

Cianobactérias

Endossimbioses primárias e outras associações

Ana C. Sampaio
CITAB/ DeBA/ UTAD

CITAÇÃO

Sampaio, A. C. (2022)
Cianobactérias,
Rev. Ciência Elem., V10(02):022.
doi.org/10.24927/rce2022.022

EDITOR

João Nuno Tavares
Universidade do Porto

RECEBIDO EM

10 de agosto de 2021

ACEITE EM

06 de janeiro de 2022

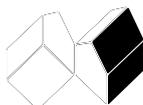
PUBLICADO EM

15 de junho de 2022

COPYRIGHT

© Casa das Ciências 2022.
Este artigo é de acesso livre,
distribuído sob licença Creative
Commons com a designação
[CC-BY-NC-SA 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/), que permite
a utilização e a partilha para fins
não comerciais, desde que citado
o autor e a fonte original do artigo.

rce.casadasciencias.org



Há cerca de $2,0 \times 10^9$ anos surgiram os primeiros Eucariotas. A teoria Endossimbiótica, formalmente apresentada pela microbióloga Lynn Margulis, postula que os Eucariotas atuais se formaram a partir de endossimbioses com bactérias, que permaneceram no interior das células ao longo do tempo, originando as mitocôndrias e cloroplastos — estes últimos há pelo menos $1,5 \times 10^9$. A descoberta de outra endossimbiose primária mais recente (90 milhões de anos) envolvendo uma cianobactéria similar a *Synechococcus* e o cercozoário *Paulinella* sp., e de outras associações de vários tipos envolvendo cianobactérias, além de mostrarem a sua capacidade de associação a uma elevada diversidade de hospedeiros filogeneticamente muito distantes, levantam importantes questões.

Em 1883 Andreas Schimper foi um dos primeiros a estudar e a descrever a potencial natureza endossimbiótica das células eucarióticas, após ter reparado que a divisão dos cloroplastos nas plantas era parecida com a das Cianobactérias de vida livre. No início do século XX, em 1905, Konstantin Mereschkowsky sugeriu a ideia da origem endossimbiótica dos plastídios. Em 1927, e em conjunto com Ivan Wallin, sugeriu que a célula eucariota era composta por microrganismos, hipótese rejeitada pela comunidade científica. Foram precisos quarenta anos para, em 1967, Lynn Margulis (1938-2011) recuperar essa hipótese arrojada e dar-lhe respeitabilidade científica^{1,2}. Esse hiato de tempo deveu-se não só à inércia face a uma ideia completamente revolucionária, mas também a limitações técnicas que não permitiam saber algumas características importantes de cloroplastos e mitocôndrias como a presença de ácidos nucleicos, de duas membranas com composições distintas e de ribossomas 70S. A invenção do microscópio eletrónico permitiu descobertas importantes nos anos 60 do século XX, entre elas a descoberta de DNA nos cloroplastos de *Chlamydomonas moewusii* (Ris e Plaut, em 1962) e nas mitocôndrias, (Margit Nass e Sylvan Nass em 1963-1964). Neste último caso, a descoberta foi corroborada por análises bioquímicas pelos investigadores Ellen Haslbrunner, Hans Tuppy e Gottfried Schatz^{3,6}.

Na atualidade, existem muitos factos que apoiam a teoria endossimbiótica na origem desses dois organelos celulares, sendo do consenso geral que mitocôndrias e cloroplastos tiveram origem, respetivamente, em ancestrais das bactérias α -púrpura (primeiro evento de endossimbiose) e das Cianobactérias (evento seguinte e restrito ao ancestral dos eucariotas fotossintéticos).

Numa relação endossimbiótica a transição de um endossimbionte para um organito permanente deve permitir que o hospedeiro ganhe controlo sobre o primeiro e envolve várias fases: a) uma relação predador-presa, do tipo fagotrófica, b) o estabelecimento de

mecanismos de controlo de trocas metabólicas entre o hospedeiro e o endossimbionte e, c) a transformação do endossimbionte num organito que perdeu parte dos seus genes, tendo outros deles sido transferidos para o núcleo do hospedeiro (do inglês *endosymbiotic gene transfer* — EGT). As proteínas codificadas por esses genes continuam a funcionar nos plastídios, sendo marcadas pós-translação com um líder N-terminal, designado por péptidos de trânsito, que são reconhecidos pelos complexos proteicos nas membranas interna (TICs) e externa (TOCs) dos cloroplastos².

A endossimbiose primária dos plastídios deu origem aos cloroplastos das Glaucophyta, Rhodophyta (algas vermelhas) e Chlorophyta (algas verdes) que, em conjunto, constituem os Archaeplastida (FIGURA 1). Tanto os plastídios das algas vermelhas como os das algas verdes foram adquiridos, de modo independente e posteriormente, por outras linhagens heterotróficas, formando plastídios secundários rodeados por três, quatro ou mesmo cinco membranas.

A origem única ou múltipla dos plastídios primários das três linhagens tem sido bastante debatida, mas atualmente dados moleculares dos genes plastidiais suportam a origem monofilética dos plastídios primários, embora análises preliminares de proteínas citoplasmáticas codificadas pelo núcleo dos plastídios primários permitam duvidar dessa origem única⁸. Se admitirmos a origem monofilética destes plastídios, teremos de colocar a questão: qual das linhagens surgiu primeiro? As árvores filogenéticas mais prováveis tendem a favorecer o filo Glaucophyta como o mais primitivo, ramificando-se nas Rhodophyta e Chlorophyta.

As Glaucophyta são um pequeno grupo de microalgas dulçaquícolas, com cerca de duas dezenas de espécies de ocorrência rara. Os seus plastídios, designados por cianelas, são únicos sendo frequentemente apresentados como um estágio intermédio entre um endossimbionte e um plastídio pois retêm a camada de peptidoglicano entre as duas membranas, apresentando como pigmentos fotossintéticos a clorofila a e as ficobilinas, organizados em ficobilissomas, como na maioria das Cianobactérias. As Rhodophyta constituem um grupo vasto e diverso de micro e macroalgas, presentes em ambientes de água doce e marinhos. Os plastídios deste grupo possuem como pigmentos clorofilas a e d, ficobilinas, também organizados em ficobilissomas. Por último, as Chlorophyta possuem plastídios com as clorofilas a e b, organizadas em tilacóides (FIGURA 1), constituindo um grupo de diversidade elevada encontrado frequentemente em água doce. É pois considerado que os plastídios primários evoluíram a partir de um evento único.

Há no entanto três casos extraordinários, que requerem atenção e que envolvem os cercozoários *Paulinella chromatophora*, *P. micropora* e *P. longichromatophora*, amibas aquáticas que adquiriram dois plastídios, que na realidade são duas cianobactérias simbioses (similares a *Synechococcus*) em forma de rim¹⁰.

Isolada pela primeira vez pelo biólogo alemão Robert Lauterborn em 1894, *P. chromatophora* tem uma longa, mas intervalada e pontual história, na literatura científica, tendo sido colocado no centro da discussão da origem endossimbiótica dos plastídios¹³. *P. chromatophora* é filogeneticamente próxima de *Paulinella ovalis*, desprovida de endossimbiontes, mas que se alimenta preferencialmente de *Synechococcus* spp., por pseudópodes, característicos destas amibas.

P. chromatophora não necessita de se alimentar, pois os seus hóspedes transferem-lhe produtos fotossintéticos. Curiosamente, os endossimbiontes não podem ser cultivados independentemente e sincronizam a sua divisão com a do hospedeiro.

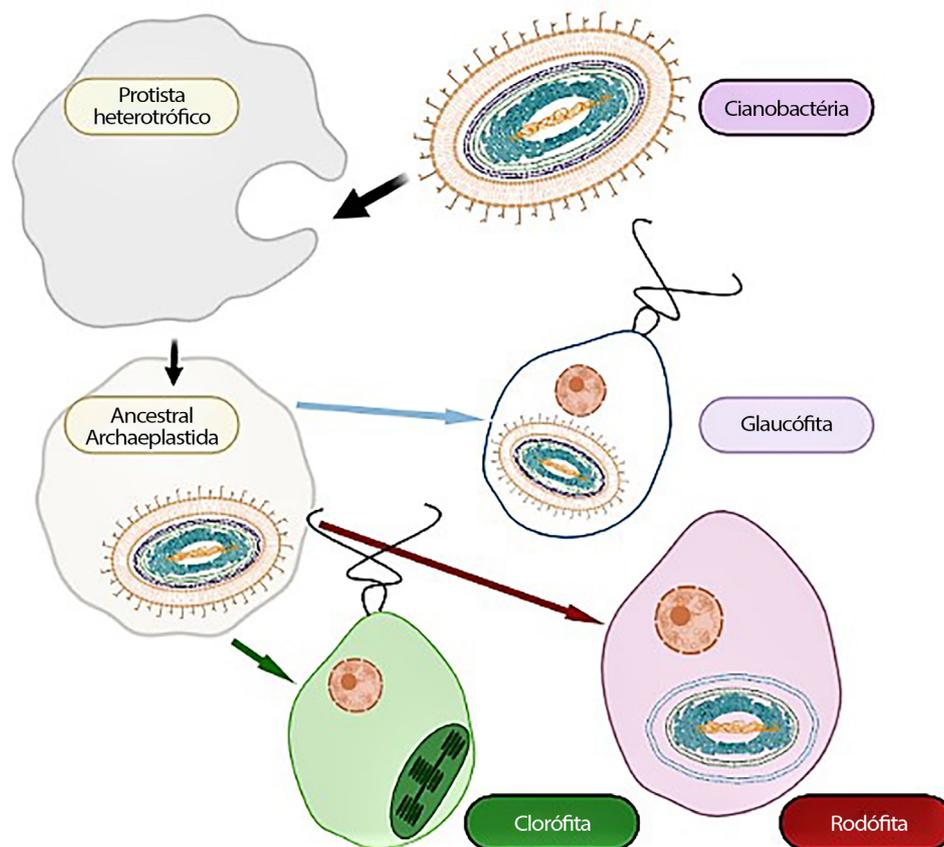


FIGURA 1. Cianobactéria, bactéria Gram-positiva com clorofila a e ficobilissomas, ancestral isolada é fagocitada por um protista heterotrófico, estabelece com ele uma endossimbiose primária, originado a linhagem dos Archaeplastida: Glaucófitas, com cianelas de duas membranas, peptidoglicano, clorofila a e ficobilinas organizadas em ficobilissomas; Rodófitas, com cloroplastos de duas membranas, clorofilas a e d, e ficobilinas organizadas em ficobilissomas; Clorófitas, cloroplastos com duas membranas, clorofilas a e b organizadas em tilacóides. Mais tarde as Rodófitas e as Clorófitas formam endossimbiontes de organismos heterotróficos de maior tamanho, entrando em endossimbioses secundárias.

Apesar dos endossimbiontes manterem o peptidoglicano (uma característica notavelmente similar a outra endossimbiose primária, a ocorrida nas Glaucophyta), o seu genoma foi reduzido significativamente, estimando-se que mais de 30 genes tenham sido transferidos para o núcleo do hospedeiro¹¹. *P. chromatophora* tornou-se um modelo da endossimbiose usado na investigação científica, sendo largamente aceite como o segundo evento de endossimbiose primária, com uma cianobactéria, evento que terá acontecido há pelo menos 90 milhões de anos⁵.

Na maioria destes casos, as cianobactérias envolvidos em mutualismos e simbioses (cianobionte) pertencem aos géneros *Nostoc* e *Anabaena* (ordem *Nostocales*), espécies filamentosas com a capacidade de formar heterocistos, células especializadas na fixação do Azoto atmosférico em NH_3 . Nas simbioses, ambos os parceiros envolvidos beneficiam da associação: o cianobionte tem um contínuo aporte de nutrientes e é protegido pelo hospedeiro da desidratação e dos herbívoros e, em troca, fornece-lhe fotosintetizados, oxigénio e, no caso das cianobactérias diazotróficas, formas orgânicas de azoto, permitindo a este colonizar ambientes pobres neste nutriente¹⁶.

As Cianobactérias estão envolvidas em simbioses com organismos filogeneticamente distintos como Fungos, Protozoários, Protistas, Plantas e mesmo Animais (TABELA 1).

A associação com Protistas heterotróficos unicelulares pode envolver tanto a fixação de N_2 como a fotossíntese. A maioria dos Protistas heterotróficos adquire os cianobiontes por fagocitose e a associação não é obrigatória. Pelo contrário, todas as espécies de *Gunnera* estabelecem endossimbioses, de carácter obrigatório com as Cianobactérias.

De igual modo, nos Ascídios, animais tunicados, a relação com as cianobactérias é obrigatória, sendo mesmo transmitidos verticalmente à geração seguinte⁷, colocando inúmeras questões, entre elas como a bactéria suprime ou evita o sistema imunitário do animal.

TABELA 1. Exemplos de mutualismos e simbioses onde uma Cianobactéria é um dos parceiros^{1, 4, 9, 14, 15, 17, 18}.

Cianobionte	Parceiro	Interação
<i>Calothrix</i> , <i>Synechoccus</i> , <i>Crocospaera</i>	Bacilariophyta	Cianobionte fixa N_2 , fornecendo NH_3 à alga; Cianobionte a caminho de se tornar um organelo
<i>Oscillatoriales</i> , <i>Synechococcales</i> <i>Prochlorococcus</i>	Protistas não fotossintéticos	Cianobionte fixa N_2 , fornecendo NH_3 à alga
<i>Nostoc</i> spp.	Briófitos (<i>Sphagnum</i> , <i>Anthoceros</i> , <i>Blasia</i>)	Cianobionte fixa N_2 , fornecendo NH_3 à planta
<i>Anabaena</i> spp.	Pteridófitas (<i>Azolla</i>)	Cianobionte fixa N_2 , fornecendo NH_3 à planta
<i>Nostoc</i> spp.	Gimnospermas (<i>Cycadales</i>)	Cianobionte fixa N_2 , fornecendo NH_3 à planta; produz metabolitos que beneficiam a absorção de nutrientes e protetores contra bactérias
<i>Nostoc</i> sp.	Angiospermas (<i>Gunnera</i> spp.)	Cianobionte fixa N_2 , fornecendo NH_3 à planta
<i>Nostoc</i> spp., outras espécies	Fungos	Cianobionte fornece fotossintetizados e azoto orgânico ao micobionte
<i>Oscillatoriales</i> , <i>Synechococcales</i>	Porifera	Cianobionte produz metabolitos secundários, algumas toxinas
<i>Chroococcales</i> , <i>Nostocales</i> , <i>Oscillatoriales</i> , <i>Prochlorales</i>	Cnidários	Cianobionte fixa N_2
<i>Synechococcales</i>	Ascídios	Cianobionte fixa N_2 e CO_2 ; produção de metabolitos secundários; proteção contra o stress oxidativo

Todas estas relações pouco convencionais que têm vindo a ser descobertas estão a alterar conceitos como mutualismo/parasitismo, transiente/permanente, predador/presa, heterotrófico/autotrófico, muitos deles baseados na ecologia macroscópica, mas que parecem estar desajustados à realidade da ecologia microbiana.

Conclusões e Reflexões

Devemos abandonar o paradigma de que o nascimento de organelos é excepcionalmente raro ao longo da evolução eucariota?

O caso dos cercozoários (e.g. *P. chromatophora*) poderá ser usado como modelo de uma endossimbiose primária? É surpreendente a evolução convergente com várias centenas de milhões de anos de diferença: uma cianobactéria a estabelecer uma relação estável com um protista, originando um organelo fotossintético rodeado por 2 membranas, EGT e perda de genes, com controlo do fluxo de metabolitos hóspede/hospedeiro.

As Cianobactérias têm uma enorme plasticidade para estabelecer associações, de maior ou menor dependência, com organismos filogeneticamente distantes. Esta característica é única ou está disseminada noutros grupos e estamos apenas no início da descoberta?

Agradecimentos

Financiamento Base da Unidade de Investigação Centro de Investigação e Tecnologias Agroambientais e Biológicas: (CITAB), UIDB/04033/2020, por fundos nacionais através da FCT/MCTES (PIDDAC).

REFERÊNCIAS

- ¹ ADAMS, D. G. & DUGGAN, P. S., *Cyanobacteria-bryophyte symbioses*, *Journal of Experimental Botany*, 59, 5, 1047–1058. 2008.
- ² BODYŁ, A. & MACKIEWICZ, P., *Endosymbiotic theory*, *Brenner's Encyclopedia of Genetics*, 2nd edition, Volume 2, p 484–492. 2013.
- ³ BOGORAD, L., *Discovery of chloroplast DNA genomes and genes*, *World Scientific*, Singapore, Volume 2, p 15–44. 1998.
- ⁴ CHANG, A. C. G. et al., *Perspectives on endosymbiosis in coralloid roots: association of cycads and cyanobacteria*, *Frontiers in Microbiology*, 10, 1888. 2019.
- ⁵ DELAYE, L. et al., *How really ancient is Paulinella chromatophora?*, *PLOS Currents Tree of Life*, 1. 2016.
- ⁶ ERNSTER, L. & SCHATZ, G., *Mitochondria: a historical review*, *The Journal of Cell Biology*, 91, 3, 227–255. 1981.
- ⁷ HIROSE, E., *Ascidian photosymbiosis: diversity of cyanobacterial transmission during embryogenesis*, *Genesis*, 53, 1, 121–131. 2015.
- ⁸ KEELING, P. J., *Diversity and evolutionary history of plastids and their hosts*, *American Journal of Botany*, 91, 1481–1493. 2004.
- ⁹ KOCIOLEK, P. J. & HAMSHER, S., *Algal and Cyanobacteria Symbioses*, *World Scientific*, pp. 371–397. 2017.
- ¹⁰ LHEE, D. et al., *Evolutionary dynamics of the chromatophore genome in three photosynthetic Paulinella species*, *Scientific Reports*, 9: 2560. 2019.
- ¹¹ MACKIEWICZ, P. et al., *Possible import routes of proteins into the cyanobacterial endosymbionts/plastids of Paulinella chromatophora*, *Theory in Biosciences*, 131, 1–18. 2012.
- ¹² MARGULIS, L., *Evolutionary criteria in Thallophytes: A radical alternative*, *Science*, 161, 1020–1022. 1968.
- ¹³ MELKONIAN, M. & MOLLENHAUER, D., *Robert Lauterborn (1869-1952) and his Paulinella chromatophora*, *Protist*, 156, 2, 253–262. 2005.
- ¹⁴ MUTALIPASSI, M. et al., *Symbioses of Cyanobacteria in Marine Environments: Ecological Insights and Biotechnological Perspectives*, *Marine Drugs*, 19, 4, 227. 2021.
- ¹⁵ PEREIRA, A. L., *The unique symbiotic system between a fern and a cyanobacterium, Azolla-Anabaena azollae: their potential as biofertilizer, feed, and remediation*, *Symbiosis*. 2017. DOI: [10.5772/intechopen.70466](https://doi.org/10.5772/intechopen.70466).
- ¹⁶ RASMUSSEN, U. & JOHANSSON, C., *Diversity and specificity in cyanobacterial symbioses*, *Proceedings of the Royal Irish Academy*, 102, 53–56. 2002.
- ¹⁷ RIKKINEN, J., *Algal and Cyanobacteria Symbioses*, *World Scientific*, pp. 147–167. 2017.
- ¹⁸ RIKKINEN, J., *Modern Topics in the Phototrophic Prokaryotes - Environmental and Applied Aspects*, Springer, Cham, pp. 243–294. 2017.