vivem sobre o solo: movem-se em direção à luz, quando esta é fraca, e depois em sentido contrário, quando se torna muito forte. Essas estruturas ocorrem em outras bactérias, mas não nos organismos eucariontes.

Uma outra característica referente a seus pigmentos é de nunca possuírem luteína. As cianobactérias apresentam dispositivos de proteção contra os raios ultravioletas: utilizam mecanismos ativos de reparação, ácidos aminados semelhantes à micosporina, bainhas polissacarídicas absorventes, e fotoantioxidantes, como os carotenóides.

■ **MOVIMENTO.** Algumas espécies, como *Cyanothece aeruginosa*, deslizam e deixam atrás de si um rastro de mucilagem, como ocorre nas diatomáceas (Ochrophyta) ou desmídias (algas verdes). As *Oscillatoria*, como seu nome indica, realizam movimentos oscilatórios, facilmente observáveis ao microscópio (foram medidas velocidades de oscilações da ordem de 2 a 11 $\mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$). As *Spirulina*, por sua vez, deslocam-se de modo semelhante a um parafuso cravando a madeira. Essa mobilidade é conhecida desde o século XVII. Acreditava-se que esses fenômenos fossem resultado da secreção de mucilagem. Na realidade, ocorrem devido ao movimento de microfibrilas protéicas externas.

■ **TIPO DE NUTRIÇÃO.** Algumas cianobactérias são estritamente fototróficas, outras o são de modo facultativo: são fototróficas quando em presença de luz, mas podem crescer na obscuridade utilizando uma fonte de carbono orgânico. Outras, enfim, são capazes de utilizar uma fonte de carbono orgânico tanto quanto de carbono inorgânico, mas apenas em presença de luz. As cianobactérias possuem os dois fotossistemas e, portanto, podem utilizar a água como doadora de elétron, mas também H_2S , H_2 ou compostos orgânicos.

Multiplicação e reprodução

A multiplicação se realiza principalmente por divisão celular. Se essa divisão é intensa e sem aumento do tamanho das células-filhas, estas são denominadas nanócitos (células anãs que funcionam como esporos, antigamente denominadas gonídios). Paralelamente a essas simples divisões celulares, podem existir diversos tipos de esporos. No caso dos endósporos, também denominados baeócitos, o conteúdo de uma célula vegetativa se divide em esporos; na maturidade, a parede da célula-mãe, agora um esporocisto, se abre ou se geleifica (Fig. 1.1d-f). No caso dos exósporos, uma sucessão de divisões transversais produz esporos, que podem permanecer unidos uns aos outros no ápice do esporocisto (Fig. 1.1c). Fragmentos de talos liberados podem se desenvolver e formar um novo talo; esses fragmentos são denominados hormogônios*. Nas Rivulariaceae, o pêlo terminal (ver p. 21, 24) se destaca, e é a parte mediana, meristemática, que constitui o hormogônio. Células com parede espessada, cheias de reservas nitrogenadas (cianoficina), carbonadas (amido), mas não-fosfatadas, aparecem nas populações senescentes por um mecanismo desconhecido. São esporos de resistência (fase de repouso) ou acinetos (Fig. 1.3b), que podem permanecer viáveis durante vários anos: 64 anos em *Anabaena*! Quando as condições se tornam favoráveis, esses acinetos germinam.

Não existe reprodução sexuada verdadeira, mas uma parassexualidade como nas outras bactérias. O fenômeno de parassexualidade ocorre seja por transformação (passagem de um fragmento de DNA de uma célula doadora a uma célula receptora, com substituição de partes homólogas de DNA), seja por conjugação (a transferência de DNA se efetua através de um canal estreito).

* N. de T. A produção de hormogônios está associada à formação de necrídios (células mortas), que originarão discos de separação nos tricomas (ver Graham & Wilcox, 2000, p.102).

Hábitat e simbiose

As cianobactérias são encontradas em habitats extremamente variados. Há espécies dulciaquícolas e marinhas, tanto planctônicas quanto bentônicas, assim como espécies aéreas encontradas na atmosfera, na poeira doméstica, sobre ou nos solos úmidos, sobre os muros ou mesmo no interior de certas rochas. Presentes em quase todos os ambientes, elas são, no entanto, raras ou ausentes nos mares polares. *Gloeocapsa* e *Pleurocapsa* são exemplos de cianobactérias epilíticas; algumas são endolíticas e perfuram o carbonato de cálcio, especialmente nos recifes de corais. *Microcoleus chthonoplastes* e diversas espécies de *Lyngbya* formam revestimentos gelatinosos na superfície de lodos salgados. As cianobactérias também podem ser epífitas ou endofíticas: podem, por exemplo, ser observadas entre os utrículos de *Codium* (Paerl, 1992).

A diversidade de condições que são suscetíveis de suportar é muito grande: neves, geleiras, águas termais ou as mais áridas regiões desérticas, onde, provavelmente, utilizam o orvalho. Nas regiões áridas ou semi-áridas, constituem um dos elementos fundamentais dos *cryptogamic crusts* (= *algal* ou *microbiotic crusts*; ver o artigo de Johansen, 1993). *Mastocladus laminosus* e *Phormidium laminosum* vivem em fontes de águas termais, a 50 °C, e podem tolerar temperaturas de até 70 °C. Sobre as rochas de altas montanhas, assim como nas zonas tropicais, elas suportam uma radiação intensa e grandes variações de temperatura. De modo contrário, algumas delas podem utilizar intensidades luminosas extremamente fracas.

Podem ser encontradas em águas apresentando uma gama de salinidade muito ampla, desde águas muito puras de lagos de montanha até águas de salinas, saturadas em sal. Algumas dessas algas podem viver em águas poluídas ou de vasa, ricas em H₂S. Em geral, preferem habitats neutros ou ligeiramente alcalinos, ainda que certas espécies possam viver nos pântanos ácidos de pH = 4.

As cianobactérias podem ocorrer em simbiose com organismos de diversos grupos vegetais: *Trichormus* nas folhas de *Gunnera* ou *Anabaena* nas frondes de *Azolla*; *Nostoc* nas raízes de *Cycas* e nos tecidos de certos briófitos do gênero *Anthoceros* (ver a síntese de Caiola, 1992). Elas podem ser epizoóicas (*Cyanoderma* é conhecida somente sobre os pêlos da “preguiça” [mamífero da família dos bradipodídeos]) ou endozoóicas, muitas vezes simbióticas (Kies, 1992; Laval-Peuto, 1992), em particular, nas esponjas; participam na constituição de 8% dos líquens (Büdel, 1992). Em *Geosiphon* (Zygomycetes em simbiose com *Nostoc*; Fig. 1.6), os dois simbiontes podem ser cultivados separadamente, o que não ocorre em numerosos casos de simbioses.

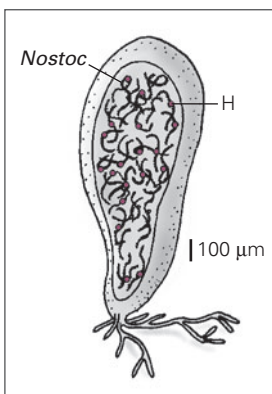


Fig. 1.6. *Geosiphon pyriforme*, Zygomycetes contendo filamentos simbióticos de *Nostoc*. H = heterocisto. (Seg. Scagel *et al.*, redesenhado seg. Hoek *et al.*, 1995).

Importância ecológica, utilidades e efeitos prejudiciais

As cianobactérias mais conhecidas são as *Spirulina*, tradicionalmente consumidas no Tchad (norte da África) (o lago Tchad é alcalino, rico em carbonatos e bicarbonatos de sódio) e no México. São vendidas nas lojas de produtos dietéticos por serem ricas em proteínas (45-60 %); a tendência atual é substituí-las pelo gênero *Aphanizomenon*, também muito rico em proteínas, mas apresentando algumas espécies tóxicas.

As cianobactérias cocóides são abundantemente distribuídas no picoplâncton (0,2-2 μm) ou no nanoplâncton (2-20 μm) dos oceanos temperados e tropicais e contri-

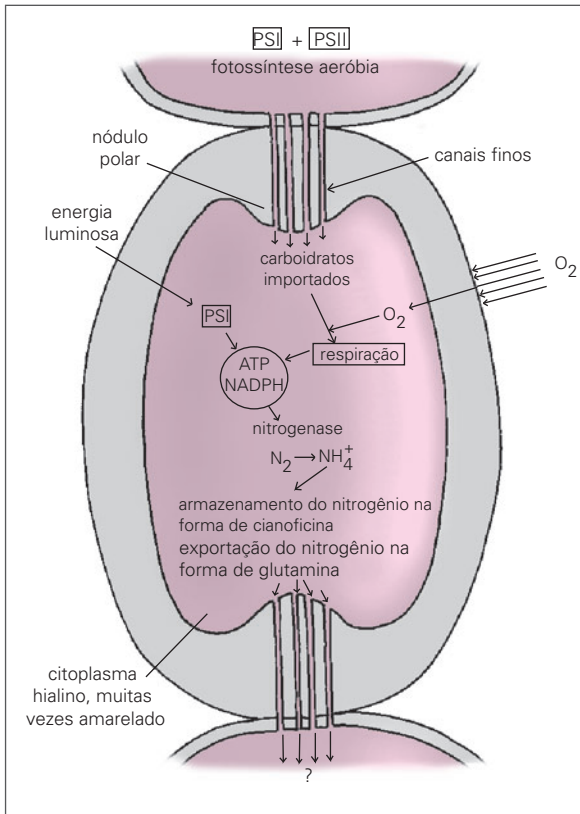


Fig. 1.7. Papel funcional de um heterocisto. Ver texto.

buem para uma parte importante (na verdade, a mais importante) de sua produção primária. O microplâncton (20-200 μm) marinho contém, sobretudo, diatomáceas e dinoflagelados. Certas cianofíceas são capazes de metabolizar o nitrogênio atmosférico; essa capacidade é facilitada pela presença de células especializadas: os heterocistos (Quadro 1.2; Fig. 1.7); no entanto, os gêneros desprovidos de heterocistos também são capazes de utilizar o nitrogênio atmosférico (Carpenter & Pricce, 1976). *Mastigocoleus testarum* fixa o nitrogênio atmosférico e enriquece os ambientes formados de corais, habitualmente oligotróficos. *Trichodesmium* é planc-tônico e pode produzir extensas florações (*blooms*), formando manchas castanho-alaranjadas na superfície dos oceanos tropicais e subtropicais; é provavelmente o fixador de nitrogênio atmosférico mais importante em alto mar. A fixação do nitrogênio realizada pelas algas azuis simbióticas de *Azolla* tem um papel econômico importante nas zonas de arrozais da Ásia (Caiola, 1992). As espécies de *Anabaena* que vivem livremente nos arrozais

Aprofundamento

1.2. Como os heterocistos permitem a fixação do nitrogênio atmosférico?

A nitrogenase é uma enzima muito sensível ao oxigênio. Ora, a atmosfera que circunda as células é oxidante, e a fotossíntese aeróbia produz O_2 diretamente no citoplasma. A presença dos heterocistos permite atenuar estes dois inconvenientes. Por um lado, a parede espessada do heterocisto impede a entrada de oxigênio e permite sua completa utilização pela respiração. Por outro, o citoplasma dessa célula mostra-se castanho, amarelado, e não azul-esverdeado ou avermelhado, pois não contém o fotossistema II, cujos pigmentos da antena coletora são responsáveis por essas cores. A ausência do fotossistema II evita a liberação de oxigênio, e, em consequência, a nitrogenase atua em condição anaeróbia local.

A presença do fotossistema I, em compensação, permite a síntese de ATP (energia química) e de NADPH (poder redutor), necessários ao metabolismo celular e, especialmente, à redução do nitrogênio gasoso (N_2) em íon amônio (NH_4^+). A energia é também fornecida para a respiração. A parede espessa dos heterocistos comporta, além disso, uma ou duas zonas salientes direcionadas para o interior da célula. Essas zonas, situadas nos pólos do heterocisto, são denominadas "nódulos polares". Esses nódulos contêm canais muito finos, que permitem o contato do citoplasma do heterocisto com aquele da célula vizinha. Quando o heterocisto localiza-se na extremidade de um filamento (heterocisto terminal),

continua

continuação

possui um único nódulo polar (**Fig. 1.3d**), ao passo que, quando é intercalar, possui dois nódulos polares (**Fig. 1.3b**). O nitrogênio, de início, é armazenado na forma de cianoficina; depois, sai do heterocisto, através dos canais nodulares, na forma de glutamina. Em sentido contrário, esses canais permitem a entrada de glicídios de pequena massa molecular. Nas cianobactérias que possuem heterocistos, a fotossíntese aeróbia e a fixação do nitrogênio ocorrem, portanto, em locais diferentes do talo. As algas que não possuem heterocistos também podem fixar o nitrogênio,

desde que o meio seja anaeróbio. Por exemplo, *Microcoleus chthonoplastes* e *Lyngbya aestuarii*, que vivem na superfície de lodos anóxicos, realizam fotossíntese aeróbia durante o dia, em presença de luz. A resultante liberação de O₂ inibe a ação da nitrogenase durante esse período. Em compensação, à noite, a fotossíntese não pode ser realizada, devido à falta de luz; como o meio é anaeróbio, essas algas podem, então, fixar o nitrogênio. A fotossíntese aeróbia e a fixação do nitrogênio ocorrem, neste caso, em momentos distintos.

fixam 40 kg de nitrogênio por hectare e por ano; em simbiose com *Azolla*, fixam 120 a 310 kg a mais por hectare e por ano.

As cianobactérias estão na origem da presença do O₂ na atmosfera de nosso planeta (ver Reviers, 2002). Há cerca de 2,5 Ga, a atmosfera se tornou oxidante. A presença prévia ou o aparecimento de mecanismos de proteção contra os raios ultravioletas, assim como a presença protetora do O₂ e do ozônio (O₃), permitiu, então, a colonização progressiva de meios mais expostos, das partes menos profundas dos oceanos e, depois, dos ambientes terrestres. Por outro lado, os teores de O₂ tornaram-se tóxicos para a nitrogenase, o que conferiu uma vantagem às cianobactérias que possuíam heterocistos (ver **Quadro 1.2**).

As algas azuis são responsáveis por florações às vezes espetaculares, ocasionalmente vermelhas (*Oscillatoria rubescens*) em vez de azuis ou verdes, em certos casos ligadas à eutrofização, e eventualmente tóxicas ou nocivas. *Anabaena flos-aquae* contém anatoxinas (a, b, c, ...); *Aphanizomenon flos-aquae* contém saxitoxina (também presente na Dinophyceae *Protogonyaulax tamarensis*): esses compostos (**Fig. 1.8**) são alcalóides tóxicos de ação neuromuscular. *Microcystis aeruginosa*, por sua vez, contém microcistina (polipeptídeo cíclico hepatotóxico).

Afinidades

De acordo com a análise de seqüências gênicas realizadas por Woese (1987), as cianobactérias são filogeneticamente relacionadas com as bactérias púrpuras e com as bactérias gram-positivo.

Fósseis e estromatólitos

Os vestígios de cianobactérias fósseis datam de ao menos 2,7 Ga (Brocks *et al.*, 1999) e talvez mesmo de 3,5 Ga (ver Reviers, 2002).

Na superfície de lodos salgados, pode se formar uma película contendo cianobactérias (muitas vezes, pertencentes aos gêneros *Lyngbya* e *Microcoleus*). Nas zonas tropicais ou subtropicais, quando essa lama seca, a superfície racha, formando placas poligonais. A reumidificação pela maré alta possibilita um novo depósito de sedimentos. Se este fenômeno perdura durante anos, formam-se colunas: os estromatólitos (do grego *strôma* = tapete [camada] e *lithos* = pedra). Essas colunas petrificadas são encontradas no interior dos atóis de corais, em mares tropicais. Além

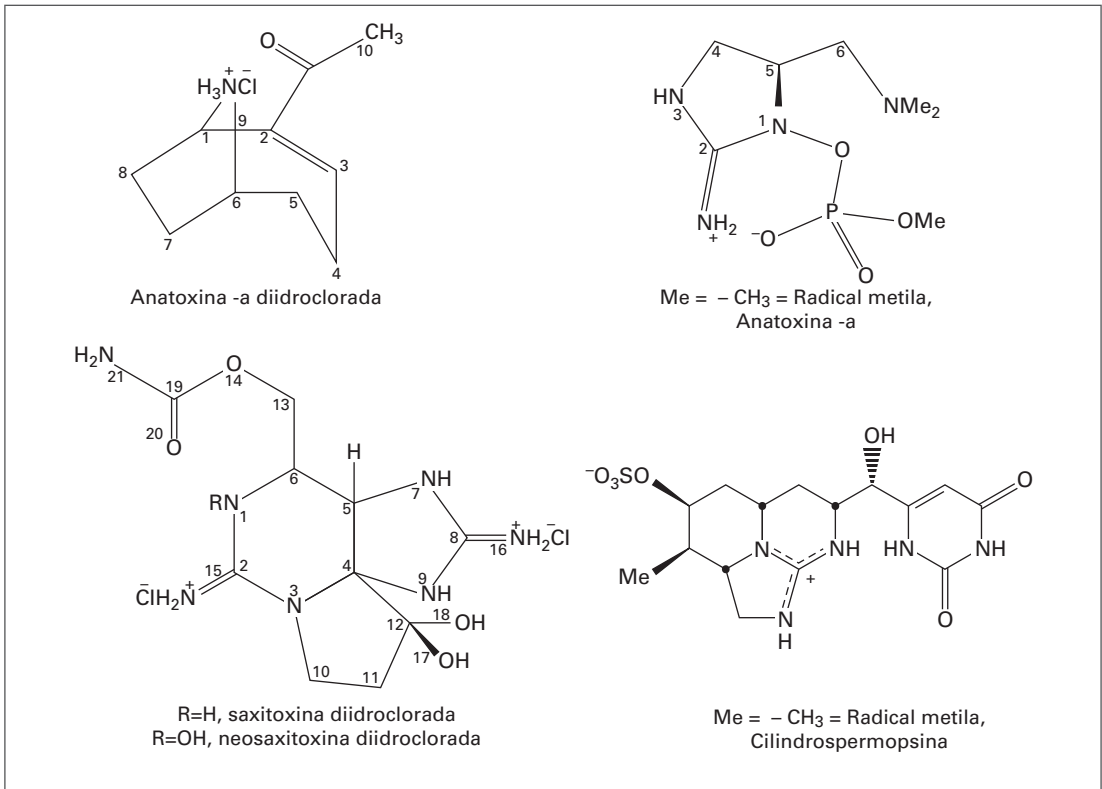


Fig. 1.8. Compostos tóxicos de ação neuromuscular extraídos de cianobactérias. A cilindropermopsina é produzida por *Cylindropermopsis raciborskii* e *Umezakia natans*. (Seg. Carmichael, 1997).

disso, as cianobactérias são capazes de fixar carbonato de cálcio nas suas bainhas mucilaginosas, o que facilita a construção do estromatólito e garante sua perenidade. Os estromatólitos mais conhecidos são aqueles do oeste da Austrália (em especial, da região resguardada de *Shark Bay*), que atingem 50 cm de altura. Os estromatólitos são numerosos nos sedimentos datados do Pré-Cambriano. Sua presença foi muito abundante entre 0,5 e 2 Ga: idade das cianobactérias.

Divergência

As cianobactérias situam-se entre os primeiros seres vivos que apareceram na Terra. É difícil estabelecer se foram os primeiros ou se estiveram entre os primeiros seres vivos, como podem levar a crer certos dados discutidos anteriormente em Revers (2002); ou, ao contrário, se divergiram bem tardiamente na árvore filogenética dos procariontes, como parecem indicar os resultados da análise das seqüências que codificam para a pequena subunidade dos RNA ribossômicos. Na primeira hipótese, elas teriam aparecido há cerca de 3,5 Ga.

Classificação

A classificação das cianobactérias foi particularmente modificada e tornou-se objeto de numerosas controvérsias (resumidas por Turner, 1997). Os estudos moleculares

recentes, com base na análise das seqüências que codificam para a pequena subunidade dos RNA ribossômicos, resultaram na definição de uma dezena de grupos (Fig. 1.9). Esse tipo de estudo mostra que numerosos gêneros são polifiléticos, como *Synechococcus* e *Leptolyngbya*. Fica claro que os caracteres morfológicos utilizados até o momento não permitem a definição de grupos naturais, e que serão necessárias novas alterações na classificação do grupo.

Na árvore filogenética das cianobactérias (Fig. 1.9), *Gloeobacter violaceus* (Fig. 1.10) é o primeiro organismo a divergir, e considera-se que ele tenha conservado caracteres primitivos; de fato, ele não possui tilacóides; os ficobilissomos estão dispostos sobre o plasmalema, e falta-lhe uma categoria particular de lipídios, presente

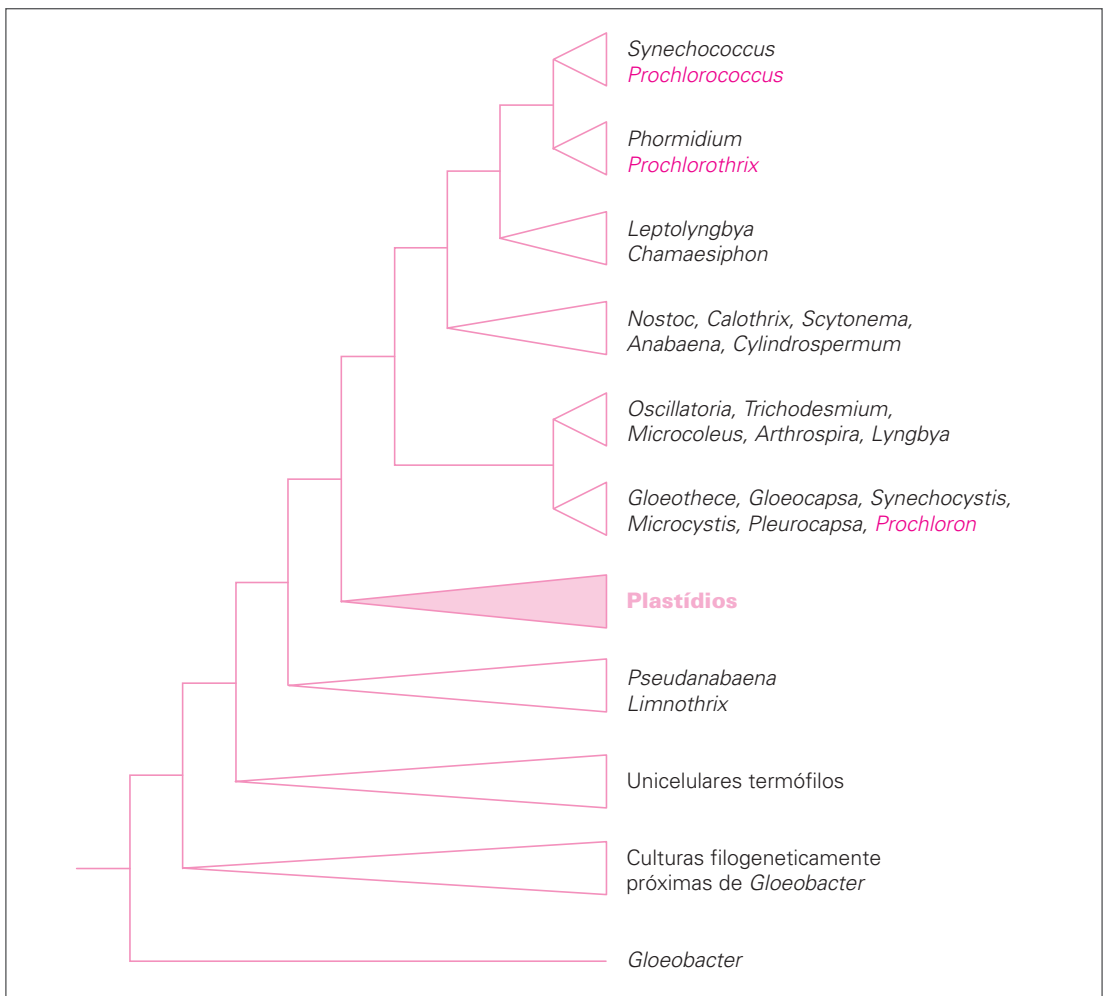


Fig. 1.9. Árvore sintética das relações filogenéticas entre os diversos grupos de cianobactérias (incluindo os plastídios), segundo os resultados da análise das seqüências que codificam para os RNA ribossômicos. A figura, simplificada, baseia-se nos resultados de Turner (1997). Essa análise é, obrigatoriamente, limitada: nem todas as espécies podem ser representadas, e aquelas utilizadas não são, pois, necessariamente representativas dos gêneros indicados na árvore filogenética (levando-se em conta que esses gêneros, tendo sido definidos somente a partir de características morfológicas, podem se revelar polifiléticos). Além disso, a análise deste único gene poderá, eventualmente, ser contestada mais tarde.

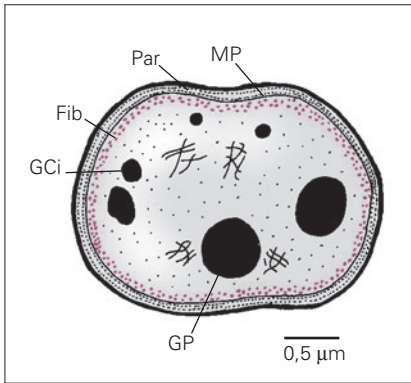


Fig. 1.10. Representação esquemática de *Gloeobacter*. Notar a ausência de tilacóides e a presença de ficobilissomos sobre a membrana plasmática. *Fib* = ficobilissomos. *GCi* = grão de cianoficina. *GP* = grão de polifosfatos. *MP* = membrana plasmática. *Par* = parede. (Seg. Ripka *et al.*, redesenhado seg. Lee, 1989).

nas outras cianobactérias (Selstam & Campbell, 1996; Turner, 1997).

Entre os grupos que se individualizam (Fig. 1.9), os plastídios formam um único clado, bem-definido, o que defende a idéia de um só evento de endossimbiose (ver Revers, 2002). Isso é comparável ao fato de que, nos líquens, por exemplo, a maioria das simbioses se efetua apenas com a alga verde do gênero *Trebouxia*, ainda que ocorrendo com Ascomycetes muito variados; do mesmo modo, o essencial das simbioses com corais, anêmonas do mar ou outros cnidários se efetua apenas com o gênero *Symbiodinium* (Dinophyta).

As espécies unicelulares termófilas também formam um grupo. Durante muito tempo, essas algas foram consideradas pertencentes ao gênero *Synechococcus*, devido à sua morfologia, mas as técnicas moleculares indicam que isso não é verdade.

Do mesmo modo, as espécies que possuem heterocistos são reunidas em um único grupo.

As “proclorofitas” não constituem um grupo, estando dispersas entre as cianobactérias (Fig. 1.9). São procariontes, muito semelhantes às outras cianobactérias por suas características gerais, mas possuindo clorofilas *a* e *b*, tilacóides empilhados e desprovidas de ficobilinas (Fig. 1.11). Tornaram-se conhecidas, primeiramente, apenas como simbiotes de ascídias: gênero *Prochloron* (Lewin, 1975; Lewin & Cheng, 1989; Pardy & Royce, 1992); depois, foram descobertos organismos de vida livre: *Prochlorothrix* é um gênero filamentosos de água doce (Burger-Wiersma *et al.*, 1986), *Prochlorococcus* é um gênero unicelular marinho (Chisholm *et al.*, 1988; 1991). Um quarto gênero, *Acaryochloris*, unicelular, marinho (vivendo em ascídias), dessa vez possuindo clorofila *d*, foi finalmente descoberto em 1996 (Miyashita *et al.*, 1996; Marquardt *et al.*, 1997). Supôs-se que esses organismos pudessem ser os ancestrais dos cloroplastos (Lewin & Cheng, 1989). Na verdade, as análises de seqüências gênicas sugerem que não existe uma estreita relação filogenética entre os plastídios dos vegetais verdes e as proclorofitas conhecidas (ver, por exemplo, Giovannoni *et al.*, 1988; Bremer & Bremer, 1989; Turner *et al.*, 1989; Golden *et al.*, 1992; Urbach *et al.*, 1992; Kowallik, 1993; Swift & Palenik, 1993; Turner, 1997). Os estudos moleculares de filogenia, realizados a partir dos genes da RNA polimerase e dos RNA ribossômicos 16S, também indicam que as proclorofitas são polifiléticas e que sua composição pigmentar particular apareceu várias vezes dentro do grupo das cianobactérias (Urbach *et al.*, 1992; Swift & Palenik, 1993). Não há, portanto, razão em criar-se uma divisão distinta das outras cianobactérias; seu agrupamento seria artificial.

As informações atuais são ainda muito insuficientes para estabelecer uma classificação filogenética das cianobactérias. A classificação mantida por Hoek *et al.* (1995)*, com base naquela do *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology* (Staley *et al.*, 1989), é apresentada a seguir, a título de exemplo (Tabela 1.1).

* N. de T. Neste sistema de classificação, é mantida a classe única Cyanophyceae dentro da divisão Cyanophyta (= Cyanobacteria).

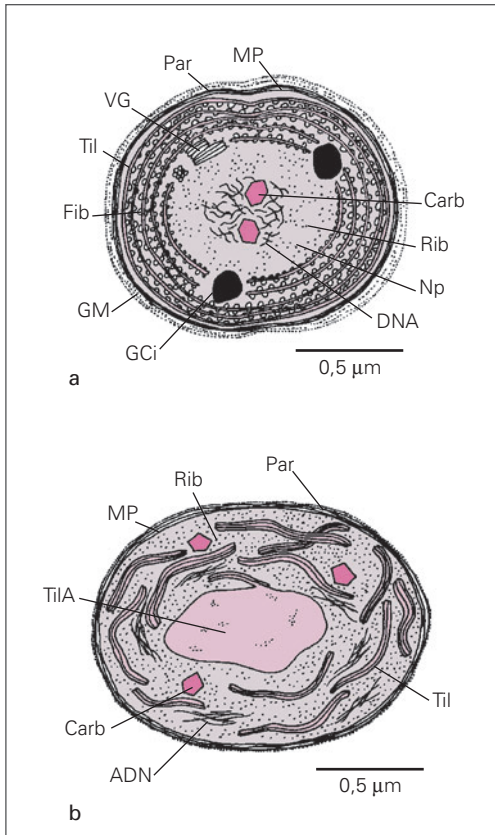


Fig. 1.11. Ultra-estrutura comparada dos gêneros *Synechocystis* e *Prochloron*. a. *Synechocystis*. b. *Prochloron*. *Synechocystis* possui tilacóides isolados, que portam ficobilissomos. *Prochloron* possui tilacóides em grupos de dois e desprovidos de ficobilissomos. *BM* = bainha mucilaginosa. *Carb* = carboxissomo (aparecendo como um corpo poliédrico). *DNA* = microfibrilas de DNA. *Fib* = ficobilissomo. *GCi* = grão de cianoficina. *MP* = membrana plasmática. *Np* = nucleoplasma. *Par* = parede. *Rib* = ribossomo. *Til* = tilacóides. *TilA* = tilacóide alargado em forma de vacúolo central. *VG* = vesículas gasosas. (Seg. Hoek *et al.*, 1995).

Tabela 1.1. Exemplo de classificação das cianobactérias (seg. Hoek *et al.*, 1995)

Ordem	Características morfológicas	Tipo de multiplicação	Heterocistos
Chroococcales (Fig. 1.1, <i>pro parte</i>)	Unicelulares ou células reunidas em uma mucilagem.	Divisão celular, incluindo formação de nanócitos e brotação de exósporos .	Ausentes.
Pleurocapsales (Fig. 1.1, <i>pro parte</i>)	Unicelulares, colônias de poucas células, ou agregados irregulares de células portadoras de filamentos ramificados ou não, muitas vezes unidos, formando um pseudoparênquima.	Divisão celular e formação de endósporos .	Ausentes.
Oscillatoriales (Fig. 1.2)	Filamentos não-ramificados ou apresentando falsas ramificações .	Hormogônios .	Ausentes.
Nostocales (Fig. 1.3)	Filamentos não-ramificados ou apresentando falsas ramificações .	Hormogônios, Acinetos .	Presentes .
Stigonematales (Fig. 1.4)	Filamentos muitas vezes plurisseriados, com ramificações verdadeiras .	Hormogônios, Acinetos .	Presentes .