

11

Procariotos: Domínios *Bacteria* e *Archaea*

Quando os biólogos encontraram bactérias microscópicas pela primeira vez, eles ficaram confusos em como classificá-las. As bactérias claramente não eram animais, nem plantas com raiz. As tentativas de se criar um sistema taxonômico para as bactérias com base no sistema filogenético desenvolvido para plantas e animais falharam (veja a página 274). Nas primeiras edições do *Bergey's Manual*, as bactérias eram agrupadas de acordo com a morfologia (bastonete, cocos), as reações de coloração, a presença de endosporos e outras características óbvias. Embora esse sistema tenha usos práticos, os microbiologistas tinham consciência de que havia muitas limitações, como se morcegos e pássaros fossem agrupados juntos pelo fato de terem asas. O conhecimento das bactérias em nível molecular se expandiu a tal ponto que agora é possível basear a última edição do *Bergey's Manual* em um sistema filogenético. Por exemplo, os gêneros *Rickettsia* e *Chlamydia* não são mais agrupados por suas necessidades comuns de crescimento intracelular. Enquanto os membros do gênero *Chlamydia* são agora encontrados em um filo chamado de *Chlamydia*, as riquetsias são agrupadas em um filo distante, *Proteobacteria*, na classe estranhamente chamada de *Alpha-proteobacteria*. Alguns microbiologistas acham essa mudança perturbadora, mas ela reflete diferenças importantes. Essas diferenças são principalmente no RNA ribossômico (rRNA) dos micro-organismos, que varia lentamente (veja a página 292) e realiza as mesmas funções em todos os organismos.



SOB O MICROSCÓPIO

Thiomargarita namibiensis. Esta é uma bactéria gigante rara

P&R

As bactérias são organismos de células únicas que devem absorver seus nutrientes por difusão simples. As dimensões da *T. namibiensis* são centenas de vezes maiores do que as da maioria das bactérias, sendo grande demais para que a difusão simples funcione. Como a bactéria pode resolver este problema?

Procure pela resposta neste capítulo.

Grupos procarióticos

Na segunda edição do *Bergey's Manual*, os procariotos são agrupados em dois **domínios**, **Archaea** e **Bacteria**. Os dois domínios são constituídos por células procarióticas. Escritos em letras minúscu-

las, ou seja, arqueobactérias e bactérias, estes termos denotam organismos que pertencem aos dois domínios. Cada domínio é dividido em filos, cada filo é dividido em classes, e assim por diante. Os filos discutidos neste capítulo estão resumidos na **Tabela 11.1** (veja também o Apêndice F).

Tabela 11.1 Procariotos selecionados do *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*, segunda edição*

Filo Classe	Ordem	Gêneros importantes	Características especiais	
DOMÍNIO BACTERIA				
Proteobactérias				
Alfa-proteobactérias	<i>Caulobacterales</i>	<i>Caulobacter</i>	Pedunculados	
	<i>Rickettsiales</i>	<i>Ehrlichia</i> <i>Rickettsia</i> <i>Wolbachia</i>	Patógenos intracelulares humanos obrigatórios Patógenos intracelulares humanos obrigatórios Simbiontes de insetos	
	<i>Rhizobiales</i>	<i>Agrobacterium</i>	Patógenos de plantas	
		<i>Bartonella</i>	Patógenos humanos	
		<i>Beijerinckia</i>	Fixadores de nitrogênio de vida livre	
		<i>Bradyrhizobium</i>	Fixadores de nitrogênio simbióticos	
		<i>Brucella</i>	Patógenos humanos	
		<i>Hyphomicrobium</i>	Brotamento	
		<i>Nitrobacter</i> <i>Rhizobium</i>	Nitrificação Fixadores de nitrogênio simbióticos	
	<i>Rhodospirillales</i>	<i>Acetobacter</i>	Produtores de ácido acético	
		<i>Azospirillum</i> <i>Gluconobacter</i> <i>Rhodospirillum</i>	Fixadores de nitrogênio Produtores de ácido acético Fotossintéticos, anoxigênicos	
		Beta-proteobactérias	<i>Burkholderiales</i>	<i>Burkholderia</i> <i>Bordetella</i> <i>Sphaerotilus</i>
<i>Hydrogenophilales</i> <i>Neisseriales</i> <i>Nitrosomonadales</i>	<i>Thiobacillus</i> <i>Neisseria</i> <i>Nitrosomonas</i> <i>Spirillum</i>		Oxidam enxofre Patógenos humanos Nitrificação Encontrados em água fresca parada	
<i>Rhodocyclales</i>	<i>Zoogloea</i>		Tratamento de esgoto	
Gama-proteobactérias	<i>Chromatiales</i> <i>Thiotrichales</i>		<i>Chromatium</i> <i>Beggiatoa</i> <i>Thiomargarita</i> <i>Francisella</i>	Fotossintéticos, anoxigênicos Oxidam enxofre Bactérias gigantes Patógenos humanos
	<i>Legionellales</i>	<i>Legionella</i> <i>Coxiella</i>	Patógenos humanos Patógenos intracelulares humanos obrigatórios	
	<i>Pseudomonadales</i>	<i>Azomonas</i> <i>Azotobacter</i> <i>Moraxella</i> <i>Pseudomonas</i>	Fixadores de nitrogênio de vida livre Fixadores de nitrogênio de vida livre Patógenos humanos Patógenos oportunistas	
		<i>Vibrionales</i>	<i>Vibrio</i>	Patógenos humanos
		<i>Enterobacteriales</i>	<i>Citrobacter</i> <i>Enterobacter</i>	Patógenos oportunistas Patógenos oportunistas

*Veja o Apêndice F para uma lista taxonômica completa. Essa tabela inclui os procariotos mencionados no texto. Descrições como *patogênico* significam que essa característica é comum no gênero, mas não que todos os membros do gênero a possuem.

Tabela 11.1 (Continuação)

Filo Classe	Ordem	Gêneros importantes	Características especiais
		<i>Erwinia</i> <i>Escherichia</i> <i>Klebsiella</i> <i>Proteus</i> <i>Salmonella</i> <i>Serratia</i> <i>Shigella</i> <i>Yersinia</i>	Patógenos de plantas Bactérias intestinais normais, algumas patogênicas Patógenos oportunistas Bactérias intestinais normais, patogênicas ocasionais Patógenos humanos Pigmento vermelho, patógenos oportunistas Patógenos humanos Patógenos humanos
	<i>Pasteurellales</i>	<i>Haemophilus</i> <i>Pasteurella</i>	Patógenos humanos Patógenos humanos
Delta-proteobactérias	<i>Bdellovibrionales</i> <i>Desulfovibrionales</i> <i>Myxococcales</i>	<i>Bdellovibrio</i> <i>Desulfovibrio</i> <i>Myxococcus</i> <i>Stigmatella</i>	Parasitas de bactérias Redutores de sulfato Deslizantes, frutificantes Deslizantes, frutificantes
Epsilon-proteobactérias	<i>Campylobacterales</i>	<i>Campylobacter</i> <i>Helicobacter</i>	Patógenos humanos Patógenos humanos, carcinogênicos
Bactérias gram-negativas, não proteobactérias			
Cianobactérias			
		<i>Anabaena</i> <i>Gloeocapsa</i>	Fotossintéticos, oxigênicos Fotossintéticos, oxigênicos
<i>Chlorobi</i>			
		<i>Chlorobium</i>	Fotossintéticos, anoxigênicos
<i>Chloroflexi</i>			
		<i>Chloroflexus</i>	Fotossintéticos, anoxigênicos
<i>Firmicutes</i> (bactérias gram-positivas de baixo índice G + C)			
	<i>Clostridiales</i>	<i>Clostridium</i> <i>Epulopiscium</i> <i>Sarcina</i>	Anaeróbicos, endosporos, alguns patógenos humanos Bactérias gigantes Ocorrem em grupos cubiformes
	<i>Mycoplasmatales</i> [†]	<i>Mycoplasma</i> <i>Spiroplasma</i> <i>Ureaplasma</i>	Sem parede celular, patógenos humanos Sem parede celular, pleomórficos Sem parede celular, amônia a partir de ureia
	<i>Bacillales</i>	<i>Bacillus</i> <i>Listeria</i> <i>Staphylococcus</i>	Endosporos, alguns patógenos Patógenos humanos Alguns patógenos humanos
	<i>Lactobacillales</i>	<i>Enterococcus</i> <i>Lactobacillus</i> <i>Streptococcus</i>	Patógenos oportunistas Produtores de ácido láctico Muitos patógenos humanos
<i>Actinobacteria</i> (bactérias gram-positivas de alto índice G + C)			
	<i>Actinomycetales</i>	<i>Actinomyces</i> <i>Corynebacterium</i> <i>Frankia</i> <i>Gardnerella</i> <i>Mycobacterium</i> <i>Nocardia</i>	Filamentosos, ramificados, alguns patógenos humanos Patógenos humanos Fixadores de nitrogênio de vida livre Patógenos humanos Ácido-álcool resistentes, patógenos humanos Filamentosos, ramificados, patógenos oportunistas

[†]As bactérias na ordem *Mycoplasmatales* são geneticamente relacionadas com as bactérias gram-positivas de baixo índice G + C, mas não têm parede celular e apresentam uma coloração de Gram negativa.

Tabela 11.1 (Continuação)

Filo Classe	Ordem	Gêneros importantes	Características especiais
		<i>Propionibacterium</i> <i>Streptomyces</i>	Produtores de ácido propiônico Filamentosos, ramificados, muitos produzem antibióticos
Planctomycetes	<i>Planctomycetales</i>	<i>Planctomyces</i> <i>Gemmata</i>	Sem peptidoglicana na parede, pedunculados Sem peptidoglicana na parede, estrutura interna semelhante a um núcleo eucariótico
Chlamydiae	<i>Chlamydiales</i>	<i>Chlamydia</i> <i>Chlamydomphila</i>	Parasitas intracelulares, patógenos humanos Parasitas intracelulares, patógenos humanos
Spirochaetes	<i>Spirochaetales</i>	<i>Borrelia</i> <i>Leptospira</i> <i>Treponema</i>	Patógenos humanos Patógenos humanos Patógenos humanos
Bacteroidetes	<i>Bacteroidales</i>	<i>Bacteroides</i> <i>Prevotella</i>	Trato intestinal humano Cavidade oral humana
Fusobacteria	<i>Fusobacteriales</i>	<i>Fusobacterium</i> <i>Streptobacillus</i>	Trato intestinal humano Patógeno humano
DOMÍNIO ARCHAEA			
Crenarchaeota (Gram-negativas)			
	<i>Desulfurococcales</i> <i>Sulfolobales</i>	<i>Pyrodictium</i> <i>Sulfolobus</i>	Hipertermófilos Hipertermófilos
Euryarchaeota (Gram-positivas ou variáveis)			
	<i>Methanobacteriales</i> <i>Halobacteriales</i>	<i>Methanobacterium</i> <i>Halobacterium</i> <i>Halococcus</i>	Metanógenos Necessitam de alta concentração de sal Necessitam de alta concentração de sal

DOMÍNIO BACTERIA

A maioria de nós considera as bactérias como criaturas pequenas e invisíveis, potencialmente perigosas. Na realidade, poucas espécies de bactérias causam doenças em humanos, animais, plantas ou qualquer outro organismo. Depois de ter completado o curso de microbiologia, você vai perceber que, sem as bactérias, a maior parte da vida como a conhecemos não seria possível. Neste capítulo, você vai aprender como os grupos bacterianos se diferenciam uns dos outros e o quanto são importantes para o mundo da microbiologia. Nossa discussão vai enfatizar as bactérias consideradas de importância prática, aquelas importantes para a medicina, ou aquelas que ilustram princípios biologicamente incomuns ou interessantes.

Em Objetivos do Aprendizado e Teste seu Conhecimento, ao longo deste capítulo, você irá se familiarizar com esses organismos e procurar por similaridades e diferenças entre eles. Você irá dese-

gnar uma chave dicotômica para diferenciar as bactérias descritas em cada grupo. Vamos desenhar a primeira para você.

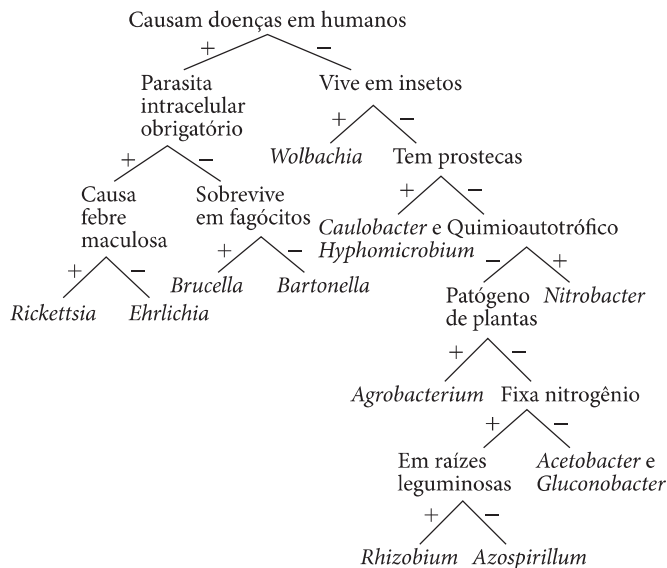
Proteobactérias

OBJETIVOS DO APRENDIZADO

- 11-1** Diferenciar as alfa-proteobactérias descritas neste capítulo pelo desenho de uma chave dicotômica (veja uma amostra na página da frente).
- 11-2** Diferenciar as beta-proteobactérias descritas neste capítulo pelo desenho de uma chave dicotômica.
- 11-3** Diferenciar as gama-proteobactérias descritas neste capítulo pelo desenho de uma chave dicotômica.
- 11-4** Diferenciar as delta-proteobactérias descritas neste capítulo pelo desenho de uma chave dicotômica.

11-5 Diferenciar as epsilon-proteobactérias descritas neste capítulo pelo desenho de uma chave dicotômica.

Desenhamos a primeira dessas chaves dicotômicas (para alfa-proteobactérias) para você como um exemplo.



As **proteobactérias**, que incluem a maioria das bactérias gram-negativas quimio-heterotróficas, presumidamente surgiram de um ancestral comum fotossintético. Elas são agora o maior grupo taxonômico bacteriano. Contudo, poucas ainda são fotossintéticas; outras capacidades metabólicas e nutricionais surgiram para substituir essa característica. A relação filogenética nesses grupos é baseada em estudos de rRNA. O nome *Proteobacteria* vem do deus mitológico grego Proteus, que podia assumir diversas formas. As proteobactérias são separadas em cinco classes designadas por letras gregas: alfa-proteobactérias, beta-proteobactérias, gama-proteobactérias, delta-proteobactérias e epsilon-proteobactérias.

As alfa-proteobactérias

Como grupo, as alfa-proteobactérias incluem a maioria das proteobactérias que são capazes de crescimento com níveis muito baixos de nutrientes. Algumas têm uma morfologia incomum, incluindo protuberâncias como pedúnculos ou brotos conhecidos como **prostecas**. As alfa-proteobactérias incluem também bactérias importantes na agricultura capazes de induzir a fixação de nitrogênio em simbiose com plantas e vários patógenos de plantas e humanos.

Pelagibacter. Um dos mais abundantes micro-organismos na Terra, em particular em oceanos, o *Pelagibacter ubique* é um dos micro-organismos marinhos descobertos com a utilização da técnica do FISH (veja a página 292), sendo nomeado SAR 11 porque sua descoberta original foi no Mar dos Sargaços. O *P. ubique* foi o primeiro membro desse grupo a ser cultivado com sucesso. Seu genoma foi sequenciado, demonstrando que possui somente 1.354 genes. Isto é pouco para um organismo de vida livre, embora vários micoplasmas tenham até menos genes. As bactérias com relação simbiótica têm menos necessidades metabólicas e os menores genomas (veja a página 326). A bactéria é muito pequena, com um pouco mais de 0,3 µm de diâmetro. Esse pequeno tamanho e o ge-

noma mínimo provavelmente forneçam uma vantagem competitiva para a sobrevivência em um ambiente de poucos nutrientes. De fato, parece ser o organismo mais abundante (parte do seu nome *ubique*, é derivada de ubíquo), com base no peso, nos oceanos o seu elevado número deve ser responsável por seu papel importante no ciclo terrestre do carbono.

Azospirillum. Os microbiologistas agrícolas têm se interessado por membros do gênero *Azospirillum*, uma bactéria do solo que cresce em estreita associação com as raízes de muitas plantas, especialmente gramíneas tropicais. Ela utiliza os nutrientes excretados pelas plantas e, em retorno, fixa o nitrogênio da atmosfera. Essa forma de fixação do nitrogênio é mais significativa em certas gramíneas tropicais e na cana-de-açúcar, embora o organismo possa ser isolado do sistema de raízes de muitas plantas de clima temperado, como o milho. O prefixo *azo-* frequentemente é encontrado em gêneros de bactérias fixadoras de nitrogênio. Ele é derivado de *azo* (sem) e *zo* (vida), em referência aos primórdios da química, quando o oxigênio era removido de uma atmosfera em que o experimento estava ocorrendo, com o uso de uma vela acesa. Presumivelmente, a grande parte do nitrogênio permanecia no ambiente, e descobriu-se que a vida dos mamíferos não era possível nessa atmosfera. Dessa forma, o nitrogênio passou a ser associado à ausência de vida.

Acetobacter e gluconobacter. *Acetobacter* e *Gluconobacter* são organismos aeróbicos importantes para a indústria que converte o etanol em ácido acético (vinagre).

Rickettsia. Na primeira edição do *Bergey's Manual*, os gêneros *Rickettsia*, *Coxiella* e *Chlamydia* foram agrupados próximos, porque compartilhavam a característica comum de serem parasitas intracelulares obrigatórios - ou seja, se reproduzem somente dentro de uma célula de mamífero. Na segunda edição, eles estão totalmente separados. Uma comparação entre riquetsias, clamídias e vírus aparece na Tabela 13.1, página 368.

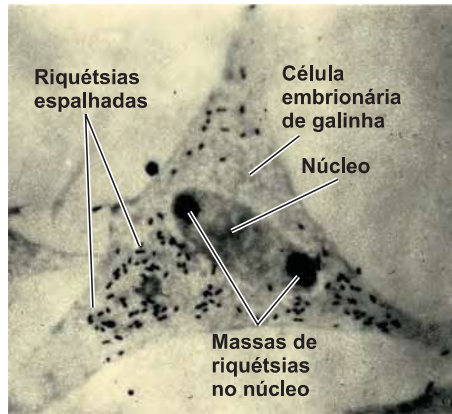
As riquetsias são bactérias gram-negativas em forma de bastonetes ou cocobacilos (Figura 11.1a). Uma característica distintiva da maioria das riquetsias é que elas são transmitidas aos humanos por picadas de insetos e carrapatos, como acontece com as *Coxiella* (discutidas mais tarde com as gama-proteobactérias). As riquetsias entram na célula do hospedeiro por indução da fagocitose. Elas entram rapidamente no citoplasma celular e começam a se reproduzir por fissão binária (Figura 11.1b). Em geral, elas podem ser cultivadas artificialmente em cultura de células ou embrião de galinha (Capítulo 13, páginas 377 a 379).

As riquetsias são responsáveis por diversas doenças conhecidas como grupo da febre maculosa. Essas doenças incluem o tifo epidêmico, causado por *Rickettsia prowazekii* e transmitido por piolhos; o tifo endêmico murino, causado por *R. typhi* e transmitido por pulgas de ratos; e a febre maculosa das Montanhas Rochosas, causada por *R. rickettsi* e transmitida por carrapatos. Nos homens, as infecções por riquetsias danificam os capilares sanguíneos, o que resulta em uma erupção cutânea manchada característica.

Ehrlichia. As *Ehrlichiae* são bactérias gram-negativas parecidas com riquetsias e que vivem obrigatoriamente dentro das células brancas do sangue. As espécies de *Ehrlichia* são transmitidas por carrapatos aos seres humanos e causam a erliquiose, uma doença algumas vezes fatal.



(a) Uma célula de riquétsia que acabou de ser liberada da célula do hospedeiro. MET 0,04 μm



MO 5 μm

Figura 11.1 Riquétsias.

P Como as riquétsias são transmitidas de um hospedeiro para outro?

(b) Riquétsias crescem somente dentro da célula hospedeira, como a célula embrionária de galinha mostrada aqui. Observe as riquétsias espalhadas dentro da célula e a massa compacta de riquétsias no núcleo celular.

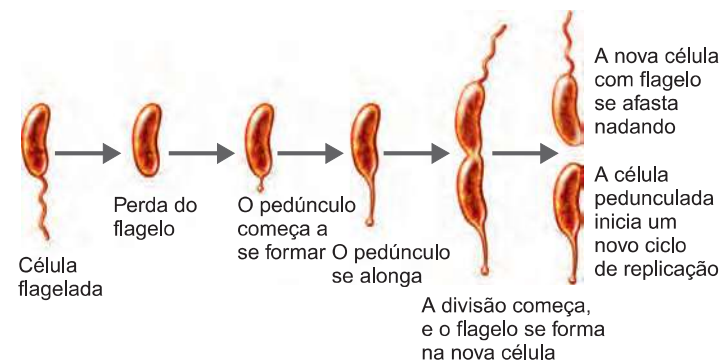
Caulobacter e hyphomicrobium. Os membros do gênero *Caulobacter* são encontrados em ambientes aquáticos, como lagos, com baixa concentração de nutrientes. Eles se caracterizam por pedúnculos que prendem os organismos a superfícies (Figura 11.2). Esses arranjos aumentam sua absorção de nutrientes, pois estão expostos à mudança contínua do fluxo das águas e o pedúnculo aumenta a relação superfície/volume da célula. Além disso, se a superfície à qual elas se prendem for um hospedeiro vivo, essas bactérias podem utilizar as excreções do hospedeiro como nutrientes. Quando a concentração de um nutriente é excepcionalmente baixa, o tamanho do pedúnculo aumenta, evidentemente para fornecer uma área de superfície ainda maior para absorção de nutrientes.

As bactérias que brotam não se dividem por fissão binária em duas células quase idênticas. O processo de brotamento assemelha-se à reprodução assexuada de muitas leveduras (Figura 12.3, página 332). A célula parental mantém sua identidade, enquanto o broto aumenta em tamanho até se separar como uma nova célula completa. Um exemplo é o gênero *Hyphomicrobium*, como mostrado na Figura 11.3. Essas bactérias, como as caulobactérias, são encontradas em ambientes aquáticos com baixa concentração de nutrientes e já foram encontradas crescendo em tanques de laboratório. Tanto *Caulobacter* quanto *Hyphomicrobium* produzem proscotecas proeminentes.

Rhizobium, bradyrhizobium e agrobacterium. *Rhizobium* e *Bradyrhizobium* são dois dos mais importantes gêneros de um grupo de bactérias essenciais para a agricultura que infectam especificamente as raízes de plantas leguminosas, como feijões, ervilhas ou trevos. Para simplificar, essas bactérias são conhecidas pelo nome comum de **rhizobias**. A presença de rhizobias nas raízes leva à formação de nódulos, nos quais a rhizobia e a planta formam uma relação simbiótica, resultando na fixação de nitrogênio a partir do ar para utilização pela planta.

Como as rhizobias, o gênero *Agrobacterium* tem a capacidade de invadir as plantas. Contudo, ele não induz nódulos nas raízes ou fixação de nitrogênio. De especial interesse é o *Agrobacterium tumefaciens*. Esse patógeno de plantas causa uma doença chamada de galha da coroa; a coroa é a área da planta onde as raízes e o caule

se unem. O tumor do tipo galha é induzido quando *A. tumefaciens* insere um plasmídeo contendo informações genéticas bacterianas no DNA cromossômico da planta (veja a Figura 9.19, página 265). Por essa razão, os geneticistas microbianos estão muito interessa-



(a)



(b)

MET 0,4 μm

Figura 11.2 *Caulobacter*.

P Qual é a vantagem competitiva fornecida pela fixação em uma superfície?

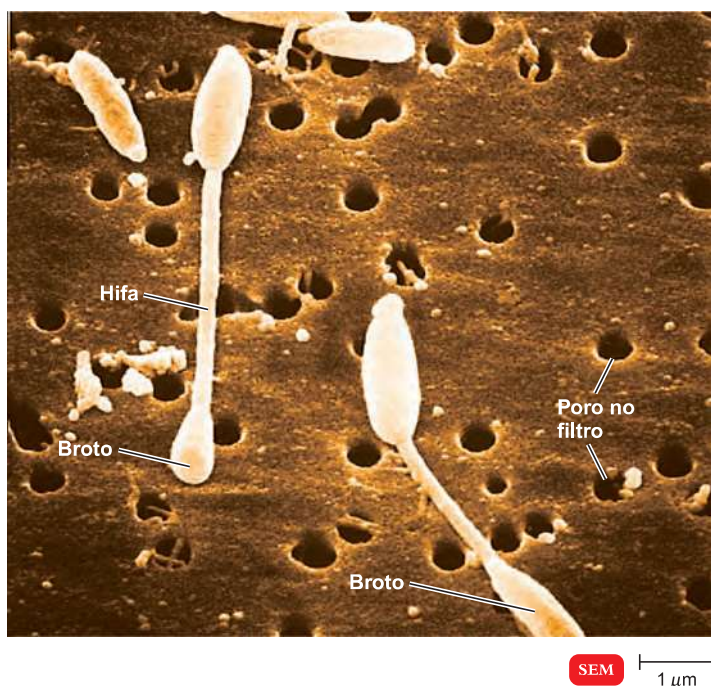


Figura 11.3 *Hyphomicrobium*, um tipo de bactéria que realiza brotamento.

P A maioria das bactérias não se reproduz por brotamento. Qual método elas utilizam?

dos nesse organismo. Os plasmídeos são os vetores mais comuns que os cientistas utilizam para introduzir novos genes em uma célula, e a espessa parede celular das plantas é particularmente difícil de ser penetrada (veja a Figura 9.20, página 265).

Bartonella. O gênero *Bartonella* contém vários membros que são patogênicos para humanos. O mais conhecido é o *Bartonella henselae*, um bacilo gram-negativo que causa a doença da arranhadura de gato.

Brucella. As bactérias *Brucella* são pequenos cocobacilos imóveis. Todas as espécies de *Brucella* são parasitas obrigatórios de mamíferos e causam a doença brucelose. A capacidade de sobreviver à fagocitose é de interesse médico, pois esse é um importante elemento de defesa do corpo contra as bactérias (veja o Capítulo 16, página 457).

Nitrobacter e nitrosomonas. *Nitrobacter* e *Nitrosomonas* são gêneros de bactérias nitrificantes de grande importância para o meio ambiente e a agricultura. Eles são quimioautotróficos capazes de utilizar substâncias químicas inorgânicas como fonte de energia e dióxido de carbono como fonte única de carbono, a partir dos quais eles sintetizam toda a sua complexa maquinaria química. As fontes de energia dos gêneros *Nitrobacter* e *Nitrosomonas* (o último é um membro das beta-proteobactérias) são compostos nitrogenados reduzidos. As espécies de *Nitrobacter* oxidam amônio (NH_4^+) em nitrito (NO_2^-), que por sua vez é oxidado pelas espécies de *Nitrosomonas* em nitrato (NO_3^-) no processo de nitrificação. Os nitratos são importantes para a agricultura; são uma forma de nitrogê-

nio altamente móvel no solo e, portanto, facilmente encontrada e utilizável pelas plantas.

Wolbachia. *Wolbachia* é provavelmente o gênero bacteriano infeccioso mais comum no mundo. Mesmo assim, pouco é conhecido sobre as *Wolbachia*; elas vivem somente dentro das células de seu hospedeiro, geralmente insetos (uma relação conhecida como endossimbiose). Portanto, as *Wolbachia* escapam da detecção por métodos de cultura normais. Esse fascinante grupo de bactérias é descrito no quadro da página 307.

TESTE SEU CONHECIMENTO

- ✓ Faça uma chave dicotômica para diferenciar as alfa-proteobactérias descritas neste capítulo. (Dica: veja a página 303 para um exemplo completo.) **11-1**

As beta-proteobactérias

Existe uma confusão considerável entre as beta-proteobactérias e as alfa-proteobactérias, como entre as bactérias nitrificantes discutidas anteriormente. As beta-proteobactérias com frequência utilizam substâncias nutrientes que se difundem a partir de áreas de decomposição anaeróbica de matéria orgânica, como gás hidrogênio, amônia e metano. Várias bactérias patogênicas importantes são encontradas nesse grupo.

Thiobacillus. As espécies de *Thiobacillus* e outras bactérias que oxidam o enxofre são importantes no ciclo do enxofre (veja a Figura 27.7, página 774). Essas bactérias quimioautotróficas são capazes de obter energia pela oxidação de formas reduzidas de enxofre, como o sulfeto de hidrogênio (H_2S) ou o enxofre elementar (S^0), e sulfatos (SO_4^{2-}).

Spirillum. O habitat do gênero *Spirillum* é essencialmente a água fresca. Uma diferença morfológica importante em relação às espiroquetas helicoidais (discutidas na página 322) é que as bactérias *Spirillum* são movidas por um flagelo polar convencional, em vez de filamentos axiais. Os espirilos são bactérias gram-negativas aeróbicas e relativamente grandes. *Spirillum volutans* frequentemente é utilizado em lâminas de demonstração quando estudantes de microbiologia operam pela primeira vez um microscópio (Figura 11.4).

Sphaerotilus. Bactérias que possuem bainha, as quais incluem *Sphaerotilus natans*, são encontradas em água fresca e no esgoto. Essas bactérias gram-negativas com flagelo polar formam uma bainha filamentosa oca onde vivem (Figura 11.5). As bainhas protegem e também ajudam a acumular nutrientes. *Sphaerotilus* contribuem na formação da massa do esgoto, um problema importante no tratamento de esgoto (veja o Capítulo 27).

Burkholderia. O gênero *Burkholderia* foi inicialmente agrupado com o gênero *Pseudomonas*, que agora é classificado como gama-proteobactéria. Como as *Pseudomonas*, quase todas as espécies de *Burkholderia* são movidas por um único flagelo polar ou um tufo de flagelos. A espécie mais conhecida é *Burkholderia cepacia*. Essas bactérias têm um espectro nutricional extraordinário e são capazes de degradar mais de 10 moléculas orgânicas diferentes. Essa capacidade frequentemente é um fator na co-



Figura 11.4 *Spirillum volutans*. Essas grandes bactérias helicoidais são encontradas em ambientes aquáticos. Observe os flagelos polares.

P Essa bactéria se locomove? Como você sabe?

taminação de equipamentos e drogas em hospitais; na verdade, essa bactéria pode crescer em soluções de desinfetantes (veja o quadro no Capítulo 15, página 440). Ela também é um problema para pessoas com fibrose cística, uma doença genética pulmonar, pois ela metaboliza as secreções respiratórias acumuladas. *Burkholderia pseudomallei* vive nos solos úmidos e é a causa de uma doença grave (melioidose) endêmica no Sudeste da Ásia e no Norte da Austrália.

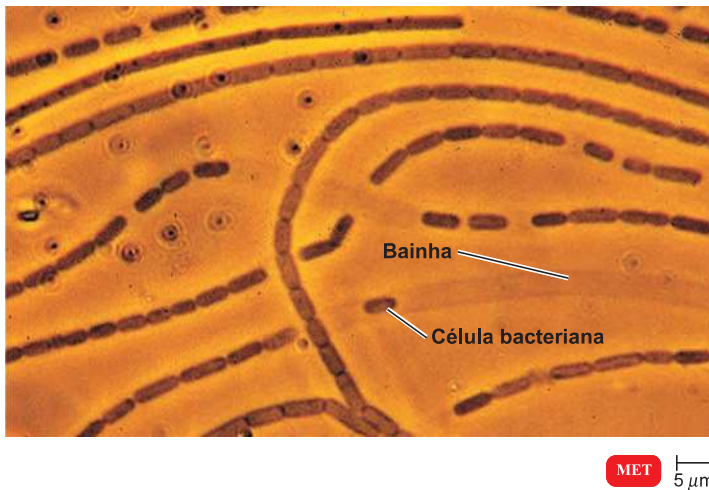


Figura 11.5 *Sphaerotilus natans*. Essas bactérias embainhadas são encontradas em esgoto diluído e ambientes aquáticos. Elas formam bainhas alongadas nas quais as bactérias vivem. As bactérias têm flagelo (não visível aqui) e podem se locomover livremente fora da bainha.

P Como a bainha pode ajudar a célula?

Bordetella. *Bordetella pertussis* é um bastonete imóvel, aeróbico, gram-negativo de especial importância. Esse patógeno perigoso é a causa da coqueluche ou tosse comprida.

Neisseria. As bactérias do gênero *Neisseria* são cocos gram-negativos aeróbicos que em geral habitam as membranas mucosas dos mamíferos. Espécies patogênicas incluem o gonococo *Neisseria gonorrhoeae*, o agente que causa a gonorreia (Figura 11.6 e o quadro no Capítulo 26, página 751), e *N. meningitidis*, o agente da meningite meningocócica.

Zoogloea. O gênero *Zoogloea* é importante no contexto dos processos aeróbicos de tratamento de esgoto, como o sistema de lodo ativado (veja a Figura 27.22, página 787). À medida que crescem, as bactérias *Zoogloea* formam uma massa limosa e fofo, essencial para o funcionamento adequado desse sistema.

TESTE SEU CONHECIMENTO

✓ Faça uma chave dicotômica das beta-proteobactérias descritas neste capítulo. **11-2**

As gama-proteobactérias

As gama-proteobactérias constituem o maior subgrupo das proteobactérias e incluem uma grande variedade de tipos fisiológicos. Uma espécie que é utilizada em microbiologia industrial é descrita no quadro do Capítulo 28, página 801.

Beggiatoa. *Beggiatoa alba*, a única espécie desse gênero incomum, cresce em sedimentos aquáticos na interface entre as camadas aeróbicas e anaeróbicas. Morfologicamente, ela parece com certas cianobactérias filamentosas (página 313), mas não é fotos-

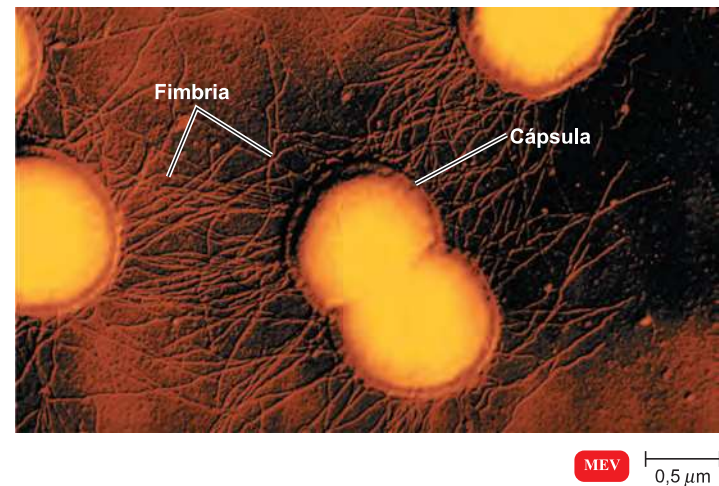


Figura 11.6 O coco gram-negativo *Neisseria gonorrhoeae*. Observe o arranjo em par (diplococos). As fimbrias permitem ao organismo se fixar nas membranas mucosas, contribuindo para sua patogenicidade. *N. gonorrhoeae* causa a gonorreia.

P Para que as fimbrias são utilizadas?

As bactérias e o sexo dos insetos

***Wolbachia* é provavelmente o gênero bacteriano infeccioso mais comum** na Terra. Embora tenham sido descobertos em 1924, pouco era conhecido sobre esses organismos até 1990. Eles conseguem escapar da detecção pelos métodos comuns de cultura, porque vivem como endossimbiontes nas células de insetos e outros invertebrados (Figura A).

As *Wolbachia* infectam mais de um milhão de espécies de insetos e outros invertebrados. No total, pelo menos 75% dos animais testados carregam essa bactéria. A *Wolbachia* é essencial para os nematódeos. Se a bactéria for morta com antibióticos, o verme hospedeiro morre. Pulgões-da-ervilha infectados com *Wolbachia* não são mortos pela larva da vespa, normalmente letal; a bactéria é inofensiva para o pulgão, mas mata a vespa.

Em alguns insetos, *Wolbachia* destrói os machos dessas espécies. Ela pode transformar machos em fêmeas interferindo com o hormônio masculino. Como mostrado na Figura B, se insetos machos e fêmeas não estiverem infectados com *Wolbachia*, eles produzem prole normalmente. Se somente o macho estiver infectado, os insetos não conseguem se reproduzir. Se um ou ambos os insetos em um par estiverem infectados, somente as fêmeas infectadas irão se reproduzir - e transmitem a *Wolbachia* no citoplasma dos ovos. A prole produzida sem fertilização é de fêmeas. O resultado é que a bactéria é transmitida para a próxima geração. Esse tipo de reprodução, chamada de partenogênese, foi vista em muitos insetos e alguns anfíbios e répteis. Então fica a questão: a *Wolbachia* é sempre responsável?

As espécies eucarióticas são definidas como organismos que se reproduzem somente entre

membros da própria espécie. Esse isolamento reprodutivo impede a produção de híbridos e, portanto, mantém a singularidade de cada espécie. Em laboratório, pesquisadores descobriram que, após um tratamento com antibióticos, as vespas de uma espécie produzem prole híbrida com outra espécie. Isso levanta a questão sobre a influência que a *Wolbachia* tem na evolução dos insetos. Será que insetos não infectados se reproduzem com sucesso fora de sua espécie?

Uma linhagem virulenta de *Wolbachia* chamada de “pipoca” causa a lise, ou explosão, das células do hospedeiro, o que finalmente mata o inseto. Por um lado, a linhagem “pipoca” poderia ser utilizada para matar mosquitos. Por outro lado, a eliminação da *Wolbachia* de pragas poderia resultar em um número menor de fêmeas e, portanto, em uma redução do crescimento da população.

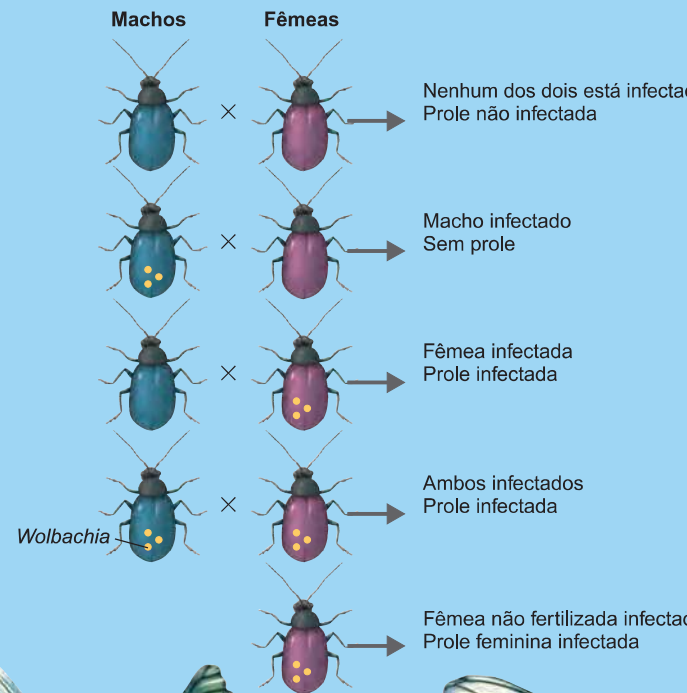
A biologia singular da *Wolbachia* tem atraído pesquisadores interessados em questões que vão desde as implicações evolutivas da infecção ao uso comercial da *Wolbachia*.



Figura A As *Wolbachia* são os pontos vermelhos dentro das células deste embrião de mosca-das-frutas.

10 μm
MO

Figura B Em um par infectado, somente as fêmeas podem se reproduzir



sintética. Sua locomoção se realiza por deslizamento. O mecanismo dessa mobilidade é a produção de limo, que se adere à superfície sobre a qual o movimento ocorre e também fornece a lubrificação, permitindo ao organismo deslizar.

Nutricionalmente, *B. alba* utiliza o sulfeto de hidrogênio (H_2S) como fonte de energia e acumula grânulos internos de enxofre. A capacidade desse organismo de obter energia a partir de compostos inorgânicos foi um fator importante na descoberta do metabolismo autotrófico.

Francisella. *Francisella* é um gênero de pequenas bactérias pleomórficas que crescem somente em meios complexos enriquecidos com sangue ou extratos de tecido. *Francisella tularensis* causa a doença tularemia.

Pseudomonales

Os membros da ordem *Pseudomonales* são bastonetes ou cocos gram-negativos aeróbicos. O gênero mais importante nesse grupo é *Pseudomonas*.

Pseudomonas. Um gênero muito importante, *Pseudomonas* consiste em bastonetes gram-negativos aeróbicos que se locomovem por um único flagelo polar ou por meio de tufo (Figura 11.7). As pseudomonas são muito comuns no solo e em outros ambientes naturais.

Muitas espécies de pseudomonas excretam pigmentos extracelulares e solúveis em água que difundem no seu próprio meio. Uma espécie, *Pseudomonas aeruginosa*, produz uma pigmentação solúvel verde-azulada. Sob certas condições, particularmente em hospedeiro enfraquecido, esse organismo pode infectar o trato urinário, queimaduras e feridas, e causar infecções sanguíneas (septicemia), abscessos e meningite. Outras pseudomonas produzem pigmentos solúveis fluorescentes que brilham quando iluminados por luz ultravioleta. Uma espécie, *P. syringae*, é um patógeno ocasional de plantas. (Algumas espécies de *Pseudomonas* foram trans-

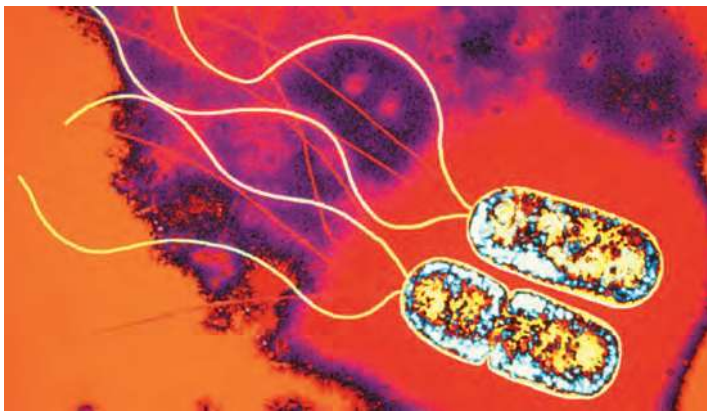


Figura 11.7 *Pseudomonas*. Essa foto de um par de *Pseudomonas* mostra seus flagelos polares, que são uma característica do gênero. Em algumas espécies, somente um flagelo está presente (veja a Figura 4.7b, página 81). Note que uma célula (na parte inferior) está começando a se dividir.

P Como a diversidade nutricional dessas bactérias faz com que elas sejam um problema em hospitais?

feridas, com base em estudos de rRNA, para o gênero *Burkholderia*, que foi discutido anteriormente com as beta-proteobactérias.)

As pseudomonas têm tantas capacidades genéticas quanto as leveduras eucarióticas e quase a metade das de uma mosca-das-frutas. Embora essas bactérias sejam menos eficientes que algumas bactérias heterotróficas na utilização de muitos nutrientes comuns, elas fazem uso das suas capacidades genéticas ao compensar isso de outras maneiras. Por exemplo, as pseudomonas sintetizam um grande número de enzimas e podem metabolizar uma ampla variedade de substratos. Portanto, elas provavelmente contribuem de modo significativo para a decomposição de compostos químicos incomuns, como os pesticidas que são adicionados ao solo.

Em hospitais e outros lugares onde agentes farmacêuticos são preparados, a capacidade das pseudomonas de crescer a partir de quantidades mínimas de fontes incomuns de carbono, como resíduos de sabão ou adesivos de revestimento de tampas encontrados em uma solução, tem sido um problema inesperado (veja o quadro na página 164). As pseudomonas são até capazes de crescer em alguns antissépticos, como compostos de amônio quaternário. Sua resistência à maioria dos antibióticos também tem sido uma fonte de preocupação médica. Essa resistência está provavelmente relacionada com as características das porinas da parede celular, que controlam a entrada de moléculas através da parede (veja o Capítulo 4, página 87). O grande genoma das pseudomonas codifica também diversos sistemas de bombas de efluxo bastante eficientes (página 575), que ejetam antibióticos da célula antes que eles possam atuar. As pseudomonas são responsáveis por uma em cada dez infecções nosocomiais (infecções adquiridas no hospital; veja a página 413), especialmente em unidades de queimados. Pessoas com fibrose cística também são especialmente predispostas à infecção por *Pseudomonas* e *Burkholderia*, que é intimamente relacionada.

Embora as pseudomonas sejam classificadas como aeróbicas, algumas são capazes de substituir o oxigênio pelo nitrato como aceptor final de elétrons. Este processo, a respiração anaeróbica, produz quase tanta energia quanto a respiração aeróbica (veja a página 132). Desse modo, as pseudomonas causam importantes perdas do nitrogênio disponível em fertilizantes e no solo. O nitrato (NO_3^-) é a forma de nitrogênio fertilizante mais facilmente utilizada pelas plantas. Sob condições anaeróbicas, como em solo alagado, as pseudomonas convertem esse nitrato precioso em gás nitrogênio (N_2), que é perdido na atmosfera (veja a Figura 27.4, página 770).

Muitas pseudomonas podem crescer a temperaturas de refrigerador. Essa característica, combinada com sua capacidade de utilizar proteínas e lipídeos, faz com que elas sejam um participante importante na deterioração de alimentos.

Azotobacter e Azomonas. Algumas bactérias fixadoras de nitrogênio, como *Azotobacter* e *Azomonas*, são de vida livre no solo. Essas grandes bactérias ovoides e fortemente encapsuladas com frequência são utilizadas em demonstrações da fixação de nitrogênio em laboratório. Contudo, para fixar quantidades significativas de nitrogênio para a agricultura, elas requerem fontes de energia, como carboidratos, que têm estoque limitado no solo.

Moraxella. Os membros do gênero *Moraxella* são cocobacilos – forma intermediária entre cocos e bastonetes – aeróbicos estritos. *Moraxella lacunata* está envolvida com a conjuntivite, uma infla-

mação da conjuntiva, a membrana que cobre o olho e reveste as pálpebras.

Acinetobacter. O gênero *Acinetobacter* é aeróbico e forma pares em preparações coradas. A bactéria ocorre naturalmente no solo e na água. Um membro desse gênero, *Acinetobacter baumannii*, é uma preocupação crescente para a comunidade médica devido à rapidez com a qual adquire resistência aos antibióticos. Algumas linhagens são resistentes a todos os antibióticos disponíveis. Ainda não disseminado nos Estados Unidos, *A. baumannii* é um patógeno oportunista encontrado essencialmente em ambiente hospitalar. A resistência a antibióticos, combinada com o enfraquecimento da saúde dos pacientes infectados em hospitais, resultou em uma alta taxa de mortalidade incomum. *A. baumannii* é essencialmente um patógeno respiratório, mas ele também infecta a pele, os tecidos conjuntivos, as feridas e ocasionalmente a corrente sanguínea. Ele é mais resistente ao ambiente do que a maioria das bactérias gram-negativas e, uma vez instalado em um hospital, é difícil de ser eliminado.

Legionellales

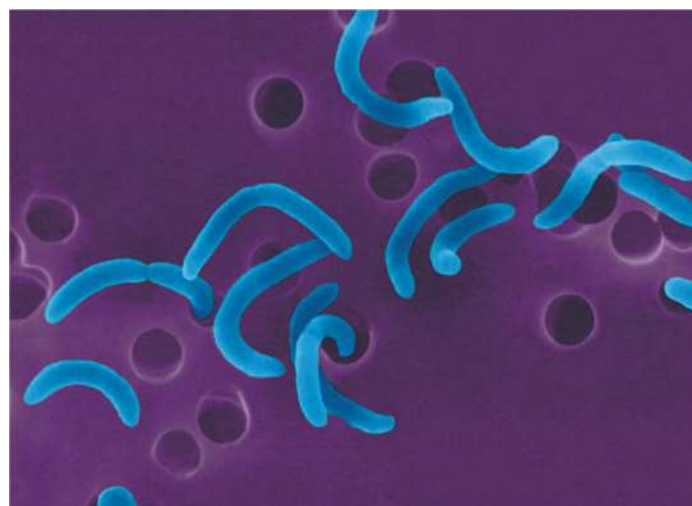
Os gêneros *Legionella* e *Coxiella* estão intimamente associados na segunda edição do *Bergey's Manual*, onde ambos são classificados na mesma ordem das *Legionellales*. Como as *Coxiella* compartilham um modo de vida intracelular com as riquetsias, elas foram inicialmente consideradas riquetsias e agrupadas com elas. As bactérias *Legionella* crescem facilmente em meios artificiais apropriados.

Legionella. As bactérias *Legionella* foram originalmente isoladas durante a busca da causa de um surto de pneumonia, conhecida como legionelose. A busca foi dificultada pelo fato de essas bactérias não crescerem nos meios usuais de isolamento em laboratório disponíveis na época. Após um esforço intenso, um meio especial foi desenvolvido, o que permitiu aos pesquisadores isolar e cultivar as primeiras *Legionella*. Os micro-organismos deste gênero são agora conhecidos como relativamente comuns em corrente de água, e colonizam habitats como tubulações de fornecimento de água quente em hospitais e a água das torres de resfriamento dos sistemas de ar-condicionado (veja o quadro no Capítulo 24, página 691). A capacidade de sobreviver e se reproduzir dentro de amebas aquáticas faz com que elas sejam difíceis de ser erradicadas de sistemas de água.

Coxiella. A *Coxiella burnetii*, que causa a febre Q, foi inicialmente agrupada entre as riquetsias. Como elas, as *Coxiella* requerem uma célula hospedeira de mamífero para se reproduzir. Diferentemente das riquetsias, as *Coxiella* não são transmitidas entre humanos por picadas de insetos ou carrapatos. Embora os carrapatos de bovinos carreguem o organismo, ele é transmitido de maneira mais comum por aerossóis ou por leite contaminado. Um corpúsculo parecido com esporo está presente em *C. burnetii* (veja a Figura 24.14b, página 690). Isso pode explicar a resistência relativamente elevada da bactéria aos estresses da transmissão pelo ar e do tratamento pelo calor.

Vibrionales

Os membros dessa ordem são bastonetes gram-negativos anaeróbicos facultativos. Muitos são levemente curvos. Eles são encontrados principalmente em habitats aquáticos.



MET

2 μm

Figura 11.8 *Vibrio cholerae*. Observe a leve curvatura desses bastonetes, que é uma característica do gênero. Os círculos que aparecem na foto são os poros do filtro da membrana sobre a qual as bactérias são retidas.

P Qual é a doença causada pelo *Vibrio cholerae*?

Vibrio. Os membros do gênero *Vibrio* são bastonetes que, com frequência, são levemente curvos (Figura 11.8). Um importante patógeno é o *Vibrio cholerae*, o agente que causa a cólera. A doença é caracterizada por uma diarreia profusa e bastante líquida. *V. parahaemolyticus* causa uma forma menos grave de gastroenterite. Vivendo normalmente nas águas salgadas costeiras, ele é transmitido aos seres humanos principalmente por frutos do mar crus ou mal cozidos.

Enterobacteriales

Os membros da ordem *Enterobacteriales* são bastonetes gram-negativos anaeróbicos facultativos e que se locomovem por um flagelo peritríqueo. Morfologicamente, os bastonetes são retos. Esse é um importante grupo bacteriano, frequentemente chamado de **entéricos**. Isso reflete o fato de que eles habitam o trato gastrointestinal do homem e de outros animais. A maioria dos entéricos é de fermentadores ativos da glicose e de outros carboidratos.

Por causa da importância clínica dos entéricos, existem muitas técnicas para seu isolamento e identificação. Um método de identificação de alguns entéricos é mostrado na Figura 10.9 (página 286), que incorpora uma ferramenta moderna utilizando testes bioquímicos. Esses testes são especialmente importantes em trabalhos clínicos de laboratório e em microbiologia de alimentos e da água.

Os entéricos têm fímbrias que os ajudam na aderência a superfícies ou membranas mucosas. Os *pili* sexuais especializados auxiliam na troca de informação genética entre células, que frequentemente inclui resistência a antibióticos (veja as Figuras 8.26 e 8.27, páginas 237 e 238).

Os entéricos, como muitas bactérias, produzem proteínas chamadas de bacteriocinas, que causam a lise de espécies de ba-

térias intimamente relacionadas. As bacteriocinas podem ajudar a manter o equilíbrio ecológico de vários entéricos no intestino.

Escherichia. A espécie bacteriana *Escherichia coli* é um dos habitantes mais comuns do trato intestinal humano e provavelmente o organismo mais conhecido da microbiologia. Relembre de capítulos anteriores que muito se sabe sobre a bioquímica e a genética da *E. coli*, que continua sendo uma importante ferramenta para a pesquisa biológica básica – muitos pesquisadores a consideram um animal de laboratório. Sua presença na água e nos alimentos é uma indicação de contaminação fecal (veja o Capítulo 27, página 781). *E. coli* não é um patógeno comum; contudo, ela pode ser a causa de infecções do trato urinário, e algumas produzem enterotoxinas que causam a diarreia do viajante e ocasionalmente doença de origem alimentar grave (veja a *E. coli* O157:H7 no Capítulo 25, na página 714).

Salmonella. Quase todos os membros do gênero *Salmonella* são potencialmente patogênicos. Como consequência, existe uma grande quantidade de testes bioquímicos e sorológicos para isolar e identificar as salmonelas. Elas são habitantes comuns do trato intestinal de muitos animais, especialmente ave doméstica e gado. Em condições sanitárias inadequadas, podem contaminar alimentos.

A nomenclatura do gênero *Salmonella* é incomum. Em vez de muitas espécies, os membros do gênero *Salmonella*, que são infecciosos para os animais de sangue quente, podem ser considerados para finalidades práticas como uma única espécie *salmonella enterica*. Essa espécie é dividida em mais de 2.400 sorovares, ou seja, variedades sorológicas. O termo **sorotipo** frequentemente é utilizado significando a mesma coisa. Para dar uma explicação desses termos, quando as salmonelas são injetadas em um animal apropriado, seus flagelos, cápsulas e paredes celulares funcionam como *antígenos* que fazem o animal produzir *anticorpos* no seu sangue que são específicos para cada uma dessas estruturas. Portanto, meios *sorológicos* são utilizados para diferenciar os micro-organismos. A sorologia é discutida no Capítulo 18, mas por enquanto é suficiente dizer que ela pode ser utilizada para diferenciar e identificar bactérias.

Um sorovar como a *Salmonella typhimurium* não é uma espécie, sendo mais corretamente denominado *Salmonella enterica* sorovar *Typhimurium*. A convenção utilizada agora pelos Centros de Controle e Prevenção de Doenças (CDC) é usar o nome completo na sua primeira menção e depois abreviá-lo, como por exemplo *Salmonella Typhimurium*. Para efeito de simplificação, identificaremos os sorovares de salmonelas neste texto como se fossem espécies, ou seja, *S. typhimurium*, etc.

Anticorpos específicos, que estão disponíveis comercialmente, podem ser utilizados para diferenciar os sorovares de *Salmonella* por um sistema conhecido como esquema de Kauffmann-White. Esse esquema designa um organismo por números e letras que correspondem aos antígenos específicos da cápsula, da parede celular e do flagelo do organismo, que são identificados pelas letras K, O e H, respectivamente. Por exemplo, a fórmula antigênica da

bactéria *S. typhimurium* é O_{1,4},[5],12:H,i,1,2.* Muitas salmonelas são denominadas somente pelas fórmulas antigênicas. Os sorovares podem ser diferenciados posteriormente por propriedades bioquímicas ou fisiológicas especiais em **biovares** ou **biotipos**.

Um arranjo taxonômico recente com base na nova tecnologia molecular acrescenta outra espécie, *Salmonella bongori*. Ela reside em animais de sangue frio – foi isolada originalmente de um lagarto na cidade de Bongor na nação Chade do deserto africano e raramente é encontrada em humanos.

A febre tifoide, causada por *Salmonella typhi*, é a doença mais grave causada por membros do gênero *Salmonella*. Uma doença gastrointestinal menos grave causada por outras salmonelas é chamada de salmonelose, sendo uma das formas mais comuns de infecções de origem alimentar (veja o quadro no Capítulo 25, página 715).

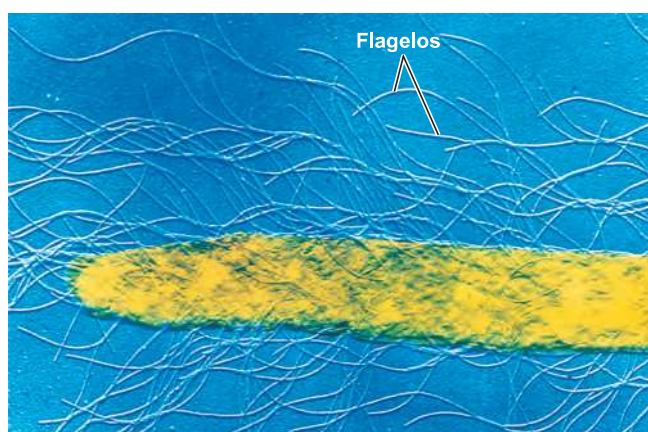
Shigella. As espécies de *Shigella* são responsáveis por uma doença chamada de disenteria bacilar ou shigelose. Diferente das salmonelas, elas são encontradas em humanos. Algumas linhagens de *Shigella* podem causar uma disenteria potencialmente letal (Veja o Capítulo 25, página 712).

Klebsiella. Os membros do gênero *Klebsiella* são comumente encontrados no solo e na água. Muitos isolados são capazes de fixar o nitrogênio da atmosfera, o que foi proposto como uma vantagem nutricional quando encontrados em populações humanas com pouco nitrogênio proteico na dieta. A espécie *Klebsiella pneumoniae* ocasionalmente causa uma forma grave de pneumonia em humanos.

Serratia. *Serratia marcescens* é uma espécie bacteriana diferenciada por sua produção de um pigmento vermelho. Em hospitais, o organismo pode ser encontrado em cateteres, soluções salinas de irrigação e outras soluções supostamente estéreis. Tal contaminação é provavelmente a causa de muitas infecções urinárias e respiratórias em hospitais.

Proteus. Colônias da bactéria *Proteus* crescendo em ágar exibem um tipo de crescimento como um enxame. As células com essa característica com muitos flagelos (Figura 11.9a) se movem para fora das margens da colônia e reverterem para células normais com somente um flagelo e uma mobilidade reduzida. Periodicamente, novas gerações de células de alta mobilidade aparecem, e o processo é repetido. Com o resultado, as colônias de *Proteus* têm uma aparência distinta de uma série de anéis concêntricos (Figura 11.9b). Esse gênero de bactéria está envolvido em muitas infecções do trato urinário e em feridas.

* As letras derivam de uma utilização originalmente alemã: K representa cápsula em alemão (*Salmonella* com cápsula são identificadas sorologicamente com um antígeno peculiar denominado Vi, para virulência). As colônias que se espalham em uma película fina sobre a superfície de um ágar foram descritas com a palavra alemã para película (*Hauch*). A mobilidade necessária para formar um filme implica a presença de flagelo, e a letra H foi utilizada para designar os antígenos de flagelo. Bactérias imóveis foram descritas como *ohne Hauch*, sem filme, e o O foi utilizado para designar a superfície celular ou os antígenos corporais. Essa terminologia também é utilizada para nomear *E. coli* O157:H7, *Vibrio cholerae* O:1 e outras.



(a) *Proteus mirabilis* com flagelos peritríqueos.

MET 0,5 µm



(b) Uma colônia em forma de enxame de *Proteus mirabilis*, mostrando anéis concêntricos de crescimento.

Figura 11.9 *Proteus mirabilis*. Comunicações químicas entre células bacterianas causam mudanças de células adaptadas para nadar em fluido (poucos flagelos) em células que são capazes de se mover em superfície (muitos flagelos). O crescimento concêntrico (b) resulta de conversões sincronizadas periódicas para a forma altamente flagelada capaz de movimento em superfície.

P A foto da célula de *Proteus* é provavelmente uma célula “enxameadora”. Como você poderia saber?

Yersinia. *Yersinia pestis* é a responsável pela peste, a Morte Negra da Europa Medieval. Ratos urbanos de algumas partes do mundo e esquilos terrestres do Sudeste da América carregam essas bactérias. As pulgas geralmente transmitem os organismos entre os animais e os humanos, embora o contato com gotículas respiratórias também possa estar envolvido na transmissão.

Erwinia. As espécies de *Erwinia* são principalmente patógenos de plantas; algumas causam a podridão mole. Essas espécies produzem enzimas que hidrolisam a pectina entre as células individuais das plantas. Isso causa uma separação das células umas em relação às outras, uma doença que os fitopatologistas chamam de *podridão da planta*.

Enterobacter. Duas espécies de *Enterobacter*, *E. cloacae* e *E. aerogenes*, podem causar infecções do trato urinário e infecções hospitalares. Elas são amplamente distribuídas em humanos e animais, assim como na água, no esgoto e no solo.

Pasteurellales

As bactérias dessa ordem são imóveis; elas são mais conhecidas como patógenos de humanos e animais.

Pasteurella. Esse gênero é principalmente conhecido como um patógeno de animais domésticos. Ele causa septicemia no gado, cólera aviária em galinhas e outras aves, e pneumonia em vários tipos de animais. A espécie mais conhecida é *Pasteurella multocida*, transmitida aos seres humanos por mordidas de cachorro e gato. Essa espécie também é um membro predominante da microbiota da saliva do dragão de Komodo, um grande réptil relativamente lento de uma ilha da Indonésia, que morde as presas e espera vários dias por sua morte. O dragão de Komodo não

é venenoso, mas sua presa morre pela infecção por uma linhagem especialmente virulenta de *P. multocida* introduzida por mordida.

Haemophilus. *Haemophilus* é um gênero muito importante bactéria patogênica. Esses organismos são encontrados nas membranas mucosas do trato respiratório superior, na boca, na vagina e no trato intestinal. A espécie mais conhecida que afeta os humanos é *Haemophilus influenzae* que tem esse nome devido a uma crença errônea muito antiga de que ele fosse o responsável pela influenza.

O nome *Haemophilus* é derivado da necessidade de sangue no meio de cultura da bactéria (*hemo* = sangue). Eles são incapazes de sintetizar partes importantes do sistema de citocromo necessário para a respiração, obtendo essas substâncias da fração heme, conhecida como **fator X**, da hemoglobina sanguínea. O meio de cultura também deve fornecer o cofator nicotinamida adenina dinucleotídico (NAD^+ ou NADP^+), conhecido como **fator V**. Os laboratórios clínicos utilizam testes que envolvem a necessidade dos fatores X e V para identificar isolados de espécies de *Haemophilus*.

Haemophilus influenzae é responsável por diversas doenças importantes. Ele tem sido uma causa comum de meningite em crianças jovens e uma causa frequente de dor de ouvido. Outras condições clínicas causadas por *H. influenzae* incluem epigloteite (uma condição potencialmente letal em que a epiglote fica infectada e inflamada), artrite séptica em crianças, bronquite e pneumonia. *Haemophilus ducreyi* é a causa da doença sexualmente transmissível conhecida como cancro mole.

TESTE SEU CONHECIMENTO

- ✓ Faça uma chave dicotômica para diferenciar as ordens de gama-proteobactérias descritas neste capítulo. **11-3**

As delta-proteobactérias

As delta-proteobactérias são diferentes, pois incluem algumas bactérias que são predadoras de outras bactérias. Os membros desse grupo também são contribuintes do ciclo do enxofre.

Bdellovibrio. *Bdellovibrio* é um gênero particularmente interessante. Os membros atacam outras bactérias gram-negativas, aderindo-se firmemente (*bdella* = sanguessuga) e, após ter penetrado a camada externa da bactéria gram-negativa, reproduzem-se no espaço periplásmico. Lá, a célula se alonga em uma espiral estreita que então se fragmenta quase que simultaneamente em várias células individuais flageladas. A seguir, a célula hospedeira se rompe, liberando as células de *Bdellovibrio*.

Desulfovibrionales

Os membros dessa ordem são bactérias redutoras de enxofre. Elas são organismos anaeróbicos obrigatórios que utilizam formas oxidadas de enxofre, como sulfatos (SO_4^{2-}) ou enxofre elementar (S^0), em vez do oxigênio como aceptor de elétrons. O produto dessa redução é o sulfeto de hidrogênio (H_2S) (como o H_2S não é assimilado como nutriente, esse tipo de metabolismo é chamado de *dissimilatório*). A atividade dessas bactérias libera milhões de toneladas de H_2S na atmosfera a cada ano e elas desempenham um papel importante no ciclo do enxofre (veja a Figura 27.7, página 774). As bactérias que oxidam o enxofre, como as *Beggiatoa*, são capazes de utilizar o H_2S como uma parte da fotossíntese ou como fonte autotrófica de energia.

Desulfovibrio. O gênero de bactéria redutora de enxofre mais estudado é o *Desulfovibrio*, que é encontrado em sedimentos anaeróbicos e no trato intestinal de humanos e animais. As bactérias

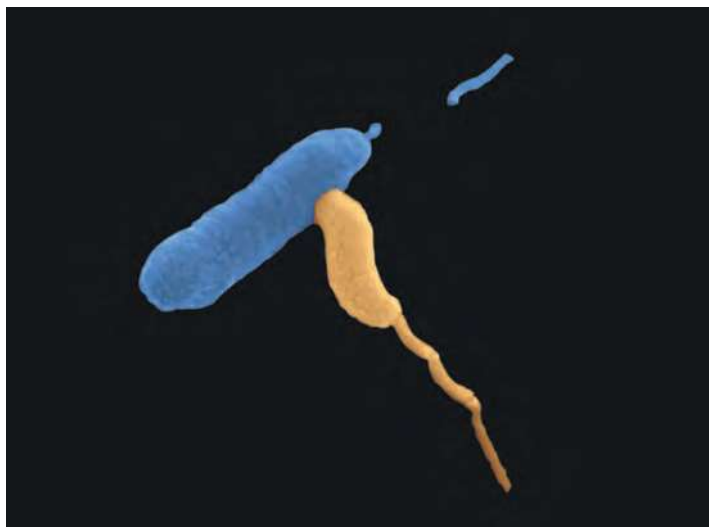


Figura 11.10 *Bdellovibrio bacteriovorus*. A bactéria amarela é o *B. bacteriovorus*, que está atacando uma outra bactéria, mostrada em azul.

P Esta bactéria seria capaz de atacar o *Staphylococcus aureus*?

redutoras de enxofre e redutoras de sulfato utilizam compostos orgânicos, como lactato, etanol ou ácidos graxos, como doadores de elétrons, reduzindo o enxofre ou o sulfato H_2S . Quando o H_2S reage com o ferro, ele forma o FeS insolúvel, que é responsável pela cor preta de muitos sedimentos.

Myxococcales

Na primeira edição do *Bergey's Manual*, as *Myxococcales* foram classificadas entre as bactérias frutificantes e deslizantes. Elas ilustram o ciclo de vida mais complexo de todas as bactérias; parte dele predatório sobre outras bactérias.

Myxococcus. As células vegetativas das mixobactérias (*myxococcus* = mucosa nasal) se movem por deslizamento, deixando um rastro viscoso. *Myxococcus xanthus* e *M. fulvus* são representantes bastante estudados do gênero. À medida que se movem, sua fonte de nutrientes são as bactérias que eles encontram, destroem enzimaticamente e digerem. Um grande número dessas bactérias gram-negativas eventualmente se agrega (Figura 11.11a). Onde as células em movimento se agregam, elas se diferenciam e formam um corpo de frutificação pedunculado que contém um grande número de células em repouso chamadas de *mixósporos* (Figura 11.11b). A diferenciação geralmente é induzida por baixos níveis de nutrientes. Em condições apropriadas, como uma mudança de nutrientes, os mixósporos germinam e formam novas células vegetativas deslizantes. Você pode observar a semelhança com o ciclo de vida dos fungos eucarióticos gelatinosos na Figura 12.22 (página 353).

TESTE SEU CONHECIMENTO

- ✓ Faça uma chave dicotômica para diferenciar as delta-proteobactérias descritas neste capítulo. **11-4**

As epsilon-proteobactérias

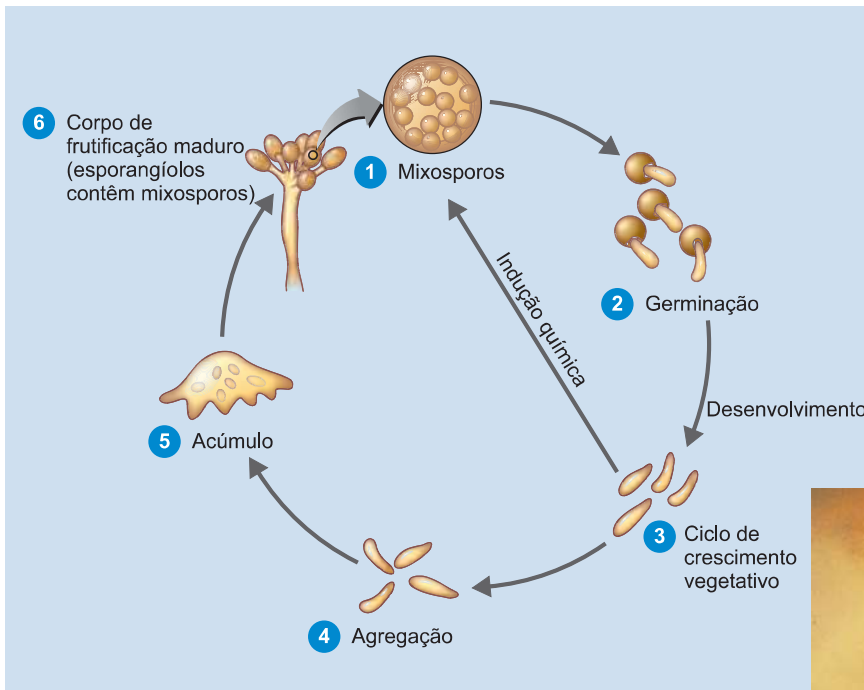
As epsilon-proteobactérias são bastonetes gram-negativos delgados com forma helicoidal ou curva. Discutiremos dois importantes gêneros, que se locomovem por flagelos e são microaerofílicos

Campylobacter. Os membros do gênero *Campylobacter* são vibriões microaerofílicos; cada célula tem um flagelo polar. Uma espécie de *Campylobacter*, o *C. fetus*, causa aborto espontâneo em animais domésticos. Outra espécie, o *C. jejuni*, é a principal causa de surtos de doença intestinal de origem alimentar.

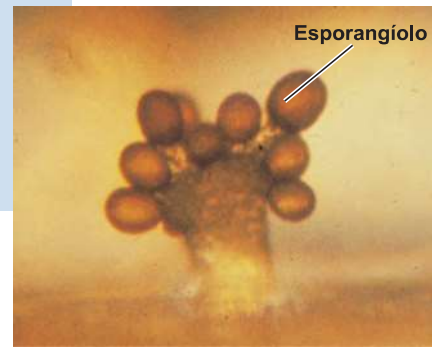
Helicobacter. Membros do gênero *Helicobacter* são bastonetes curvos microaerofílicos com flagelos múltiplos. A espécie *Helicobacter pylori* foi identificada como a causa mais comum de úlceras pépticas nos seres humanos e uma das causas de câncer do estômago (Figura 11.12; veja também a Figura 25.13, página 719).

TESTE SEU CONHECIMENTO

- ✓ Faça uma chave dicotômica para diferenciar as epsilon-proteobactérias descritas neste capítulo. **11-5**



- 1 Mixosporos são produzidos por um corpo de frutificação ou por indução química de células vegetativas.
- 2 Mixosporos germinam e formam células vegetativas gram-negativas que se dividem para reproduzir.
- 3 Mixobactérias vegetativas se locomovem por deslizamento, formando rastros viscosos visíveis.
- 4 Sob certas condições, as células vegetativas se unem em um local central, formando um agregado.
- 5 Os agregados de células se empilham em um monte o corpo de frutificação inicial.
- 6 Os montes de mixobactérias se diferenciam em corpos de frutificação que produzem mixosporos empacotados em esporângios.



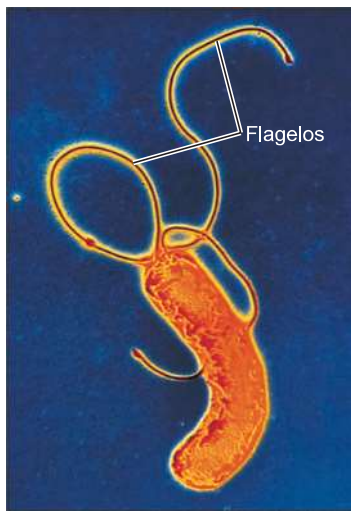
MO | 2,5 μm

(a) Ciclo de vida de *Myxococcales*.

(b) Corpo frutificante de uma mixobactéria; os esporângios contêm mixosporos.

Figura 11.11 *Myxococcales*.

P Qual é a fase nutricional desse organismo?



MET | 1 μm

Figura 11.12 *Helicobacter pylori*. *H. pylori*, um bastonete curvo, é um exemplo de bactéria helicoidal que não faz uma espiral completa.

P Como as bactérias helicoidais diferem das espiroquetas?

Bactérias gram-negativas não proteobactérias

OBJETIVOS DO APRENDIZADO

- 11-6 Diferenciar os grupos de bactérias gram-negativas não proteobactérias descritas neste capítulo pelo desenho de uma chave dicotômica.
- 11-7 Comparar e diferenciar as bactérias fotossintéticas púrpuras e verdes das cianobactérias.

Existe um grupo de bactérias gram-negativas importantes que não são intimamente relacionadas com as proteobactérias gram-negativas. Elas incluem diversas bactérias fotossintéticas fisiológicas e morfológicamente distintas, como aquelas incluídas nos filamentos *Cyanobacteria* (cianobactérias), *Chlorobi* (bactérias verdes sulfurosas) e *Chloroflexi* (bactérias verdes não sulfurosas). As cianobactérias produzem oxigênio durante a fotossíntese (são *oxigênicas*) e bactérias verdes sulfurosas e não sulfurosas não produzem oxigênio (são *anoxigênicas*). Esses grupos estão resumidos na **Tabela 11.2**.

Cianobactérias (bactérias fotossintéticas oxigênicas)

As cianobactérias, chamadas assim devido a sua pigmentação azul-esverdeada (*ciano*) característica, já foram denominadas algas azuis.

Tabela 11.2 Características selecionadas das bactérias fotossintetizadoras

Nome comum	Exemplo	Filo	Comentários	Doador de elétrons para redução de CO ₂	Oxigênico ou anoxigênico
Cianobactérias	<i>Anabaena</i>	<i>Cyanobacteria</i>	Fotossíntese similar à das plantas; algumas utilizam a fotossíntese bacteriana sob condições anaeróbicas	Geralmente H ₂ O	Geralmente oxigênicas
Bactérias verdes não sulfurosas	<i>Chloroflexus</i>	<i>Chloroflexi</i>	Crescimento quimio-heterotrófico em ambiente aeróbico	Compostos orgânicos	Anoxigênicas
Bactérias verdes sulfurosas	<i>Chlorobium</i>	<i>Chlorobi</i>	Depósito de grânulos de enxofre dentro da célula	Geralmente H ₂ S	Anoxigênicas
Bactérias púrpuras não sulfurosas	<i>Rhodospirillum</i>	<i>Proteobacteria</i>	Também pode ter crescimento quimio-heterotrófico	Compostos orgânicos	Anoxigênicas
Bactérias púrpuras sulfurosas	<i>Chromatium</i>	<i>Proteobacteria</i>	Depósito de grânulos de enxofre dentro da célula	Geralmente H ₂ S	Anoxigênicas

-esverdeadas. Embora elas se pareçam com as algas eucarióticas e muitas vezes ocupem os mesmos nichos ambientais, esse nome é equivocado, pois são bactérias e as algas não. Contudo, as cianobactérias realizam fotossíntese oxigênica, assim como as plantas e as algas eucarióticas (Capítulo 12). Muitas das cianobactérias são capazes de fixar nitrogênio da atmosfera. Na maioria dos casos, essa atividade é localizada em células especializadas chamadas de **heterocistos**, que contêm enzimas que fixam o gás nitrogênio (N₂) em amônia (NH₄⁺), que pode ser utilizada pela célula em crescimento (Figura 11.13a). As espécies que crescem na água geralmente têm vacúolos gasosos que fornecem um meio de flutuação, ajudando a célula a se deslocar até um ambiente favorável. As cianobactérias que se movem em superfícies sólidas utilizam a motilidade por deslizamento.

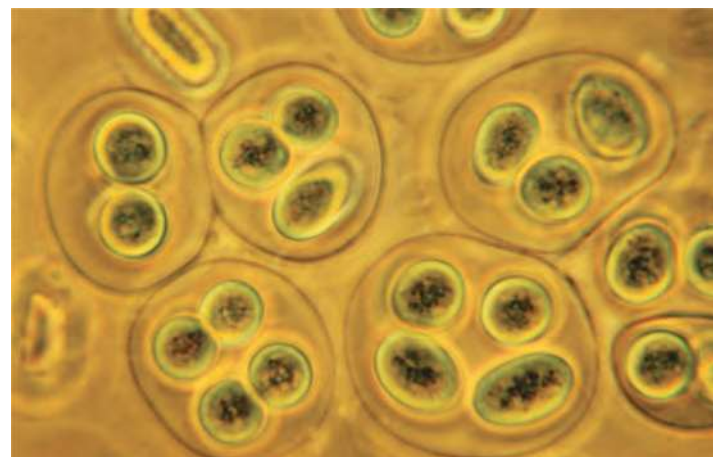
As cianobactérias são morfologicamente variadas. Elas vão desde formas unicelulares que se dividem por fissão binária simples (Figura 11.13b) até formas coloniais que se dividem por fissão múltipla e formas filamentosas que se reproduzem por fragmentação dos filamentos. As formas filamentosas geralmente exibem alguma diferenciação das células, que muitas vezes estão unidas dentro de um envelope ou bainha.

Evidências indicam que as cianobactérias oxigênicas tiveram um papel importante no desenvolvimento da vida na Terra, que originalmente tinha pouco oxigênio livre para dar suporte à vida como conhecemos. Evidências de fósseis indicam que, quando as cianobactérias apareceram, a atmosfera continha somente 0,1% de oxigênio livre. Quando as plantas eucarióticas produtoras de oxigênio



(a) Cianobactérias filamentosas mostrando heterocistos, nos quais a atividade de fixação de nitrogênio é localizada.

MO 10 μm



(b) Uma cianobactéria unicelular não filamentosa, *Gloeocapsa*. Grupos dessas células, que se dividem por fissão binária, são mantidos unidos por um envoltório de glicocalíce.

MO 10 μm

Figura 11.13 Cianobactérias.

P Como a fotossíntese das cianobactérias difere daquela realizada pelas bactérias púrpuras sulfurosas?

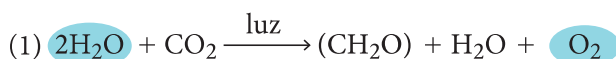
gênio apareceram milhões de anos mais tarde, a concentração de oxigênio era de mais de 10%. O aumento provavelmente foi resultado da atividade fotossintética das cianobactérias. A atmosfera que respiramos hoje contém cerca de 20% de oxigênio.

As cianobactérias, especialmente aquelas que fixam nitrogênio, são extremamente importantes para o ambiente. Elas ocupam nichos ambientais similares aos ocupados pelas algas eucarióticas (veja a Figura 12.10, página 341), mas a capacidade de muitas das cianobactérias de fixar nitrogênio as torna ainda mais adaptadas a ambientes pobres nutricionalmente. O papel ambiental das cianobactérias é apresentado mais detalhadamente no Capítulo 27, na discussão da eutroficação (o superenriquecimento nutricional dos corpos de água).

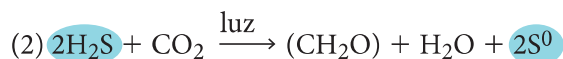
Bactérias fotossintéticas púrpuras e verdes (bactérias fotossintéticas anoxigênicas)

As bactérias fotossintéticas são taxonomicamente confusas. Os filões *Cyanobacteria*, *Chlorobi* e *Chloroflexi* são gram-negativos, mas não estão geneticamente incluídos nas proteobactérias. As bactérias fotossintéticas púrpuras sulfurosas e as bactérias púrpuras não sulfurosas estão geneticamente incluídas, respectivamente, nas alfa-proteobactérias e gama-proteobactérias. Contudo, para simplificar, vamos discuti-las agora. Essas bactérias fotossintéticas, que não são necessariamente púrpuras ou verdes, em geral são anaeróbicas. Seu habitat costuma ser os sedimentos profundos de lagos e lagoas. Como as plantas, as algas e as cianobactérias, as bactérias púrpuras e verdes realizam fotossíntese para produzir carboidratos (CH_2O). Como crescem nas profundezas aquáticas, essas bactérias possuem bacterioclorofila, que utiliza uma parte do espectro visível que não é interceptado pelos organismos fotossintéticos situados nos níveis superiores. Além disso, e diferentemente das plantas, a fotossíntese das bactérias púrpuras e verdes é anoxigênica.

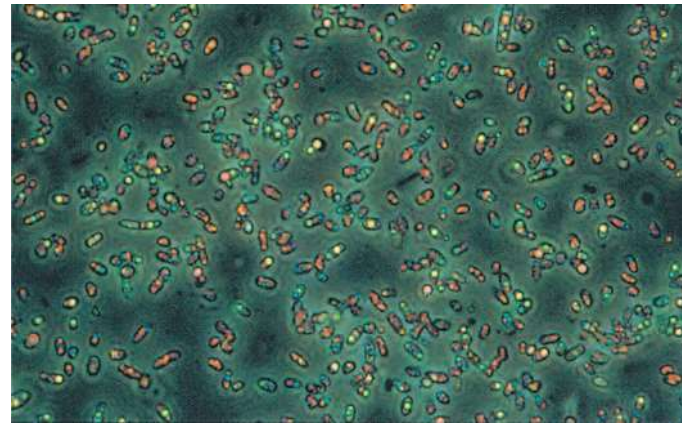
As cianobactérias, como as plantas eucarióticas e as algas, produzem oxigênio (O_2) a partir da água (H_2O) durante a fotossíntese:



As bactérias púrpuras e verdes sulfurosas utilizam compostos reduzidos de enxofre, como o sulfeto de hidrogênio (H_2S), em vez de água, e produzem grânulos de enxofre (S^0) em vez de oxigênio, como segue:



Chromatium, mostrado na Figura 11.14, é um gênero representativo. Certa vez, uma questão importante em biologia foi levantada sobre a fonte do oxigênio produzido pela fotossíntese das plantas: esse oxigênio era produzido a partir de CO_2 ou de H_2O ? Com a introdução dos marcadores radioativos, que permitiu rastrear o oxigênio na água e no dióxido de carbono, a questão foi finalmente resolvida, e a comparação das equações 1 e 2 foi a melhor evidência de que a fonte de oxigênio é realmente H_2O . É importante também comparar essas duas equações para entender como compostos reduzidos do enxofre, como H_2S , po-



MO

10 μm

Figura 11.14 Bactérias púrpuras sulfurosas. Essa microfotografia de células do gênero *Chromatium* mostra os grânulos intracelulares de enxofre como objetos multicoloridos e refratários. A razão do acúmulo de enxofre pode ser resumida pela observação da equação 2 na discussão.

P O que significa anoxigênico?

dem substituir H_2O na fotossíntese. Veja “Vida sem a Luz Solar” na página 773.

Outros fotoautotróficos, as bactérias púrpuras não sulfurosas e verdes não sulfurosas utilizam compostos orgânicos, como ácidos e carboidratos, para a redução fotossintética do dióxido de carbono.

Morfológicamente, as bactérias fotossintéticas são muito variadas, podendo ser espirais, bastonetes, cocos e até mesmo formas de brotos.

TESTE SEU CONHECIMENTO

- ✓ Faça uma chave dicotômica para diferenciar as não proteobactérias gram-negativas descritas neste capítulo. **11-6**
- ✓ As bactérias fotossintéticas púrpuras e verdes e também as cianobactérias fotossintéticas utilizam uma fotossíntese similar à das plantas. De que modo a fotossíntese realizada por esses dois grupos difere da fotossíntese das plantas? **11-7**

Bactérias gram-positivas

OBJETIVOS DO APRENDIZADO

- 11-8** Diferenciar os gêneros de *Firmicutes* descritos neste capítulo pelo desenho de uma chave dicotômica.
- 11-9** Diferenciar as *Actinobacteria* descritas neste capítulo pelo desenho de uma chave dicotômica.

As bactérias gram-positivas podem ser divididas em dois grupos: aquelas que têm um alto índice de G + C e aquelas que têm um baixo índice de G + C (veja “Ácidos Nucleicos”, página 45). Para ilustrar as variações no índice de G + C, o gênero *Streptococcus* tem um baixo conteúdo de 33 a 44%; e o gênero *Clostridium* tem um bai-

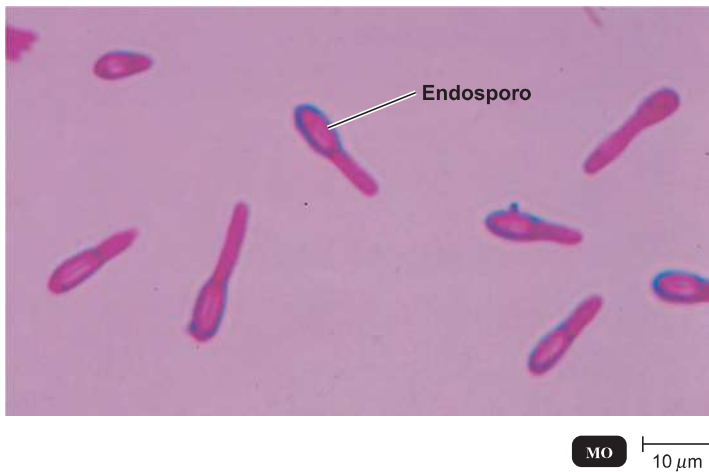


Figura 11.15 *Clostridium tetani*. Os endosporos dos clostrídios geralmente deformam a parede celular, como mostrado aqui.

P Qual característica fisiológica faz de *Clostridium* um problema na contaminação de feridas profundas?

conteúdo de 21 a 54%. Incluídos nas bactérias gram-positivas com baixo índice de G + C estão os micoplasmas, apesar de não terem parede celular e, portanto, não apresentarem reação de Gram. Seu índice de G + C é de 23 a 40%.

Em contraste, os actinomicetos filamentosos do gênero *Streptomyces* têm um conteúdo de G + C elevado, de 69 a 73%. As bactérias gram-positivas de morfologia mais convencional, como os gêneros *Corynebacterium* ou *Mycobacterium*, têm um conteúdo de G + C de 51 a 63% e 62 a 70%, respectivamente.

Esses grupos bacterianos estão classificados em filos separados: *Firmicutes* (baixos índices de G + C) e *Actinobacteria* (altos índices de G + C).

Firmicutes (bactérias gram-positivas com baixo índice de G + C)

As bactérias gram-positivas de baixo índice de G + C são classificadas no filo *Firmicutes*. Esse grupo inclui bactérias formadoras de endosporos importantes, como os gêneros *Clostridium* e *Bacillus*. Também de extrema importância em microbiologia médica são os gêneros *Staphylococcus*, *Enterococcus* e *Streptococcus*. Na microbiologia industrial, o gênero *Lactobacillus*, que produz o ácido láctico, também é bem conhecido. Os micoplasmas, que não possuem parede celular, também são encontrados nesse filo.

Clostridiales

***Clostridium*.** Os membros do gênero *Clostridium* são anaeróbicos obrigatórios. As células em forma de bastonetes contêm endosporos que geralmente deformam a célula (Figura 11.15). A formação de endosporos pelas bactérias é importante tanto para a medicina quanto para a indústria alimentar, devido à resistência dos endosporos ao calor e a muitos compostos químicos. As doenças associa-

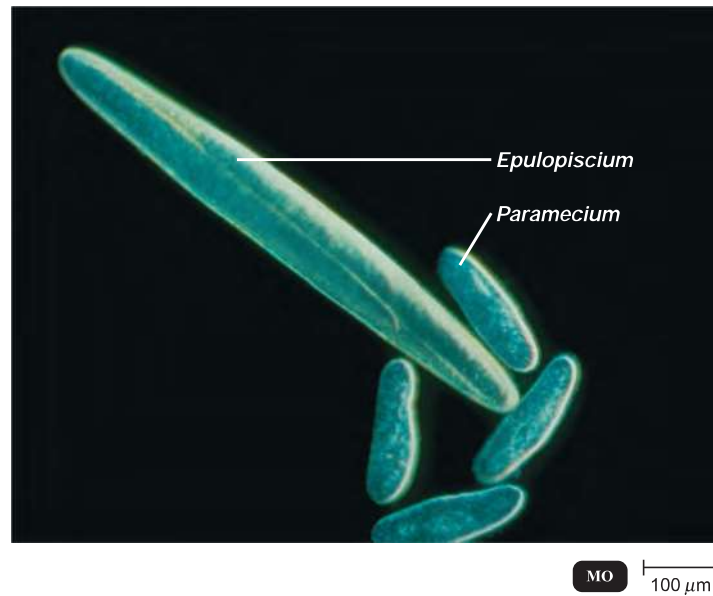


Figura 11.16 Um procarioto gigante, *Epulopiscium fishelsoni*.

P Por que o *Epulopiscium* não é do mesmo domínio do *Paramecium*?

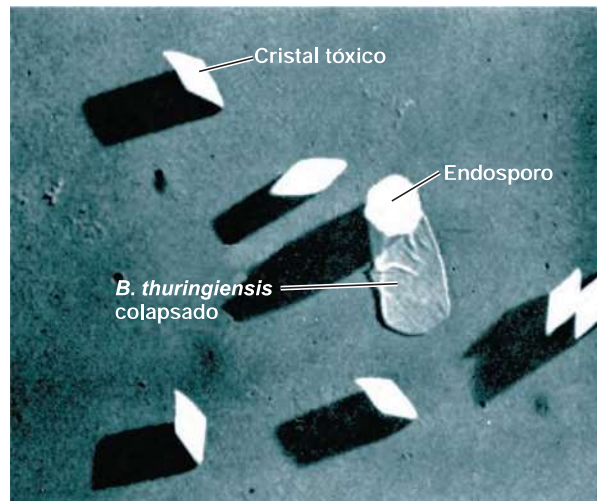
das aos clostrídios incluem o tétano, causado por *C. tetani*; o botulismo, causado por *C. botulinum*; e a gangrena gasosa, causada por *C. perfringens* e outros clostrídios. *C. perfringens* também é a causa de uma forma comum de diarreia de origem alimentar. *C. difficile* é um habitante do trato intestinal que pode causar uma diarreia séria. Isso ocorre somente quando uma terapia com antibiótico altera a microbiota intestinal normal, permitindo o supercrescimento pela bactéria produtora de toxina *C. difficile*.

***Epulopiscium*.** Os biólogos há muito tempo consideram que as bactérias são pequenas porque não possuem os sistemas de transporte de nutrientes utilizados pelos organismos eucarióticos e porque dependem da difusão simples para obter nutrientes superiores. Essas características pareciam ser essenciais para limitar o tamanho. Então, quando um organismo com a forma de charuto, vivendo em simbiose no intestino do peixe-cirurgião do Mar Vermelho, foi observado pela primeira vez em 1985, acreditou-se que fosse um protozoário. Certamente seu tamanho sugeria essa classificação, pois media $80\ \mu\text{m} \times 600\ \mu\text{m}$ – mais que meio milímetro de comprimento – grande o suficiente para ser visto a olho nu (Figura 11.16). Comparado à conhecida bactéria *E. coli*, que mede cerca de $1\ \mu\text{m} \times 2\ \mu\text{m}$, este organismo seria aproximadamente um milhão de vezes maior em volume.

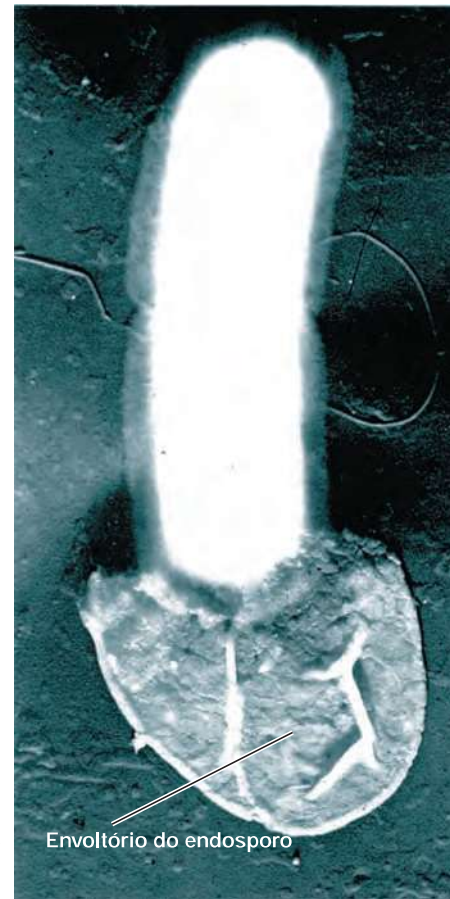
Estudos posteriores do novo organismo mostraram que certas estruturas externas que pareciam cílios de protozoários eram na realidade similares a flagelos bacterianos e não apresentavam núcleo envolto por membrana. A análise do RNA ribossômico colocou de maneira definitiva o *Epulopiscium* entre os procariotos (seu nome significa “convitado em um banquete de um peixe”, pois está literalmente banhado em alimento semidigerido). Ele se parece

Figura 11.17 *Bacillus*.

P Qual estrutura é produzida tanto por *Clostridium* quanto por *Bacillus*?



(a) *Bacillus thuringiensis*. Os cristais em forma de diamante mostrados perto do endosporo são tóxicos para os insetos que os ingerem. Essa micrografia eletrônica foi feita utilizando a técnica de sombreamento, descrita na página 63.



(b) *Bacillus cereus*. Essa célula de *B. cereus* é mostrada emergindo do endosporo.

mais com bactérias gram-positivas do gênero *Clostridium*. Estranhamente, a espécie *Epulopiscium fishelsoni* não se reproduz por fissão binária. Células-filhas formadas dentro da célula são liberadas através de uma fenda aberta na célula parental. Isto pode estar relacionado com o desenvolvimento evolutivo da esporulação.

Recentemente foi descoberto que essa bactéria não conta com a difusão para distribuir nutrientes. Em vez disso, ela utiliza suas amplas capacidades genéticas – possui 25 vezes mais DNA que uma célula humana e pelo menos 85.000 cópias de um gene – para fabricar proteínas nos locais internos onde são necessárias (descreveremos outra bactéria gigante descoberta recentemente, a *Thiomargarita*, na página 326).

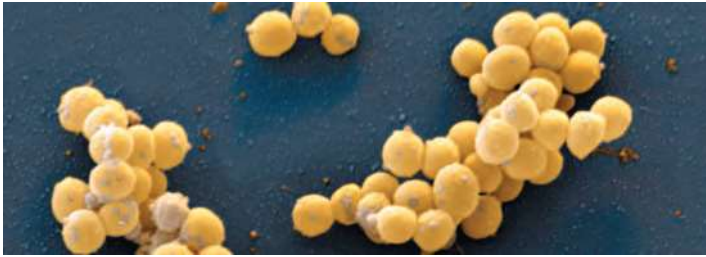
Bacillales

A ordem *Bacillales* inclui vários gêneros importantes de bastonetes e cocos gram-positivos.

***Bacillus*.** As bactérias do gênero *Bacillus* são tipicamente bastonetes que produzem endosporos. Elas são comuns no solo, e somente algumas são patogênicas para humanos. Várias espécies produzem antibióticos.

O *Bacillus anthracis* causa o antraz, uma doença que ataca o gado, ovelhas e cavalos e que pode ser transmitida a humanos, sendo frequentemente mencionado como um possível agente de guerras biológicas (veja o quadro no Capítulo 23, página 644). O bacilo do antraz é anaeróbico facultativo e imóvel, muitas vezes formando cadeias em cultura. O endosporo de localização central não deforma a parede. O *Bacillus thuringiensis* é provavelmente o patógeno de insetos mais conhecido (Figura 11.17a). Ele produz cristais intracelulares quando esporula. Preparações comerciais contendo endosporos e toxina cristalina (Bt) dessa bactéria são vendidas em lojas de artigos para jardinagem para serem espalhadas sobre as plantas. O *Bacillus cereus* (Figura 11.17b) é uma bactéria comum no meio ambiente e ocasionalmente é identificada como a causa de intoxicação alimentar, especialmente em alimentos contendo amido, como o arroz.

As três espécies do gênero *Bacillus* que acabamos de descrever são extremamente diferentes em diversos aspectos, em especial nas suas capacidades de causar doença. Contudo, elas são tão intimamente relacionadas que os taxonomistas as consideraram variantes de uma mesma espécie, diferindo essencialmente por genes carreados



MEV 1 μm

Figura 11.18 *Staphylococcus aureus*. Observe os agregados em forma de cacho de uva desses cocos gram-positivos.

P Qual é a vantagem ecológica de um pigmento?

em plasmídeos, que são facilmente transferidos de uma bactéria para outra.

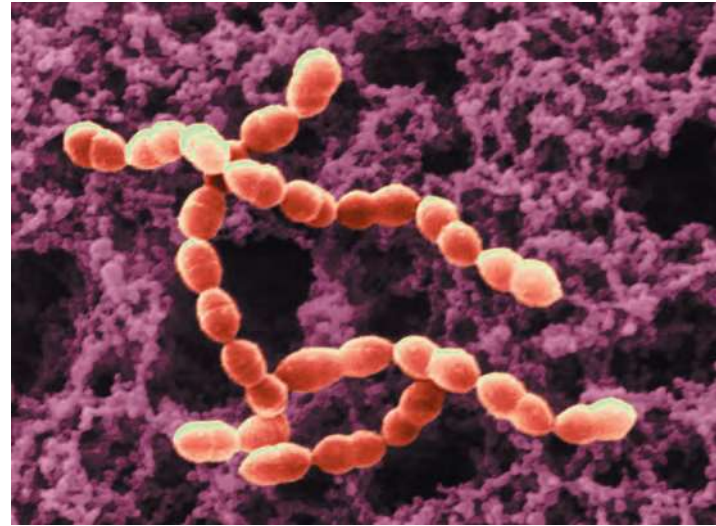
Staphylococcus. Os estafilococos tipicamente ocorrem em agregados em forma de cacho de uva (Figura 11.18). A espécie mais importante de estafilococos é *Staphylococcus aureus*, assim denominada pela pigmentação amarelada das suas colônias. Os membros dessa espécie são anaeróbicos facultativos.

Algumas características dos estafilococos são responsáveis por sua patogenicidade, que apresenta várias formas. Eles crescem comparativamente bem sob condições de pressão osmótica elevada e baixa umidade, o que explica parcialmente porque podem crescer e sobreviver nas secreções nasais (muitos de nós carregam as bactérias no nariz) e na pele. Isto também explica como *S. aureus* pode crescer em alguns alimentos com alta pressão osmótica (como presunto e outras carnes curtidas) ou em alimentos com baixa umidade que tendem a inibir o crescimento de outros organismos. O pigmento amarelo provavelmente confere alguma proteção para os efeitos antimicrobianos do sol.

S. aureus produz muitas toxinas que contribuem para a patogenicidade da bactéria, aumentando sua capacidade de invadir o corpo e danificar os tecidos. A infecção de feridas cirúrgicas por *S. aureus* é um problema comum em hospitais; e a capacidade de desenvolver rapidamente resistência a antibióticos como a penicilina contribui para seu perigo para pacientes em ambientes hospitalares (veja o quadro do Capítulo 14, página 422). *S. aureus* produz a toxina responsável pela síndrome do choque tóxico, uma infecção grave caracterizada por febre alta, vômitos e algumas vezes morte. *S. aureus* também produz uma **enterotoxina** que causa vômitos e náusea quando ingerida; uma das causas mais comuns de intoxicação alimentar.

Lactobacillales

Diversos gêneros importantes são encontrados na ordem *Lactobacillales*. O gênero *Lactobacillus* é representativo da importância das bactérias produtoras de ácido láctico para a indústria. A maioria não tem um sistema de citocromo e não é capaz de utilizar o oxigênio como aceptor de elétrons. Contudo, diferentemente da maioria dos anaeróbicos obrigatórios, elas são aerotolerantes e capazes de crescer na presença de oxigênio. Entretanto, em comparação com



MEV 1 μm

Figura 11.19 *Streptococcus*. Observe as cadeias de células características da maioria dos estreptococos. Muitas das células esféricas estão se dividindo e têm uma forma quase oval - especialmente quando vistas ao microscópio óptico, que tem um aumento menor do que essa micrografia eletrônica.

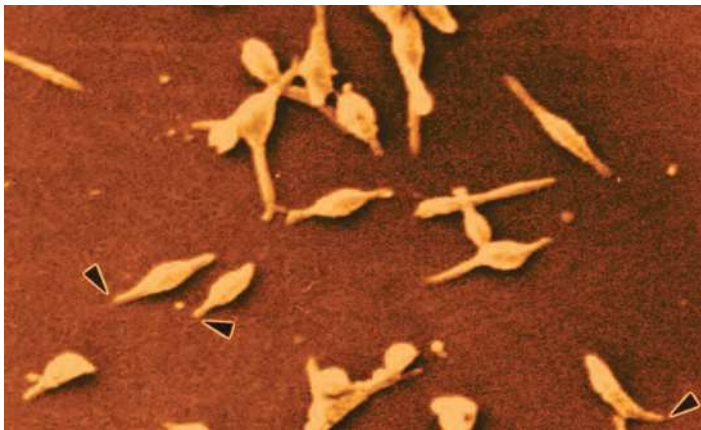
P Como o arranjo dos *Streptococcus* difere daquele dos *Staphylococcus*?

os micro-organismos que utilizam o oxigênio, elas crescem pouco. Porém, a produção de ácido láctico a partir de carboidratos simples inibe o crescimento de organismos competidores e permite que eles cresçam de maneira competitiva apesar de sua ineficiência metabólica. O gênero *Streptococcus* possui as mesmas características metabólicas do gênero *Lactobacillus*. Existem diversas espécies importantes industrialmente, mas os estreptococos são mais conhecidos por sua patogenicidade. Os gêneros *Enterococcus* e *Listeria* são mais convencionais metabolicamente; ambos são anaeróbicos facultativos e várias espécies são patógenos importantes.

Lactobacillus. Nos humanos, as bactérias do gênero *Lactobacillus* são localizadas na vagina, no trato intestinal e na cavidade oral. Os lactobacilos são utilizados comercialmente na produção de chucrute, picles, leite e iogurte. Tipicamente, uma sucessão de lactobacilos, cada um mais tolerante a ácido que seu predecessor, participam nas fermentações do ácido láctico.

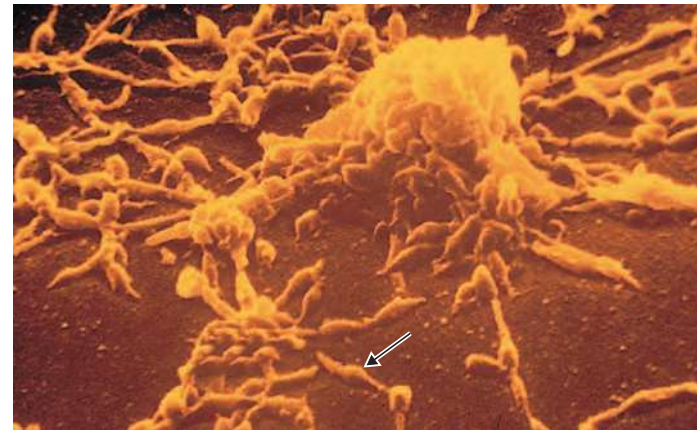
Streptococcus. Os membros do gênero *Streptococcus* são bactérias gram-positivas esféricas, que tipicamente aparecem em cadeias (Figura 11.19). Eles são um grupo complexo do ponto de vista taxonômico, provavelmente responsável por mais infecções e causando uma variedade maior de doenças que qualquer outro grupo de bactérias.

Os estreptococos patogênicos produzem várias substâncias extracelulares que contribuem para sua patogenicidade. Entre elas estão os produtos que destroem as células fagocíticas, que os ingerem. As enzimas produzidas por alguns estreptococos disseminam infecções ao digerirem o tecido conjuntivo do hospedeiro, levando a uma destruição extensa dos tecidos (veja a discussão sobre fasciite



(a) Células individuais de *M. pneumoniae*. As setas indicam estruturas terminais que provavelmente auxiliam na adesão às células eucarióticas, que se tornam então infectadas.

MEV 0,8 μm



(b) Essa micrografia mostra o crescimento filamentosso de *M. pneumoniae*. Algumas células individuais também podem ser vistas (seta). O organismo se reproduz por fragmentação dos filamentos nas saliências.

MEV 1,5 μm

Figura 11.20 *Mycoplasma pneumoniae*. Bactérias como *M. pneumoniae* não têm parede celular e sua morfologia é irregular (pleomórfica).

P Como a estrutura celular dos micoplasmas pode ser responsável pelo seu pleomorfismo?

necrosante na página 591). Infecções também podem se disseminar a partir do local de lesão por enzimas que provocam a lise da fibrina (uma proteína fibrosa) de coágulos sanguíneos.

Algumas espécies de estreptococos não patogênicos são importantes na produção de laticínios (veja o Capítulo 28, página 798).

Streptococos beta-hemolíticos. Uma base útil para a classificação de alguns estreptococos é a aparência das suas colônias quando crescem em ágar-sangue. As espécies *beta-hemolíticas* produzem uma hemolisina que forma um halo claro de hemólise no ágar-sangue (veja a Figura 6.9, página 168). Esse grupo inclui o principal patógeno dos estreptococos, o *Streptococcus pyogenes*, também conhecido como estreptococo beta-hemolítico do grupo A. O grupo A representa um componente de um grupo antigênico (A até G) dentro dos estreptococos hemolíticos. Entre as doenças causadas pelo *S. pyogenes* estão febre escarlatina, faringite (dor de garganta), erisipela, impetigo e febre reumática. O fator de virulência mais importante é a proteína M da superfície bacteriana (veja a Figura 21.6, página 591) com a qual as bactérias evitam a fagocitose. Outro membro dos estreptococos beta-hemolíticos é o *Streptococcus agalactiae*, do grupo beta-hemolítico B. Essa é a única espécie no grupo antigênico B e é a causa de uma importante doença que ocorre em recém-nascidos, a septicemia neonatal.

Streptococos não beta-hemolíticos. Certos estreptococos não são beta-hemolíticos, mas quando crescem em ágar-sangue, suas colônias são circundadas por uma cor esverdeada característica. São os estreptococos *alfa-hemolíticos*. A cor esverdeada representa uma destruição parcial das hemácias causada essencialmente pela ação do peróxido de hidrogênio produzido pelas bactérias, e aparece somente quando as bactérias são cultivadas na presença de oxigênio. O patógeno mais importante nesse grupo é o *Streptococcus*

pneumoniae, a causa da pneumonia por pneumococos. Também são incluídas nos estreptococos alfa-hemolíticos as espécies chamadas de *Streptococcus viridans*. Contudo, nem todas as espécies formam a cor esverdeada alfa-hemolítica (*virescent* = verde), modo que não é um nome de grupo satisfatório. Provavelmente o patógeno mais significativo seja o *Streptococcus mutans*, a principal causa das cáries dentárias.

Enterococcus. Os enterococos são adaptados a áreas do corpo ricas em nutrientes, mas pobres em oxigênio, como o trato gastrointestinal, a vagina e a cavidade oral. Eles também são encontrados em grandes quantidades nas fezes humanas. Como são microrganismos relativamente resistentes, eles persistem como contaminantes em ambientes hospitalares, mãos, jogos de cama e até nos gases fecais. Nos anos recentes, eles se tornaram a principal causa de infecções nosocomiais, especialmente por sua alta resistência à maioria dos antibióticos. Duas espécies, *Enterococcus faecalis* e *Enterococcus faecium*, são responsáveis pela maioria das infecções de feridas cirúrgicas e do trato urinário. Em cenários médicos, eles frequentemente entram na corrente sanguínea por meio de procedimentos invasivos como os cateteres.

Listeria. A espécie patogênica do gênero *Listeria monocytogenes* pode contaminar alimentos, especialmente os laticínios. Uma característica importante da *L. monocytogenes* é que ela sobrevive em células fagocíticas, além de ser capaz de crescer em temperaturas de refrigeração. Se infecta uma mulher grávida, o organismo causa risco de parto natimorto ou danos graves para o feto.

Mycoplasmatales

Os micoplasmas são altamente pleomórficos, pois não têm parede celular (Figura 11.20) e podem produzir filamentos que parecem fungos, daí seu nome (*mykes* = fungos e *plasma* = formado).

células do gênero *Mycoplasma* são bem pequenas, variando de 0,1 a 0,25 μm , com um volume celular que representa em torno de 5% do volume de um bacilo típico. Como seu tamanho e plasticidade permitem que passem através dos filtros que retêm bactérias comuns, os organismos foram inicialmente considerados como vírus. Os micoplasmas podem representar os menores organismos autor-replicáveis capazes de viver como células livres. Uma espécie tem somente 517 genes; o mínimo necessário sendo estimado entre 265 e 350. Estudos do seu DNA sugerem que eles são relacionados com o grupo bacteriano gram-positivo que inclui *Bacillus*, *Streptococcus* e *Lactobacillus*, mas teriam perdido gradualmente o seu material genético. O termo evolução degenerativa tem sido utilizado para descrever esse processo.

O patógeno humano mais significativo entre os micoplasmas é o *M. pneumoniae*, que é a causa de uma forma comum de pneumonia branda. Outros gêneros na ordem dos *Mycoplasmatales* são os *Spiroplasma*, células com uma morfologia similar a um saca-rolhas e que são fitopatógenos e parasitas comuns de insetos que se alimentam de plantas, e os *Ureoplasma*, assim denominados porque podem hidrolisar enzimaticamente a ureia na urina e estão ocasionalmente associados com infecções do trato urinário.

Os micoplasmas podem ser cultivados em meios artificiais que fornecem esteróis (se necessário) e outros requerimentos nutricionais ou físicos. As colônias têm menos de 1 mm de diâmetro e uma aparência característica de “ovo frito” quando vistas com aumento (veja a Figura 24.13, página 688). Para muitas finalidades, métodos de cultura de células frequentemente são mais satisfatórios. De fato, os micoplasmas crescem tão bem com esse método que são um problema frequente de contaminação em culturas celulares em laboratórios.

TESTE SEU CONHECIMENTO

- ✓ Faça uma chave dicotômica para diferenciar as bactérias gram-positivas de baixo índice de G + C descritas neste capítulo. **11-8**

Actinobacteria (bactérias gram-positivas com alto índice de G + C)

As bactérias gram-positivas de alto índice de G + C fazem parte do filo *Actinobacteria*. Muitas bactérias nesse filo são altamente pleomórficas na sua morfologia. Os gêneros *Corynebacterium* e *Gardnerella*, por exemplo, e vários outros gêneros, como o *Streptomyces*, crescem somente como filamentos extensos e, muitas vezes, ramificados. Diversos gêneros patogênicos importantes são encontrados no filo *Actinobacteria*, como as espécies de *Mycobacterium* que causam a tuberculose e a lepra. Os gêneros *Streptomyces*, *Frankia*, *Actinomycetes* e *Nocardia* frequentemente são chamados de modo informal de actinomicetos (do grego, *actino* = raio), pois têm uma forma de crescimento radial ou semelhante a estrela devido a seus filamentos ramificados. Em superfície, sua morfologia se assemelha a dos fungos filamentosos; contudo, os actinomicetos são procariotos, e seus filamentos têm um diâmetro bem inferior ao dos fungos eucarióticos. Alguns actinomicetos assemelham-se mais aos fungos, pois possuem espo-

ros assexuados carregados externamente e que são utilizados para reprodução. As bactérias filamentosas, como os fungos filamentosos, são habitantes muito comuns do solo, onde o modo de crescimento filamentoso tem vantagens. Os organismos filamentosos podem criar pontes em espaços sem água entre as partículas de solo para se deslocar até novos sítios nutricionais. Essa morfologia permite também ao organismo uma maior relação superfície-volume, aumentando assim sua capacidade de absorver nutrientes no ambiente altamente competitivo do solo.

Mycobacterium. As micobactérias são bastonetes aeróbicos não formadores de esporos. O nome *myco*, significando parecido com fungos, deriva da presença ocasional de crescimento filamentoso (veja a Figura 24.8, página 682). Muitas das características das micobactérias, como a coloração ácido-álcool resistente, a resistência a drogas e a patogenicidade, são relacionadas com sua parede celular distinta, que é estruturalmente similar à das bactérias gram-negativas (veja a Figura 4.13c, página 86). Contudo, nas micobactérias a camada mais externa de lipopolissacarídeos é trocada pelos ácidos micólicos, que formam uma camada serosa e resistente à água. Isso torna as bactérias resistentes a estresses como o ressecamento. Além disso, algumas drogas antimicrobianas são capazes de entrar na célula (veja o quadro no Capítulo 7, página 201). Os nutrientes entram na célula muito lentamente através dessa membrana, o que contribui para a taxa lenta de crescimento das micobactérias; algumas vezes demoram semanas até que as colônias se tornem visíveis. As micobactérias incluem os importantes patógenos *Mycobacterium tuberculosis*, que causa a tuberculose, e *M. leprae*, que causa a lepra. Outras espécies de micobactérias são encontradas no solo e na água e são patógenos ocasionais.

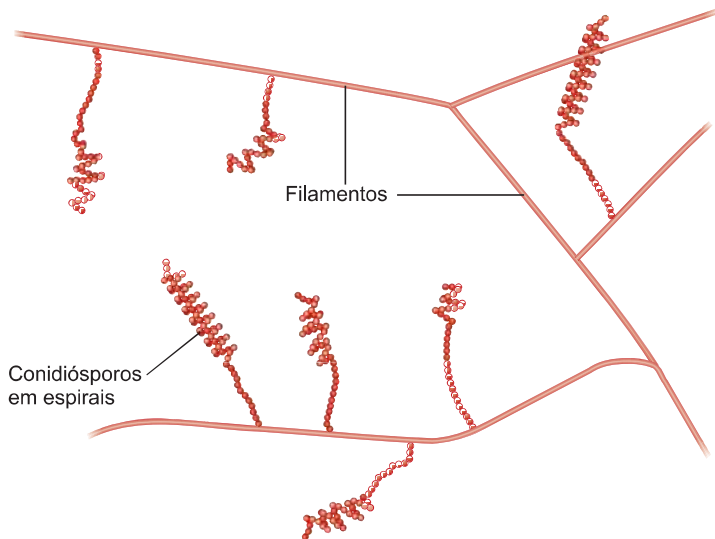
Corynebacterium. As corinebactérias (*coryne* = forma de clava) tendem a ser pleomórficas e sua morfologia muitas vezes varia com a idade das células. A espécie mais conhecida é a *Corynebacterium diphtheriae*, o agente que causa a difteria.

Propionibacterium. O nome desse gênero é derivado da capacidade do organismo de produzir ácido propiônico. Algumas espécies são importantes na fermentação de queijo suíço. *Propionibacterium acnes* é uma bactéria comumente encontrada na pele humana, sendo implicada como a principal causa da acne.

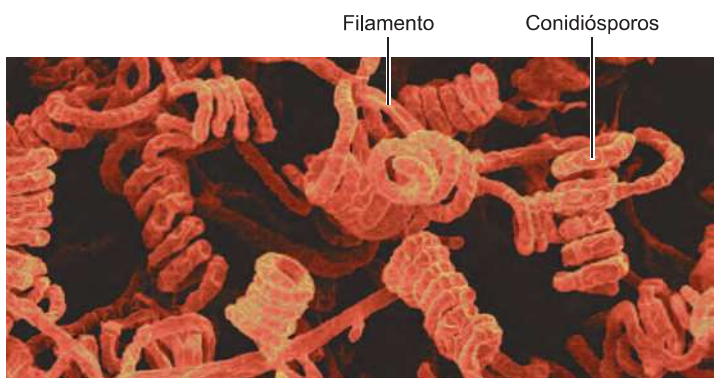
Gardnerella. *Gardnerella vaginalis* é uma bactéria que causa uma das formas mais comuns de vaginite. Sempre existiu certa dificuldade em definir a posição taxonômica dessa espécie, que é gram-variável e que exibe uma morfologia altamente pleomórfica.

Frankia. O gênero *Frankia* induz a formação de nódulos fixadores de nitrogênio nas raízes de amieiro, como *Rhizobium* forma nódulos nas raízes de leguminosas (veja a Figura 27.5, página 773).

Streptomyces. O gênero *Streptomyces* é o mais conhecido dos actinomicetos e uma das bactérias mais comumente isoladas do solo (Figura 11.21). Os esporos reprodutivos assexuados de *Streptomyces* são formados na ponta dos filamentos aéreos. Se cada esporo al-



(a) Desenho de um estreptomiceto típico mostrando o crescimento filamentosamente ramificado com conidiósporos assexuados reprodutivos na ponta dos filamentos.



(b) Espirais de conidiósporos sustentados pelos filamentos do estreptomiceto.

Figura 11.21 *Streptomyces*.

P Por que os *Streptomyces* não são classificados como fungos?

cançar um substrato adequado, é capaz de germinar, produzindo assim uma nova colônia. Esses organismos são estritamente aeróbicos. Eles com frequência produzem enzimas extracelulares que permitem a utilização de proteínas, polissacarídeos (como o amido e a celulose) e muitos outros materiais orgânicos encontrados no solo. Os *Streptomyces* caracteristicamente produzem um composto gasoso chamado de *geosmina*, que confere ao solo úmido o odor típico de mofo. Espécies de *Streptomyces* são úteis porque produzem a maioria dos antibióticos comerciais (veja a Tabela 20.1, página 555). Isso levou a um estudo intensivo do gênero – existem cerca de 500 espécies descritas.

Actinomyces. O gênero *Actinomyces* consiste em anaeróbicos facultativos que são encontrados na boca e na garganta de humanos

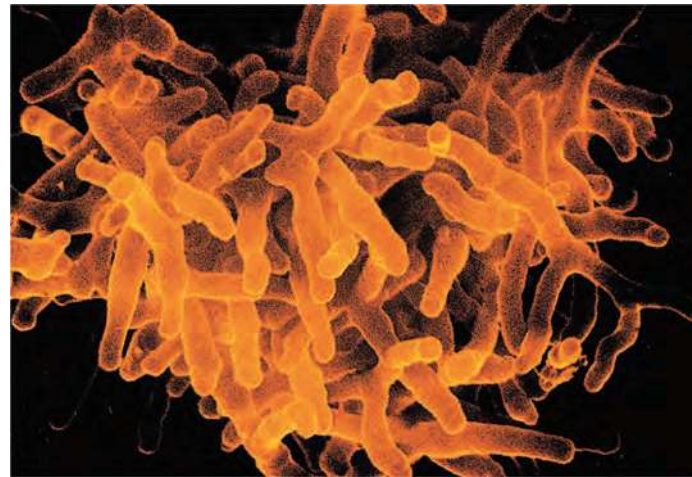


Figura 11.22 *Actinomyces*. Observe a morfologia em filamentos ramificados.

P Por que essas bactérias não são classificadas como fungos?

e de animais. Eles ocasionalmente formam filamentos que podem se fragmentar (Figura 11.22). A espécie *Actinomyces israelii* causa actinomicose, uma doença que causa a destruição de tecidos, geralmente afetando a cabeça, o pescoço e os pulmões.

Nocardia. O gênero *Nocardia* assemelha-se morfológicamente aos *Actinomyces*; contudo, essas bactérias são aeróbicas. Para se reproduzirem, elas formam filamentos rudimentares que se fragmentam em bastonetes curtos. A estrutura de sua parede celular lembra a das micobactérias; portanto, elas frequentemente são ácido-álcoo-resistentes. Espécies de *Nocardia* são comuns no solo. Algumas espécies, como *Nocardia asteroides*, ocasionalmente causam uma infecção pulmonar crônica difícil de tratar. *N. asteroides* também é um dos agentes causadores do micetoma, uma infecção destrutiva localizada nos pés e nas mãos.

TESTE SEU CONHECIMENTO

- ✓ Faça uma chave dicotômica para diferenciar as bactérias gram-positivas de alto índice de G + C descritas neste capítulo. **11-9**

* * *

O quinto e último volume da segunda edição do *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology* está esquematizado para conter uma variedade de filos, como *Planctomycetes*, *Chlamydiae*, *Spirochaetes*, *Bacteroidetes* e *Fusobacteria*. Vários patógenos importantes, como os gêneros *Chlamydia*, *Borrelia* e *Treponema*, estão incluídos. Membros dos gêneros *Bacteroides* e *Fusobacterium* são habitantes numerosos e importantes do trato intestinal humano.

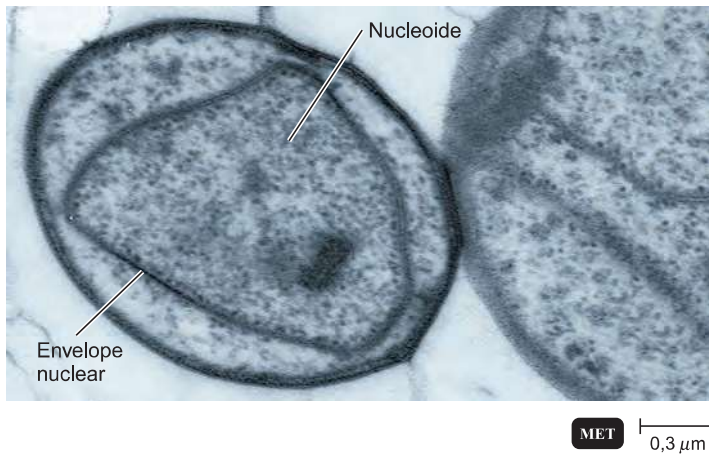


Figura 11.23 *Gemmata obscuriglobus*. Este planctomiceto exibe uma membrana dupla (envelope nuclear) circundando seu nucleoide (veja a Figura 4.6), que parece com um núcleo eucariótico.

P Você pode ver uma similaridade entre a membrana dupla ao redor do nucleoide, nesta foto, e a membrana ao redor do envelope nuclear, mostrada na Figura 4.24?

Planctomycetes

OBJETIVO DO APRENDIZADO

11-10 Diferenciar *Planctomycetes*, *Chlamydia*, *Spirochaetes*, *Bacteroidetes*, *Cytophaga* e *Fusobacteria* pelo desenho de uma chave dicotômica.

Os planctomicetos, um grupo de bactérias gram-negativas capazes de brotamento, têm a reputação de “embaraçar a definição de bactéria”. Embora seu DNA os coloque entre as bactérias, eles são semelhantes às arqueobactérias na constituição de suas paredes celulares, e alguns têm organelas que parecem com um núcleo de célula eucariótica. Os membros do gênero *Planctomyces* são bactérias aquáticas que produzem pedúnculos parecidos com os das caulobactérias e têm paredes celulares similares às das arqueobactérias, ou seja, sem peptidoglicana. Uma espécie de planctomicetos, *Gemmata obscuriglobus*, tem uma membrana interna dupla ao redor de seu DNA, semelhante a um núcleo eucariótico (Figura 11.23). Os biólogos questionam se isso não faria das *Gemmata* um modelo para a origem do núcleo eucariótico.

Chlamydiae

Os membros do filo *Chlamydiae* são agrupados com bactérias similares geneticamente e que não contêm peptidoglicana nas paredes celulares. Discutiremos somente os gêneros *Chlamydia* e *Chlamydomphila*. Edições anteriores do *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology* agrupavam essas bactérias com as riquetsias, que também crescem intracelularmente nas células hospedeiras. As riquetsias são agora classificadas de acordo com seu conteúdo genético com as alfa-proteobactérias.

Chlamydia e Chlamydomphila. *Chlamydia* e *Chlamydomphila*, que chamaremos de clamídias, têm um ciclo único de desenvolvimento que talvez seja sua característica mais diferenciada (Figura 11.24a). Elas são bactérias gram-negativas cocoides (Figura 11.24b). O **corpo elementar** mostrado na Figura 11.24 é o agente infeccioso. Diferentemente das riquetsias, as clamídias não requerem insetos ou carrapatos para transmissão. Elas são transmitidas para o homem por contato interpessoal ou por vias respiratórias de origem aérea. As clamídias podem ser cultivadas em animais de laboratório, culturas de células ou na gema de ovos embrionários de galinha.

Existem três espécies de clamídias que são patógenos significativos para o homem. *Chlamydia trachomatis* é o patógeno mais conhecido desse grupo, sendo responsável por mais de uma doença importante. Isso inclui o tracoma, uma das causas mais comuns de cegueira em seres humanos nos países menos desenvolvidos. Ela também é considerada o principal agente causador da uretrite não gonocócica, que pode ser a doença sexualmente transmissível mais comum nos Estados Unidos, e do linfogranuloma venéreo, outra doença sexualmente transmissível.

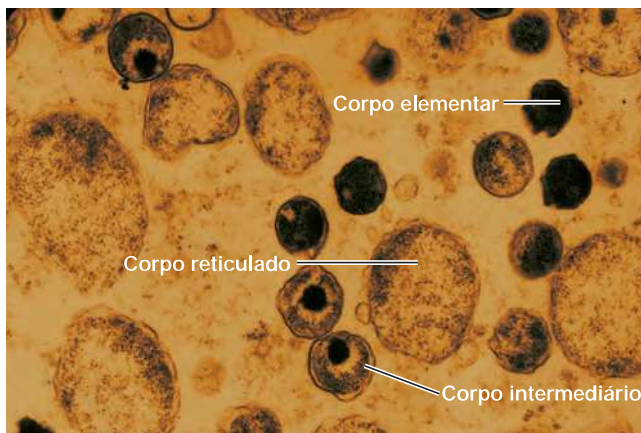
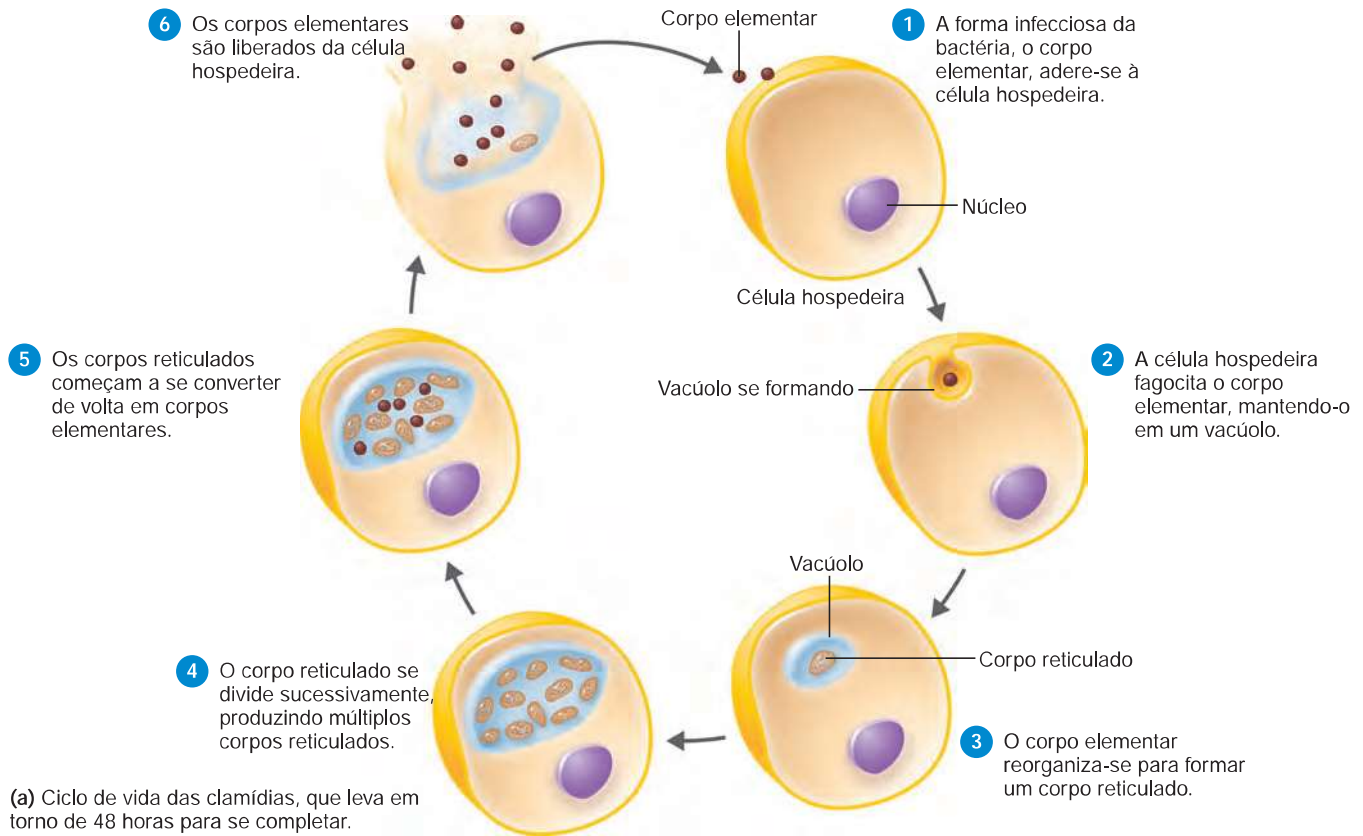
Dois membros do gênero *Chlamydomphila* são patógenos bem conhecidos. *Chlamydomphila psittaci* é o agente causador da doença respiratória psitacose. *Chlamydomphila pneumoniae* é a causa de uma forma branda de pneumonia especialmente prevalente em adultos jovens.

Spirochaetes

As espiroquetas têm uma morfologia espiralada, como um parafuso metálico, algumas mais compactadas que as outras. Contudo, a característica mais distinta dessa ordem é seu método de motilidade, que faz uso de um ou mais **filamentos axiais** (ou *endoflagelos*), encerrados no espaço entre a bainha externa e o corpo da célula. Uma extremidade de cada filamento é fixada perto de um dos polos celulares (veja a Figura 4.10, página 84, e Figura 11.25). Por rotação de seu filamento axial, a célula gira na direção oposta, como um saca-rolhas que é muito eficiente para movimentar o organismo em líquido. Para uma bactéria, isso é mais difícil do que pode parecer. Para o tamanho bacteriano, a água é tão viscosa quanto o melado para humanos. Contudo, tipicamente uma bactéria pode se mover cerca de 100 vezes o comprimento de seu corpo em um segundo (ou aproximadamente 50 μm/seg), enquanto um peixe grande, como o atum, pode se mover somente cerca de 10 vezes o comprimento de seu corpo nesse mesmo tempo.

Muitas espiroquetas são encontradas na cavidade oral humana e provavelmente estão entre os primeiros micro-organismos descritos por Leeuwenhoek no século XVII, encontrados em saliva e raspados de dente. Um local incomum para as espiroquetas é a superfície de alguns protozoários que digerem celulose encontrados em cupins, onde podem funcionar como substitutos para os flagelos. Veja o quadro na página 107.

Treponema. As espiroquetas incluem um número importante de bactérias patogênicas. A mais conhecida é do gênero *Treponema*, que inclui o *Treponema pallidum*, responsável pela sífilis (Figura 11.25b).



(b) Micrografia de *Chlamydia psittaci* no citoplasma da célula hospedeira. Os **corpos elementares** são o estágio infeccioso; eles são densos, pretos e relativamente pequenos. Os **corpos reticulados**, a forma com que as clamídias se reproduzem dentro da célula, são maiores e com aparência manchada. Os **corpos intermediários**, um estágio entre os dois anteriores, tem um centro preto.

MET 0,3 μm

Figura 11.24 Clamídias.

P Qual estágio do seu ciclo de vida das clamídias é infeccioso para os humanos?

Borrelia. Os membros do gênero *Borrelia* causam a febre recorrente e a doença de Lyme, doenças graves que são transmitidas por carrapatos ou piolhos.

Leptospira. A leptospirose é uma doença geralmente disseminada entre humanos pela água contaminada por espécies de *Leptospira*. As bactérias são excretadas na urina de animais como cachorros, ratos, e porcos; dessa forma, cachorros e gatos domésticos

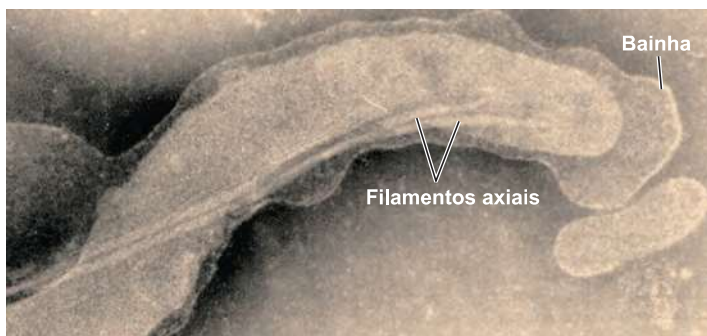
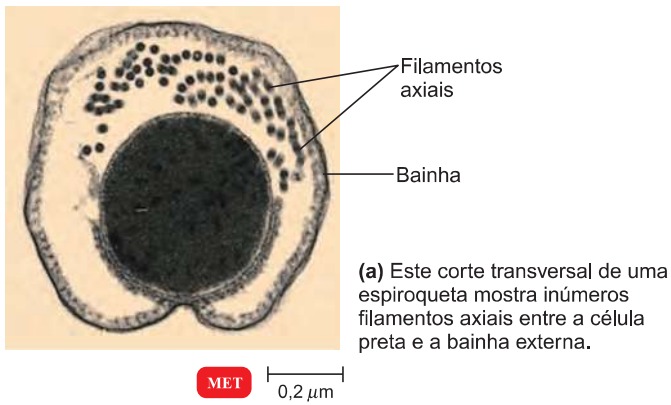


Figura 11.25 Espiroquetas. As espiroquetas são helicoidais e têm filamentos axiais sob uma bainha externa, que permite que elas se movimentem com uma rotação parecida com a de um saca-rolhas.

P Como a motilidade das espiroquetas se diferencia daquela de *Spirillum* (veja a Figura 11.4)?

cos são rotineiramente imunizados contra a leptospirose. As células de *Leptospira* fortemente espiraladas são mostradas na Figura 26.4, na página 747.

Bacteroidetes

O filo *Bacteroidetes* inclui diversos gêneros de bactérias anaeróbicas. Entre eles, estão o gênero *Bacteroides*, um habitante comum do trato intestinal humano, e o gênero *Prevotella*, encontrado na boca humana. Também incluídas no filo *Bacteroidetes* estão importantes bactérias do solo com motilidade por deslizamento do gênero *Cytophaga*.

Bacteroides. As bactérias do gênero *Bacteroides* vivem no trato intestinal humano em números próximos a um bilhão por grama de fezes. Algumas espécies de *Bacteroides* também residem em habitats anaeróbicos, como a fenda gengival (veja a Figura 25.2, página 707), e frequentemente são recuperadas de infecções teciduais

profundas. Os *Bacteroides* são organismos imóveis e que não formam endosporos. As infecções causadas por *Bacteroides* muitas vezes resultam de feridas de perfurações ou cirurgias e são uma causa frequente de peritonite, uma inflamação proveniente de intestino perfurado.

Cytophaga. Os membros do gênero *Cytophaga* são importantes na degradação de celulose e quitina, que são abundantes no solo. A motilidade por deslizamento coloca o micro-organismo em contato íntimo com esses substratos, permitindo uma maior eficiência para a ação enzimática.

Fusobacteria

As bactérias fusiformes constituem outro filo de anaeróbicos. Essas bactérias frequentemente são pleomórficas, mas, como o seu nome sugere, podem ter a forma de fuso.

Fusobacterium. Os membros do gênero *Fusobacterium* são compridos e delgados, com as extremidades afiladas, em vez de arredondadas (Figura 11.26). Em humanos, frequentemente são encontrados na fenda gengival e podem ser responsáveis por alguns abscessos dentários.

TESTE SEU CONHECIMENTO

- ✓ Faça uma chave dicotômica para diferenciar *Planctomycetes*, *Chlamydia*, *Spirochetes*, *Bacteroidetes*, *Cytophaga* e *Fusobacterium*.
11-10

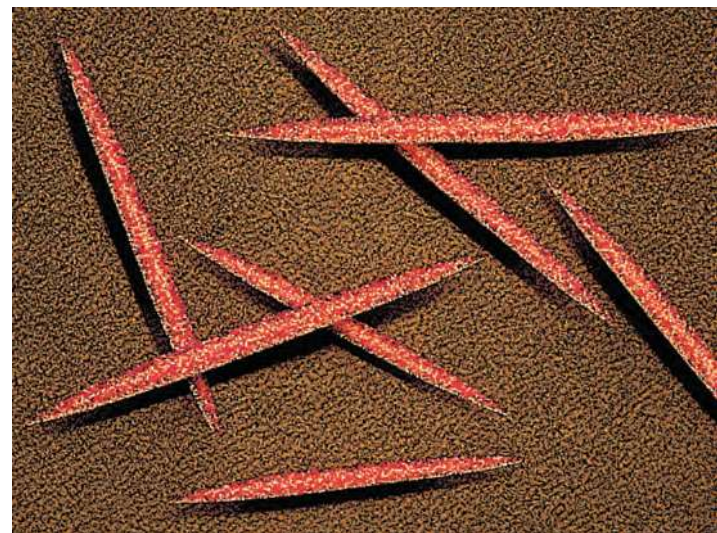


Figura 11.26 Fusobacterium. Esse é um bastonete anaeróbico comum, encontrado no intestino humano. Observe as extremidades afiladas características.

P Em qual outra parte do corpo humano o *Fusobacterium* frequentemente pode ser encontrado?

DOMÍNIO ARCHAEA

No final da década de 1970, um tipo distinto de célula procariótica foi descoberto. O mais impressionante é que suas paredes celulares não continham peptidoglicana. Logo se tornou claro que elas também compartilhavam muitas sequências de rRNA, e essas sequências eram diferentes daquelas do Domínio *Bacteria* e dos organismos eucarióticos. Essas diferenças eram tão significativas que esses organismos constituem agora um novo grupo taxonômico, o Domínio *Archaea*.

Diversidade entre as *Archaea*

OBJETIVO DO APRENDIZADO

11-11 Nomear um habitat para os grupos de arqueobactérias.

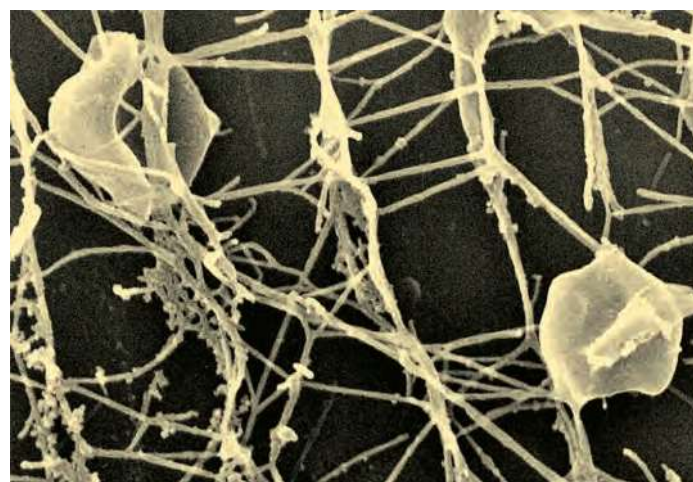
Esse grupo excepcionalmente interessante de procariotos é muito diverso. A maioria apresenta morfologia convencional, ou seja, bastonetes, cocos e espiralados, mas alguns têm uma morfologia bastante incomum, como ilustrado na **Figura 11.27**. Alguns são gram-positivos, outros gram-negativos; alguns podem se dividir por fissão binária, outros por fragmentação ou brotamento; alguns não possuem parede celular. Os membros cultiváveis das *Archaea* (singular = *Archeon*) podem ser colocados em cinco grupos fisiológicos ou nutricionais.

Fisiologicamente, as arqueobactérias são encontradas em condições ambientais extremas. Os **extremofílicos**, como são conhecidos, incluem halófilos, termófilos e acidófilos (veja também as páginas 158 e 159). Não existem arqueobactérias patogênicas conhecidas. Os halófilos sobrevivem em concentrações de sal superiores a 25%, como encontrado no Great Salt Lake e açudes evaporando ao sol. Exemplos são encontrados no gênero *Halo-bacterium*, alguns deles podendo até requerer tais concentrações de sal para seu crescimento. As temperaturas ótimas de crescimento das arqueobactérias termófilas extremas é de 80°C ou mais. O recorde atual de temperatura alta de crescimento é de 121°C, estabelecido por arqueobactérias crescendo próximo a fontes hidrotermais, a 2.000 metros nas profundezas no oceano. Arqueobactérias acidófilas podem ser encontradas crescendo em valores de pH abaixo de zero e frequentemente em temperaturas elevadas também. Um exemplo é o gênero *Sulfolobus*, cujo pH ótimo é de cerca de 2 e a temperatura ótima é maior que 70°C.

Nutricionalmente, o oceano contém inúmeras arqueobactérias nitrificantes que oxidam amônia para obter energia. Algumas também podem ser encontradas no solo. Os metanógenos são arqueobactérias anaeróbicas estritas que produzem metano como produto final pela combinação do hidrogênio (H₂) com o dióxido de carbono (CO₂). Não são conhecidos metanógenos no Domínio *Bacteria*. Essas arqueobactérias são de considerável importância econômica quando são utilizadas em tratamentos de esgoto (veja a discussão sobre digestão de lodo no Capítulo 27, páginas 785 a 787). Os metanógenos também fazem parte da microbiota do colo humano, da vagina e da boca.

TESTE SEU CONHECIMENTO

✓ Que tipo de arqueobactéria poderia habitar açudes evaporando ao sol? **11-11**



MEV

3 μm

Figura 11.27 *Archaea*. *Pyrodictium abyssi* é um membro incomum das arqueobactérias encontrado crescendo em sedimentos nas profundezas do oceano em uma temperatura de 110°C. As células são em forma de disco com uma rede de túbulos (cânulas). A maioria das arqueobactérias é bastante convencional em sua morfologia.

P Os termos incluídos no nome, *pyro* e *abyssi*, sugerem uma base para a denominação desta bactéria?

DIVERSIDADE MICROBIANA

A Terra fornece um número infinito de nichos ambientais, e novas formas de vida têm evoluído para preenchê-los. Muitos dos micro-organismos que existem nesses nichos não podem ser cultivados por métodos convencionais em meios de crescimento clássicos e por isso são desconhecidos. Nos últimos anos, contudo, mé-

todos de isolamento e identificação mais sofisticados estão sendo desenvolvidos, e os micro-organismos que preenchem os nichos estão sendo identificados – muitos sem ser cultivados. De particular interesse são as bactérias que contradizem os limites teóricos de tamanho dos procariotos.

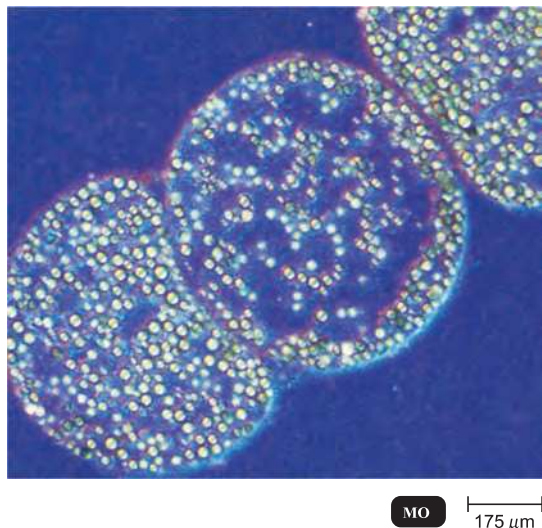


Figura 11.28 *Thiomargarita namibiensis*. A *Thiomargarita namibiensis* extrai sua energia de compostos reduzidos do enxofre, como o sulfeto de hidrogênio.

P Uma bactéria desse tamanho seria teoricamente possível se o seu interior fosse de citoplasma em vez de um vacúolo preenchido com fluido?

Descobertas que ilustram a extensão da diversidade

OBJETIVO DO APRENDIZADO

11-12 Listar dois fatores que contribuem para o limite de nosso conhecimento sobre a diversidade microbiana.

No início deste capítulo, descrevemos a bactéria gigante *Epulopiscium*. Em 1999, outra bactéria gigante foi descoberta em sedimentos de 100 metros de profundidade, nas águas costeiras da Namíbia, na costa Sudeste da África. Denominado *Thiomargarita namibiensis*, significando “pérola sulfúrica da Namíbia”, esse organismo esférico, classificado com as gama-proteobactérias, tem um diâmetro de 750 μm (Figura 11.28). Essa medida é um pouco maior que um ponto no final desta frase.

P&R Como mencionamos, um fator que limita o tamanho das células procarióticas é o fato de os nutrientes terem que entrar no citoplasma por difusão simples. *T. namibiensis* minimiza esse problema por se parecer com um balão cheio de fluido, o vacúolo no interior sendo cercado por uma camada externa relativamente fina. Esse citoplasma é igual em volume ao da maioria dos procariotos. Sua fonte de energia é essencialmente o sulfeto de hidrogênio, que é abundante nos sedimentos onde o organismo normalmente é encontrado, e o nitrato, que deve ser extraído intermitentemente das águas do mar ricas em nitrato, quando tempestades agitam os sedimentos soltos. O vacúolo interno da célula, que re-

presenta em torno de 98% do volume da bactéria, serve como espaço de armazenamento para o nitrato entre os reabastecimentos do estoque. A energia celular é derivada da oxidação do sulfeto de hidrogênio; o nitrato, embora seja uma fonte de nitrogênio nutricional, serve principalmente com o aceptor de elétrons na ausência de oxigênio.

A descoberta dessas bactérias gigantes levantou a seguinte questão: até que tamanho uma célula procariótica pode chegar e ainda absorver nutrientes por difusão? No outro extremo, existem relatos de bactérias muito pequenas, medindo entre 0,02 e 0,03 μm (**nanobactérias**), encontradas em formações rochosas profundas. A maioria dos microbiologistas acredita que elas sejam artefatos inanimados e sugere o nome de **nanons**. Considerações teóricas foram utilizadas para calcular que, para ter um metabolismo significativo, uma célula deveria ter um diâmetro de pelo menos 0,1 μm . Certas bactérias têm um genoma muito pequeno. Por exemplo, *Carsonella ruddii* é uma bactéria que vive em relação simbiótica com um inseto hospedeiro, um psilídeo suga-seiva (piolho de planta), e requer uma capacidade genética menor que o necessário a um micro-organismo de vida livre. Ela possui apenas 182 genes, o que é próximo dos 151 genes calculados teoricamente como o mínimo necessário, mesmo para um micro-organismo vivendo em simbiose. (Compare com os requerimentos genéticos mínimos para os micoplasmas de vida livre, na página 320.) *C. ruddii* não é completamente parasita em suas relações com o inseto, mas fornece ao hospedeiro alguns aminoácidos essenciais. Ele é, em um processo evolutivo de transformação em uma organela, como as mitocôndrias das células de mamíferos (veja a página 277).

Até o momento, os microbiologistas descreveram em torno de 5.000 espécies bacterianas, das quais cerca de 3.000 são listadas no *Bergey's Manual*. O número real pode ser de milhões. Muitas bactérias no solo ou na água, ou de outro lugar na natureza, não podem ser cultivadas com os meios e as condições normalmente utilizados para o crescimento bacteriano. Além disso, algumas bactérias são parte de cadeias alimentares complexas e somente podem crescer na presença de outros micro-organismos que fornecem os requerimentos nutricionais específicos. Recentemente, pesquisadores utilizaram a reação em cadeia da polimerase (PCR) para fazer milhões de cópias de genes encontrados acasos em amostras de solo. Por comparação dos genes encontrados em várias repetições desse processo, os pesquisadores podem estimar as diferentes espécies bacterianas nas amostras. Uma pesquisa indica que uma única grama de solo pode conter 10.000 ou mais tipos bacterianos – cerca de duas vezes mais do que tem sido descrito.

TESTE SEU CONHECIMENTO

✓ Como você pode detectar a presença de uma bactéria que não pode ser cultivada? **11-12**

RESUMO PARA ESTUDO

Introdução (p. 299)

1. O *Bergey's Manual* classifica as bactérias em taxa com base nas sequências de rRNA.
2. O *Bergey's Manual* lista características de identificação, como coloração de Gram, morfologia celular, requerimentos de oxigênio e propriedades nutricionais.

Grupos procarióticos (p. 300)

1. Os organismos procarióticos são classificados em dois domínios: *Archaea* e *Bacteria*.

DOMÍNIO BACTERIA (p. 302-324)

1. As bactérias são essenciais para a vida na Terra.

Proteobactérias (p. 302-312)

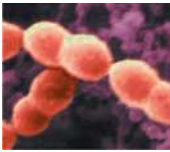
1. Os membros do filo *Proteobacteria* são gram-negativos.
2. As *alfa-proteobacterias* incluem bactérias fixadoras de nitrogênio, quimioautotróficas e quimio-heterotróficas.
3. As *beta-proteobacterias* incluem quimioautotróficas e quimio-heterotróficas.
4. *Pseudomonales*, *Legionellales*, *Vibrionales*, *Enterobacteriales* e *Pasteurellales* são classificadas como *gama-proteobacterias*.
5. Bactérias fotossintéticas púrpuras e verdes são fotoautotróficas que utilizam energia luminosa e CO₂ e não produzem O₂.
6. *Myxococcus* e *Bdellovibrio* são delta-proteobactérias e predadoras de outras bactérias.
7. As *epsilon-proteobacterias* incluem *Campylobacter* e *Helicobacter*.

**Bactérias gram-negativas não proteobactérias** (p. 313-315)

1. Vários filos de bactérias gram-negativas não são relacionados com proteobactérias.
2. As cianobactérias são autotróficas que utilizam a energia luminosa do CO₂ e produzem O₂.
3. Exemplos de quimio-heterotróficos são *Planctomycetes*, *Chlamydia*, *Spirochaetes*, *Bacteroidetes* e *Fusobacterium*.

Bactérias gram-positivas (p. 315-324)

1. No *Bergey's Manual*, as bactérias gram-positivas são divididas naquelas que possuem um índice de G + C baixo e aquelas que possuem um índice de G + C alto.
2. As bactérias com índice de G + C baixo incluem bactérias comuns do solo, bactérias do ácido láctico e diversos patógenos humanos.
3. Bactérias com índice de G + C elevado incluem *Mycobacterium*, *Corynebacterium* e *Actinomycetes*.

**DOMÍNIO ARCHAEA** (p. 325)

1. Os halófilos extremos, termófilos extremos e metanógenos estão incluídos entre as arqueobactérias.

DIVERSIDADE MICROBIANA

(p. 325, 326)

1. Poucos micro-organismos do número total dos diferentes procariotos foram isolados e identificados.
2. A PCR pode ser utilizada para revelar a presença de bactérias que não podem ser cultivadas no laboratório.



QUESTÕES PARA ESTUDO

As respostas para as questões de revisão e múltipla escolha podem ser encontradas na seção *Respostas* deste livro.

Revisão

Os itens a seguir podem ser utilizados para identificar bactérias importantes. Preencha o espaço fornecido com um gênero representativo.

Nome do gênero representativo

- I. Gram-positivas
 - A. Bastonete formador de esporos
 1. Anaeróbico obrigatório (a) _____
 2. Anaeróbico não obrigatório (b) _____
 - B. Não formador de esporos
 1. Células e bastonetes
 - a. Produzem conidiósporos (c) _____
 - b. Ácido-álcool resistentes (d) _____

2. Células e cocos
 - a. Não possuem sistema de citocromos (e) _____
 - b. Utilizam a respiração aeróbica (f) _____
- II. Gram-negativas
 - A. Células são helicoidais ou curvas
 1. Presença de filamento axial (g) _____
 2. Ausência de filamento axial (h) _____
 - B. Células são bastonetes
 1. Aeróbicos, não fermentadores (i) _____
 2. Anaeróbicos facultativos (j) _____
- III. Não possuem paredes celulares (k) _____
- IV. Parasitas intracelulares obrigatórios
 - A. Transmitidos por carrapatos (l) _____
 - B. Corpos reticulados nas células hospedeiras (m) _____

2. Compare e diferencie cada um dos seguintes pares:
 - a. Cianobactérias e algas
 - b. Actinomicetos e fungos
 - c. *Bacillus* e *Lactobacillus*
 - d. *Pseudomonas* e *Escherichia*
 - e. *Leptospira* e *Spirillum*
 - f. *Escherichia* e *Bacteroides*
 - g. *Rickettsia* e *Chlamydia*
 - h. *Ureaplasma* e *Mycoplasma*
3. **DESENHE** Desenhe uma chave para diferenciar as seguintes bactérias:

Cianobactérias, *Cytophaga*, *Desulfovibrio*, *Frankia*, *Hyphomicrobium*, metanógenos, mixobactérias, *Nitrobacter*, bactérias púrpuras, *Sphaerotilus* e *Sulfolobus*.

Múltipla escolha

1. Se você usasse a coloração de Gram nas bactérias que vivem no intestino humano, você esperaria encontrar principalmente:
 - a. Cocos gram-positivos.
 - b. Bastonetes gram-negativos.
 - c. Bastonetes gram-positivos formadores de endosporos.
 - d. Bactérias gram-negativas fixadoras de nitrogênio.
 - e. Todas as alternativas.
2. Qual das seguintes alternativas *não* deve estar com as demais?
 - a. *Enterobacteriales*.
 - b. *Lactobacillales*.
 - c. *Legionellales*.
 - d. *Pasteurellales*.
 - e. *Vibrionales*.
3. As bactérias patogênicas podem ser:
 - a. Móveis.
 - b. Bastonetes.
 - c. Cocos.
 - d. Anaeróbicas.
 - e. Todas as alternativas.
4. Qual das seguintes alternativas é um parasita intracelular?
 - a. *Rickettsia*.
 - b. *Mycobacterium*.
 - c. *Bacillus*.
 - d. *Staphylococcus*.
 - e. *Streptococcus*.
5. Qual dos seguintes termos é o mais específico?
 - a. Bacilos.
 - b. *Bacillus* e cocos formadores de endosporos.
 - c. Gram-positivos.
 - d. Bastonetes.
 - e. Anaeróbicos.
6. Qual das seguintes alternativas *não* deve estar com as demais?
 - a. *Enterococcus*.
 - b. *Lactobacillus*.
 - c. *Staphylococcus*.
 - d. *Streptococcus*.
 - e. Todos estão agrupados juntos.
7. Qual dos seguintes pares está errado?
 - a. Bastonetes gram-positivos anaeróbicos formadores de endosporos – *Clostridium*.
 - b. Bastonetes gram-negativos anaeróbicos facultativos – *Escherichia*.
 - c. Bastonetes gram-negativos anaeróbicos facultativos – *Shigella*.
 - d. Bastonetes gram-positivos pleomórficos – *Corynebacterium*.
 - e. Espiroquetas – *Helicobacter*.
8. *Spirillum* não é classificado como espiroqueta porque as espiroquetas:
 - a. Não causam doenças.
 - b. Possuem filamentos axiais.
 - c. Possuem flagelos.
 - d. São procaríotos.
 - e. Nenhuma das alternativas.

9. Logo após sua descoberta, a *Legionella* foi classificada como pseudomônada porque:
 - a. É patogênica.
 - b. É um bastonete aeróbico gram-negativo.
 - c. É difícil de cultivar.
 - d. É encontrada na água.
 - e. Nenhuma das alternativas.
10. As cianobactérias diferem das bactérias fototróficas púrpuras e verdes porque:
 - a. Produzem oxigênio durante a fotossíntese.
 - b. Não necessitam de luz.
 - c. Utilizam H₂S como doador de elétrons.
 - d. Têm um núcleo envolvido em uma membrana.
 - e. Todas as alternativas.

Pensamento crítico

1. Coloque cada filo listado na Tabela 11.1 na categoria apropriada:
 - a. Parede celular tipicamente gram-positiva
 - b. Parede celular tipicamente gram-negativa
 - c. Ausência de peptidoglicano na parede celular
 - d. Ausência de parede celular
2. Com qual das seguintes alternativas a bactéria *Chromatium* está mais intimamente relacionada? Explique a razão em poucas palavras.
 - a. Cianobactérias
 - b. *Chloroflexus*
 - c. *Escherichia*
3. Identifique o gênero que melhor se enquadra nas seguintes descrições:
 - a. Este organismo pode produzir um combustível utilizado para aquecimento doméstico e geração de eletricidade.
 - b. Este gênero gram-positivo representa a maior fonte de danos bacterianos para a indústria da apicultura.
 - c. Este bastonete gram-positivo é utilizado nas fermentações de laticínios.
 - d. Este gênero de gama-proteobactéria é bem adaptado para degradar hidrocarbonetos em um derramamento de óleo.

Aplicações clínicas

1. Após contato com o fluido espinal de um paciente, um técnico de laboratório apresentou febre, náuseas e lesões púrpuras no pescoço e nas extremidades do corpo. Uma cultura do material da garganta mostrou o crescimento de diplococos gram-negativos. Qual é o gênero dessa bactéria?
2. Entre 1^o de abril e 15 de maio de um determinado ano, 22 crianças em três estados apresentaram diarreia, febre e vômitos. Cada criança havia ganhado filhotes de patos como animais de estimação. Bactérias gram-negativas anaeróbicas facultativas foram isoladas das fezes dos pacientes e dos patos; as bactérias foram identificadas como sorovar C2. Qual o gênero dessas bactérias?
3. Uma mulher se queixando de dores abdominais inferiores e com 39°C de febre deu à luz logo depois uma criança natimorta. As hemoculturas da criança revelaram bastonetes gram-positivos. A mulher tinha o hábito de se alimentar com salsichas mal aquecidas durante sua gestação. Qual micro-organismo pode estar envolvido?