

Características das Células Procarióticas e Eucarióticas

CAPÍTULO

4



Intimidado por todas estas portas? Qual delas abrir? Aonde elas vão levar? Será você capaz de passar por elas? Talvez estejam todas trancadas. E agora?

Talvez estas seriam perguntas que você faria caso fosse uma molécula relativamente grande tentando entrar ou sair de uma célula. Do mesmo modo que há uma variedade fantástica de portas, há também uma diversidade de moléculas protéicas transportadoras nas membranas das células. Estas moléculas controlam o que entra e o que sai da célula. Elas podem deixar algumas moléculas entrarem enquanto mantêm outras do lado de fora. Podem também exigir que certa molécula saia ao mesmo tempo em que uma outra está entrando. Em suas várias formas, as moléculas protéicas transportadoras ajudam a controlar a movimentação na membrana da célula.

Conhecimentos Indispensáveis

coloração de Gram	(Capítulo 3)
coloração álcool-ácida	(Capítulo 3)
ligações polares	(Capítulo 2)
ligações covalentes	(Capítulo 2)
esteróis	(Capítulo 2)
proteínas	(Capítulo 2)
íons	(Capítulo 2)
DNA	(Capítulo 2)

Já consideramos os princípios químicos que se aplicam às células, além de como usar o microscópio e os corantes para observá-las. Podemos agora observar a estrutura e o funcionamento da própria célula.

Tipos Celulares Básicos

Todas as células vivas podem ser classificadas como procarióticas, das palavras gregas *pro* (antes) e *karyon* (núcleo), ou eucarióticas, de *eu* (verdadeiro) e *karyon* (núcleo). As células procarióticas não possuem núcleo e outras estruturas contidas em membrana, ao passo que as eucarióticas possuem tais estruturas.

Todos os organismos procariontes são unicelulares, como exemplificado pelas bactérias. A maior parte deste livro é dedicada ao estudo destes organismos. Os seres eucariontes incluem todos os vegetais, animais, fungos e protistas (organismos como a *Amoeba*, o *Paramecium* e o parasita da malária). Estudaremos os eucariontes, especialmente os fungos e os vários parasitas, além das interações entre as células eucarióticas e procarióticas.

As células procarióticas e eucarióticas são semelhantes em vários aspectos. Ambas estão circundadas pela membrana celular, ou membrana plasmática. Apesar de algumas células possuírem estruturas que se estendem para além desta membrana

Perguntas que Vamos Explorar

- Quais as características das células procarióticas e eucarióticas?
- Como as células procarióticas diferem entre si em tamanho, forma e arranjo?
- Como estão relacionadas a estrutura e a função das paredes e das membranas da célula bacteriana?
- Como estão relacionadas a estrutura e a função em outros componentes bacterianos?
- Como estão relacionadas a estrutura e a função das membranas plasmáticas dos eucariontes?
- Como estão relacionadas a estrutura e a função em outros componentes eucariontes?
- Como funcionam os processos de transporte passivo, e por que eles são importantes? Qual a função do transporte ativo e qual a sua importância?
- Como ocorrem a endocitose e a exocitose, e qual a sua importância?

ou de outras estruturas que as envolvem, a membrana define os limites da célula viva. Tanto as células procarióticas como as eucarióticas também codificam informações genéticas em moléculas de DNA.

Estes dois tipos de células são *diferentes* em outros aspectos importantes. Nas células eucarióticas, o DNA está em um núcleo circundado por um *envoltório nuclear*; já nas células procarióticas, o DNA está em uma região nuclear não circundada por uma membrana. As células eucarióticas possuem também uma variedade de estruturas internas chamadas

organelas, ou “pequenos órgãos”, que estão circundadas por uma ou mais membranas. As células procarióticas geralmente não possuem organelas deste tipo. Nós nos beneficiamos de algumas destas diferenças entre as células humanas eucarióticas e as células bacterianas procarióticas quando tentamos controlar as bactérias causadoras de doenças sem prejudicar o hospedeiro humano.

Neste capítulo, examinaremos as semelhanças e diferenças entre as células procarióticas e as eucarióticas, como resumido no Quadro 4.1. (Observe este quadro cada vez que você aprende

➤ **Quadro 4.1** Semelhanças e diferenças entre células procarióticas e eucarióticas

Características	Células procarióticas	Células eucarióticas
Estruturas genéticas		
Material genético (DNA)	Encontrado em cromossomo unitário	Tipicamente encontrado em cromossomos duplos
Local que contém informações genéticas	Região nuclear (nucleóide)	Núcleo envolvido por membrana
Núcléolo	Ausente	Presente
Histonas	Ausentes	Presentes
DNA extracromossômico	Nos plasmídios	Nas organelas, tais como mitocôndrias e cloroplastos, e nos plasmídios
Estruturas intracelulares		
Eixo mitótico	Ausente	Presente durante a divisão celular
Membrana plasmática	Estrutura de mosaico fluido sem esteróis	Estrutura de mosaico fluido com esteróis
Membranas internas	Apenas em organismos fotossintéticos	Numerosas organelas envolvidas por membranas
Retículo endoplasmático	Ausente	Presente
Enzimas respiratórias	Membrana celular	Mitocôndrias
Cromatóforos	Presentes em bactérias fotossintéticas	Ausentes
Cloroplastos	Ausentes	Presentes em algumas
Aparelho de Golgi	Ausente	Presente
Lisossomos	Ausentes	Presentes
Peroxisomos	Ausentes	Presentes
Ribossomos	70S	80S no citoplasma e no retículo endoplasmático, 70S nas organelas
Citoesqueleto	Ausente	Presente
Estruturas extracelulares		
Parede celular	Peptidoglicano, encontrado na maioria das células	Celulose, quitina ou ambas, encontradas tanto nas células dos vegetais clorofilados quanto nas células fúngicas
Camada externa	Cápsula ou camada limosa	Película, carapaça ou concha em determinados protistas
Flagelos	Quando presentes, são compostos por fibrilas de flagelina	Quando presentes, são compostos por uma estrutura complexa envolta por membrana com disposição de microtúbulo “9+2”
Cílios	Ausentes	Presentes como estruturas menores que os flagelos porém semelhantes a eles, em algumas células eucarióticas
<i>Pili</i>	Presentes como <i>pili</i> de ligação ou de conjugação em algumas células procarióticas	Ausentes
Processos reprodutivos		
Divisão celular	Divisão binária	Mitose e/ou meiose
Transferência sexual de material genético	Não é parte da reprodução	Meiose
Reprodução sexuada ou assexuada	Apenas reprodução assexuada	Reprodução sexuada ou assexuada

der sobre uma nova estrutura celular.) Os vírus não se encaixam em nenhuma das categorias, já que são acelulares. Entretanto, alguns deles infectam as células procarióticas, ao passo que outros infectam as eucarióticas. O Cap. 10 irá examinar os vírus detalhadamente.

Células Procarióticas

Estudos detalhados sobre as células revelaram que os seres procariontes são suficientemente diferentes para serem separados em dois grandes grupos chamados *domínios*. Um conceito relativamente novo em classificação, o *domínio* é a categoria taxonômica mais alta, superior ainda à categoria *reino*. Existem três *domínios*: dois procariontes e um eucarionte:

- Archaea (arqueobactéria) (de *archae*, antigo)
- Bactéria (eubactéria)
- Eukarya

Todos os membros dos domínios Archaea e Bactéria são procariontes e ambos têm sido tradicionalmente chamados de tipos de bactéria. Existe um problema na terminologia em relação ao uso da letra *b* na palavra *bactéria* em letra minúscula ou em maiúscula. Todas as bactérias (com letra minúscula) são procariontes, mas nem todos os procariontes pertencem ao domínio Bactéria (B maiúsculo). As diferenças entre Archaea e Bactéria são mais moleculares do que estruturais. Por isso, a maior parte do que temos a dizer neste capítulo sobre “bactérias” aplica-se tanto ao Archaea quanto ao Bactéria. (Discutiremos sobre o Archaea adiante, no Cap. 11.)

A maioria das bactérias neste planeta, tanto as que vivem no meio ambiente quanto as que vivem no interior ou sobre os corpos dos seres humanos, pertence ao domínio Bactéria. Até agora, não temos conhecimento de nenhuma Archaea causadora de doença. Contudo, elas são muito importantes para a ecologia de nosso planeta, especialmente em meios extremos, como em fontes hidrotermais em águas profundas, onde águas carregadas de enxofre, a temperaturas que excedem o ponto de ebulição da água, jorram das fontes no fundo do mar.

Como as Bactérias se Assemelham à Carne?

Tanto as paredes das células bacterianas quanto as organelas e as células eucarióticas estão esquematizadas em seu livro-texto de modo a demonstrar suas disposições tridimensionais. São estas ilustrações uma fantasia da imaginação, ou há algum outro modo de construir estruturas complexas tridimensionais de objetos submicroscópicos extremamente pequenos? Usar sucessivas seções (isto é, examinar pedaços adjacentes, um imediatamente após o outro) é um método usado para elucidar os relacionamentos tridimensionais entre as partes microscópicas das células. A determinação de formas complexas usando cortes seriados não é diferente da determinação do formato e tamanho dos glóbulos gordurosos e dos grãos de pimenta encontrados em um bom salame. Depois de fatiar o salame ordenadamente, a geometria de suas inclusões é revelada como se a forma de cada fatia fosse sobreposta à seção precedente. Usando sucessivas fatias, em conjunto com dados químicos e biofísicos, é possível produzir a estrutura celular tridimensional que ilustra seu texto.

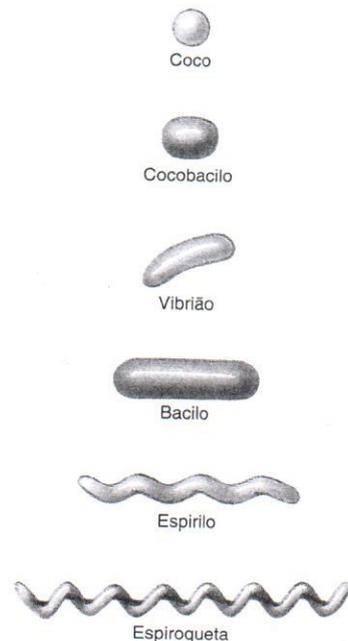
Tamanho, Forma e Arranjo

Tamanho

Os procariontes estão entre os menores organismos. A maioria deles mede de 0,5 a 2,0 μm de diâmetro. Comparando, uma hemácia humana mede em média 7,5 μm . É bom lembrar, entretanto, que, apesar de usarmos com frequência o diâmetro para especificar o tamanho das células, muitas delas não possuem forma esférica. Algumas bactérias espirais possuem diâmetro bem maior, e algumas cianobactérias medem 60 μm . Devido ao seu pequeno tamanho, as bactérias possuem grande relação superfície/volume. Por exemplo, as bactérias esféricas com 2 μm de diâmetro possuem uma área de superfície de aproximadamente 12 μm^2 e um volume em torno de 4 μm^3 . Sua relação superfície/volume é 12:4 ou 3:1. Contrariamente, as células eucarióticas, com diâmetro de 20 μm , possuem em média uma área superficial de 1.200 μm^2 e um volume de aproximadamente 4.000 μm^3 . A ordem de grandeza de sua relação superfície/volume (1.200:4.000) é dez vezes menor (0,3:1). A alta relação superfície/volume das bactérias significa que nenhuma parte interna da célula está muito longe da superfície, e que os nutrientes podem alcançar fácil e rapidamente todas as partes da célula.

Forma

Geralmente, as bactérias apresentam três formas básicas — esférica, em bastão e espiral (> Fig. 4.1). Há, entretanto, muitas variações. Uma bactéria esférica é chamada **coco**, e uma bactéria em bastão é chamada **bacilo**. Algumas bactérias, chamadas *cocobacilos*, são pequenos bastonetes com tamanho intermediário entre os cocos e os bacilos. As bactérias espirais têm uma variedade de formas curvas. Uma bactéria em forma de vírgula é chamada **vibrião**; uma em formato ondulado chama-se **espirilo**;



> Fig. 4.1 Formas mais comuns de bactérias.

já uma em formato de espiral é referida como **espiroqueta**. Algumas bactérias não se encaixam em nenhuma destas categorias, mas possuem um formato fino e comprido ou lobado e irregular. Bactérias quadradas foram descobertas na costa do Mar Vermelho em 1981. Cada lado mede de 2 a 4 μm e às vezes agregam-se em camadas, adquirindo um aspecto semelhante a *waffles*.

Até mesmo as bactérias pertencentes à mesma categoria às vezes variam em tamanho e forma. Quando os nutrientes são abundantes no meio e a divisão celular é rápida, os bastonetes são, com frequência, duas vezes maiores do que aqueles em meios com suprimento moderado de alimentos. Apesar de estas variações de forma dentro de uma mesma espécie bacteriana serem geralmente pequenas, existem exceções. Algumas bactérias variam bastante na forma, mesmo dentro de uma única cultura, fenômeno conhecido como **pleomorfismo**. Além disso, em culturas em processo de envelhecimento, onde os organismos já usaram a maior parte dos nutrientes e liberaram os resíduos, as células são não somente menores, mas também frequentemente demonstram grande diversidade de formas incomuns.

As bactérias quadradas não haviam sido descobertas até 1980; as triangulares só o foram em 1986.

Arranjo

Além de serem encontradas em suas formas características, muitas bactérias são encontradas em grupos de células (> Fig. 4.2). Tais grupos se formam quando as células se dividem sem se separar. Os cocos podem se dividir em um ou dois planos, ou aleatoriamente. A divisão em um plano produz células aos pares (indicadas pelo prefixo *diplo*) ou em cadeias (*estrepto*). A divisão em dois planos produz células em *tétrade* (quatro células dispostas em um cubo). Já a divisão em três planos produz uma *sarcina* (oito células dispostas em um cubo). Os planos de divisão aleatória produzem cachos semelhantes aos das uvas (*estafilo*). Os bacilos dividem-se em apenas um plano, mas podem produzir células conectadas pelas extremidades (como trens), ou lado a lado. As bactérias espirais geralmente não são agrupadas.

Os procariontes se multiplicam mais por divisão binária do que por mitose ou meiose. A nova parede celular cresce, e a célula comprime-se em duas metades nesta área. Em seu interior, o cromossomo se duplica e é encontrado um em cada célula-filha.

- ✓ Os vírus são procariontes? Eucariontes? Por que ou por que não?
- ✓ Compare as relações superfície/volume dos eucariontes e dos procariontes. Qual a relevância desta diferença?
- ✓ Explique como nos procariontes o sexo *não* está relacionado à reprodução. Qual seria seu propósito, então?
- ✓ Os procariontes não possuem mitocôndrias. Qual estrutura exerce sua função?

Visão Geral da Estrutura

Estruturalmente, as células bacterianas (> Fig. 4.3) consistem em:

1. Membrana celular, geralmente envolta pela parede celular e às vezes por uma camada exterior adicional.
2. Citoplasma interno com ribossomos, região nuclear e em alguns casos grânulos e/ou vesículas.
3. Uma variedade de estruturas externas, tais como cápsulas, flagelos e *pili* (pêlos).

Examinaremos cada um destes tipos de estruturas detalhadamente.

Parede Celular

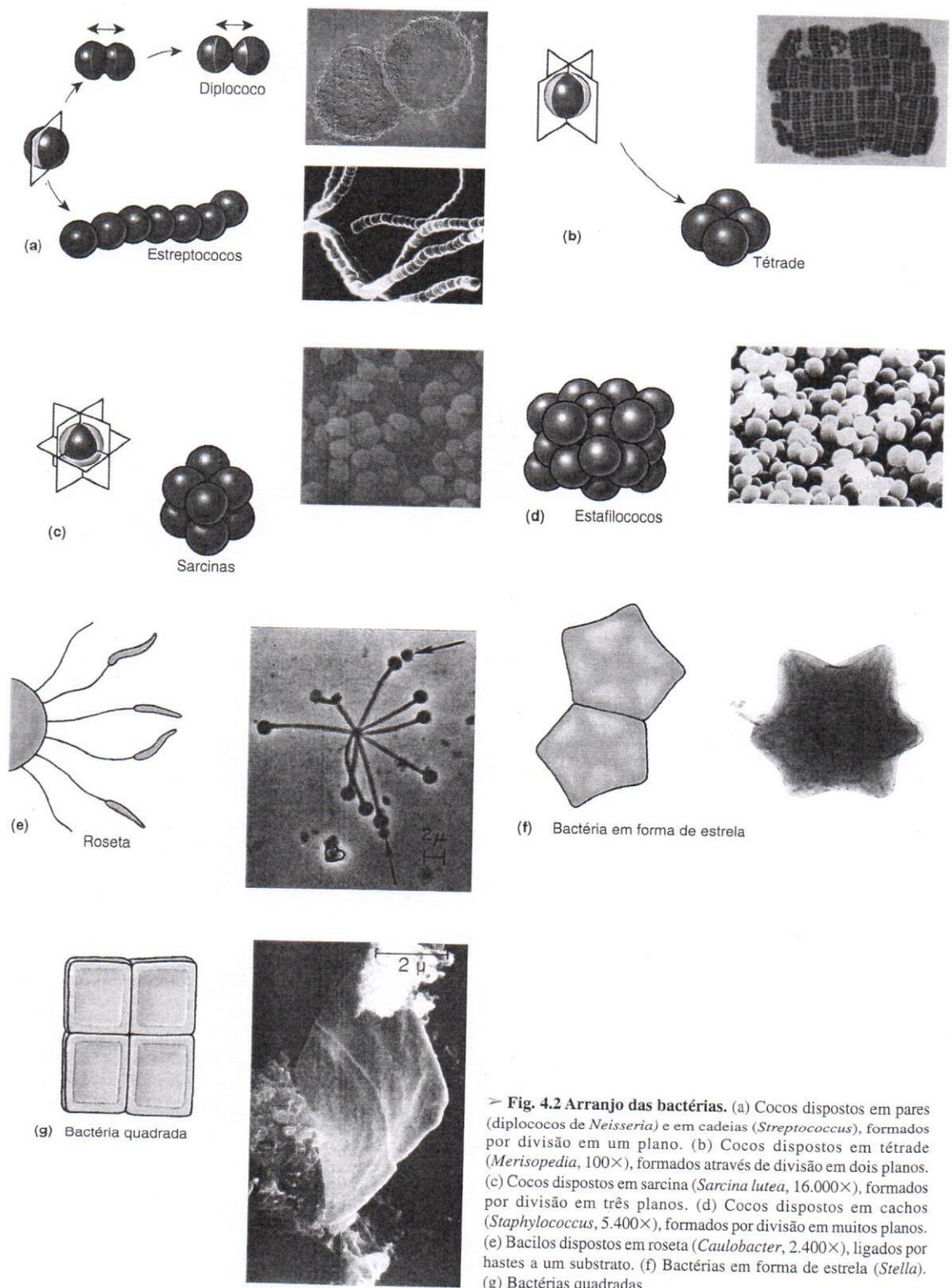
A **parede celular** semi-rígida situada por fora da membrana plasmática é encontrada em quase todas as bactérias. Ela desempenha duas importantes funções. Em primeiro lugar, mantém a forma característica da célula. Se a parede celular for digerida por enzimas, a célula adquire uma forma esférica. Em segundo lugar, impede o rompimento da célula quando líquidos fluem para seu interior através de *osmose* (que será descrita posteriormente neste capítulo). Apesar de a parede celular envolver a membrana celular, em muitos casos ela é extremamente porosa e não desempenha um papel importante no controle da entrada de materiais na célula.

Componentes das Paredes Celulares

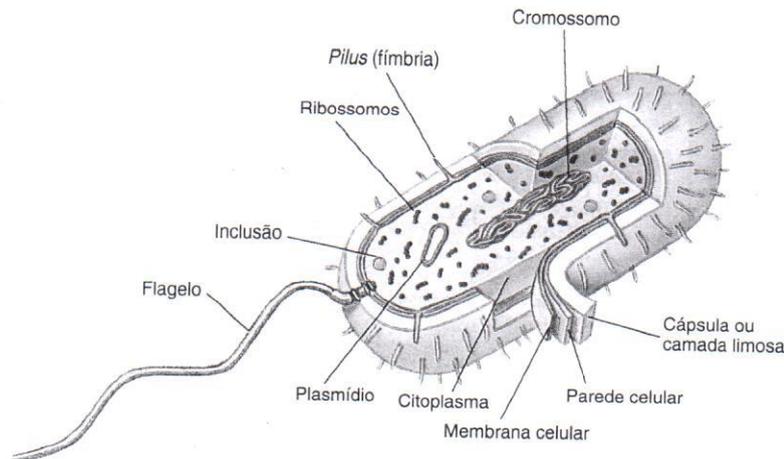
O **peptidoglicano**, também chamado *mureína*, é o componente mais importante da parede celular bacteriana. É um polímero tão grande que pode ser visto como uma enorme molécula ligada covalentemente. Ele forma uma rede de sustentação ao redor da bactéria que se assemelha a uma cerca formada por múltiplas fileiras de correntes unidas (> Fig. 4.4). No polímero de peptidoglicano, as moléculas de *N*-acetilglicosamina (gluNAc) alternam-se com as moléculas de ácido *N*-acetilmurâmico (murNAc). Estas moléculas são ligadas de forma cruzada por tetrapeptídios, ou seja, cadeias de quatro aminoácidos. Na maioria dos organismos Gram-positivos, o terceiro aminoácido é a lisina; na maioria dos organismos Gram-negativos, o terceiro aminoácido é o ácido diaminopimélico. Os aminoácidos, assim como muitos outros compostos orgânicos, possuem *estereoisômeros* — estruturas que são imagens espectrais umas das outras, do mesmo modo que a mão esquerda é a imagem espectral da mão direita. Nas cadeias tetrapeptídicas, alguns dos aminoácidos são imagens espectrais daqueles mais comumente encontrados nos seres vivos. Estas cadeias geralmente não são quebradas porque a maior parte dos organismos não possui enzimas que possam digerir formas estereoisoméricas.

A parede celular dos organismos Gram-positivos possui uma molécula adicional, o ácido teicóico. O **ácido teicóico** é constituído por um carboidrato, fosfatos e um álcool que pode ser o glicerol ou o ribitol. Ele ocorre em polímeros de até 30 unidades de comprimento. Estes polímeros estendem-se além da parede celular, ou mesmo além da cápsula em bactérias encapsuladas. Apesar de sua exata função permanecer obscura, o ácido teicóico funciona como sítios de ligação para bacteriófagos (vírus que infectam bactérias).

A **membrana externa**, encontrada nas bactérias Gram-negativas, é uma membrana em bicamada (que será discutida na próxima seção). Ela forma a camada mais externa da parede celular e está ligada ao peptidoglicano por uma camada quase contínua de pequenas moléculas de lipoproteínas (proteínas combinadas a um lipídio). As lipoproteínas estão embutidas na membrana externa e covalentemente ligadas ao peptidoglicano. A membrana



> **Fig. 4.2** Arranjo das bactérias. (a) Cocos dispostos em pares (diplococos de *Neisseria*) e em cadeias (*Streptococcus*), formados por divisão em um plano. (b) Cocos dispostos em téttrade (*Merisopedia*, 100 \times), formados através de divisão em dois planos. (c) Cocos dispostos em sarcina (*Sarcina lutea*, 16.000 \times), formados por divisão em três planos. (d) Cocos dispostos em cachos (*Staphylococcus*, 5.400 \times), formados por divisão em muitos planos. (e) Bacilos dispostos em roseta (*Caulobacter*, 2.400 \times), ligados por hastes a um substrato. (f) Bactérias em forma de estrela (*Stella*). (g) Bactérias quadradas.



> Fig. 4.3 Uma célula procariótica típica. A célula representada é um bacilo com flagelo polar (um flagelo numa extremidade).

externa age como uma peneira grosseira e exerce pequeno controle no movimento de substâncias para dentro e para fora da célula. Entretanto, controla o transporte de determinadas proteínas do meio. Proteínas chamadas porinas formam canais através da membrana externa. A superfície mais externa da membrana externa possui antígenos de superfície e receptores. Alguns destes receptores se ligam a vírus e assim os auxiliam a infectar a bactéria.

O **lipopolissacarídeo (LPS)**, também chamado **endotoxina**, é uma parte importante da membrana externa e pode ser usado para identificar bactérias Gram-negativas. É parte integrante da parede celular e não é liberado até que a parede celular da bactéria morta seja decomposta. O LPS é composto de polissacarídeos e do **lipídio A** (> Fig. 4.5). Os polissacarídeos são encontrados em cadeias laterais repetidas que se estendem para fora do organismo. Estas unidades repetidas são usadas para identificar as diferentes bactérias Gram-negativas. O lipídio A é responsável pelas propriedades tóxicas que fazem com que qualquer infecção por Gram-negativos se transforme num problema médico potencialmente sério. Ele causa febre e dilata os vasos sanguíneos, fazendo a pressão sanguínea cair subitamente. Como as bactérias liberam endotoxinas principalmente quando estão morrendo, matá-las pode aumentar a concentração desta substância tóxica.

Espaço Periplasmático Outra característica que distingue muitas bactérias é a presença de espaço entre a membrana celular e a parede celular. Este espaço é mais facilmente observado através da microscopia eletrônica das bactérias Gram-negativas. Nestes organismos, o espaço é chamado **espaço periplasmático**. Ele representa uma área muito ativa do metabolismo celular. Este espaço contém não apenas o peptidoglicano da parede celular, mas também muitas enzimas digestivas e proteínas de transporte que destroem substâncias potencialmente prejudiciais e transportam metabólitos até o citoplasma bacteriano, respectivamente. O *periplasma* compõe-se do peptidoglicano, de constituintes protéicos e de metabólitos encontrados no espaço periplasmático.

Os espaços periplasmáticos raramente são observados em bactérias Gram-positivas. Entretanto, tais bactérias devem realizar muitas das mesmas funções metabólicas e de transporte que as bactérias Gram-negativas exercem. Atualmente, acredita-se que a maioria das bactérias Gram-positivas possui apenas periplasmas — e não espaços periplasmáticos — onde ocorre a

digestão metabólica e o peptidoglicano da nova parede celular está ligado. O periplasma nas células Gram-positivas é, portanto, parte da parede celular.

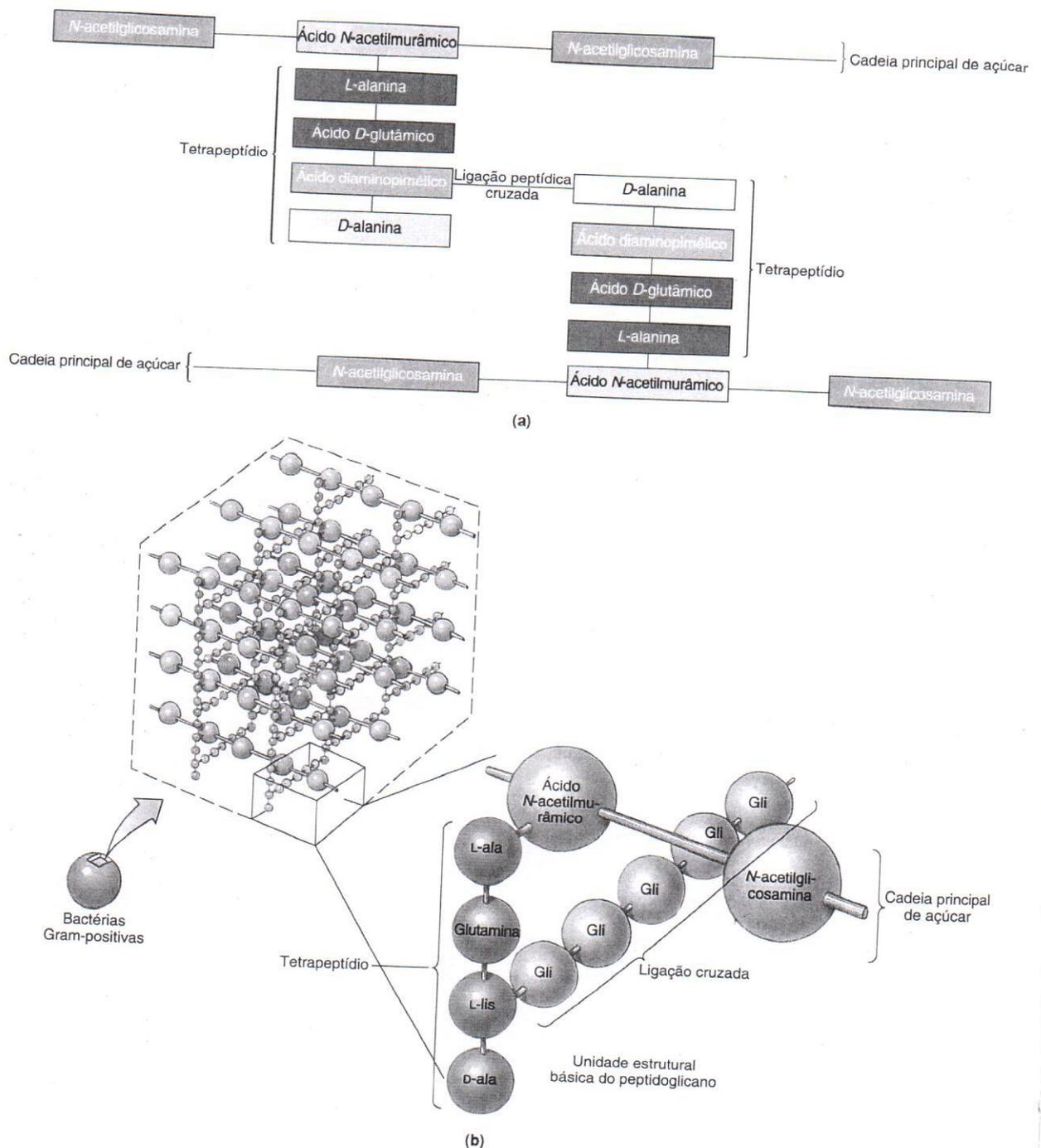
Distinguindo Bactérias pela Parede Celular

Certas propriedades da parede celular resultam em diferentes reações às colorações. As bactérias Gram-positivas, as Gram-negativas e as álcool-ácido-resistentes podem ser diferenciadas com base nestas reações (Quadro 4.2 e > Fig. 4.6).

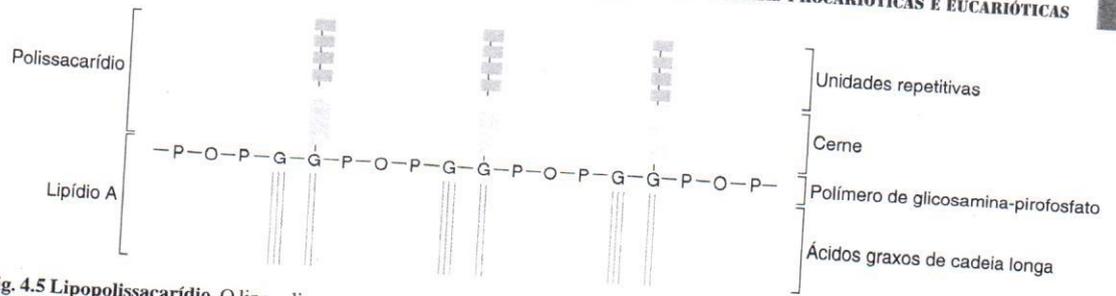
Bactérias Gram-positivas A parede celular nas bactérias Gram-positivas possui uma camada relativamente espessa de peptidoglicano, de 20 a 80 nm de espessura. A camada de peptidoglicano está firmemente ligada à superfície externa da membrana celular. Análises químicas demonstram que 60 a 90% da parede celular de uma bactéria Gram-positiva é composta de peptidoglicano. Com exceção dos estreptococos, a maioria das paredes celulares das bactérias Gram-positivas contém muito pouca proteína. Se o peptidoglicano é digerido da parede celular, as bactérias Gram-positivas tornam-se **protoplastos**, ou células com membrana celular porém sem parede. Os protoplastos murcham ou rompem-se se não forem mantidos em solução *isotônica* — uma solução que possui a mesma pressão que aquela do interior da célula.

As paredes celulares das bactérias Gram-positivas podem possuir até 40 camadas de peptidoglicano.

As paredes celulares espessas das bactérias Gram-positivas retêm no citoplasma corantes tais como o complexo cristal-violeta-iodo, porém as células de leveduras, muitas das quais possuem paredes grossas, também o fazem. Deste modo, a retenção do corante de Gram parece estar diretamente ligada à espessura da parede, e não ao peptidoglicano. Danos fisiológicos ou envelhecimento podem tornar uma célula Gram-positiva permeável, de modo que o corante escape. Tais organismos podem se tornar Gram-variáveis ou até Gram-negativos, à medida que envelhecem. Assim, a coloração de Gram deve ser feita em culturas com menos de 24 horas de vida.



> **Fig. 4.4 Peptidoglicano.** (a) Visão bidimensional do peptidoglicano da bactéria Gram-negativa *Escherichia coli*; um polímero de duas unidades alternadas de açúcares (roxa), *N*-acetilglicosamina e ácido *N*-acetilmurâmico, ambos derivados da glicose. Os açúcares são ligados por cadeias peptídicas curtas (tetrapeptídios) que consistem em quatro aminoácidos (vermelha). Os açúcares e tetrapeptídios se ligam de forma cruzada através de uma ligação peptídica simples. (b) Visão tridimensional do peptidoglicano da bactéria Gram-positiva *Staphylococcus aureus*. Compare os componentes com aqueles em (a). Organismos diferentes podem ter aminoácidos diferentes na cadeia tetrapeptídica, assim como ligações cruzadas diferentes.



> Fig. 4.5 **Lipopolissacarídeo.** O lipopolissacarídeo (LPS), também chamado endotoxina, é um importante componente da membrana externa da parede celular de Gram-negativas. O lipídio A da molécula consiste em um tronco básico de unidades alternadas de pirofosfatos (POP — *linked phosphate groups*, grupos de fosfato ligados) e glicosamina (G, um derivado da glicose), ao qual longas cadeias laterais de ácidos graxos estão ligadas. O lipídio A é uma substância tóxica que contribui para os danos da infecção por bactérias Gram-negativas. As cadeias laterais de polissacarídeos que se estendem em direção ao exterior a partir das unidades de glicosamina constituem os resíduos externos da molécula.

O Aquecimento Está Ligado

Você pode perceber que, em hospitais, muitos produtos pré-embalados, além de serem rotulados como “estéreis”, também são rotulados como “livres de pirogênio”. De certo modo, isto realmente significa que o produto não irá incendiar o paciente. Os pirogênios, componentes lipopolissacarídicos da porção exterior da membrana externa da parede celular das bactérias Gram-negativas, é liberado no sistema circulatório do paciente quando estas bactérias morrem ou são mortas com antibióticos. Apesar de os produtos estéreis estarem livres de micróbios vivos, a presença de resíduos da parede celular das Gram-negativas pode causar sérios problemas. Os pirogênios induzem a produção da interleucina-1, que por outro lado afeta o hipotálamo, ou seja, o centro controlador da temperatura, no cérebro. Um paciente exposto ao pirogênio, além de febre, pode também sofrer a formação de pequenos coágulos de sangue, choque e às vezes a morte.

ria Gram-positiva. Apenas 10 a 20% da parede celular são formados pelo peptidoglicano; o restante consiste em vários polissacarídeos, proteínas e lipídios. A parede celular contém uma membrana externa, que constitui a superfície externa da parede, deixando apenas um espaço periplasmático muito estreito. A superfície interna da parede é separada da membrana celular por um espaço periplasmático bem mais amplo. As toxinas e enzimas permanecem no espaço periplasmático em concentrações suficientes para auxiliarem na destruição de substâncias que podem prejudicar a bactéria; no entanto, estas toxinas e enzimas não prejudicam o organismo que as produziu. Se a parede celular é digerida, as bactérias Gram-negativas tornam-se **esferoplastos**, que possuem uma membrana celular e a maior parte da membrana externa. As bactérias Gram-negativas não retêm o corante cristal-violeta-iodo durante o processo de descoloração. Isto se dá, em parte, por causa de sua fina parede celular e, em parte, devido às quantidades relativamente grandes de lipoproteínas e lipopolissacarídeos na parede.

As bactérias Gram-positivas não possuem membrana externa nem espaço periplasmático. Logo, as enzimas digestivas não retidas no periplasma são liberadas no meio, tornando-se às vezes tão diluídas que os organismos não obtêm benefício algum destas enzimas.

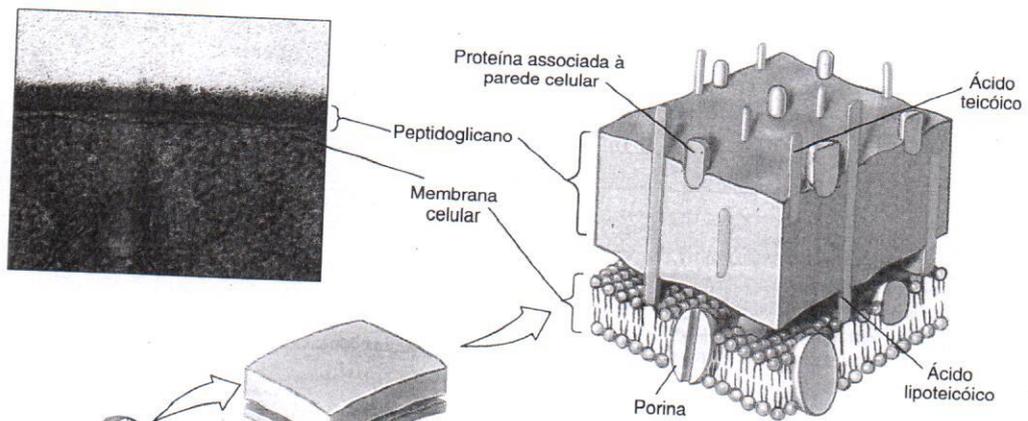
Bactérias Gram-negativas A parede celular de uma bactéria Gram-negativa é mais fina, porém mais complexa que a de uma bacté-

Bactérias Álcool-Ácido-Resistentes A parede celular das *bactérias álcool-ácido-resistentes*, as micobactérias, é espessa, como a das bactérias Gram-positivas. Ela é constituída por aproximadamente 60% de lipídios e contém muito menos peptidoglicano. No processo de coloração álcool-ácida, a carbolfucsina liga-se ao citoplasma e resiste à remoção feita por uma mistura álcool-ácida. (Cap. 3) Os lipídios tornam os organismos álcool-ácido-resistentes impermeáveis à maioria dos outros corantes e os

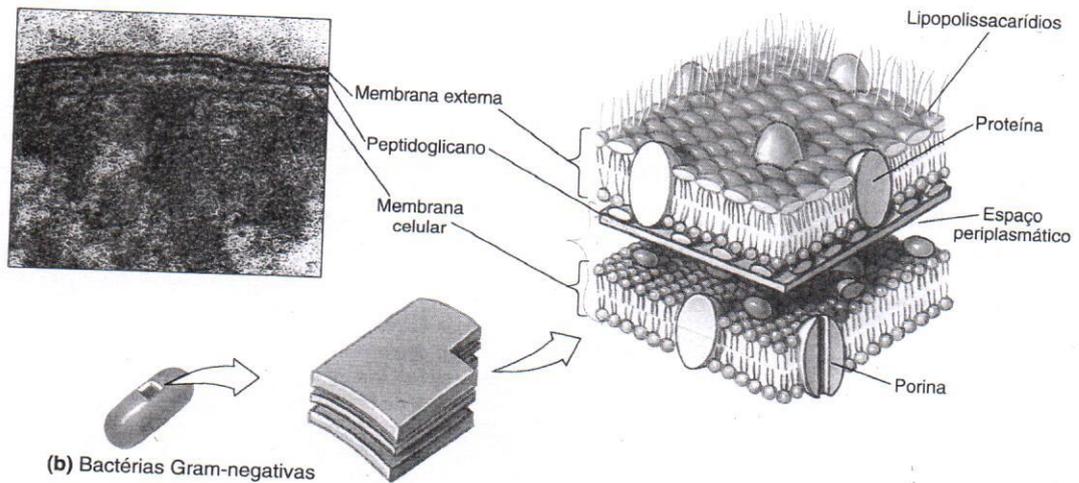
> **Quadro 4.2**

Características das paredes celulares das bactérias Gram-positivas, Gram-negativas e álcool-ácido-resistentes

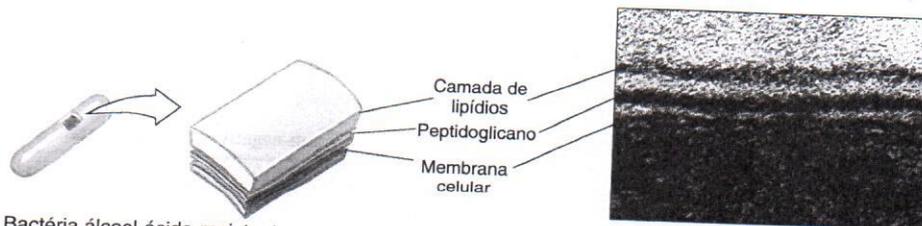
Característica	Bactérias Gram-positivas	Bactérias Gram-negativas	Bactérias álcool-ácido-resistentes
Peptidoglicano	Camada espessa	Camada fina	Quantidade relativamente pequena
Ácido teicóico	Freqüentemente presente	Ausente	Ausente
Lipídios	Escassos	Lipopolissacarídeo	Ácido micólico e outras ceras e glicolipídios
Membrana externa	Ausente	Presente	Ausente
Espaço periplasmático	Ausente	Presente	Ausente
Forma da célula	Sempre rígida	Rígida ou flexível	Rígida ou flexível
Resultado da digestão enzimática	Protoplasto	Esferoplasto	Difícil de digerir
Sensibilidade a corantes e antibióticos	Mais sensível	Moderadamente sensível	Menos sensível



(a) Bactérias Gram-positivas



(b) Bactérias Gram-negativas



(c) Bactéria álcool-ácido-resistente

> Fig. 4.6 A parede celular bacteriana. Desenhos esquemáticos de bactérias comparados com TEM (microscopia eletrônica de transmissão) de bactérias representativas. (a) Gram-positiva (*Bacillus fastidiosus*); (b) Gram-negativa (*Azomonas insignis*); (c) Álcool-ácido-resistente (*Mycobacterium phlei*).

protegem dos ácidos e dos álcalis. Os organismos crescem lentamente porque os lipídios impedem a entrada dos nutrientes nas células, e estas células devem gastar grande quantidade de energia para sintetizar os lipídios. As células álcool-ácido-resistentes podem ser coradas através do método de Gram; elas se comportam como Gram-positivas.

Controlando Bactérias Através do Dano às Paredes Celulares Alguns métodos de controle de bactérias são baseados nas propriedades da parede celular. O antibiótico penicilina, por exemplo, bloqueia o estágio final da síntese do peptidoglicano. Se a penicilina estiver presente quando as células bacterianas estiverem se dividindo, as células não podem formar paredes completas e morrem. Da mesma forma, a enzima lisozima, encontrada na lágrima e em outras secreções do corpo humano, digere o peptidoglicano. Esta enzima ajuda a evitar que as bactérias entrem no corpo e é a principal defesa contra infecções oculares (> Fig. 19.4).

- ✓ Compare o peptidoglicano e os ácidos teicóicos em relação à localização e à função.
- ✓ O que ocorre no espaço periplasmático? Que organismos possuem tal espaço?
- ✓ Relacione os seguintes termos: parede celular, membrana externa, lipopolissacarídeo, endotoxina, lipídio A, morte da célula.
- ✓ Compare as paredes celulares das bactérias Gram-positivas, Gram-negativas e álcool-ácido-resistentes.

Membrana Celular

A **membrana celular**, ou **membrana plasmática**, é uma membrana viva que estabelece a fronteira entre a célula e o meio. Também conhecida como membrana citoplasmática, esta membrana dinâmica e em constante mudança não pode ser confundida com a parede celular. Esta última é uma estrutura estática, externa à membrana celular.

As membranas celulares bacterianas possuem a mesma estrutura geral das membranas de todas as outras células. Tais membranas, antigamente chamadas **membranas unitárias**, são constituídas principalmente de fosfolipídios e proteínas. O **modelo do mosaico fluido** (> Fig. 4.7) representa o conhecimento atual da estrutura de tal membrana. O nome do modelo provém do fato de os fosfolipídios na membrana estarem em estado fluido e de as proteínas estarem dispersas entre as moléculas de lipídios, formando um padrão em mosaico.

Os fosfolipídios da membrana formam uma **bicamada**, ou duas camadas adjacentes. Em cada camada, as extremidades de fosfato das moléculas de lipídio estendem-se em direção às superfícies externa e interna da membrana, e as extremidades de ácidos graxos estendem-se em direção ao interior. As extremidades de fosfato, dotadas de carga elétrica, são **hidrofilicas** (gostam de água) e desse modo podem interagir com o meio aquoso (> Fig. 4.7a). As extremidades de ácidos graxos, que são formadas em grande parte por cadeias de hidrocarbonetos não-polares, são **hidrofóbicas** (temem a água) e formam uma barreira entre a célula e seu meio. Algumas membranas também contêm outros lipídios. As membranas dos micoplasmas, bactérias que não possuem parede celular, incluem lipídios, chamados **esteróis**, que acrescentam rigidez.

Dispostas entre as moléculas de lipídios estão as moléculas de proteína (> Fig. 4.7b). Algumas estendem-se ao longo de toda a membrana e agem como carreadoras, formando poros ou ca-

nais através dos quais os materiais entram e saem da célula. As proteínas da superfície mais externa incluem aquelas que tornam a célula identificável como a de um organismo específico. Outras estão embebidas ou frouxamente ligadas às superfícies interna ou externa da membrana. As proteínas na superfície interna são, em geral, enzimas.

A membrana celular é uma entidade dinâmica, em constante estado de mudança. Os materiais movem-se constantemente através dos poros e através dos próprios lipídios, de uma maneira seletiva. Além disso, tanto os lipídios quanto as proteínas nas membranas estão constantemente trocando de posição.

A principal função da membrana celular é regular o movimento de materiais para dentro e para fora da célula através de mecanismos de transporte, que serão discutidos posteriormente neste capítulo. Nas bactérias, esta membrana também exerce algumas funções realizadas por outras estruturas nas células eucarióticas. Ela sintetiza componentes da parede celular, ajuda na replicação do DNA, secreta proteínas, realiza a respiração e captura energia na forma de ATP. Também contém as bases de apêndices chamados **flagelos**; as ações destas bases induzem o movimento do flagelo. Finalmente, algumas proteínas da membrana celular respondem a substâncias químicas do meio.

Estrutura Interna

As células bacterianas geralmente contêm, dentro de seu **citoplasma**, **ribossomos**, um **nucleóide** e uma variedade de **vacúolos**. A Fig. 4.3 mostra as localizações destas estruturas em uma célula procariótica comum. Certas bactérias algumas vezes contêm também **endosporos**.

Citoplasma

O **citoplasma** das células procarióticas é a substância semifluida dentro da membrana celular. Pelo fato de estas células possuírem geralmente apenas poucas estruturas claramente definidas, tais como os cromossomos e alguns ribossomos, elas são formadas principalmente pelo citoplasma. O citoplasma compõe-se em média por quatro quintos de água e um quinto de substâncias dissolvidas ou suspensas na água. Estas substâncias incluem enzimas e outras proteínas, carboidratos, lipídios e uma variedade de íons inorgânicos. Muitas reações químicas, tanto anabólicas quanto catabólicas, ocorrem no citoplasma. Diferentemente do citoplasma dos eucariontes, o das células procarióticas não realiza o movimento conhecido como "corrente citoplasmática".

Ribossomos

Os **ribossomos** são compostos de ácido ribonucléico e proteína. São abundantes no citoplasma das bactérias e estão frequentemente agrupados em longas cadeias chamadas **polirribossomos**. Os ribossomos são quase esféricos, coram-se densamente e contêm uma subunidade grande e uma subunidade pequena. Eles funcionam como local para a síntese de proteínas (Cap. 7).

Os tamanhos relativos dos ribossomos e de suas subunidades podem ser determinados medindo-se o seu **coeficiente de sedimentação** — a taxa na qual eles se movem em direção à base de um tubo quando este é girado rapidamente em um instrumento chamado **centrífuga** (> Fig. 4.8). Os coeficientes de sedimentação são expressos em termos de **unidades Svedberg** (S), que geralmente variam com o tamanho molecular. De um modo geral, os ribossomos bacterianos, que são menores que

o fluido da
componente
é a molécula
o possui duas
o compostas
"caudas" são
teragem com
ira oleosa às
"cabeça" da
o tipo fosfato
a um grupo
). A cabeça é
erage com a
ico fluido da
fosfolipídios
e as caudas
central e as
superfícies
membrana.
finas flutuam
e estendem
tras ancoram
externas. As
embrana aos
carboidratos
glicolipídios,
ias, tais como
moléculas de
as celulares,
ariontes. Os
rede celular,
entam rigidez

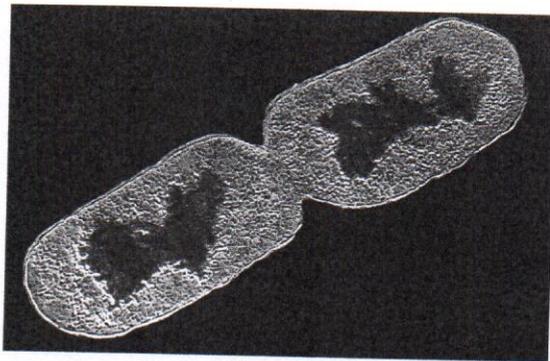


> **Fig. 4.8 Centrifuga.** Quando tubos contendo partículas suspensas em líquidos giram em alta velocidade, pode ocorrer a deposição das partículas no fundo do tubo ou a formação de bandas em diferentes níveis. A velocidade utilizada na centrifugação ou a localização das bandas podem ajudar a determinar o tamanho, o peso e a forma das partículas.

os ribossomos eucariontes, têm coeficiente de sedimentação 70S e são formados por duas subunidades diferentes referidas como 30S e 50S. Certos antibióticos, como a estreptomina e a eritromicina, ligam-se especificamente aos ribossomos 70S e interrompem a síntese de proteínas. Pelo fato de estes antibióticos não afetarem os ribossomos 80S encontrados nas células eucarióticas, eles matam as bactérias sem prejudicar as células hospedeiras.

Região Nuclear

Uma das características-chaves na diferenciação das células eucarióticas e procarióticas é a ausência de um núcleo circundado por membrana nuclear. Em vez do núcleo, as bactérias têm uma **região nuclear**, ou **nucleóide** (> Fig. 4.9). A região nuclear central é constituída principalmente por DNA, mas possui algum RNA e também proteínas associadas. O DNA está disposto em um cromossomo grande e circular. Algumas bactérias também possuem pequenas moléculas de DNA circular chamadas *plasmídios*. As informações genéticas nos plasmídios suplementam as informações no cromossomo (Cap. 8).



> **Fig. 4.9 Região nuclear bacteriana.** TEM colorida de uma seção delgada de *Escherichia coli*, ressaltando o DNA.

Sistemas de Membranas Internas

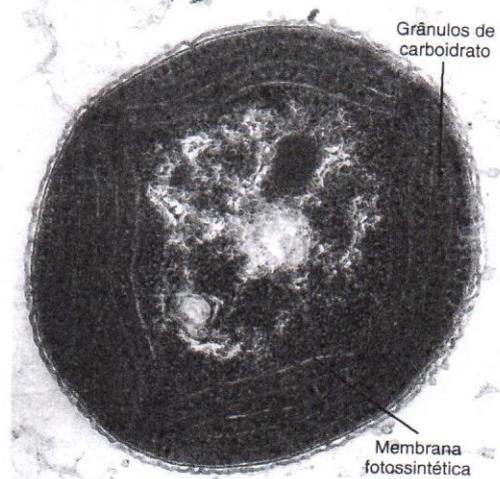
As bactérias fotossintéticas e as cianobactérias contêm sistemas de membranas internas, às vezes referidos como **crumatóforos** (> Fig. 4.10). As membranas dos crumatóforos, derivadas da membrana celular, contêm os pigmentos usados para capturar energia luminosa e para a síntese de açúcares. As bactérias nitrificantes, organismos do solo que convertem compostos de nitrogênio em formas utilizáveis pelos vegetais clorofilados, também possuem membranas internas. Elas hospedam as enzimas usadas na obtenção de energia através da oxidação de compostos de nitrogênio (Cap. 5).

Micrografias eletrônicas de células bacterianas frequentemente mostram grandes invaginações da membrana celular chamadas *mesossomos*. Apesar de originalmente pensar-se que fossem estruturas presentes em células vivas, foi provado que são artefatos, isto é, foram criados por processos usados na preparação de espécimes para microscopia eletrônica.

Inclusões

As bactérias podem ter dentro de seu citoplasma uma variedade de pequenos corpos chamados coletivamente de **inclusões**. Alguns são chamados *grânulos*; outros chamam-se *vesículas*.

Os **grânulos**, apesar de não estarem limitados por membrana, contêm substâncias tão densamente compactadas que não se dissolvem facilmente no citoplasma. Cada grânulo contém uma substância específica, como o glicogênio ou o polifosfato. O *glicogênio*, um polímero da glicose, é usado para a obtenção de energia. O *polifosfato*, um polímero do fosfato, fornece fosfato para uma variedade de processos metabólicos. Os grânulos de polifosfato são chamados *volutina*, ou **grânulos metacromáticos**, pois apresentam *metacromasia*. Isto significa que, apesar de muitas substâncias coradas com um único corante como o azul de metileno assumirem uma cor sólida e uniforme, os grânulos metacromáticos exibem diferentes intensidades de cor. Embora bastante nu-



> **Fig. 4.10 Sistema de membranas internas.** TEM da cianobactéria *Coccochloris elabens* (47.000X). As regiões mais externas da célula são preenchidas com membranas fotossintéticas. Os pontos escuros entre as membranas são grânulos onde são armazenados os carboidratos produzidos pela fotossíntese.

merosos em algumas bactérias, estes grânulos diminuem em quantidade durante os períodos de escassez de alimentos.

Certas bactérias possuem estruturas especializadas envoltas por membrana chamadas **vesículas** (ou *vacúolos*). Algumas bactérias fotossintéticas aquáticas e algumas cianobactérias possuem vacúolos rígidos cheios de gases (> Fig. 3.23). Estes organismos controlam a quantidade de gás nos vacúolos e, assim, regulam a profundidade na qual flutuam para obter a quantidade de luz necessária à fotossíntese. Um outro tipo de vesícula, encontrada apenas nas bactérias, contém depósitos de poli- β -hidroxibutirato. Estes depósitos de lipídios funcionam como armazéns de energia e como fontes de carbono para a construção de novas moléculas.

* Endosporos

As propriedades das células bacterianas que acabamos de descrever se referem às **células vegetativas**, ou células que estão

metabolizando nutrientes. Entretanto, as células vegetativas de algumas bactérias, tais como *Bacillus* e *Clostridium*, produzem estágios de repouso chamados **endosporos**. Apesar de os endosporos bacterianos serem referidos simplesmente como *esporos*, eles não devem ser confundidos com os esporos fúngicos. Uma bactéria produz um único endosporo, que simplesmente ajuda aquele organismo a sobreviver e que não é um meio de reprodução. Um fungo produz numerosos esporos, que ajudam o organismo a sobreviver e proporcionam um meio de reprodução.

Os endosporos, que são formados dentro das células, contêm muito pouca água e são altamente resistentes ao calor, à desidra-

F. Cohn, em 1877, demonstrou os esporos bacterianos pela primeira vez.

Magnetos Vivos

As bactérias *magnetotáticas* sintetizam a magnetita (Fe_3O_4), ou calamita, e a armazenam em vesículas membranosas chamadas *magnetossomos*. (A calamita foi a primeira substância com propriedades magnéticas a ser descoberta.) A presença destas inclusões magnéticas capacita estas bactérias a responderem a campos magnéticos. No Hemisfério Norte, as bactérias magnetotáticas nadam em direção ao Pólo Norte; no Hemisfério Sul, elas nadam em direção ao Pólo Sul; e, próximo ao equador, algumas nadam para o norte e outras para o sul. Porém nadam também para dentro da água, porque a força magnética dos pólos da terra é desviada por toda a terra e não sobre seu horizonte. Este fenômeno é chamado *magnetotaxia*. Ele parece ajudar estas bactérias anaeróbicas a moverem-se para baixo, em direção a sedimentos onde o seu alimento (óxido de ferro) é abundante e onde o oxigênio, que elas não podem tolerar, é deficiente.

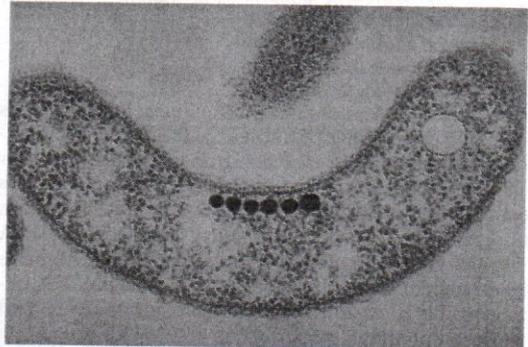
As bactérias magnetotáticas vivem em lamas e águas salobras, e mais de uma dezena de espécies já foi identificada. A maioria possui um único flagelo, mas a *Aquaspirillum magnetotacticum* possui dois, um em cada extremidade, de modo que ela pode nadar para frente e para trás. Se bactérias magnetotáticas com um flagelo são colocadas no campo de um eletromagneto, elas fazem voltas em U quando os pólos do magneto são invertidos.

Os magnetossomos possuem tamanho quase constante e são orientados em cadeias paralelas como uma fileira de pequenos magnetos. Atualmente, estão sendo feitos experimentos na tentativa de usar tais bactérias na fabricação de ímãs, fitas de áudio e fitas de vídeo.

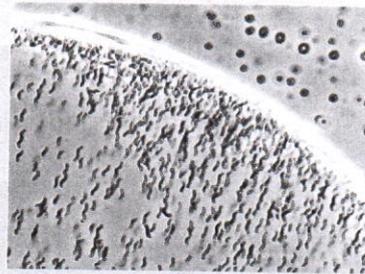
Os magnetossomos foram encontrados no interior de meteoritos de Marte. Estão associados a estruturas em forma de bacilo, as quais alguns cientistas acreditam serem formas de vida bacteriana deste planeta.

EXPERIMENTE: Você pode encontrar facilmente suas próprias bactérias magnetotáticas. Elas são organismos muito comuns. Providencie um balde com algumas polegadas de lama de um lago e também água deste lago suficiente para encher o resto do balde. Arranje lamas de diferentes lugares: água fresca, salgada e a mistura das duas. Cubra o balde e guarde-o no escuro (você não quer que cresçam algas) por cerca de um mês. Retire um béquer grande da água e coloque um magneto contra a parte de fora do vidro. Deixe-o ali por um dia ou dois, até você ver um ponto esbranquiçado na água perto da extremidade do magneto. Qual parte atrai mais organismos? A extremidade norte ou a extremidade sul do magneto? Com uma pipeta, remova uma amostra do líquido nebuloso e examine-o ao microscópio. Quando

você colocar um magneto no suporte que apóia a lâmina, quaisquer bactérias magnetotáticas presentes irão orientar-se no campo. Elas podem ser purificadas estriando-as no ágar, um processo descrito no Cap. 6. A microbiologia não existe apenas em livros ou laboratórios. Ela está em todos os lugares à sua volta no mundo real — procure por ela!

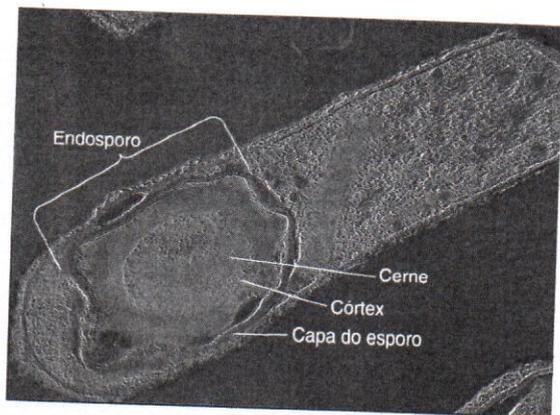


(a)



(b)

(a) Micrografia eletrônica da bactéria magnetotática *Aquaspirillum magnetotacticum*. As numerosas inclusões escuras e quadradas, chamadas magnetossomos, são compostas por óxido de ferro (Fe_3O_4).
(b) Os magnetossomos permitem a estes organismos orientarem-se em um campo magnético.



> Fig. 4.11 Endosporos. Micrografia eletrônica colorida de um endosporo dentro de uma célula de *Clostridium perfringens*.

tação, à acidez, à alcalinidade, a certos desinfetantes e até mesmo à radiação. O esgotamento de um nutriente normalmente induz um grande número de células a produzirem esporos. Entretanto, muitos investigadores acreditam que os esporos sejam parte do ciclo vital normal e que alguns são formados mesmo quando os nutrientes são adequados e as condições ambientais são favoráveis. Desta maneira, a esporulação, ou formação de endosporos, parece ser o meio pelo qual algumas bactérias se preparam para possíveis condições desfavoráveis.

Estruturalmente, um endosporo consiste em um cerne, envolvido por um córtex, uma capa do esporo e, em algumas espécies, uma camada fina delicada chamada exoesporo (> Fig. 4.11). O cerne possui uma parede externa, uma membrana celular, uma região nuclear e outros componentes celulares. Ao contrário das células vegetativas, os endosporos contêm ácido dipicolínico e grande quantidade de íons cálcio (Ca^{2+}). Estes materiais, que são provavelmente armazenados no cerne, parecem contribuir para

a resistência ao calor, como também para o seu pequeno conteúdo de água.

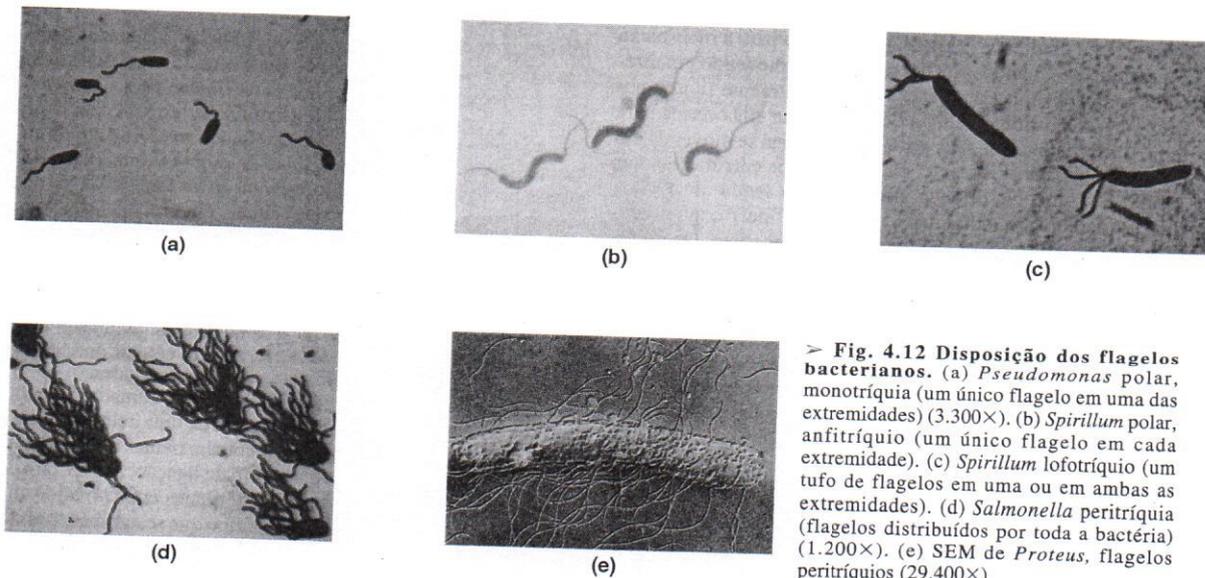
Os endosporos são capazes de sobreviver a condições ambientais desfavoráveis por longos períodos, alguns por mais de 10.000 anos. Alguns suportam horas em ebulição. Quando as condições tornam-se mais favoráveis, os endosporos germinam, ou começam a se transformar em células vegetativas funcionais. (Os processos de formação dos esporos e de sua germinação serão discutidos no Cap. 6.) Devido ao fato de os endosporos serem tão resistentes, deve-se usar métodos especiais para matá-los durante a esterilização. Caso contrário, eles germinam e crescem em meios que supostamente deveriam estar estéreis. Os métodos para assegurar que os endosporos estão realmente mortos quando um meio para cultivo de bactérias ou um alimento são esterilizados serão descritos no Cap. 13.

Estrutura Externa

Além da parede celular, muitas bactérias possuem estruturas que se estendem além deste envoltório ou o circundam. Os flagelos e os pili se estendem a partir da membrana celular, atravessam a parede celular e vão além dela. As cápsulas e as camadas limosas circundam a parede celular. Estas estruturas possuem uma variedade de propriedades e funções.

Flagelos

Cerca de metade de todas as bactérias conhecidas são móveis, ou dotadas de movimento. Elas movimentam-se freqüentemente com uma certa velocidade e um propósito aparente, e geralmente o fazem por meio de apêndices longos, delgados e helicoidais chamados flagelos. Uma bactéria pode ter um, dois ou muitos flagelos. As bactérias com um único flagelo polar localizado em uma extremidade ou pólo chamam-se monotríquias (> Fig. 4.12a); as bactérias com dois flagelos, um em cada extremidade, são denominadas anfitríquias (> Fig. 4.12b); ambos os tipos são chamados polares. As bactérias com dois ou mais flagelos em uma ou ambas as extremidades são as lofotríquias (> Fig. 4.12c); e



> Fig. 4.12 Disposição dos flagelos bacterianos. (a) *Pseudomonas* polar, monotríquia (um único flagelo em uma das extremidades) (3.300x). (b) *Spirillum* polar, anfitríquio (um único flagelo em cada extremidade). (c) *Spirillum* lofotríquio (um tufo de flagelos em uma ou em ambas as extremidades). (d) *Salmonella* peritríquia (flagelos distribuídos por toda a bactéria) (1.200x). (e) SEM de *Proteus*, flagelos peritríquios (29.400x).

Os cocos raramente têm flagelos.

aquelas com flagelos em toda a superfície são as **peritríquias** (> Fig. 4.12d). As bactérias sem flagelos são as **atríquias**.

O diâmetro de um flagelo procarionte é de cerca de um décimo daquele de um eucarionte. É formado por subunidades de proteína chamadas **flagelina**. Cada flagelo é ligado à membrana celular por uma região basal composta de uma proteína diferente da flagelina (> Fig. 4.13). A região basal possui uma estrutura semelhante a um gancho e um **corpo basal** complexo. O corpo basal compõe-se de uma haste central ou eixo rodeado de uma série de anéis. As bactérias Gram-negativas possuem um par de anéis embutidos na membrana celular e um outro par associado ao peptidoglicano e às camadas lipopolissacarídicas da parede celular. As bactérias Gram-positivas possuem um anel embutido na membrana celular e um outro na parede celular.

A maioria dos flagelos gira como ganchos giratórios em forma de L, tais como as hastes metálicas de uma batadeira de cozinha ou como um cordão giratório de um cortador de grama manual. Supõe-se que o movimento ocorra à medida que a energia é usada para fazer um dos anéis na membrana celular girar em relação ao outro. Quando os flagelos se juntam em feixes (> Fig. 4.14a), eles giram em sentido anti-horário, e as bactérias *correm*, ou movem-se em uma linha reta. Quando os flagelos giram em sentido horário, o feixe flagelar se separa, fazendo com que a bactéria *gire*, ou role aleatoriamente. Tanto as corridas como os giros são geralmente movimentos aleatórios, isto é, nenhuma direção de movimento é mais provável de acontecer do que qualquer outra. As corridas duram em média 1 segundo, durante o qual a bactéria nada mais ou menos de 10 a 20 vezes o comprimento de seu corpo. Os giros duram em média 0,1 segundo e as bactérias praticamente não saem do lugar.

Quimiotaxia Às vezes as bactérias movem-se em direção a favor ou em direção contrária a substâncias em seu meio, por um processo não aleatório chamado **quimiotaxia** (> Fig. 4.14). As concentrações da maioria das substâncias no meio variam ao longo de um gradiente — isto é, da mais alta para a mais baixa concentração. Quando uma bactéria está se movendo em direção a uma concentração crescente de um atraente (como por exemplo um nutriente), ela tende a prolongar sua corrida para reduzir a frequência de seus giros. Quando está se movendo em direção contrária ao atraente, ela diminui sua corrida para aumentar a frequência de seus giros. Mesmo sendo aleatória a direção das corridas individuais, o resultado final é o movimento em direção ao atraente, ou **quimiotaxia positiva**. Os movimentos em direção contrária a um repelente, ou **quimiotaxia negativa**, resultam de respostas opostas: longas corridas e poucos giros enquanto a bactéria se move em direção a uma menor concentração da substância nociva; corridas curtas e muitos giros enquanto ela se move em direção à maior concentração. O exato mecanismo que produz este comportamento não está totalmente esclarecido, mas certas estruturas na superfície da célula bacteriana podem detectar mudanças na concentração através do tempo. As células de *E. coli* possuem, pelo menos, quatro tipos diferentes de receptores (chamados **transdutores**) que se estendem ao longo da membrana celular e que detectam substâncias químicas atuando como um sinal para a resposta da célula.

Fototaxia Algumas bactérias podem mover-se em direção à luz ou contra ela; esta resposta chama-se **fototaxia**. As bactérias que se movem em direção à luz apresentam **fototaxia positiva**, ao passo que aquelas que se movem em direção oposta à luz apresentam **fototaxia negativa**. Este processo pode ser realizado pelos flagelos. No caso de bactérias aquáticas fotossintéticas, inclusive de gotículas de óleo em seu citoplasma podem dar a elas a fluatibilidade para subirem em direção à superfície da água, onde há mais luz.



Filamentos Axiais

Os espiroquetas possuem **filamentos axiais**, ou **endoflagelos**, em vez de flagelos, que se estendem além da parede celular (> Fig. 4.15). Cada filamento está ligado em uma de suas extremidades a uma extremidade do cilindro citoplasmático que forma o corpo do espiroqueta. Os filamentos axiais fazem o corpo rígido do espiroqueta girar como um saca-rolhas quando dá voltas dentro do invólucro externo.

Pili

Os **pili** são prolongamentos pequenos e ocos. São usados para prender as bactérias às superfícies e não estão relacionados a movimentos. Um **pilus** é composto de subunidades da proteína **pilina**. As bactérias podem ter dois tipos de **pili** (> Fig. 4.16): (1) **pili de conjugação**, longos, ou **pili F** (também chamados **pili sexuais**) e (2) **pili de ligação**, curtos, ou **fímbrias**.

Pili de Conjugação Os **pili de conjugação** (ou **pili sexuais**), encontrados apenas em determinados grupos de bactérias, ligam duas células e podem fornecer um caminho para a transferência do material genético, o DNA. Este processo de transferência é chamado **conjugação** (> Figs. 4.16 e 8.7). A transferência de DNA proporciona variedade genética às bactérias, assim como a reprodução sexuada o faz para muitas outras formas de vida. Tais transferências entre bactérias causam problemas para o homem, porque a resistência aos antibióticos pode ser passada adiante junto com a transferência de DNA. Assim, mais e mais bactérias adquirem resistência, e o homem precisa buscar novos meios de controlar o crescimento destas bactérias.

Pili de Ligação Os **pili de ligação**, ou **fímbrias**, ajudam as bactérias a aderir às superfícies, como por exemplo superfícies celulares e interfaces de água e ar. Eles contribuem para a **patogenicidade** de certas bactérias — sua habilidade em provocar doenças —, intensificando a colonização (o desenvolvimento de colônias) nas superfícies das células de outros organismos. Algumas bactérias, por exemplo, aderem às hemácias através dos **pili de ligação**, agrupando estas células, um processo chamado **hemaglutinação**. Em determinadas espécies de bactérias, alguns indivíduos possuem **pili de ligação** e outros não. Na *Neisseria gonorrhoeae*, cepas sem **pili** raramente são capazes de causar gonorréia, porém aquelas com **pili** são altamente infecciosas, pois se ligam às células epiteliais do sistema urogenital. Os **pili** também permitem a estas bactérias se ligarem às células do sêmen e desse modo se disseminarem para um outro indivíduo.

Algumas bactérias aeróbicas formam uma camada delgada, brilhante ou felpuda na interface água-ar de uma cultura em caldo. Esta camada, chamada **película**, contém muitas bactérias que aderem à superfície através de seus **pili de ligação**. Assim, os **pili de ligação** permitem aos organismos permanecerem no caldo, do qual retiram nutrientes, ao mesmo tempo que se agrupam próximo ao ar, onde a concentração de oxigênio é maior.

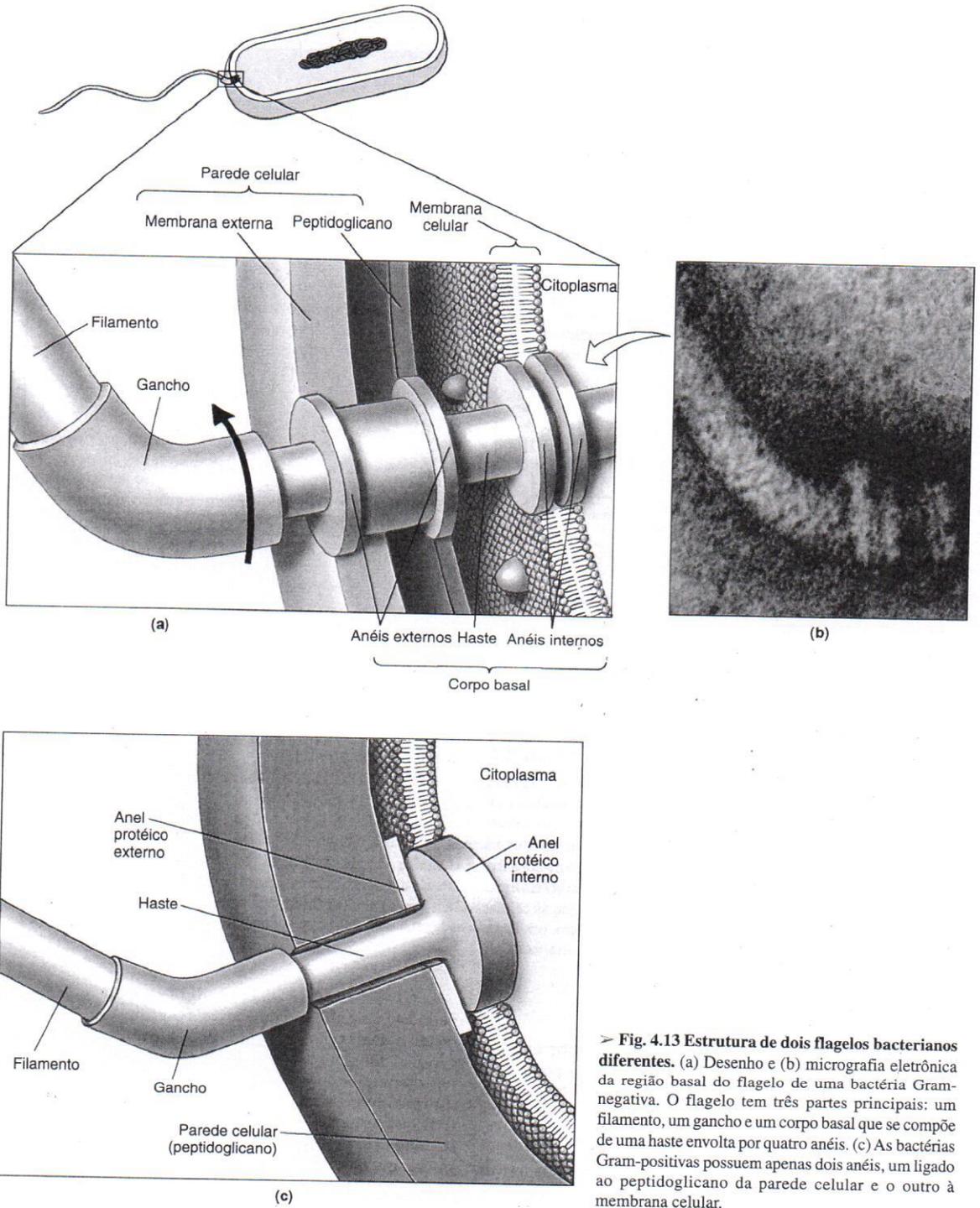
irreção à luz actérias que *positiva*, ao i à luz apre- alizado pe- ntéticas, in- m dar a elas cie da água.

flagelos, em ular (> Fig. tremeidades orma o cor- po rígido do oltas dentro

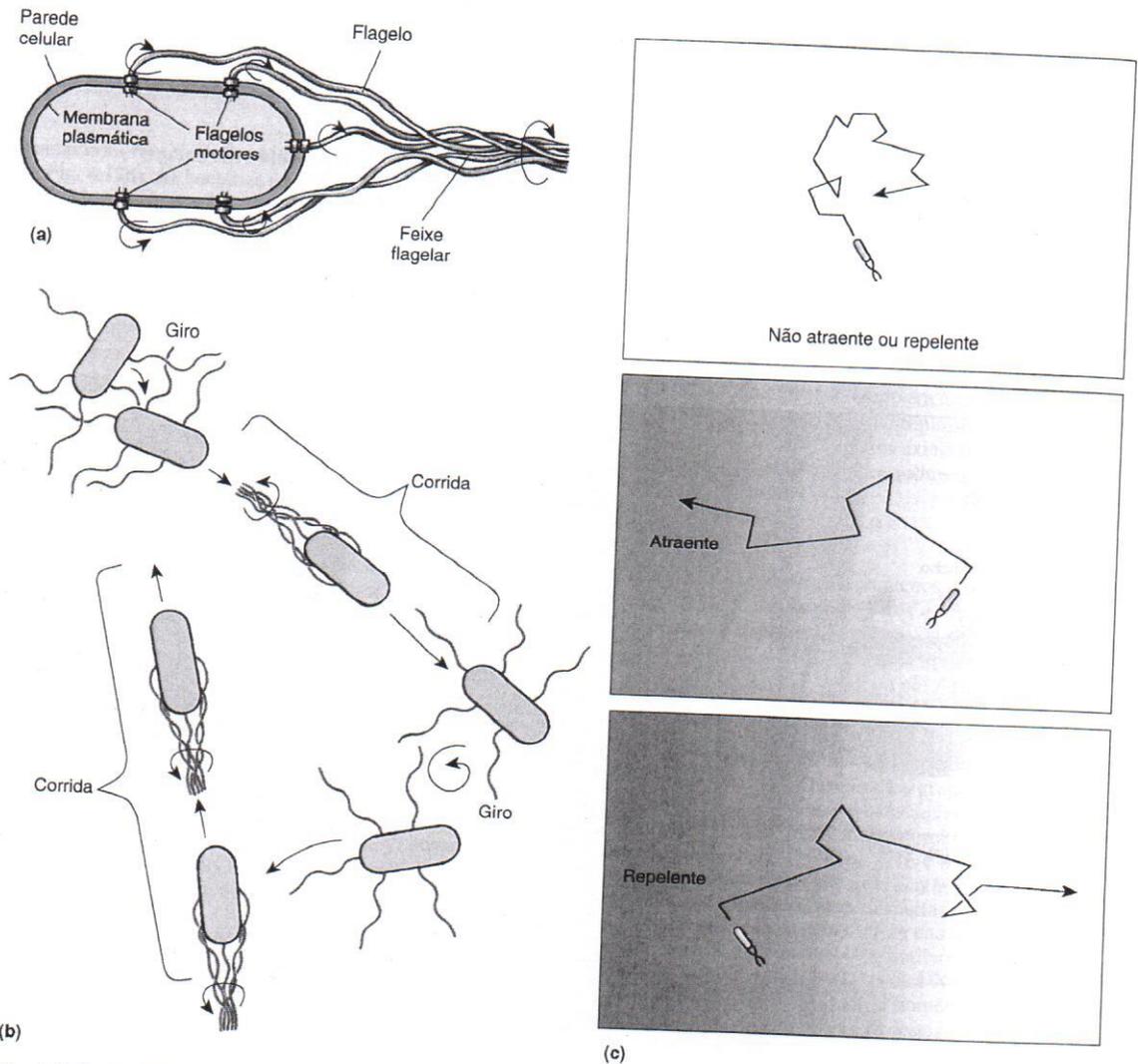
usados para acionados a da proteína (Fig. 4.16): amados *pili*

exuais), en- érias, ligam nsferência nsferência é nsferência de assim como as de vida. mas para o ser passada mais e mais uscar novos

um as bacté- rfcies celu- a *patogeni-* vocar doen- to de co- rismos. Al- através dos so chamado irias, alguns a *Neisseria* s de causar ciosas, pois Os *pili* tam- do sêmen e uo. da delgada, tura em cal- ctérias que ssim, os *pili* no caldo, do pam próxi-



> **Fig. 4.13 Estrutura de dois flagelos bacterianos diferentes.** (a) Desenho e (b) micrografia eletrônica da região basal do flagelo de uma bactéria Gram-negativa. O flagelo tem três partes principais: um filamento, um gancho e um corpo basal que se compõe de uma haste envolta por quatro anéis. (c) As bactérias Gram-positivas possuem apenas dois anéis, um ligado ao peptidoglicano da parede celular e o outro à membrana celular.



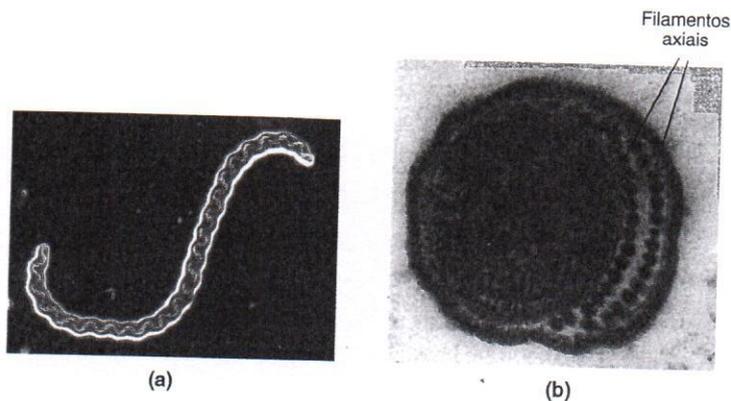
> **Fig. 4.14 Quimiotaxia.** (a) Quando todos os flagelos de uma bactéria giram em sentido anti-horário, os flagelos se juntam em feixes e empurram a bactéria em um movimento relativamente reto e para a frente, chamado *corrida*. Quando os flagelos tomam o sentido horário, o feixe se separa, cada flagelo age independentemente e as células rolam em direções aleatórias, num movimento chamado *giro*. (b) Bactérias flageladas peritríquias e lofotríquias fazendo corridas e giros. Note que as células nadam para a frente (corrida) apenas quando os flagelos estão ligados em feixes, e que a bactéria muda de direção em seguida ao giro. (c) Quando nada atrai ou repele uma bactéria, ocorrem freqüentes giros e pequenas corridas, ocasionando movimentos aleatórios.

Glicocálice

Glicocálice é o termo corrente utilizado para referir todas as substâncias que contêm polissacarídeos encontradas por fora da parede celular, desde as *cápsulas* mais espessas até as *camadas limosas* mais delgadas. Todas as bactérias têm, pelo menos, uma fina camada limosa.

Cápsula A *cápsula* é uma estrutura protetora localizada fora da parede celular do organismo que a secreta. Apenas determinadas bactérias são capazes de formar cápsulas, e nem todos os membros de uma espécie possuem cápsulas. Por exemplo, a bactéria que causa o antraz, uma doença encontrada princi-

palmente no gado, não produz uma cápsula quando cresce fora de um organismo, mas a produz quando infecta um animal. As cápsulas são compostas caracteristicamente por moléculas de polissacarídeos dispostas em um gel frouxo. Entretanto, a composição química de cada cápsula é exclusiva da estirpe da bactéria que a secreta. As bactérias do antraz possuem uma cápsula composta de proteína. Quando uma bactéria encapsulada invade um hospedeiro, a cápsula impede que o organismo seja destruído pelos seus mecanismos de defesa, como por exemplo a fagocitose. Se as bactérias perdem sua cápsula, elas se tornam menos inclinadas a causar doenças e mais vulneráveis à destruição.



> Fig. 4.15 Filamentos axiais ou endoflagelos. (a) Filamentos axiais tornados visíveis através de falsa coloração são claramente vistos como faixas amarelas que correm ao longo do corpo do espiroqueta *Leptospira interrogans* (50.000×). (b) TEM (seção transversa) de um espiroqueta, mostrando numerosos filamentos axiais (círculos escuros). Os filamentos axiais encontram-se entre o invólucro externo e a parede celular.

Camada Limosa Uma **camada limosa** está menos firmemente ligada à parede celular e é geralmente mais fina do que a cápsula. Quando presente, ela impede a desidratação das células, ajuda a capturar nutrientes próximos à célula e, às vezes, liga as células umas às outras. As camadas limosas permitem às bactérias aderirem a objetos em seus ambientes, tais como superfícies rochosas ou pêlos radiculares de plantas, para que possam permanecer próximas às fontes de nutrientes ou ao oxigênio (> Fig. 4.17). Algumas bactérias da boca, por exemplo, aderem através de suas camadas limosas e formam a placa dental. A camada limosa mantém as bactérias ligadas à superfície do dente, onde podem causar cáries dentárias. A placa fica fortemente ligada às superfícies den-

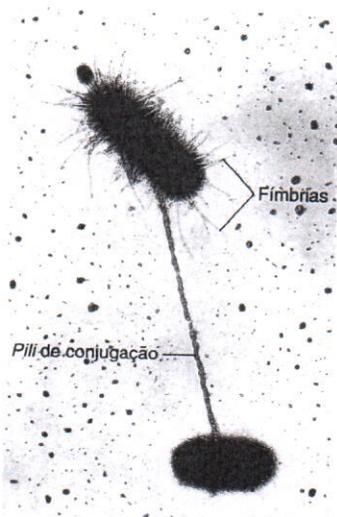
tárias. Se não for removida regularmente através da escovação, só poderá ser removida por um profissional, em um procedimento chamado *descamação*.

- ✓ Como as bactérias se movem na quimiotaxia? Diferencie corridas e giros e suas frequências.
- ✓ Que riscos correriam espécies bacterianas formadoras de esporos caso não produzissem esporos até que as condições se tornassem adversas?
- ✓ Quais as funções dos *pili*?
- ✓ Diferencie núcleo e nucleóide.

Células Eucarióticas

Visão Geral da Estrutura

As células eucarióticas são maiores e mais complexas do que as procarióticas. A maioria das células eucarióticas possui diâmetro maior que 10 μm, e muitas são bem maiores. Elas também contêm uma variedade de estruturas altamente diferenciadas. Estas células são a unidade estrutural básica de todos os organismos dos reinos Protista, Plantae, Fungi e Animalia (Cap. 9). Os organismos eucariontes incluem os protozoários, as algas e os fungos microscópicos e são, desse modo, apropriadamente considerados na microbiologia. A estrutura ge-



> Fig. 4.16 *Pili*. Micrografia eletrônica de uma célula de *Escherichia coli* (13.000×), mostrando dois tipos de *pili*. Os menores são fímbrias, usadas na ligação às superfícies. O tubo longo que alcança uma outra célula é um *pilus* de conjugação, usado talvez para transferência de DNA.



> Fig. 4.17 **Camada limosa.** SEM de bactérias crescendo no esmalte do dente, ao qual elas aderem inicialmente por meio de sua camada limosa.

n feixes e
io, o feixe
flageladas
ligados em
pequenas

esce fora
imal. As
culas de
, a com-
e da bac-
a cápsu-
psulada
mo seja
r exem-
, elas se
neráveis

ral das células eucarióticas é apresentada diagramaticamente na > Fig. 4.18.

Membrana Plasmática

A membrana celular ou **membrana plasmática** de uma célula eucariótica possui a mesma estrutura em mosaico fluido das células procarióticas. Além disso, os eucariotes possuem também várias organelas envolvidas por membrana que possuem uma estrutura membranosa semelhante.

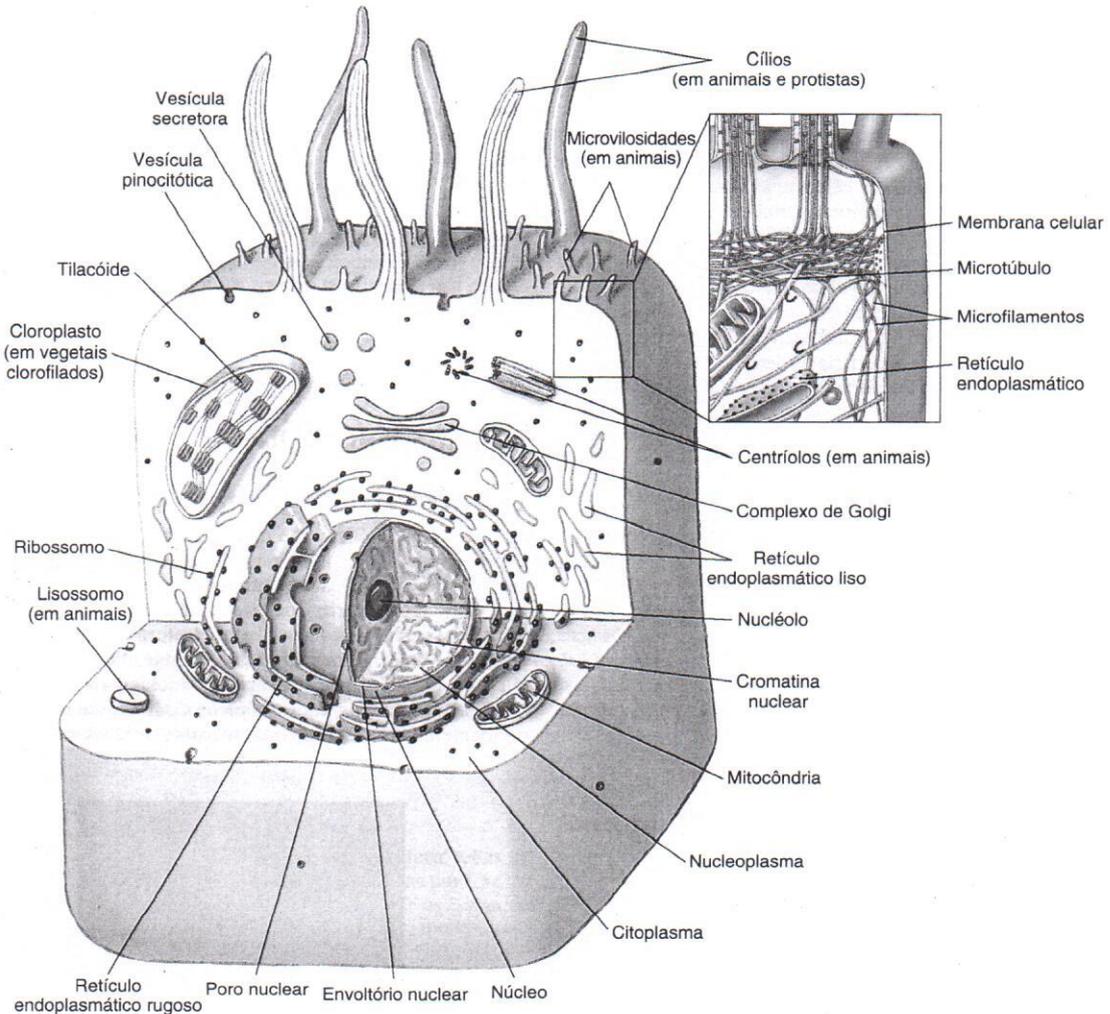
As membranas eucarióticas diferem das procarióticas em alguns aspectos, especialmente na grande variedade de lipídios que elas contêm. As membranas eucarióticas contêm esteróis, encontrados entre os procariontes apenas nos micoplasmas. Os esteróis proporcionam rigidez à membrana, e isto pode ser importante para que as membranas permaneçam intactas nas células eucarióticas. De-

do ao seu grande tamanho, as células eucarióticas possuem uma relação superfície-volume bastante inferior à das células procarióticas. À medida que o volume do citoplasma envolto pela membrana aumenta, a membrana é colocada sob uma pressão maior. Os esteróis na membrana podem ajudá-la a suportar esta pressão.

Funcionalmente, as membranas plasmáticas eucarióticas são menos versáteis do que as procarióticas. Elas não possuem enzimas respiratórias que captam energia metabólica e a armazenam na forma de ATP; no curso da evolução, esta função foi adquirida pela mitocôndria.

Estrutura Interna

A estrutura interna das células eucarióticas é muitíssimo mais complexa que aquela das células procarióticas. É também muito mais organizada e contém numerosas organelas.



> **Fig. 4.18 Célula eucariótica generalizada.** A maior parte dos elementos demonstrados está presente em quase todas as células eucarióticas, porém alguns (os centríolos, as microvilosidades e os lisossomos) ocorrem apenas em células animais, e outros (os cloroplastos) são encontrados somente em células capazes de realizar a fotossíntese.

Citoplasma

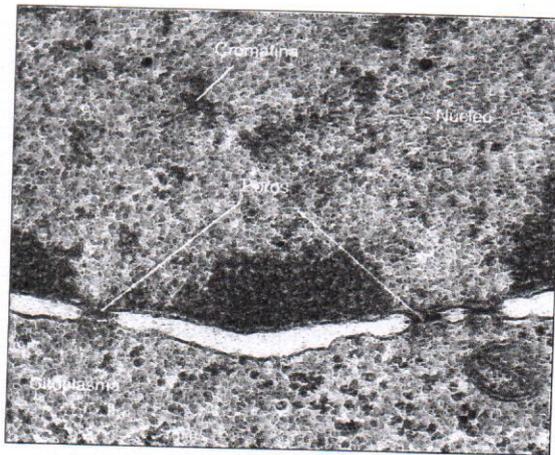
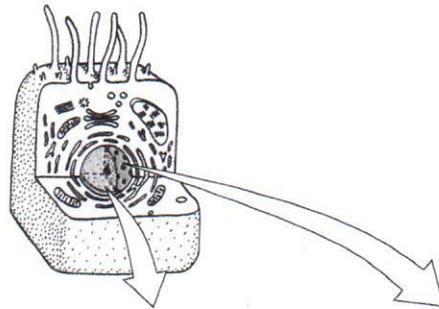
O citoplasma compreende uma porção relativamente menor da célula eucariótica do que da célula procariótica, pois contém um núcleo e muitas organelas. Assim como o citoplasma das células procarióticas, o citoplasma das eucarióticas é uma substância semifluida que contém principalmente água com as mesmas substâncias nela dissolvidas. Além disso, o citoplasma contém elementos de um **citoesqueleto**, uma rede fibrosa que dá forma e suporte a estas células maiores.

Núcleo Celular

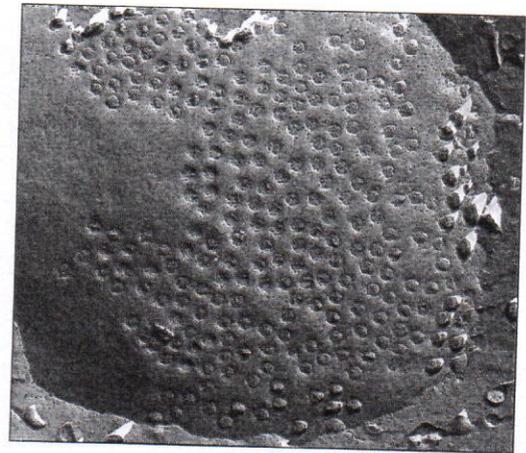
A diferença mais óbvia entre as células eucarióticas e as procarióticas é a presença de um núcleo nas células eucarióticas. O **núcleo celular** (> Fig. 4.19) é uma organela característica que apresenta envelope nuclear, nucleoplasma, nucléolos e cromossomos (geralmente duplos). O **envelope nuclear** consiste em uma membrana dupla, da qual cada camada é estruturalmente semelhante à membrana plasmática. Os **poros nucleares** no envelope permitem que as moléculas de RNA deixem a porção semifluida do núcleo, conhecida como **nucleoplasma**, e tomem parte na síntese de proteínas. Cada núcleo possui um ou mais **nucléolos**, que contêm uma quantidade significativa de RNA e funcionam como um local para a construção dos ribossomos.

Também presentes no núcleo da maioria dos organismos eucariontes estão os **cromossomos** aos pares, dos quais cada um contém DNA e proteínas chamadas **histonas**. As histonas contribuem diretamente para a estrutura dos cromossomos, e outras proteínas provavelmente regulam a função dos mesmos. Durante a divisão celular, os cromossomos são intensamente enrolados e dobrados em estruturas compactas. Entre as divisões, entretanto, eles são vistos apenas como um emaranhado de linhas finas chamado **cromatina**, que dá ao núcleo uma aparência granulada.

Os núcleos das células eucarióticas dividem-se pelo processo de **mitose** (> Fig. 4.20a). Antes da divisão propriamente dita do núcleo, os cromossomos replicam-se porém permanecem ligados, formando **díades**. Na maioria das células eucarióticas, o envelope nuclear fragmenta-se durante a mitose, e um sistema de pequenas fibras chamado **aparelho mitótico** guia o movimento dos cromossomos. As díades agregam-se no centro do fuso e se separam em cromossomos simples enquanto movem-se ao longo das fibras para os pólos do fuso. Cada nova célula recebe uma cópia de cada cromossomo que estava presente na célula-mãe. Como a célula-mãe contém cromossomos duplos, a progênie, da mesma maneira, também contém cromossomos duplos. As células com cromossomos pareados são chamadas células **diplóides** (2N).



(a)



(b)

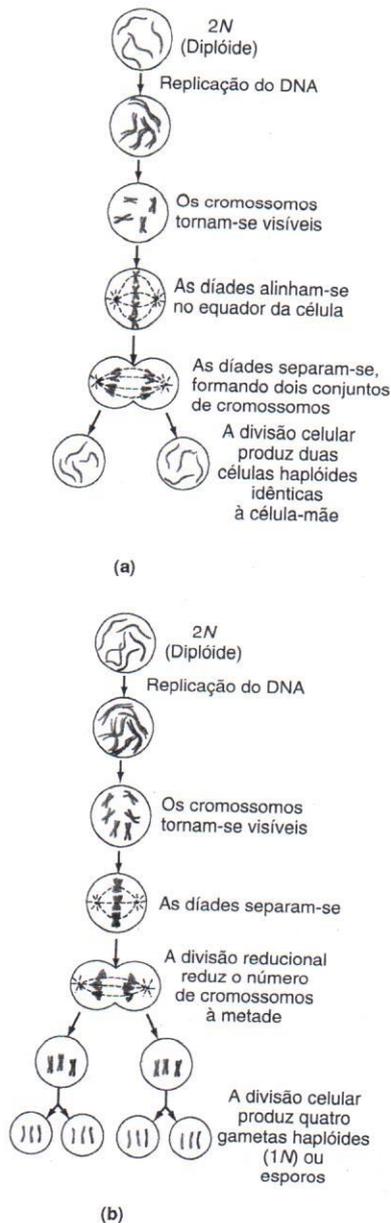
> **Fig. 4.19 Poros através do núcleo da célula.** (a) TEM de um núcleo celular. O material escuro e granuloso é a cromatina. Os poros na membrana nuclear permitem a entrada e saída de materiais. (b) Criofratura TEM de um núcleo (compare com a Fig. 3.23). As várias estruturas circulares são os poros nucleares.

ssuem uma
las procari-
pela mem-
são maior.
sta pressão.
ióticas são
suem enzi-
mazenam
foi adquiri-

ssimo mais
bém muito

a celular
lo
entos
nático

eucarióticas,
encontrados



> **Fig. 4.20** Comparação entre mitose e meiose. Ambos os processos são precedidos pela duplicação do DNA; logo depois, os cromossomos tornam-se visíveis. (a) Na mitose, são formadas duas células-filhas idênticas com o mesmo número e tipo de cromossomos. (b) Na meiose, duas divisões dão origem a quatro células, cada uma com metade do número de cromossomos da célula-mãe. Por esta razão, a meiose é às vezes chamada *divisão reducional*.

Durante a reprodução sexual, os núcleos das células sexuais dividem-se por um processo chamado **meiose** (> Fig. 4.20b). Depois da replicação dos cromossomos, formando díades, os pares de díades se juntam. Durante o curso de duas divisões ce-

lulares, as díades são distribuídas para as quatro novas células. Deste modo, cada célula recebe apenas um cromossomo de cada par. Tais células são conhecidas como **haplóides** ($1N$). As células haplóides podem se tornar gametas ou esporos. Os **gametas** são células haplóides que participam da reprodução sexual; os gametas de cada um dos dois organismos-mães se unem para formar um **zigoto** diplóide, a primeira célula do novo indivíduo. Alguns **esporos** tornam-se dormentes, ao passo que outros reproduzem-se por mitose como células haplóides vegetativas. Os esporos dormentes permitem a sobrevivência durante condições ambientais adversas. Quando as condições melhoram, os esporos germinam e começam a se dividir. Eventualmente, algumas destas células produzem gametas, que podem se unir para formar zigotos. Deste modo, o organismo se alterna entre gerações haplóides e diplóides.

Mitocôndrias e Cloroplastos

As **mitocôndrias**, conhecidas como "casas de força" das células eucarióticas, são organelas muitíssimo importantes. Elas são bastante numerosas em certas células e podem ser responsáveis por até 20% do volume celular. As mitocôndrias são estruturas complexas, que medem em média $1 \mu\text{m}$ de diâmetro, com uma membrana externa, uma membrana interna e uma **matriz** fluida limitada pela membrana interna (> Fig. 4.21). A membrana interna dobra-se várias vezes para formar as **cristas**, que se estendem para a matriz. As mitocôndrias realizam as reações oxidativas que captam energia na forma de adenosina trifosfato (ATP). A energia no ATP está em uma forma utilizável para as células realizarem as suas atividades.

As células eucarióticas capazes de realizar a fotossíntese contêm **cloroplastos** (> Fig. 4.22). Eles também possuem membrana interna e externa. O **estroma** interno destas organelas corresponde estruturalmente à matriz das mitocôndrias. Diferentemente das mitocôndrias, os cloroplastos possuem membranas internas separadas, chamadas **tilacóides**, que contêm o pigmento *clorofila*, que capta energia luminosa durante a fotossíntese. Tanto a mitocôndria quanto o cloroplasto contêm DNA e podem replicar-se independentemente da célula na qual eles realizam sua função. Estas e outras evidências levaram muitos biólogos a especular que estas organelas possam ter se originado a partir de organismos de vida livre.

Ribossomos

Os ribossomos das células eucarióticas, que são maiores que os das procarióticas, compõem-se de cerca de 60% de RNA e 40% de proteínas. Possuem coeficiente de sedimentação de 80S, e suas subunidades apresentam coeficientes de sedimentação de 60S e 40S. Todos os ribossomos possuem sítios para a síntese de proteínas, e alguns são dispostos em cadeias como polirribossomos. Aqueles ligados a uma organela chamada **retículo endoplasmático** geralmente fabricam proteínas de secreção da célula; aqueles que estão livres no citoplasma normalmente produzem proteínas para uso interno na célula.

Retículo Endoplasmático

O **retículo endoplasmático** (> Fig. 4.18) é um sistema extensivo de membranas que forma numerosos tubos e placas no citoplasma. Ele pode ter textura lisa ou rugosa. O **retículo endoplasmático liso** contém enzimas que sintetizam lipídios, especialmente aqueles usados na fabricação de membranas. O **retículo endoplasmático rugoso** possui ribossomos ligados à sua superfície,

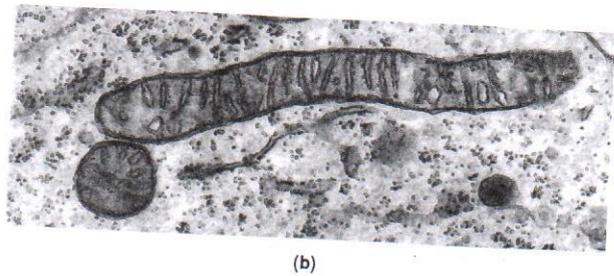
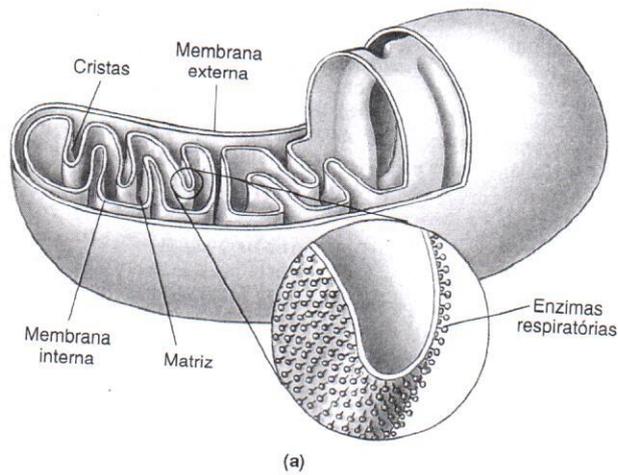


Fig. 4.21 Mitocôndrias. (a) As enzimas respiratórias que produzem ATP estão localizadas na superfície da membrana interna e das cristas, que são invaginações da membrana interna. (b) TEM de duas mitocôndrias, uma em corte longitudinal e a outra em corte transversal.

que dão a ele uma textura rugosa. Sua função é a de, junto com os ribossomos, fabricar proteínas. As vesículas deste sistema de membrana transportam para o complexo de Golgi os lipídios e as proteínas sintetizados dentro ou sobre a membrana do retículo endoplasmático.

Complexo de Golgi

O **complexo de Golgi** (Fig. 4.18) consiste em uma grande quantidade de sacos achatados revestidos por membranas. Ele recebe substâncias transportadas pelo retículo endoplasmático, as armazena e normalmente altera sua estrutura química. Também empacota estas substâncias em pequenos segmentos de membrana chamados **vesículas secretoras**. As vesículas secretoras fundem-se com a membrana plasmática e liberam secreções para o exterior da célula. O complexo de Golgi também ajuda na formação da membrana plasmática e das membranas dos lisossomos.

Lisossomos

Os **lisossomos** (Fig. 4.18) são organelas extremamente pequenas cobertas por membranas produzidas pelo complexo de Golgi nas células animais. Eles contêm enzimas digestivas que poderiam destruir uma célula, caso tais enzimas fossem liberadas no citoplasma. Os lisossomos fundem-se com os **vacúolos**, que se formam quando uma célula ingere substâncias, e liberam as enzimas que digerem as substâncias no interior dos vacúolos.

Peroxisomos

Os **peroxissomos** são organelas pequenas e envoltas por membrana, repletas de enzimas. Eles são encontrados tanto nas células animais quanto nas vegetais, mas parecem ter funções diferentes nestes dois tipos de célula. Nas células animais, suas enzimas oxidam aminoácidos, ao passo que nas células vegetais eles normalmente oxidam gorduras. Os peroxissomos são assim chamados pelo fato de suas enzimas converterem o peróxido de hidrogênio em água tanto nas células animais quanto nas vegetais. Se o peróxido de hidrogênio se acumulasse nas células, ele mataria estas células do mesmo modo que o homem mata as bactérias quando usa o peróxido de hidrogênio como anti-séptico.

Vacúolos

Nas células eucarióticas, os **vacúolos** são estruturas envoltas por membrana que armazenam materiais tais como amido, glicogênio ou gordura, para serem utilizados como energia. Alguns vacúolos se formam quando as células engolfam partículas de alimentos. Como já referimos, o conteúdo destes vacúolos é normalmente digerido pelas enzimas lisossomais.

Citoesqueleto

O **citoesqueleto** é uma rede de fibras de proteína feita de **microtúbulos** (tubos vazios) e **microfilamentos** (que são fibras filamentosas). Ele suporta pressões e fornece rigidez e forma à célula. Também participa dos movimentos celulares, como aqueles ocorridos quando as células englobam substâncias ou quan-

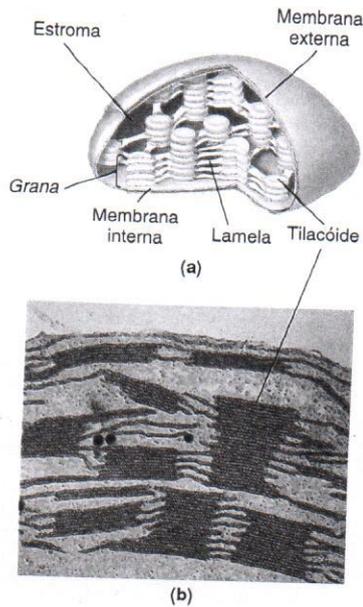
as células. mo de cada 7). As células gametas sexual; os unem para indivíduo. outros relativas. Os condições n, os espõe, algumas r para for e gerações

das células. Elas são responsáveis estruturas, com uma matriz fluida membrana in e se esten es oxidati ato (ATP). as células

ntese con a membra las corres entemente as internas nto cloro e. Tanto a dem repli ilizam sua logos a es a partir de

res que os NA e 40% 30S, e suas o de 60S e se de pro ossomos. oplasmá ula; aque izem pro

a extensi s no cito endoplas ecialmen to endo pperficie,



> **Fig. 4.22 Cloroplastos.** (a) As membranas tilacóides contêm clorofila, outros pigmentos e enzimas necessárias para a fotossíntese. Os tilacóides ocorrem como estruturas empilhadas chamadas *grana*; as *grana* são ligadas por camadas membranosas achatadas chamadas *lamelas*. (b) TEM colorida de um cloroplasto de uma folha de milho (aumentado 24.000 \times).

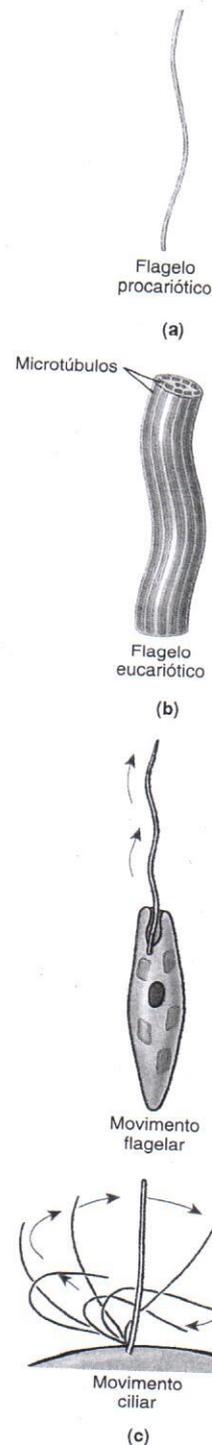
do realizam *movimentos amebóides* (que serão explicados em seção posterior).

Estrutura Externa

Assim como nas células procarióticas, as estruturas externas das células eucarióticas também ajudam no movimento ou proporcionam revestimento protetor à membrana plasmática. Estas estruturas incluem flagelos, cílios, paredes celulares e outros revestimentos. Apesar de, rigorosamente falando, os *pseudópodes* não serem estruturas externas, eles realizam movimentos e, por isso, serão também aqui discutidos. As células das algas e dos vegetais clorofilados possuem parede celular, e alguns protozoários possuem revestimentos celulares especiais.

Flagelos

Os flagelos dos eucariontes, que são maiores e mais complexos do que aqueles dos procariontes, são compostos de dois microtúbulos centrais e nove pares de microtúbulos periféricos (disposição 9+2) envoltos por uma membrana (> Fig. 4.23). Cada fibra é um microtúbulo composto da proteína *tubulina*. Um destes microtúbulos é mais ou menos do mesmo tamanho do flagelo de um procarionte. Associadas a cada par de microtúbulos periféricos estão pequenas moléculas da proteína *dineína*. Os flagelos dos eucariontes movem-se como um chicote, ao passo que os dos procariontes movem-se como um gancho giratório. Um mecanismo do movimento flagelar eucarionte é a ponte cruzada entre a dineína e outras proteínas flagelares. Quando ocorre a hidrólise do ATP, a dineína converte a energia química li-



> **Fig. 4.23 Comparação entre flagelos procariontes e eucariontes.** (a) Um flagelo procarionte; (b) um flagelo eucarionte. Observe a diferença substancial entre o diâmetro destas duas estruturas. (c) Movimento de um flagelo e de um cílio dos seres eucariontes.

berada em energia mecânica que permite o movimento do flagelo. Acredita-se que os microtúbulos do flagelo escorregam em direção a favor ou contra a base da célula, de uma maneira ondulada, e, assim, promovem o movimento do flagelo inteiro.

Os flagelos são mais comuns entre os protozoários, porém são também encontrados entre as algas. A maioria dos eucariontes flagelados possui um flagelo, mas alguns possuem dois ou mais.

Cílios

Os **cílios** são menores e mais numerosos do que os flagelos, mas possuem os mesmos componentes químicos e a mesma disposição básica dos microtúbulos. Os cílios são encontrados principalmente entre os protozoários ciliados, que possuem 10.000 cílios ou mais distribuídos em sua superfície celular (> Fig. 4.24). Cada cílio passa por um ciclo de "queda e recuperação" quando se movimenta. Juntos, os cílios de um organismo movimentam-se de modo coordenado, o que cria uma onda que passa de uma extremidade do organismo à outra. O grande número de cílios e seus movimentos coordenados permitem aos organismos ciliados, como os paramécios, moverem-se mais rapidamente do que aqueles com flagelos. Em algumas células, os cílios podem também propeler líquidos, partículas dissolvidas, bactérias, muco etc., ao longo da célula. Esta função pode ser de grande importância na defesa dos hospedeiros contra doenças, particularmente no aparelho respiratório.

Pseudópodes

Os **pseudópodes**, ou "falsos pés", são projeções temporárias do citoplasma associadas ao **movimento amebóide**. Este tipo de movimento ocorre apenas em células sem paredes, como as amebas e alguns leucócitos, e somente quando a célula está em repouso em uma superfície sólida. Quando uma ameba estica parte de seu corpo para formar um pseudópode, o citoplasma inicialmente encontra-se muito menos denso nesta região do que em outras áreas da célula (> Fig. 4.25). Conseqüentemente, o citoplasma de outras partes do organismo flui para dentro do pseudópode pela **corrente citoplasmática**. O movimento amebóide é um processo lento e gradual.

Paredes Celulares

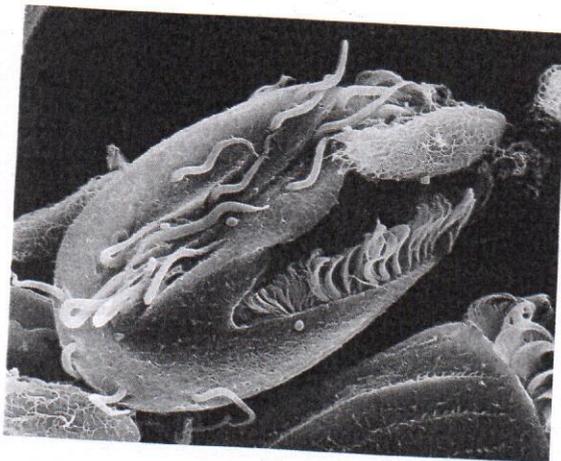
Vários organismos eucariontes unicelulares possuem parede celular, nenhuma das quais contém o peptidoglicano, que é característico das bactérias. As paredes celulares das algas são compostas principalmente de celulose, mas algumas contêm outros polissacarídeos. As paredes celulares dos fungos são compostas de celulose ou de quitina, ou de ambas. A **quitina** é um polissacarídeo estrutural que também é comum no exoesqueleto dos artrópodes, tais como os insetos e crustáceos. Independentemente da composição, a parede celular dá rigidez às células e as protege do rompimento quando a água do meio penetra no seu interior.

*Evolução por Endossimbiose

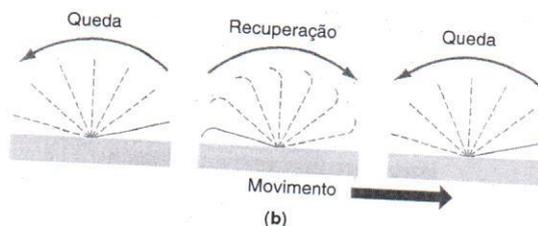
Os biólogos acreditam que a vida surgiu na terra (ou talvez tenha sido "semeada" por meteoritos) há mais ou menos 4 bilhões de anos, na forma de organismos simples bastante semelhantes aos procariontes de hoje. Entretanto, evidências paleontológicas sugerem que os organismos eucariontes surgiram há apenas 1 bilhão de anos. Não se sabe como ocorreu o desenvolvimento

de eucariontes a partir dos procariontes, mas a **teoria endossimbiótica** oferece uma explicação plausível. Como vimos, a maior diferença entre procariontes e eucariontes é que os eucariontes possuem organelas especializadas revestidas por membrana, incluindo um núcleo verdadeiro. De acordo com a teoria endossimbiótica, as organelas das células eucarióticas surgiram a partir das células procarióticas, que desenvolveram uma relação **simbiótica** com o futuro ser eucarionte. A simbiose é uma relação entre dois tipos diferentes de organismos que vivem em contato íntimo. Caso um deles viva dentro do outro, a relação é conhecida como **endossimbiose**.

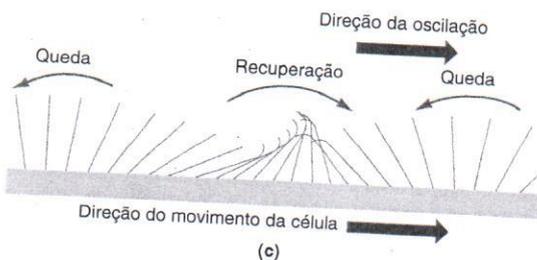
Sugere-se que a primeira célula eucariótica foi uma célula semelhante a uma ameba, que, de alguma maneira, desenvolveu um núcleo. Sabendo-se a facilidade com que porções de membrana



(a)



(b)

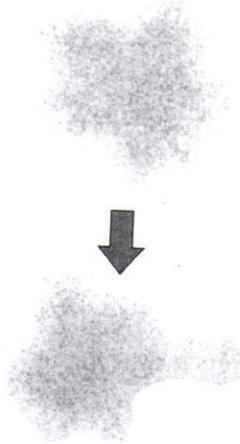


(c)

> **Fig. 4.24 Cílios.** (a) SEM do protozoário ciliado *Oxytricha*. (b) Movimento de queda e recuperação de um cílio. (c) Os cílios em um organismo movem-se de modo sincronizado, criando ondulações que propulsionam os organismos para a frente.

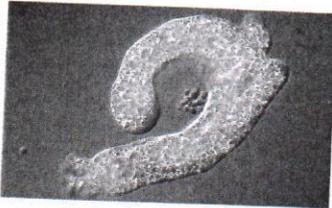
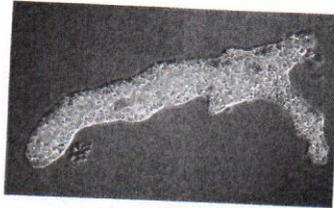
cariontes.
Observe a
uturas. (c)
es.

Ameba em repouso com o citoplasma distribuído uniformemente.



Pseudópodes recém-formados com citoplasma menos denso.

(a)



(b)

> **Fig. 4.25 Pseudópodes.** (a) A formação de um pseudópode, uma expansão citoplasmática que permite a organismos como as amebas moverem-se e capturar alimentos. (b) Micrografia de uma ameba englobando partículas de alimento (aumentada 160×).

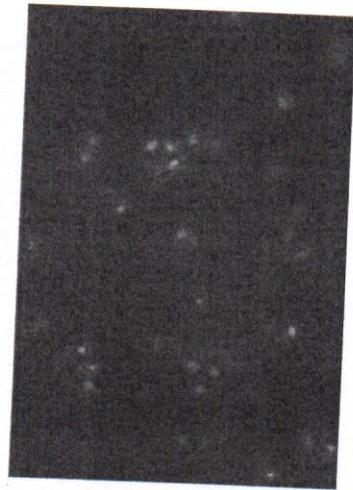
celular se destacam para formar vesículas, é relativamente fácil imaginar que um cromossomo primitivo pode ter sido envolvido por uma membrana, criando desse modo um núcleo rudimentar. Este eucarionte primitivo era provavelmente uma célula fagocítica que

obteve seus nutrientes englobando materiais provenientes do meio — incluindo, presumivelmente, outras células. Apesar de a maioria das células procarióticas engolfadas terem sido provavelmente digeridas e usadas para nutrir o fagócito, algumas aparentemente sobreviveram e tornaram-se residentes permanentes dentro do citoplasma, sendo eventualmente incorporadas como organelas. Ambos os organismos beneficiaram-se desta combinação. Os procariontes absorvidos foram protegidos pelo eucarionte, e o eucarionte adquiriu novas capacidades através da presença de seus simbiontes.

As evidências que apóiam esta teoria provêm da comparação das características das organelas eucarióticas com aquelas dos organismos procariotes:

- As mitocôndrias e os cloroplastos possuem aproximadamente o mesmo tamanho das células procarióticas.
- Diferentemente de outras organelas, as mitocôndrias e os cloroplastos possuem seu próprio DNA. O DNA da organela está presente na forma circular, semelhante ao cromossomo de um procarionte (≈ Fig. 4.26).
- As organelas possuem seus próprios ribossomos 70S, que são semelhantes aos ribossomos procariontes, ao contrário dos ribossomos 80S dos eucariontes.
- O DNA da organela e os ribossomos fazem a síntese de proteínas do mesmo modo que ocorre nas bactérias, diferentemente do que ocorre quando são dirigidos pelo DNA nuclear de eucariontes modernos.
- As mitocôndrias e os cloroplastos se dividem, por divisão binária, independentemente do ciclo da célula eucariótica.
- A estrutura de dupla membrana das mitocôndrias e dos cloroplastos lembra bastante as membranas celulares das bactérias Gram-negativas, tendo até o mesmo tipo de poro.
- Os cloroplastos lembram bastante a estrutura das cianobactérias procarióticas fotossintéticas que contêm clorofila.

A noção de endossimbiontes procariotes vivendo dentro de eucariontes não é mera especulação. Exemplos de relações como esta são abundantes na natureza. Certos eucariontes que vivem



> **Fig. 4.26 Células de levedura coradas para mostrar o DNA mitocondrial.** Cada mitocôndria de *Saccharomyces cerevisiae* possui de dois a quatro cromossomos circulares que se coram de azul devido ao corante fluorescente usado.

em ambientes com pouco oxigênio não possuem mitocôndrias, e mesmo assim sobrevivem muito bem, graças às bactérias que vivem dentro deles e servem como "mitocôndrias substitutas". Os protistas que vivem simbioticamente na parte posterior do intestino de cupins são, por sua vez, colonizados por bactérias simbióticas semelhantes às mitocôndrias em tamanho e distribuição (> Fig. 4.27). Nestas condições de pouco oxigênio, as bactérias funcionam melhor do que as mitocôndrias. Elas oxidam alimentos e proporcionam energia na forma de ATP para seu parceiro protista. Alguns eucariontes primitivos ainda hoje não possuem mitocôndrias. A *Giardia*, um protista parasita que causa diarreia, é um exemplo de eucarionte que provavelmente nunca adquiriu quaisquer mitocôndrias.

Existe uma ameoba gigante que vive na lama do fundo de lagos, a *Pelomyxa palustris*. Ela também não possui mitocôndrias e tem, pelo menos, dois tipos de bactérias endossimbióticas. A utilização de antibióticos que matam apenas as bactérias possibilita o acúmulo de ácido láctico. Isto sugere que as bactérias oxidam os produtos finais da fermentação da glicose, função que normalmente é exercida pelas mitocôndrias. O que mais fazem as mitocôndrias? Elas devem exercer alguma tarefa necessária para a formação ou funcionamento do complexo de Golgi. Este grupo inclui todos os procariontes. Talvez a integração de endossimbiontes bacterianos para dentro da célula tenha levado ao desenvolvimento das mitocôndrias e do complexo de Golgi.

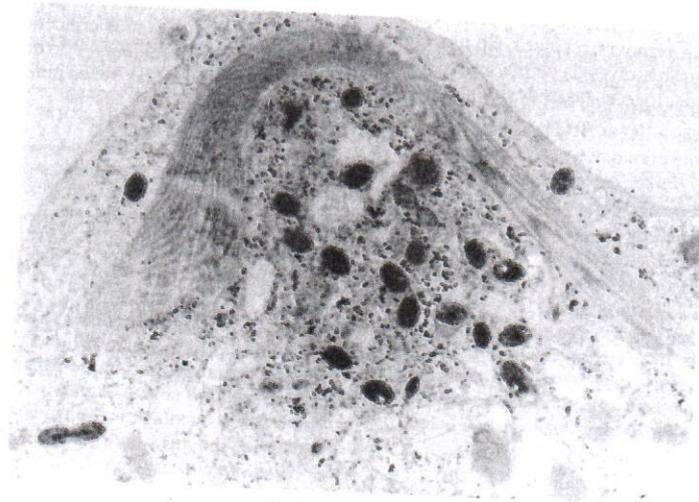
A Dra. Lynn Margulis propõe que tanto os flagelos quanto os cílios eucarióticos (ela os chama "undulipodia") originaram-se a partir de associações simbióticas entre bactérias móveis, chamadas espiroquetas, e protistas heterotróficos. Tais associações entre espécies atuais são bastante conhecidas. A *Mixotricha paradoxa*, um endossimbionte protista encontrado na parte posterior do intestino do cupim australiano *Mastotermes darwiniensis*, usa os quatro flagelos em suas extremidades frontais para movimentar-se, mas depende de meio milhão de espiroquetas que cobrem sua superfície para orientar o movimento. Estes espiroquetas têm a tendência natural de revestir superfícies vivas ou mortas. Filmagens dramáticas mostram que, uma vez ligados, eles coordenam suas ondulações e movem-se harmoniosamen-

te, propulsando sua partícula hospedeira para a frente. A Dra. Margulis formulou a hipótese de que alguns espiroquetas antigos integraram-se às suas células hospedeiras para se tornarem cílios ou flagelos. Além disso, ela sugere que outros espiroquetas tenham sido empurrados para dentro da célula (processo que pode ser observado em espécies modernas) e tenham sido por fim transformados em microtúbulos.

Os espiroquetas teriam obtido nutrientes que vazaram do eucarionte, enquanto lhe davam mobilidade. Larvas gigantes (18 cm de comprimento) que vivem próximo às fontes hidrotermais no fundo de oceanos não possuem boca, ânus nem aparelho digestivo. O que as mantém vivas, então? Endossimbiontes procariontes bacterianos colonizam seus tecidos internos. As bactérias geram energia metabolizando o sulfeto de hidrogênio expelido das fontes quentes. A energia em excesso é transferida para as larvas. Existe uma relação semelhante entre bactérias endossimbiontes e moluscos gigantes que vivem nas fontes. A endossimbiose é uma forma comum de vida.

Movimento de Substâncias Através das Membranas

A célula viva, tanto procariótica quanto eucariótica, é uma entidade dinâmica. Uma célula é separada de seu ambiente por uma membrana, através da qual substâncias movem-se constantemente, de maneira cuidadosamente controlada. Para se entender como funciona uma célula, é essencial entender como ocorre este movimento. Substâncias polares bem pequenas, como a água, pequenos íons e pequenas moléculas hidrossolúveis, provavelmente passam através dos poros da membrana. Substâncias não-polares, como os lipídios e outras partículas sem carga elétrica (moléculas ou íons), dissolvem-se e passam através dos lipídios da membrana. Ainda, outras substâncias passam ao longo da membrana, transportadas por moléculas transportadoras. A maior parte das grandes moléculas é incapaz de entrar nas células sem o auxílio de moléculas carreadoras específicas.



> Fig. 4.27 Endossimbiose. No citoplasma de *Pyrrsonympha*, um protista que vive simbioticamente na parte posterior do intestino de cupins, as bactérias (formas ovais escuras) agem como mitocôndrias para o protista. Abaixo, à esquerda, uma das bactérias está se dividindo.