

Figura 2.16 Sequenciamento e filogenia de um gene de RNA ribossomal (rRNA). (a) As células são lisadas. (b) O gene codificador de rRNA é isolado e são produzidas inúmeras cópias idênticas pela técnica denominada reação de polimerização em cadeia (Seção 12.8). (c, d) O gene é sequenciado (Seção 12.5), e a sequência obtida é alinhada a outras sequências de rRNA. Um algoritmo computacional realiza comparações entre pares de sequências, gerando uma árvore filogenética (e), que ilustra as diferenças existentes nas sequências de rRNA dos organismos analisados. No exemplo apresentado, as diferenças de sequência são as seguintes: organismo 1 versus organismo 2, três diferenças; 1 versus 3, duas diferenças; 2 versus 3, quatro diferenças. Assim, os organismos 1 e 3 são mais estreitamente relacionados do que 2 e 3 ou 1 e 2.

como esses micro-organismos são desprovidos de ribossomos, outras moléculas foram utilizadas como barômetros evolutivos. Carl Woese, um microbiologista americano, foi pioneiro no uso de rRNA como um barômetro da filogenia microbiana e, ao fazê-lo, revolucionou nosso entendimento a respeito da evolução celular.

As etapas de geração de uma árvore filogenética baseada no RNA estão delineadas na Figura 2.16. Resumidamente, os genes codificadores de rRNA de dois ou mais organismos são sequenciados (isto é, a ordem precisa dos nucleotídeos presentes na molécula é determinada, Seção 12.5), sendo as sequências alinhadas e inspecionadas base por base, com auxílio de um computador. Quanto maior a variação da sequência do gene de rRNA entre quaisquer dois organismos, maior sua divergência evolutiva. Essa divergência pode então ser ilustrada em uma árvore filogenética (Figura 2.16).

2.7 A árvore evolutiva da vida

A **evolução** é o processo de modificação de uma linha de descendência ao longo do tempo, que resulta no surgimento de novas variedades e espécies de organismos. A evolução ocorre em qualquer sistema autorreplicante, no qual a variação ocorre como resultado de mutação e seleção, sendo a adaptação diferencial um resultado em potencial. Assim, ao longo do tempo, todas as células e os vírus evoluem.

A determinação das relações evolutivas

As relações evolutivas entre os organismos são o tema da **filogenia**. As relações filogenéticas entre as células podem ser deduzidas comparando-se a informação genética (sequências nucleotídicas ou de aminoácidos) presente em seus ácidos nucleicos ou proteínas (Capítulo 14). As macromoléculas que formam o ribossomo, particularmente *RNAs ribossomais* (rRNA), correspondem a excelentes ferramentas para a determinação das relações evolutivas. Pelo fato de todas as células conterem ribossomos (e, portanto, rRNA), essa molécula pode e foi utilizada para construir uma árvore filogenética de todas as células, incluindo os micro-organismos (ver Figura 2.17). Filogenias virais foram também determinadas, porém,

Os três domínios da vida

A partir da análise comparativa de sequências de rRNA, três linhagens celulares filogeneticamente distintas foram identificadas. As linhagens, denominadas **domínios**, são *Bacteria* e *Archaea* (ambos consistindo em procaríotos) e *Eukarya* (eucariotos) (Figura 2.17). Acredita-se que os domínios divergiram a partir de um organismo ancestral comum ou de uma comunidade de organismos, no início da história da vida na Terra.

A árvore filogenética da vida revela dois fatos evolutivos muito importantes: (1) conforme afirmado anteriormente, todos os procaríotos *não* exibem estreita relação filogenética, e (2) as *Archaea* estão mais estreitamente relacionadas a *Eukarya* que a *Bacteria* (Figura 2.17). Assim, a partir do último ancestral universal comum de toda a vida, a diversificação evolutiva seguiu, inicialmente, duas direções: *Bacteria* e uma segunda linhagem principal. Essa segunda linhagem por fim divergiu, originando o domínio *Archaea*, que manteve a estrutura celular procaríótica, e o domínio *Eukarya*, que não o fez. Neste livro, quando o termo “bactéria” (com b minúsculo e sem ser grafado em itálico) é utilizado, ele refere-se a alguma espécie do domínio *Bacteria*.

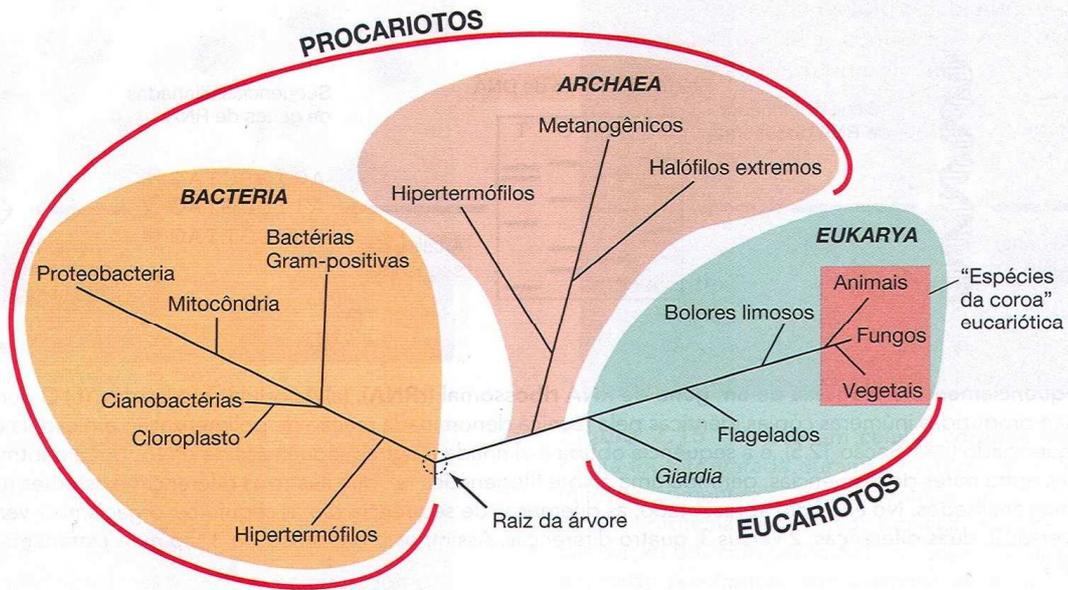


Figura 2.17 A árvore filogenética da vida, definida a partir de comparações entre seqüências do gene de rRNA. A árvore consiste em três domínios de organismos: *Bacteria* e *Archaea*, compostos por células procarióticas e *Eukarya* (eucariotos). Somente alguns dos grupos de organismos de cada domínio são apresentados. Os hipertermófilos são procariotos que apresentam melhor crescimento em temperaturas de 80°C ou superiores. Os grupos sombreados em vermelho correspondem a seres macroscópicos. Todos os outros organismos apresentados na árvore da vida são micro-organismos. Árvores filogenéticas de cada domínio são encontradas nas Figuras 2.19, 2.28 e 2.32.

Eukarya

Uma vez que todas as células de animais e vegetais são eucarióticas, pode-se concluir que os micro-organismos eucarióticos foram os ancestrais dos organismos multicelulares. A árvore da vida claramente sustenta tal observação. Como esperado, os eucariotos microbianos ramificaram-se precocemente na linhagem eucariótica, enquanto os vegetais e os animais ramificam-se próximos à coroa da árvore (Figura 2.17). Contudo, o sequenciamento molecular e as outras evidências demonstraram que as células eucarióticas contêm genes oriundos de células de dois domínios. Além do genoma presente nos cromossomos nucleares, as mitocôndrias e os cloroplastos de eucariotos contêm seus próprios genomas (DNA organizado de forma circular, como nos procariotos) e ribossomos. O emprego da tecnologia de sequenciamento de rRNA (Figura 2.16) revelou que essas organelas correspondem em alto grau a ancestrais derivados de linhagens específicas de *Bacteria* (Figura 2.17 e Seção 2.9). Portanto, mitocôndrias e cloroplastos foram anteriormente células bacterianas de vida livre, que adotaram uma existência intracelular em células de *Eukarya* em épocas passadas. O processo pelo qual essa associação estável desenvolveu-se é conhecido como **endossimbiose**, o qual será discutido em capítulos posteriores (∞ Seções 14.4 e 18.4).

Contribuições do sequenciamento molecular à microbiologia

As filogenias moleculares confirmaram as conexões evolutivas entre todas as células. A aplicação do sequenciamento molecular também criou um arcabouço evolutivo básico para os procariotos, algo que a ciência da microbiologia não dispunha desde seu surgimento. Além disso, as filogenias baseadas no RNA criaram novas ferramentas que afetaram várias subdisciplinas da microbiologia. Elas incluem, em

particular, a classificação microbiana, a ecologia microbiana e diagnóstico clínico. Nessas áreas, a filogenia molecular auxiliou na formação de nosso conceito de uma espécie bacteriana e forneceu aos ecologistas microbianos e microbiologistas clínicos as ferramentas necessárias para identificar os organismos, sem a necessidade de cultivá-los. Isso ampliou significativamente nossa imagem da diversidade microbiana e conduziu-nos à surpreendente conclusão de que a maior parte da diversidade microbiana existente na Terra ainda deve ser trazida para a cultura laboratorial.

Minirrevisão de 2.7

O sequenciamento comparativo de rRNA definiu os três domínios da vida: *Bacteria*, *Archaea* e *Eukarya*. O sequenciamento molecular também demonstrou que as organelas de *Eukarya* apresentam raízes evolutivas nas *Bacteria*, além de fornecer novas ferramentas para a ecologia microbiana e a microbiologia clínica.

- Como as espécies de *Bacteria* e *Archaea* podem ser distinguidas utilizando-se a biologia molecular?
- Como o processo de endossimbiose beneficiou as células eucarióticas?