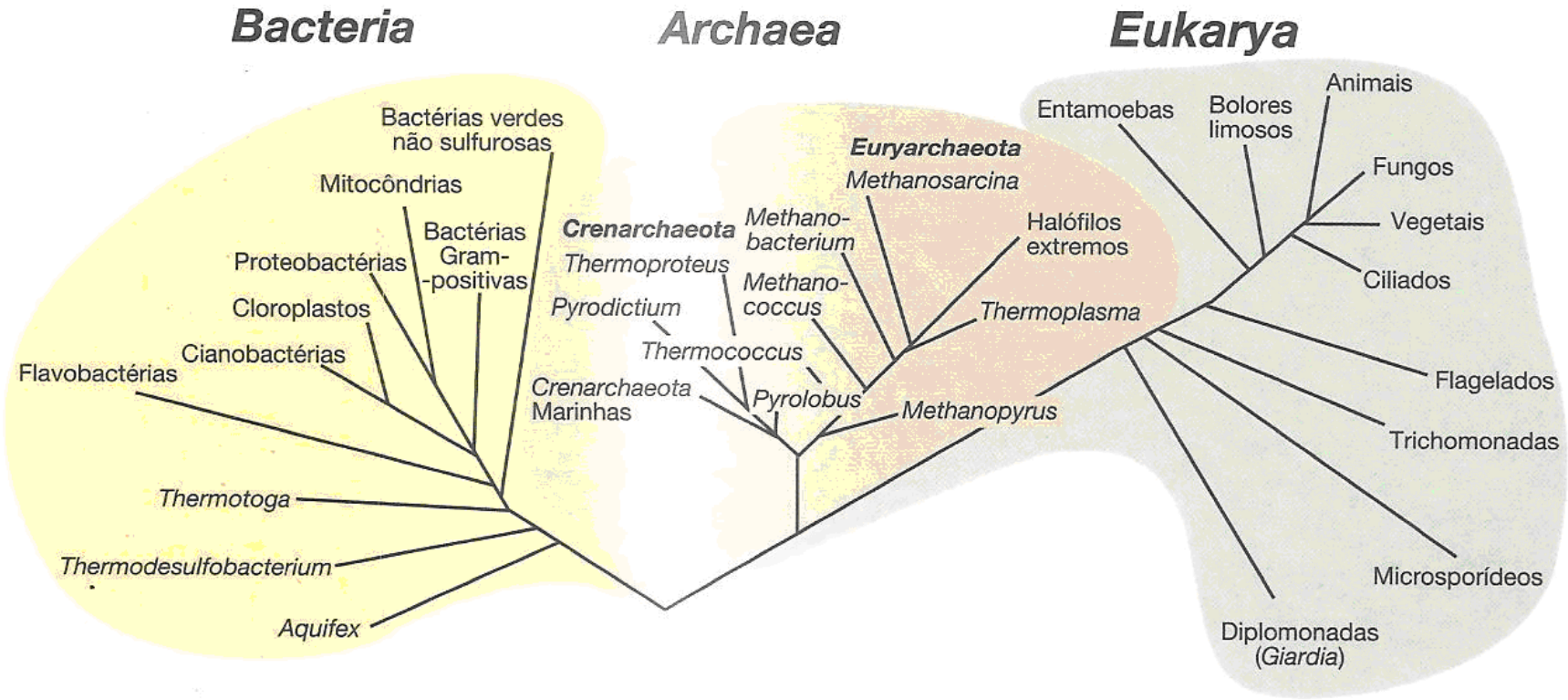
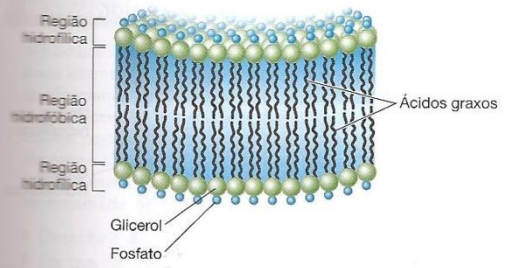
Ambientes extremos: Archae


Bacteria
Archaea
Eukarya
Bactérias verdes não sulfurosas
Mitocôndrias
Bactérias Gram-positivas
Proteobactérias
Cloroplastos
Cianobactérias
Flavobactérias
Thermotoga
Thermodesulfobacterium
Aquifex
Crenarchaeota
Thermoproteus
Pyrodictium
Crenarchaeota Marinhas
Euryarchaeota
Methanosarcina
Methano-bacterium
Methano-coccus
Thermococcus
Pyrolobus
Halófilos extremos
Thermoplasma
Methanopyrus
Entamoebas
Bolores limosos
Animais
Fungos
Vegetais
Ciliados
Flagelados
Trichomonadas
Microsporídeos
Diplomonadas (Giardia)



(a)



(b)

Figura 4.4 **Estrutura de uma bicamada fosfolipídica.** (*a*) A estrutura química geral de um fosfolipídeo é apresentada na Figura 3.7c. (*b*) Micrografia eletrônica de transmissão de uma membrana da bactéria *Halorhodospira halochloris*. A área interna escura corresponde à região hidrofóbica do modelo de membrana apresentado em (*a*).

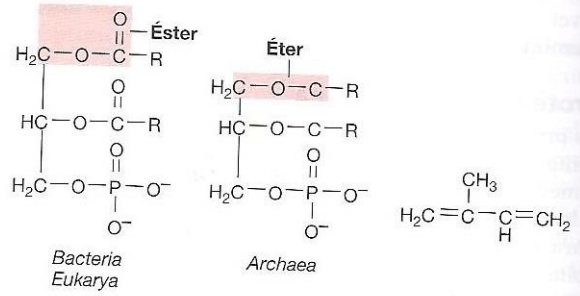
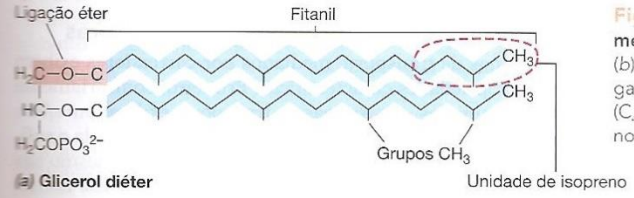
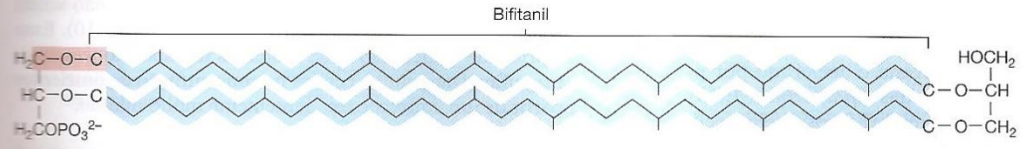


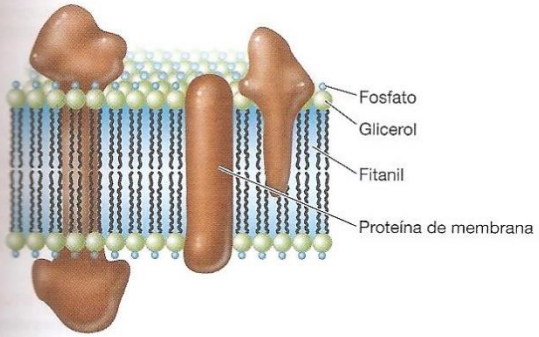
Figura 4.7 **Estrutura geral de lipídeos.** (*a*) Ligação éster. (*b*) Ligação éter. (*c*) Isopreno, a estrutura parental das cadeias laterais hidrofóbicas de lipídeos de *Archaea*. Em contraposição, os lipídeos de *Bacteria* e *Eukarya* apresentam cadeias laterais compostas por ácidos graxos.



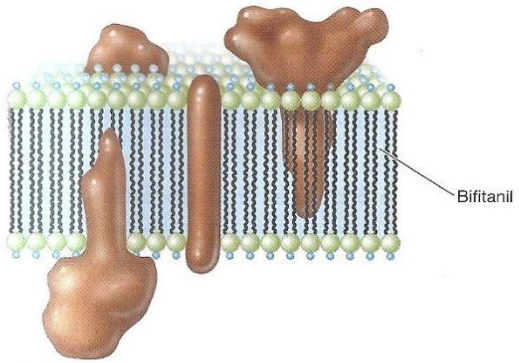
(a) **Glicerol diéter**



(b) **Diglicerol tetraéter**



(c) **Bicamada lipídica**



(d) **Monocamada lipídica**

Figura 4.8 **Principais lipídeos de *Archaea* e a estrutura das membranas cotoplasmáticas de archaeas.** Observe que, em (*a*) e (*b*), o hidrocarboneto do lipídeo está ligado ao glicerol por uma ligação éter. O hidrocarboneto em (a) é fitanil (C_{20}) e em (*b*) bifitanil (C_{40}). (*c, d*) Estrutura de membrana de *Archaea*. A estrutura em monocamada é resultante da composição tetraéter da membrana.

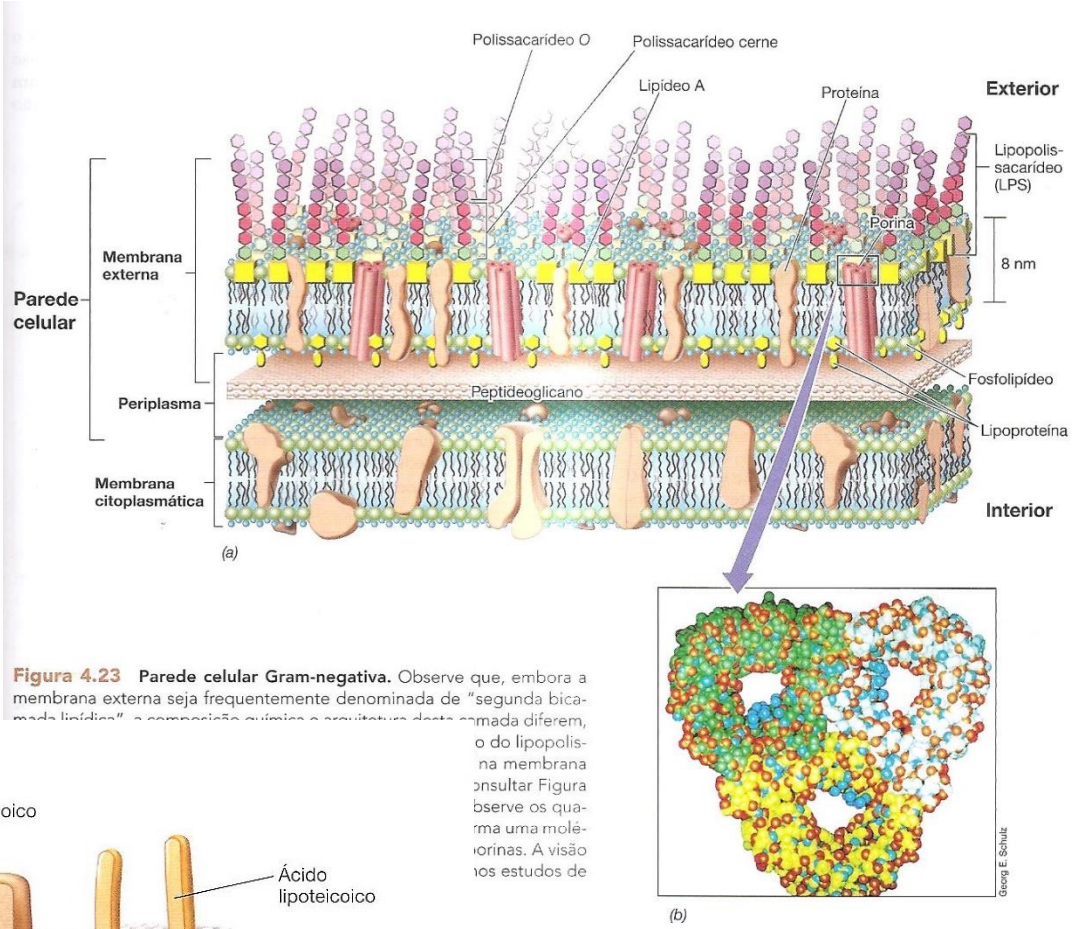


Figura 4.23 **Parede celular Gram-negativa.** Observe que, embora a membrana externa seja frequentemente denominada de "segunda bicamada lipídica", a composição química e arquitetura desta camada diferem, o do lipopolis- na membrana onsultar Figura bserve os qua- rma uma molé- orinas. A visão os estudos de

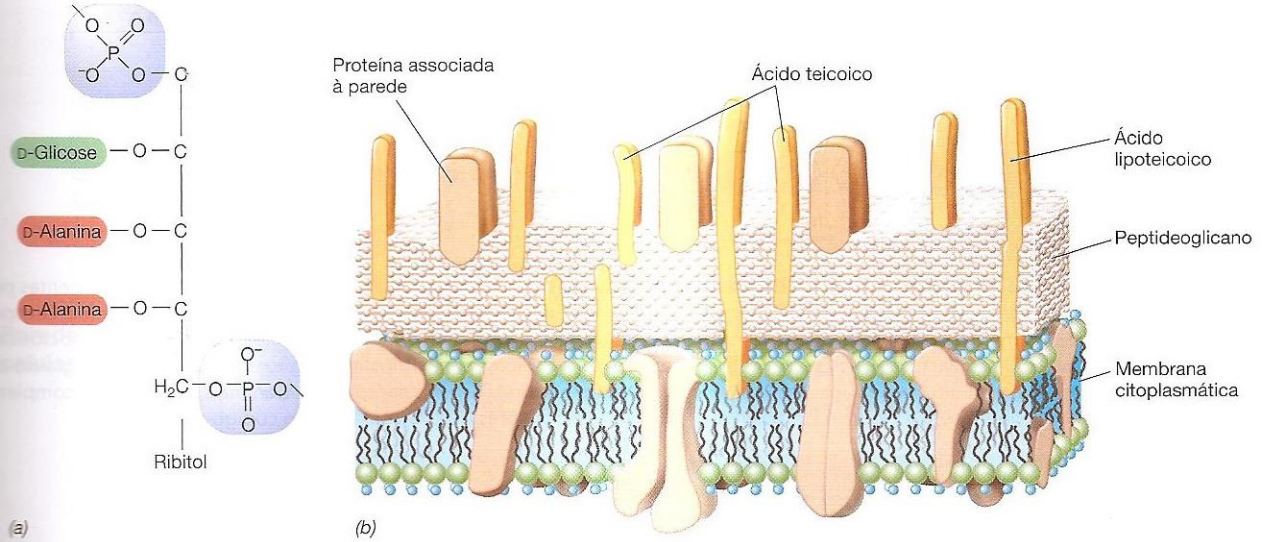


Figura 4.20 **Ácidos teicoicos e a estrutura geral da parede celular de bactérias Gram-positivas.** (*a*) Estrutura do ácido teicoico ribitol e *Bacillus subtilis*. O ácido teicoico consiste em um polímero de unidades repetitivas de ribitol, aqui apresentado. (*b*) Diagrama resumido a parede celular bacteriana Gram-positiva.

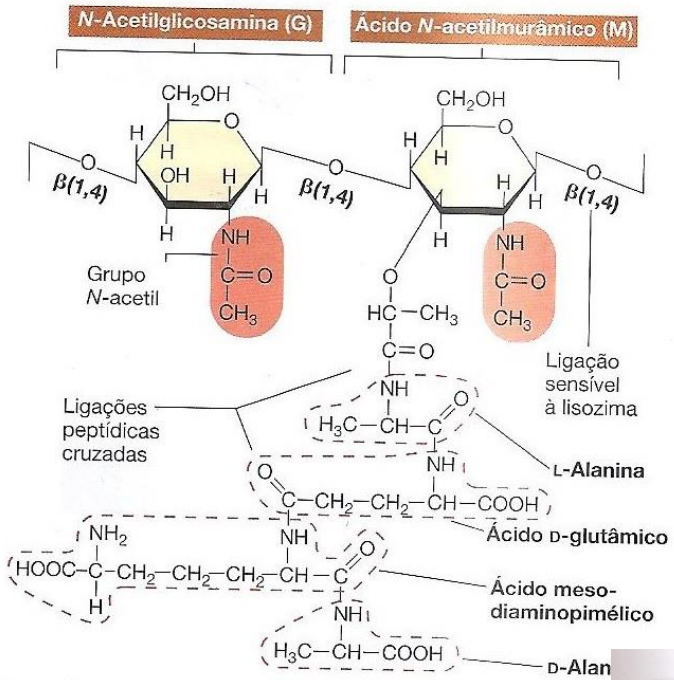


Figura 4.18 **Estrutura da unidade repetitiva do peptic cano, o tetrapeptídeo glicano.** A estrutura apresentada é la encontrada em *Escherichia coli* e na maioria das outras *B* Gram-negativas. Em algumas *Bacteria*, outros aminoácidos s contrados.

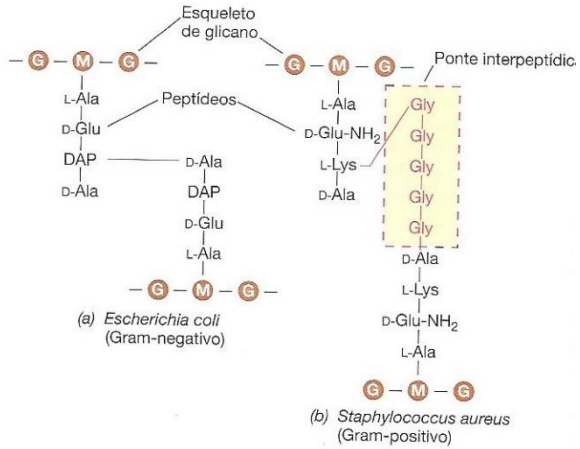


Figura 4.19 **Peptideoglicano em *Escherichia coli* e *Staphylococcus aureus*.** (*a*) Nenhuma ponte interpeptídica está presente em *E. coli* e outras *Bacteria* Gram-negativas. (*b*) Ponte interpeptídica de glicina, presente em *S. aureus* (Gram-positivo). (*c*) Estrutura geral do peptideoglicano. G, *N*-acetilglicosamina; M, ácido *N*-acetilmurâmico. Observe como as ligações glicosídicas conferem rigidez ao peptideoglicano na direção X, enquanto as ligações peptídicas conferem rigidez na direção Y.

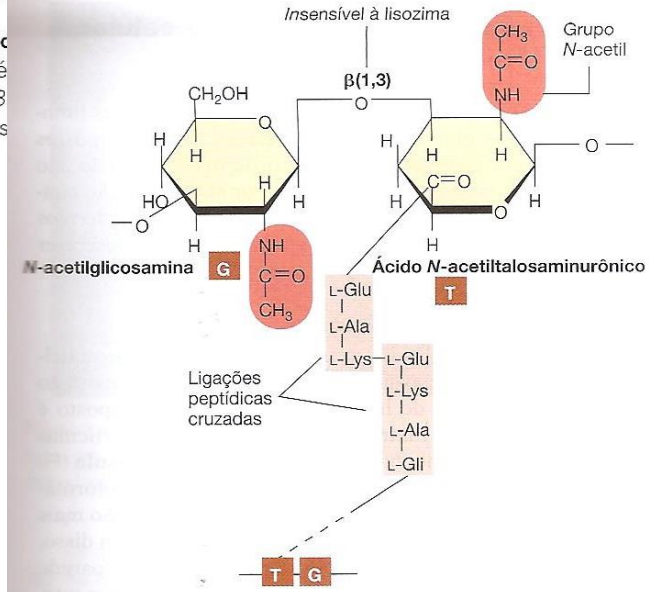


Figura 4.25 **Pseudomureína.** Estrutura da pseudomureína, o polímero da parede celular de espécies de *Methanobacterium*. Observe as semelhanças e diferenças entre a pseudomureína e o peptideoglicano (Figura 4.18).

Tabela 8.1 Comparação dos cromossomos e de sua replicação nos três domínios[a]

	Bacteria	*Archaea*	*Eukarya*
Topologia cromossomal	Circular	Circular	Linear
Número de cromossomos	Um	Um	Múltiplos
Origens por cromossomo	Uma	Uma, duas ou três	Múltiplas
Reconhecimento da origem	Proteína DnaA	Proteína Cdc6/ Orc[b]	ORC[b]
Helicase	Proteína DnaB	Proteína MCM	Proteína MCM
Carregador da helicase	Proteína DnaC	Proteína Cdc6/ Orc[b]	Proteína Cdc6/ Orc[b]
Braçadeira de deslizamento	Proteína DnaN	Proteína PCNA	Proteína PCNA
Primase	Proteína DnaG	PriS e PriL	Pri1 e Pri2
Principal DNA polimerase	Família PolC	Família PolB	Família PolB

[a]Exceções relativamente incomuns, como bactérias com cromossomos lineares, foram omitidas desta tabela.
[b]A proteína Cdc6/Orc de Archaea é similar tanto à proteína Cdc6 e a algumas subunidades ORC (complexo de reconhecimento da origem) de eucariotos, podendo ser bifuncional. Algumas Archaea possuem mais de uma proteína do tipo Cdc6.

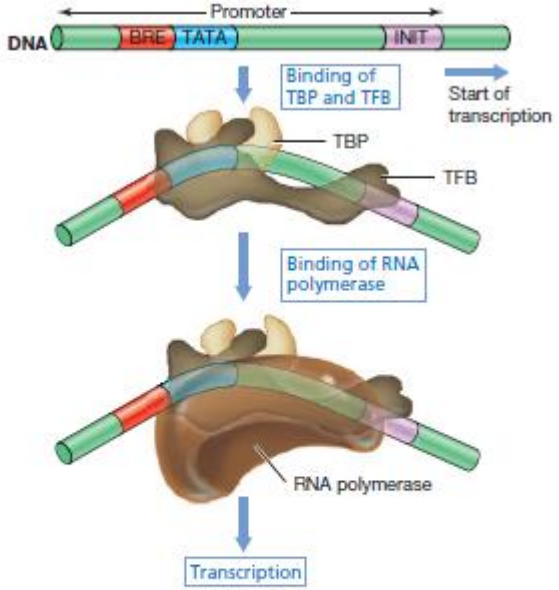


Figure 7.3 Promoter architecture and transcription in *Archaea*. Three promoter elements are critical for promoter recognition in *Archaea*: the initiator element (INIT), the TATA box, and the B recognition element (BRE). The TATA-binding protein (TBP) binds the TATA box; transcription factor B (TFB) binds to both BRE and INIT. Once both TBP and TFB are in place, RNA polymerase binds.

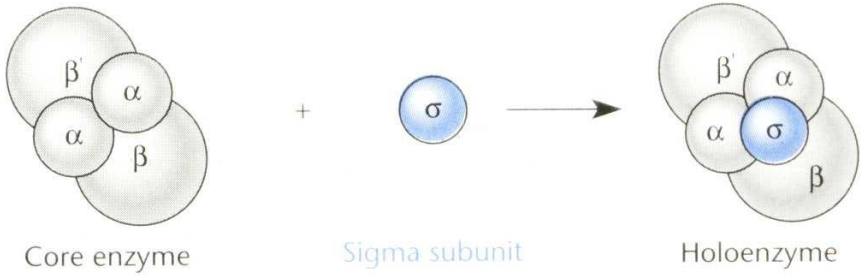
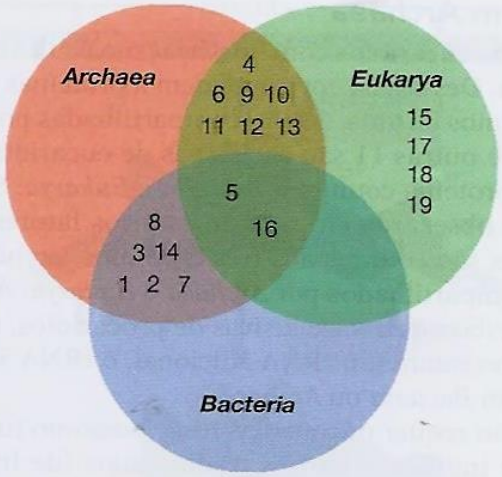


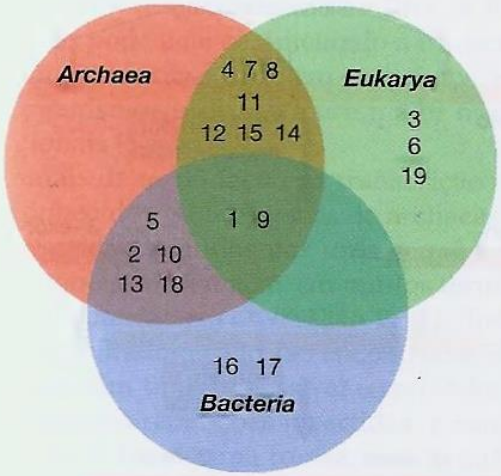
Figure 2.4 The composition of a typical bacterial RNA polymerase. The core enzyme contains two α subunits, a β subunit, and a β' subunit. The fifth subunit, the σ factor, cycles off after initiation of RNA synthesis.



Genoma

1 Cromossomo circular *versus* linear
2 Cromossomo único *versus* cromossomos múltiplos
3 Raros íntrons
4 Íntrons do tipo de archaeas
5 Inteínas
6 Histonas
7 DNA girase
8 Girase reversa
9 Múltiplas origens cromossomais
10 Complexo de reconhecimento de origem eucariótica
11 Helicase do tipo eucariótica
12 A DNA polimerase da família B corresponde à principal enzima replicativa
13 Braçadeira deslizante do tipo eucariótica
14 Enzimas de restrição
15 RNAi
16 Genoma de DNA de fita dupla
17 Múltiplos retroelementos no genoma
18 Centrômeros
19 Telômeros

(a)



Transcrição e Tradução

1 RNA usado como um mensageiro genético
2 mRNA policistrônico
3 mRNA com *cap* e cauda poli(A)
4 TATA *box* e sequência BRE no promotor
5 Os repressores ligam-se diretamente ao DNA no promotor
6 Múltiplas RNA polimerases
7 RNA polimerase II contendo oito ou mais subunidades
8 Múltiplos fatores transcricionais requeridos
9 Ribossomos sintetizam proteínas
10 Ribossomos 70S *versus* 80S
11 Homologias nas sequências de RNA ribossomal
12 Homologias nas sequências de proteínas ribossomais
13 Sequências de Shine-Dalgarno
14 Múltiplos fatores traducionais
15 Fator de elongação sensível à toxina diftérica
16 N-formilmetionina *versus* metionina
17 tmRNA recupera ribossomos parados
18 rRNA 16S e 23S
19 rRNA 18S, 28S e 5,8S

(b)

Figura 8.4 **Características moleculares dos três domínios.** Os diagramas de Venn ilustram quais características são compartilhadas pelos domínios e quais são exclusivas. (*a*) Características genômicas. (*b*) Características da transcrição e da tradução.

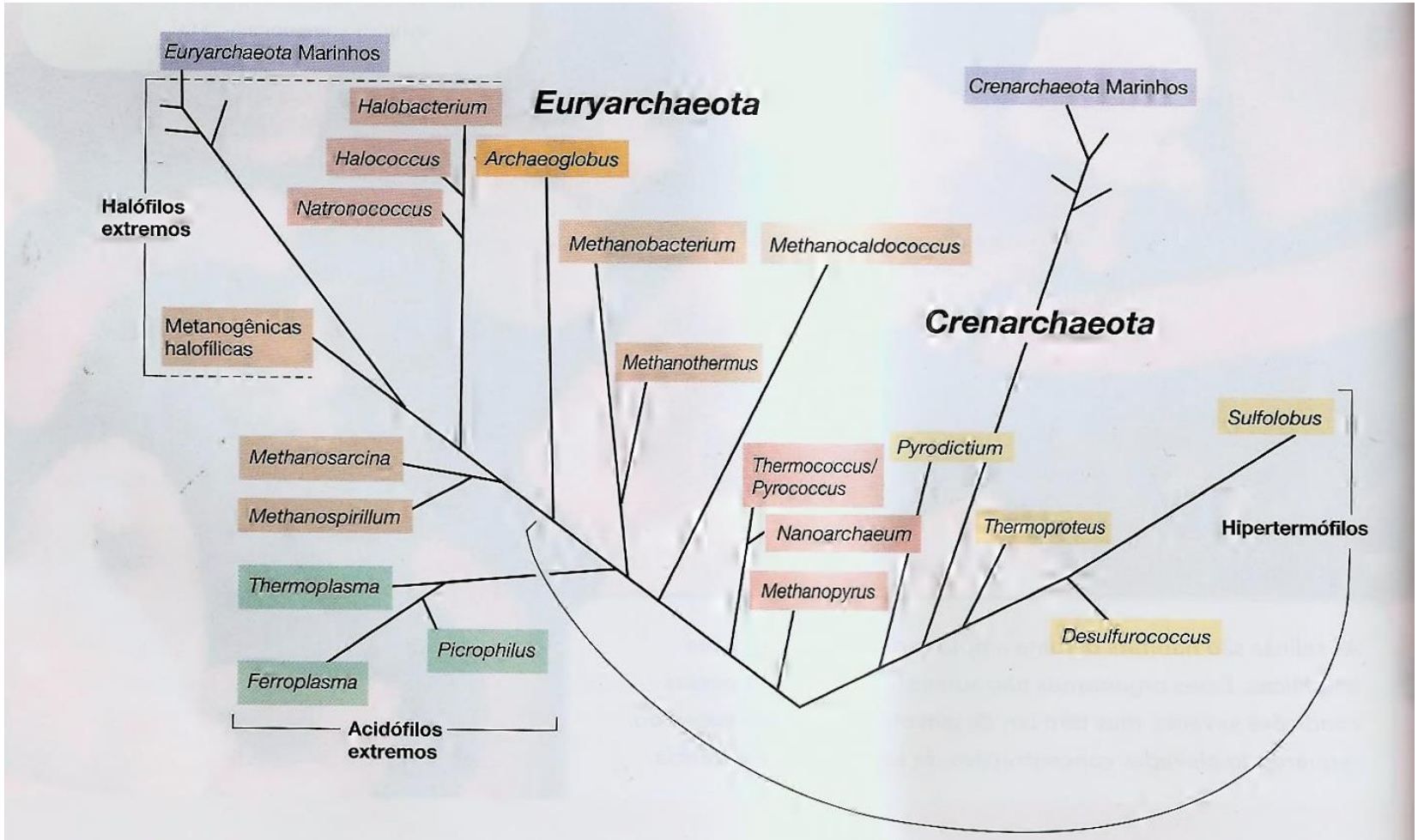


Figura 17.1 **Árvore filogenética detalhada de *Archaea*, baseada na comparação de sequências do gene de rRNA 16S.** Vários membros de *Euryarchaeota* marinhos e *Crenarchaeota* marinhos, anteriormente conhecidos somente por meio de amostras de comunidades, foram isolados e caracterizados recentemente. Nem todas as espécies de *Methanobacterium* são termofílicas.



Figura 17.2 **Hábitats hipersalinos de *Archaea* halofílicas.** (*a*) Lago Great Salt, Utah, um lago hipersalino cuja proporção de íons é similar àquela da água do mar, embora as concentrações absolutas de íons sejam cerca de 10 vezes maiores daquelas da água do mar. A coloração verde é decorrente, principalmente, da presença de células de cianobactérias e algas verdes. (*b*) Vista aérea de uma região próxima à Baía de São Francisco, Califórnia, apresentando uma série de lagoas de evaporação de água do mar, onde o sal é preparado pela ação solar. A coloração vermelho-púrpura decorre predominantemente da presença de bacterioruberinas e bacteriorodopsinas nas células de *Halobacterium*. (*c*) Lago Hamara, Wadi El Natroun, Egito. Um florescimento de haloalcalifílicos pigmentados crescendo neste lago rico em carbonatos, com pH 10. Observe os depósitos de trona ($NaHCO3\,Na_2CO_3\,2\,H_2O$) ao redor das margens do lago. (*d*) Micrografia eletrônica de varredura de bactérias halofílicas, incluindo bactérias quadradas, presentes em uma salina na Espanha.

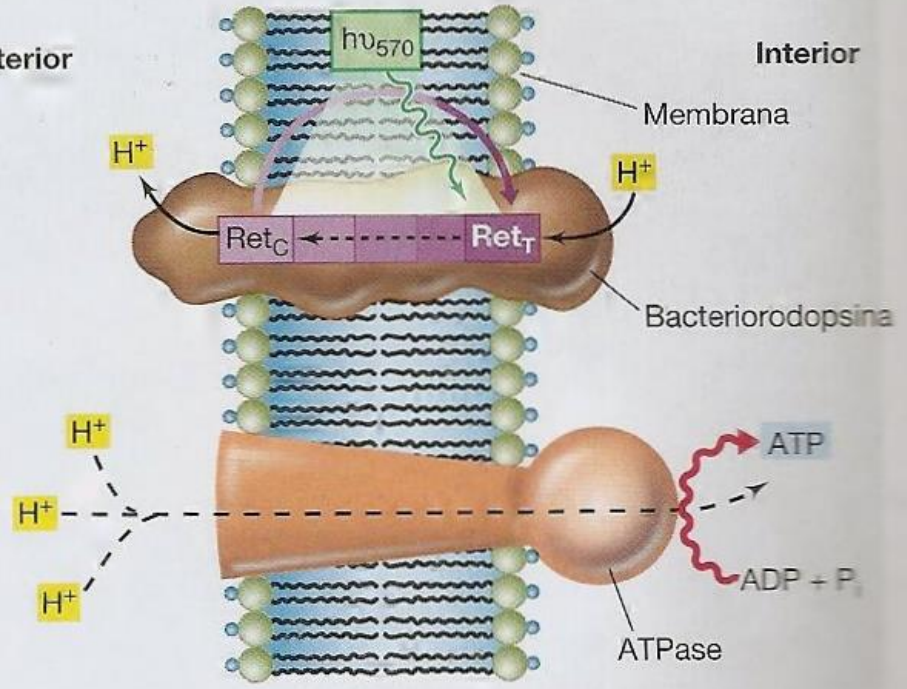


Figura 17.4 Modelo do mecanismo de ação da bacteriorodopsina. Raios luminosos de 570 nm (hv_{570}) convertem a forma protonada do retinal da bacteriorodopsina da forma *trans* (Ret_T) para a forma *cis* (Ret_C), juntamente com a translocação de um próton para a superfície externa da membrana citoplasmática, estabelecendo, assim, uma força próton motiva. A atividade de ATPase é dirigida pela força próton motiva.

Tabela 17.1 Composição iônica de alguns ambientes extremamente salinos[a]

	Concentração (g/L)		
Íon	*Lago Great Salt*[b]	*Mar Morto*	*Lago Zugm*[c]
Na^+	105	40,1	142
K^+	6,7	7,7	2,3
Mg^{2+}	11	44	< 0,1
Ca^{2+}	0,3	17,2	< 0,1
Cl^-	181	225	155
Br^-	0,2	5,3	—
SO_4^{2-}	27	0,5	23
HCO_3^-	0,7	0,2	67
pH	7,7	6,1	11

[a]Para comparação, a água do mar contém (gramas por litro): Na^+, 10,6; K^+, 0,38; Mg^{2+}, 1,27; Ca^{2+}, 0,4; Cl^-, 19; Br^-, 0,065; SO_4^{2-}, 2,65; HCO_3^-, 0,14; pH 7,8.
[b]Ver Figura 17.2*a*
[c]Wadi El Natroun, Egito (ver Figura 17.2*c*).

Tabela 17.2 Alguns gêneros de *Archaea* halófilas extremas

Gênero	*Morfologia*	*Hábitat*
Halófilos extremos		
Halobacterium	Bacilos	Peixes salgados; peles; lagos hipersalinos; salinas
Halorubrum	Bacilos	Mar Morto; salinas
Halobaculum	Bacilos	Mar Morto
Haloferax	Discos achatados	Mar Morto; salinas
Haloarcula	Discos irregulares	Piscinas de sal, Vale da Morte, CA; salinas marinhas
Halococcus	Cocos	Peixes salgados; salinas
Halogeometricum	Bacilos	Salinas solares
Haloterrigena	Bacilos, ovais	Solos salinos
Haloalcalifílicos		
Natronobacterium	Bacilos	Lagos ricos em carbonatos, altamente salinos
Natrinema	Bacilos	Peixes salgados; peles
Natrialba	Bacilos	Lagos ricos em carbonatos; areia de praia
Natronomonas	Bacilos	Lagos ricos em carbonatos
Natronococcus	Cocos	Lagos ricos em carbonatos
Natronorubrum	Células achatadas	Lagos ricos em carbonatos

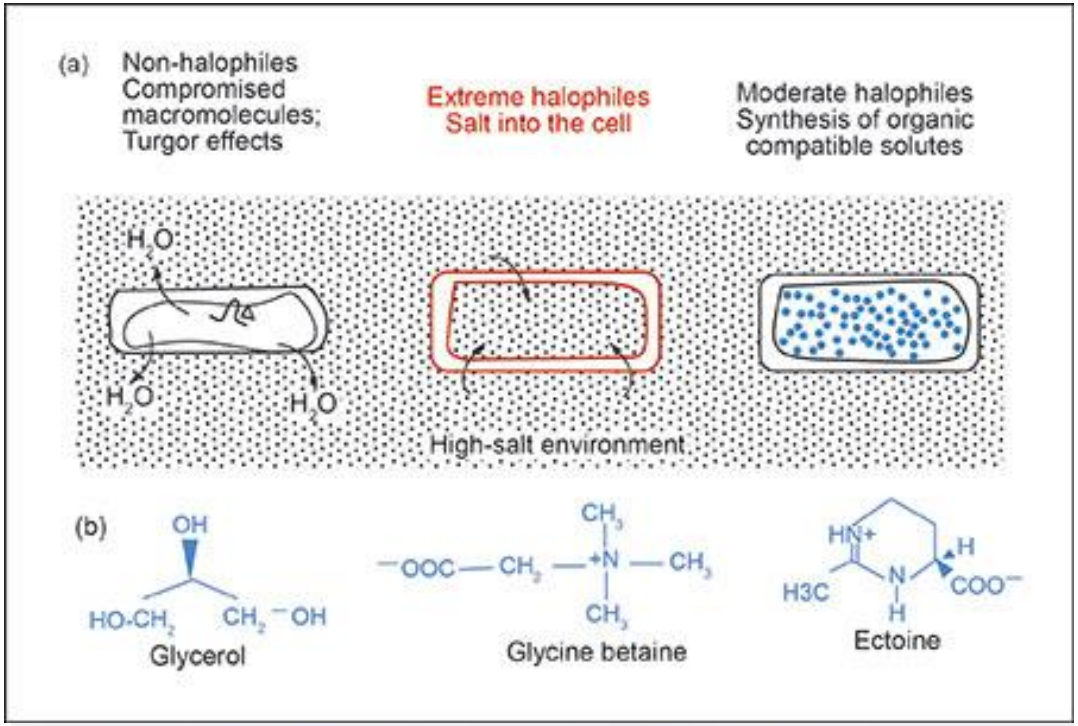


Tabela 17.3 Concentração de íons em células de *Halobacterium salinarum*

Íon	*Concentração no meio* (M)	*Concentração nas células* (M)
Na^+	3,3	0,8
K^+	0,05	5,3
Mg^{2+}	0,13	0,12
Cl^-	3,3	3,3

protegidas pelos íons Na^+. Qua
diluídos, as regiões proteicas c
dem a se repelir, levando à lise

Tabela 17.4 Hábitats de metanogênicos

I. Sedimentos anóxicos: sedimentos de charcos, pântanos (Figura 17.5) e lagos, campos encharcados de cultivo de arroz, aterros úmidos (∞ Seção 21.10)

II. Trato digestivo de animais:
   (a) Rúmen de animais ruminantes, como gado bovino, ovelhas, alces, veados e camelos (∞ Seção 24.10)
   (b) Ceco de animais cecais, como cavalos e coelhos (∞ Seção 24.10)
   (c) Intestino grosso de animais monogástricos, como humanos, suínos e cães (∞ Seção 28.4)
   (d) Porção final do intestino de insetos celulolíticos (p. ex., cupins) (∞ Seção 24.2)

III. Fontes geotermais de $H_2 + CO_2$: fendas hidrotermais (∞ Seção 24.11)

IV. Usinas de biodegradação artificial: digestores de lodo de esgotos (∞ Seção 36.2)

V. Endossimbiontes de vários protozoários anaeróbios (∞ Figura 24.4)



John A. Breznak

Figura 17.5 **O experimento de Volta, demonstrado no curso de verão sobre a diversidade microbiana, em Woods Hole, Massachusetts.** Um grande funil invertido foi colocado sobre sedimentos de água doce, em Cedar Swamp, Woods Hole, onde estava ocorrendo um processo de decomposição anaeróbia. Após a água ter deslocado o ar do funil, ele foi recoberto e os sedimentos foram misturados com um bastão, permitindo que as bolhas de metano aprisionadas fossem recolhidas no funil invertido. Imediatamente após a remoção da cobertura do funil, uma chama foi mantida próxima à saída do funil, promovendo a combustão do metano. Esse experimento foi realizado há mais de 200 anos pelo físico italiano Alessandro Volta, levando-o a descrever o metano como "ar combustível".





Divulgação

Tabela 17.5 Características de algumas *Archaea* metanogênicas[a]

Ordem/Gênero	*Morfologia*	*Substratos para a metanogênese*
Methanobacteriales		
Methanobacterium	Bacilos longos	$H_2 + CO_2$, formato
Methanobrevibacter	Bacilos curtos	$H_2 + CO_2$, formato
Methanosphaera	Cocos	Metanol + H_2 (ambos necessários)
Methanothermus	Bacilos	$H_2 + CO_2$
Methanothermobacter	Bacilos	$H_2 + CO_2$, formato,
Methanococcales		
Methanococcus	Cocos irregulares	$H_2 + CO_2$, piruvato + CO_2, formato
Methanothermococcus	Cocos	$H_2 + CO_2$, formato
Methanocaldococcus	Cocos	$H_2 + CO_2$
Methanotorris	Cocos	$H_2 + CO_2$
Methanomicrobiales		
Methanomicrobium	Bacilos curtos	$H_2 + CO_2$, formato
Methanogenium	Cocos irregulares	$H_2 + CO_2$, formato
Methanospirillum	Espirilos	$H_2 + CO_2$, formato
Methanoplanus	Células discoides achatadas –ocorrendo como discos finos com bordas agudas	$H_2 + CO_2$, formato
Methanocorpusculum	Cocos irregulares	$H_2 + CO_2$, formato, alcoóis
Methanoculleus	Cocos irregulares	$H_2 + CO_2$, alcoóis, formato
Methanofollis	Cocos irregulares	$H_2 + CO_2$, formato
Methanolacinia	Bacilos irregulares	$H_2 + CO_2$, alcoóis
Methanosarcinales		
Methanosarcina	Grandes cocos irregulares, em pacotes	$H_2 + CO_2$, metanol, metilaminas, acetato
Methanolobus	Cocos irregulares agregados	Metanol, metilaminas
Methanohalobium	Cocos irregulares	Metanol, metilaminas
Methanococcoides	Cocos irregulares	Metanol, metilaminas
Methanohalophilus	Cocos irregulares	Metanol, metilaminas, metil sulfetos
Methanosaeta	De bacilos longos a filamentos	Acetato
Methanosalsum	Cocos irregulares	Metanol, metilaminas, dimetilsulfeto
Methanopyrales		
Methanopyrus	Bacilos em cadeias	$H_2 + CO_2$

[a]As ordens taxonômicas estão em negrito.

Acetogênese x Metanogênese

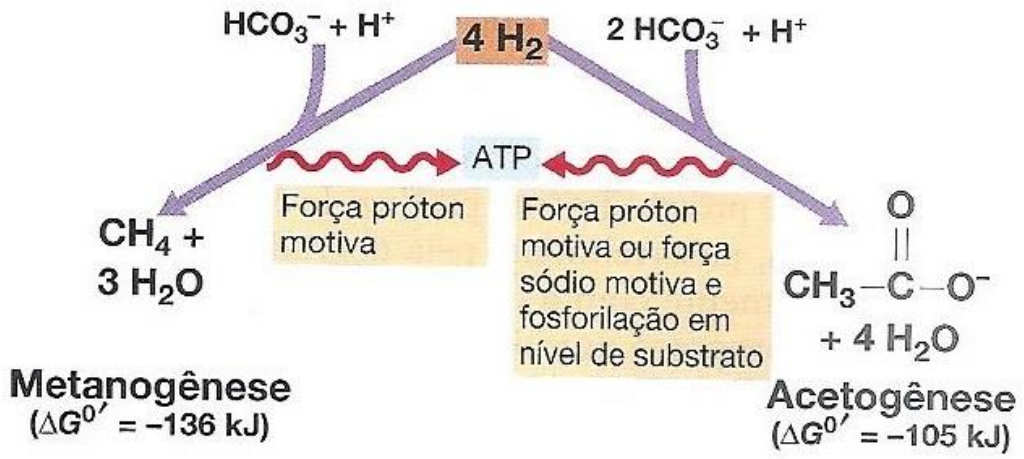


Figura 21.17 **Os processos contrastantes de metanogênese e acetogênese.** Observe a diferença na energia livre liberada nas reações.

Acetogênese

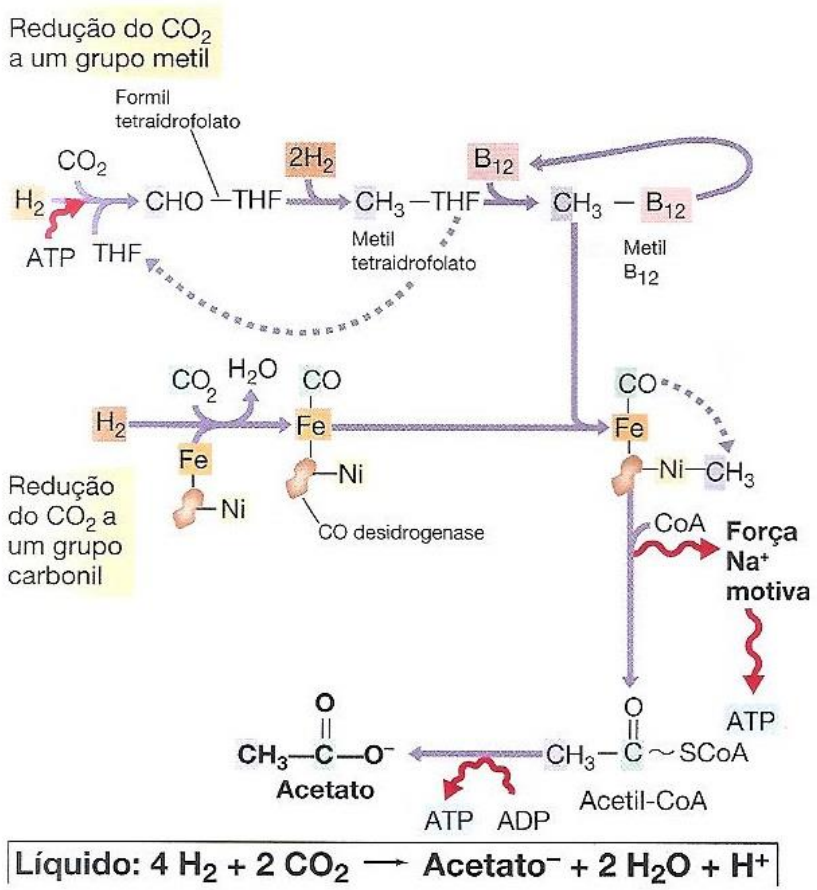


Figura 21.18 **Reações da via do acetil-CoA.** O monóxido de carbono (CO) liga-se a um átomo de Fe na CO desidrogenase, e o grupo CH_3, a um átomo de níquel em um composto orgânico contendo níquel, na CO desidrogenase. Observe como a formação do acetil-CoA está acoplada à geração de uma força Na^+ motiva, a qual é utilizada na condução da síntese de ATP, assim como o ATP é também sintetizado durante a conversão de acetil-CoA a acetato. THF, tetraidrofolato; B_{12}, vitamina B_{12} em um intermediário ligado a uma enzima.

Metanogênese

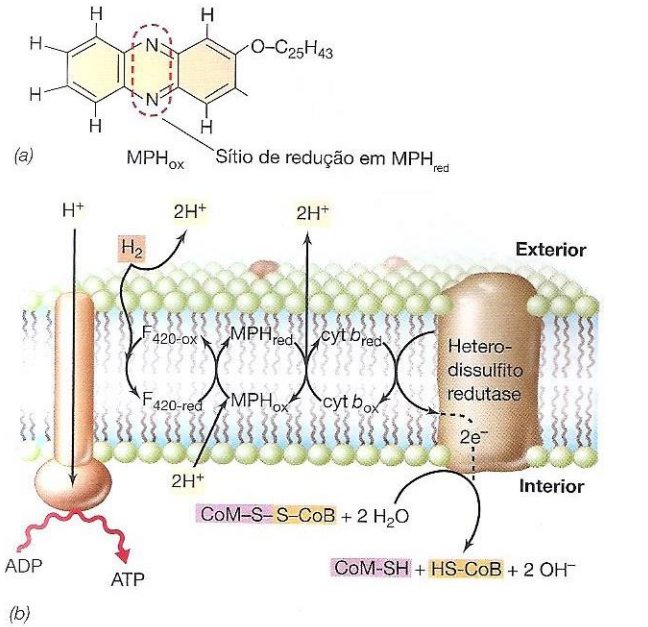


Figura 21.23 **Conservação de energia na metanogênese.** (a) Estrutura de metanofenazina (MPH, na parte b), um carreador de elétrons da cadeia de transporte que promove a síntese de ATP; o anel central da molécula pode ser alternadamente reduzido e oxidado. (b) Etapas do transporte de elétrons. Os elétrons oriundos do H_2 reduzem F_{420} e, então, a metanofenazina. Esta última, por meio de um citocromo do tipo *b*, reduz a heterodissulfeto redutase, com a extrusão de prótons para fora da membrana. Na etapa final, a heterodissulfeto redutase reduz o complexo CoM-S-S-CoB em HS-CoM e HS-CoB. Ver, na Figura 21.19, as estruturas de CoM e CoB.

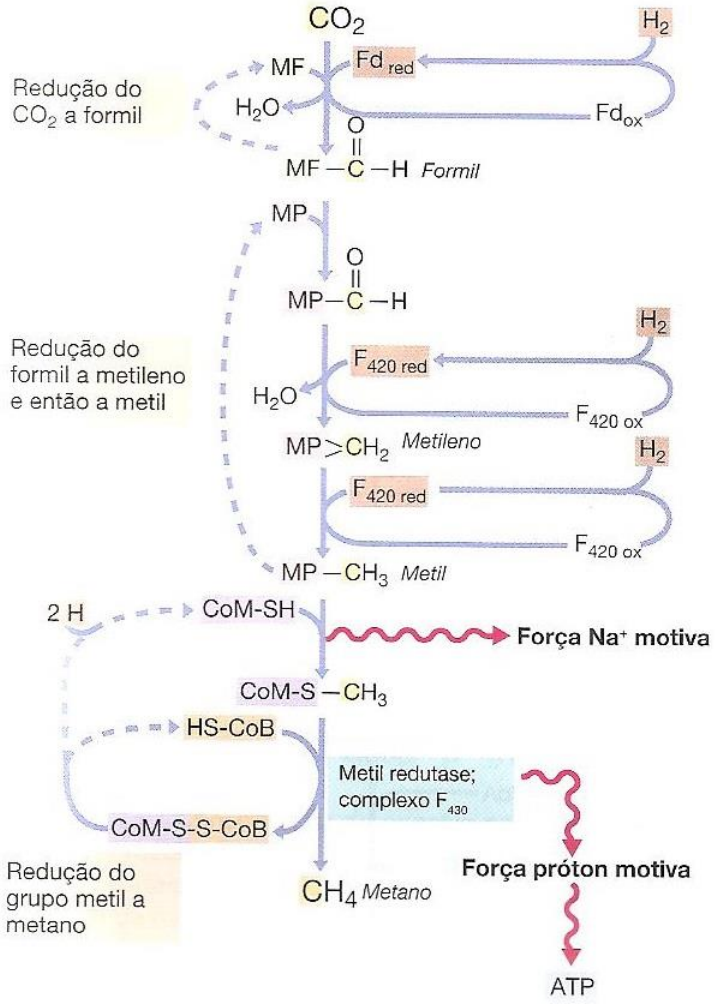
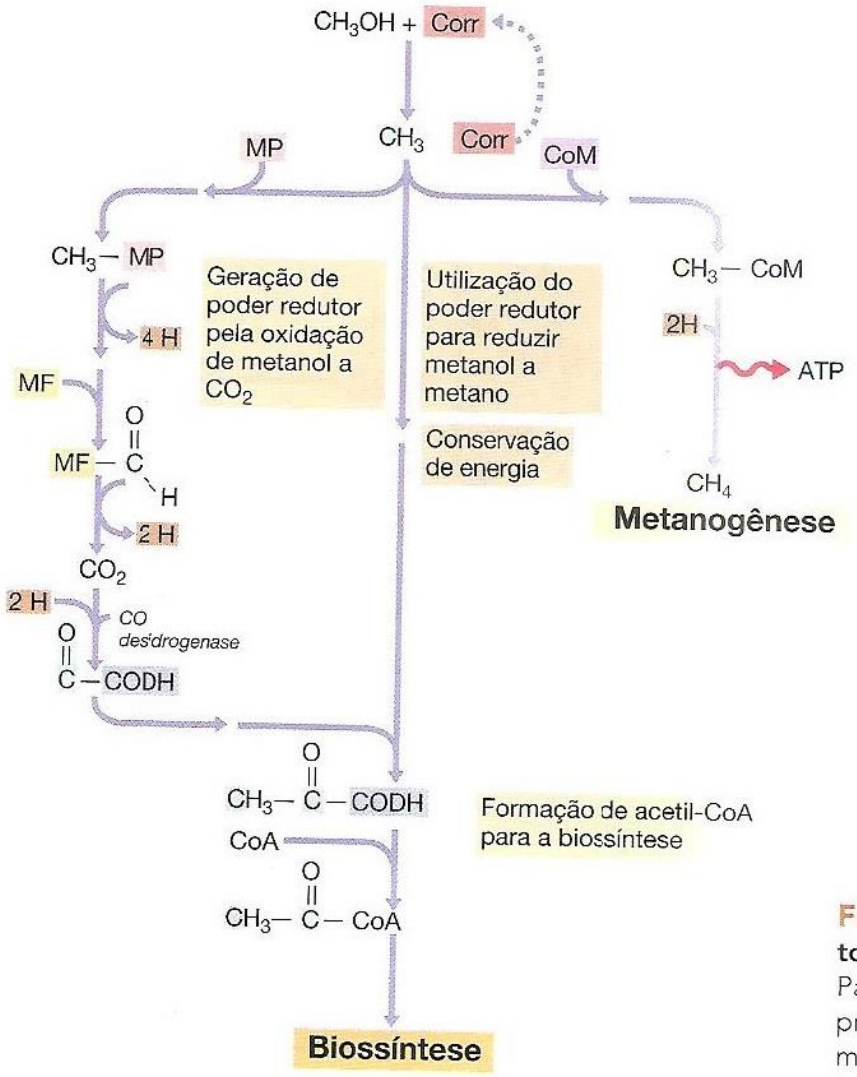
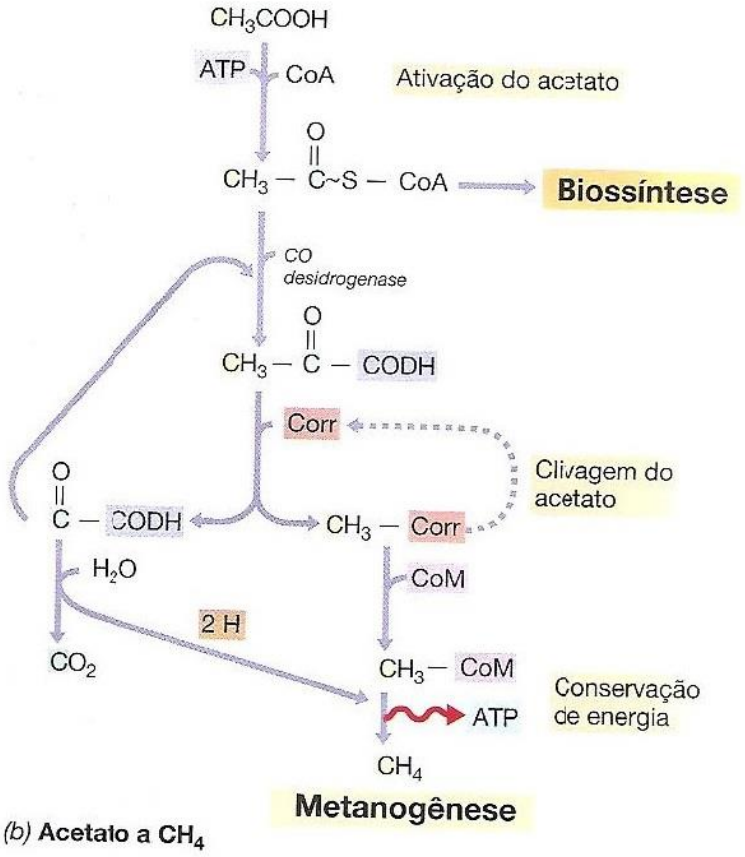


Figura 21.21 **Metanogênese, a partir de CO_2 e H_2.** O átomo de carbono reduzido é assinalado em amarelo, enquanto a fonte de elétrons é destacada em marrom. Ver, na Figura 21.19, as estruturas das coenzimas, e, no texto, uma discussão sobre a bomba reversível de Na$^+$. MF, metanofurano; MP, metanopterina; CoM, coenzima M; F_{420red}, coenzima F_{420} reduzida; F_{430}, coenzima F_{430}; Fd, ferredoxina; CoB, coenzima B.

Metanogênese



(a) **Metanol a CH_4**



(b) **Acetato a CH_4**

Figura 21.22 **A metanogênese a partir de metanol e acetato.** As duas séries de reações contêm partes da via do acetil-CoA. Para o crescimento a partir do metanol, a maior parte do carbono presente no metanol é convertida a CH_4, enquanto uma quantidade menor é convertida a CO_2 ou, pela formação de acetil-CoA, é assimilada em compostos celulares. As abreviações e cores utilizadas são as mesmas empregadas nas Figuras 21.19 e 21.21. Corr, proteína contendo corrinoide; CODH, monóxido de carbono desidrogenase.

Metanogênese e sintrofia

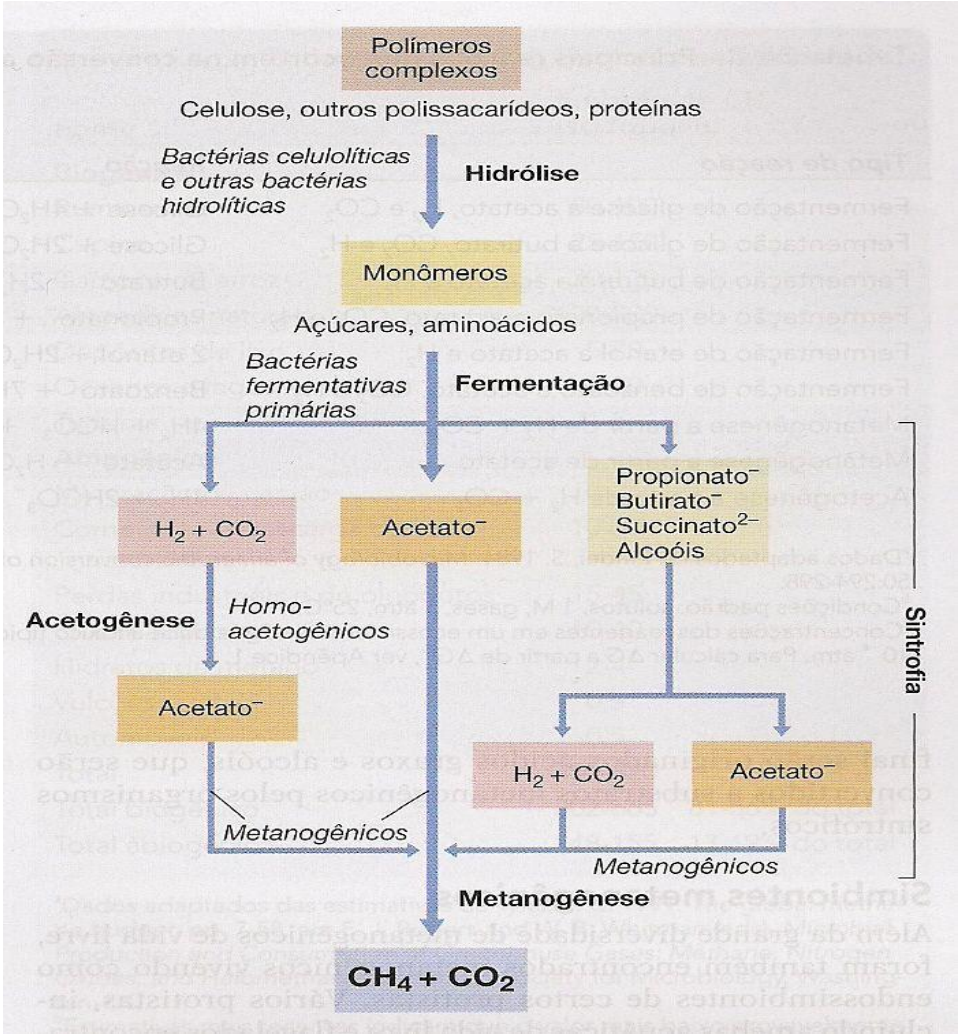


Figura 24.3 **Decomposição anóxica.** É apresentado o processo geral de decomposição anóxica, em que vários grupos de anaeróbios fermentativos cooperam na conversão de compostos orgânicos complexos a metano (CH_4) e CO_2. Este quadro é representativo de ambientes onde as bactérias redutoras de sulfato desempenham apenas um papel secundário, por exemplo, em sedimentos de lagos de água doce, no lodo de esgoto de biorreatores ou no rúmen.

Fermentação de etanol:

$$2\ CH_3CH_2OH + 2\ H_2O \rightarrow 4\ H_2 + 2\ CH_3COO^- + 2\ H^+$$

$\Delta G^{0\prime} = +19{,}4$ kJ/reação

Metanogênese:

$$4\ H_2 + CO_2 \rightarrow CH_4 + 2\ H_2O$$

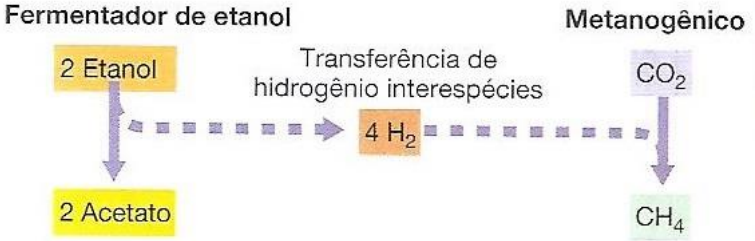
$\Delta G^{0\prime} = -130{,}7$ kJ/reação

Reação acoplada:

$$2\ CH_3CH_2OH + CO_2 \rightarrow CH_4 + 2\ CH_3COO^- + 2\ H^+$$

$\Delta G^{0\prime} = -111{,}3$ kJ/reação

(*a*) Reações



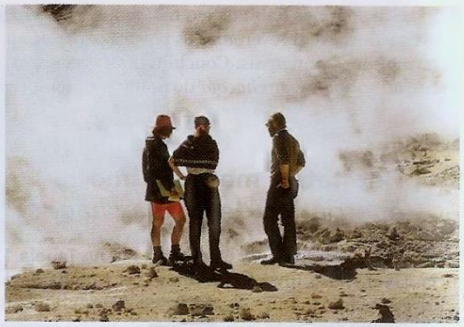
(*b*) Transferência sintrófica de H_2

Figura 21.10 **Sintrofia: transferência de H_2 interespécies.** A fermentação de etanol a metano e acetato, pela associação sintrófica de uma bactéria oxidante de etanol e um parceiro consumidor de H_2, (metanogênico) é apresentada. (*a*) Reações envolvidas. Os dois organismos partilham a energia liberada pela reação acoplada. (*b*) Natureza da transferência sintrófica de H_2.

Tabela 17.7 Hábitats de *Crenarchaeota*

Característica	Região termal[a]		Região não termal[b]
	Terrestre	Marinho	
Localização	Solfataras (fontes termais, fumarolas, fendas lodosas, solos aquecidos por vapor); usinas de energia geotérmica; profundamente, na crosta terrestre	Fontes termais submarinas, sedimentos e fendas quentes ("fumarolas negras"); reservatórios profundos de petróleo	Planctônicos, em oceanos ao redor do mundo; águas antárticas próximas à costa e profundas; gelo marinho; simbiontes de esponjas marinhas
Temperatura	Na superfície até 100°C; abaixo da superfície, superior a 100°C	Até 400°C (fumarolas)	−2 a +4°C
Salinidade/pH	Geralmente abaixo de 1% de NaCl; pH 0,5-9	Moderada, cerca de 3% de NaCl; pH 5-9	3-8% de NaCl; pH 7-9
Gases e outros nutrientes	CO_2, CO, CH_4, H_2, H_2S, S^0, $S_2O_3^{2-}$, SO_4^{2-}, NH_4^+, N_2	Idem ao terrestre	CO_2, N_2, O_2; para os quimiolitotróficos, substratos inorgânicos, como NH_4^+

[a]Ver Figuras 17.10 e 17.16 (∞ Figuras 24.32 e 24.33).
[b]Ver Figura 17.22. Algumas espécies de *Euryarchaeota* estão também presentes em águas oceânicas.



(a)



(b)



(c)



(d)



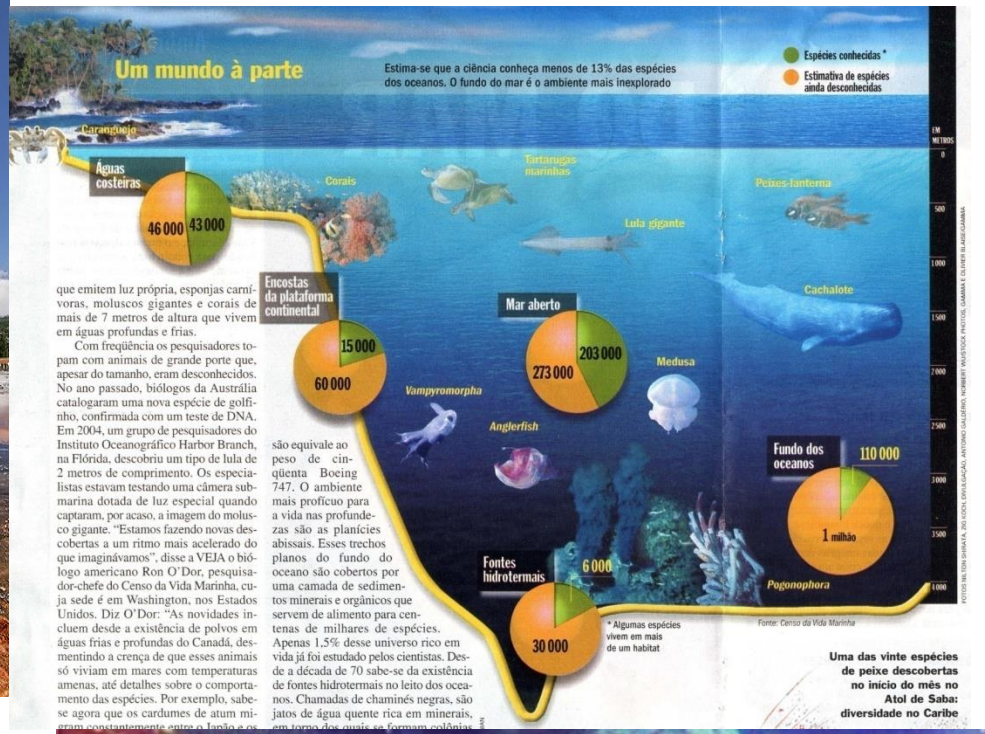


Figura 17.16 Hábitats de *Archaea* hipe
solfatara típica situada no Parque Nacional de
de vapor rico em sulfeto de hidrogênio emer
restre. Em virtude do calor e da acidez, são
procariotos. (*b*) Fonte termal rica em enxofre,
densas populações de *Sulfolobus*. A acidez
sulfurosas é decorrente da oxidação de H_2S é
fúrico) por *Sulfolobus* e procariotos relacionad
te fervente, de pH neutro, no Parque de Yell
rial. Várias espécies diferentes de *Archaea* hip
ser encontradas em tal hábitat. (*d*) Uma fonte
em ferro, outro hábitat de *Sulfolobus*. Aqui,
Fe^{3+} (ao invés de S^0 a SO_4^{2-}) origina as cond
$H_2O \rightarrow Fe(OH)_3 + 3\,H^+$).

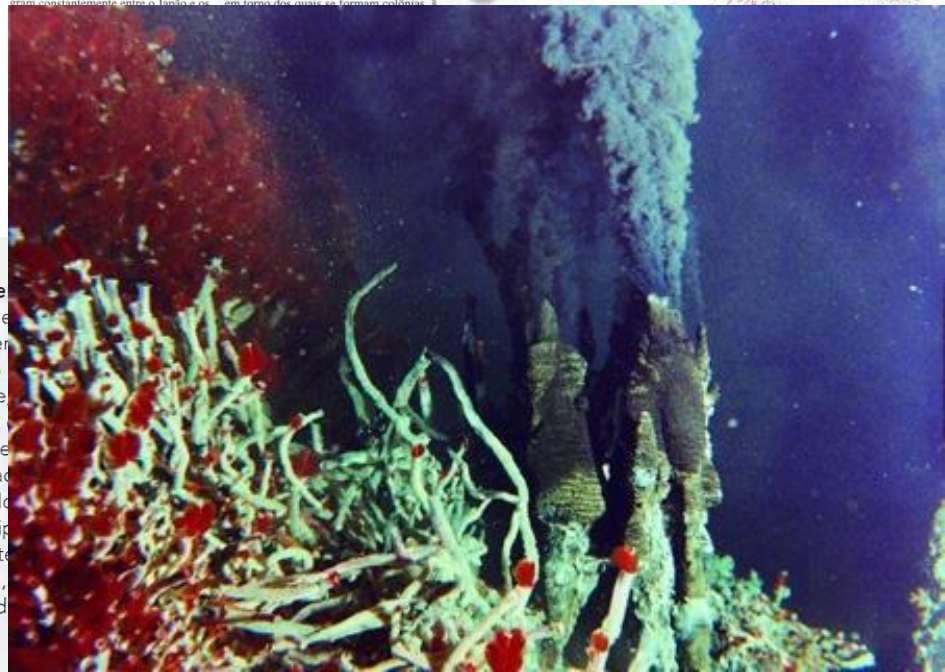


Tabela 17.8 Reações de geração de energia em *Archaea* hipertermofílicas

Classe nutricional	*Reação de geração de energia*	*Tipo metabólico*[a]	*Exemplos*
Quimiorganotrófico	Composto orgânico + $S^0 \rightarrow H_2S + CO_2$	RAn	*Thermoproteus, Thermococcus, Desulfurococcus, Thermofilum, Pyrococcus*
	Composto orgânico + $SO_4^{2-} \rightarrow H_2S + CO_2$	RAn	*Archaeoglobus*
	Compostos orgânicos + $O_2 \rightarrow H_2O + CO_2$	RAe	*Sulfolobus*
	Composto orgânico $\rightarrow CO_2 + H_2$ + ácidos graxos	RAn	*Staphylothermus, Pyrodictium*
	Composto orgânico + $Fe^{3+} \rightarrow CO_2 + Fe^{2+}$	RAn	*Pyrodictium*
	Piruvato $\rightarrow CO_2 + H_2$ + acetato	RAn	*Pyrococcus*
	Peptídeos ($H_2 + S^0 \rightarrow H_2S$ estimula o crescimento)	F	*Hyperthermus*
Quimiolitotrófico	$H_2 + S^0 \rightarrow H_2S$	RAn	*Acidianus, Pyrodictium, Thermoproteus, Stygiolobus, Ignicoccus*
	$H_2 + NO_3^- \rightarrow NO_2^- + H_2O$ (em algumas espécies, NO_2^- é reduzido a N_2)	RAn	*Pyrobaculum*
	$4\,H_2 + NO_3^- + H^+ \rightarrow NH_4^+ + 2\,H_2O + OH^-$	RAn	*Pyrolobus*
	$H_2 + 2\,Fe^{3+} \rightarrow 2\,Fe^{2+} + 2\,H^+$	RAn	*Pyrobaculum, Pyrodictium, Archaeoglobus*
	$2\,H_2 + O_2 \rightarrow 2\,H_2O$	RAe	*Acidianus, Sulfolobus, Pyrobaculum*
	$2\,S^0 + 3\,O_2 + 2\,H_2O \rightarrow 2\,H_2SO_4$	RAe	*Sulfolobus, Acidianus*
	$2\,FeS_2 + 7\,O_2 + 2\,H_2O \rightarrow 2\,FeSO_4 + 2\,H_2SO_4$	RAe	*Sulfolobus, Acidianus, Metallosphaera*
	$2\,FeCO_3 + NO_3^- + 6\,H_2O \rightarrow 2Fe(OH)_3 + NO_2^- + 2HCO_3^- + 2\,H^+ + H_2O$	RAn	*Ferroglobus*
	$4\,H_2 + SO_4^{2-} + 2\,H^+ \rightarrow 4\,H_2O + H_2S$	RAn	*Archaeglobus*
	$4\,H_2 + CO_2 \rightarrow CH_4 + 2\,H_2O$	RAn	*Methanopyrus, Methanocaldococcus, Methanothermus*

[a]RAn, respiração anaeróbia; RAe, respiração aeróbia; F, fermentação

Tabela 17.9 Propriedades de alguns *Crenarchaeota* hipertermofílicos

Ordem/ Gênero[a]	Morfologia	Relação com O_2[b]	Temperatura			pH Ótimo
			Mínima	Ótima	Máxima	
Sulfolobales						
Sulfolobus	Cocos lobulados	Ae	55	75	87	2-3
Acidianus	Cocos	Fac	60	88	95	2
Metallosphaera	Cocos	Ae	50	75	80	2
Stygiolobus	Cocos lobulados	An	57	80	89	3
Sulfurisphaera	Cocos	Fac	63	84	92	2
Sulfurococcus	Cocos	Ae	40	75	85	2,5
Thermoproteales						
Thermoproteus	Bacilo	An	60	88	96	6
Thermofilum	Bacilo	An	70	88	95	5,5
Pyrobaculum	Bacilo	Fac	74	100	102	6
Caldivirga	Bacilo	An	60	85	92	4
Thermocladium	Bacilo	An	60	75	80	4,2
Desulfurococcales						
Desulfurococcus	Cocos	An	70	85	95	6
Aeropyrum	Cocos	Ae	70	95	100	7
Staphylothermus	Cocos em cachos	An	65	92	98	6-7
Pyrodictium	Discoides, com filamentos	An	82	105	110[c]	6
Pyrolobus	Cocos lobulados	Fac	90	106	113	5,5
Thermodiscus	Discoide	An	75	90	98	5,5
Ignicoccus	Cocos irregulares	An	65	90	103	5
Hyperthermus	Cocos irregulares	An	75	102	108	7
Stetteria	Cocos	An	68	95	102	6
Sulfophobococcus	Discoide	An	70	85	95	7,5
Thermosphaera	Cocos	An	67	85	90	7
Linhagem 121	Cocos	An	85	106	121	7
Archaeoglobales[c]						
Archaeoglobus	Cocos	An	64	83	95	7
Ferroglobus	Cocos irregulares	An	65	85	95	7
Thermococcales[d]						
Thermococcus	Cocos	An	70	88	98	6-7
Pyrococcus	Cocos	An	70	100	106	6-8

[a]As denominações de grupos terminando em "ales" referem-se à denominação da ordem (Seção 14.14).
[b]Ae, aeróbio; An, anaeróbio; Fac, facultativo.
[c]Uma espécie é capaz de crescer a 121°C.
[d]Filogeneticamente, os gêneros desta ordem de hipertermófilos são membros de *Euryarchaeota* (ver Seções 17.6 e 17.7).

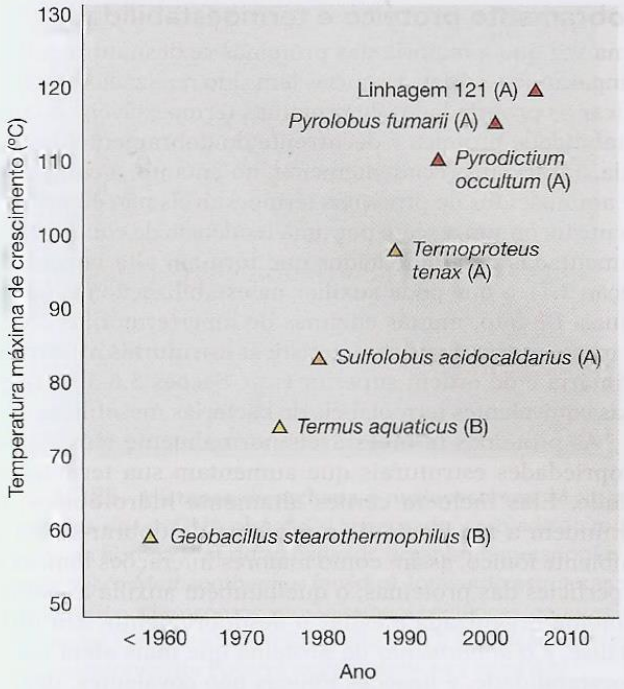


Figura 17.23 **Procariotos termofílicos e hipertermofílicos.** O gráfico apresenta as espécies que foram os recordistas em relação à temperatura mais elevada para o crescimento, de antes de 1960 até o presente. Os estudos relatando essas novas espécies aumentaram repetidamente o limite superior conhecido de temperatura para a

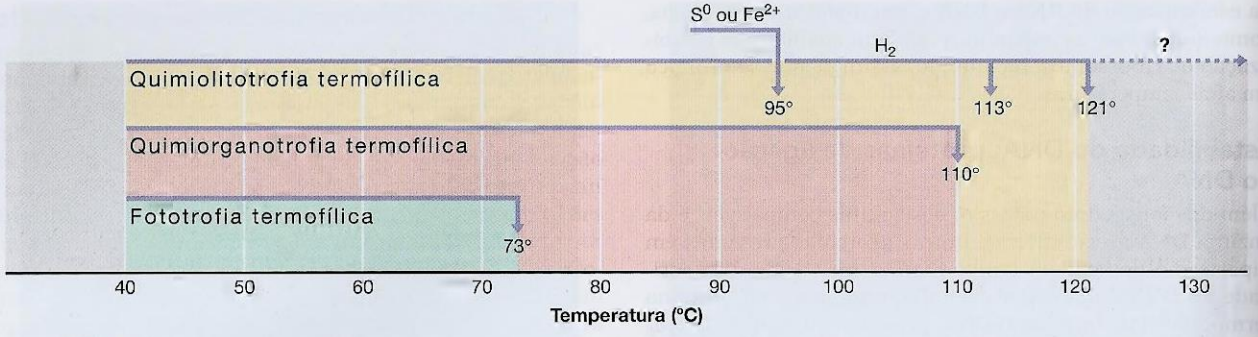


Figura 17.26 **Limites superiores de temperatura para o metabolismo energético.** Fototrofia, *Synechococcus lividus* (*Bacteria*, cianobactérias); quimiorganotrofia, *Pyrodictium occultum* (*Archaea*); quimiolitotrofia, S^0 como doador de elétrons, *Acidianus infernus* (*Archaea*); quimiolitotrofia, Fe^{2+} como doador de elétrons, *Ferroglobus placidus* (*Archaea*); quimiolitotrofia, H_2 como doador de elétrons, *Pyrolobus fumarii* (*Archaea*, 113°C); linhagem 121 (*Archaea*, 121°C). A linhagem 121 também cresce a partir de formato, porém esse composto pode ser metabolizado a partir de $H_2 + CO_2$.