

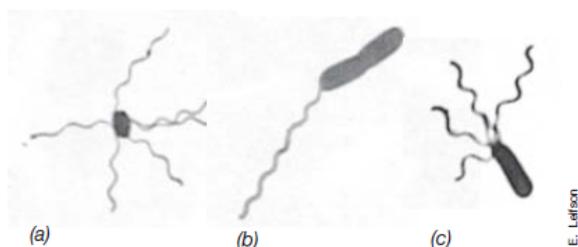
## 2.17 Flagelos e motilidade natatória

Muitos procariotos são capazes de deslocar-se por movimento natatório, devido à presença de uma estrutura denominada **flagelo** (Figura 2.48). O flagelo atua por rotação, empurrando ou puxando a célula por meio de um meio líquido.

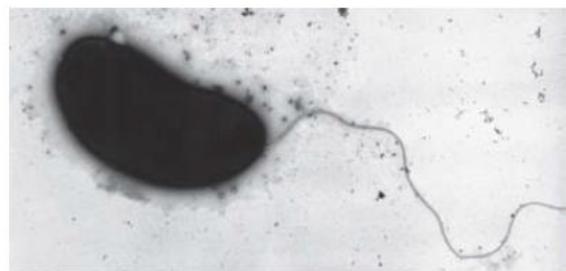
### Flagelos de bactérias

Os flagelos bacterianos são apêndices longos e finos, apresentando uma extremidade livre e outra extremidade ligada à célula. Os flagelos bacterianos são tão delgados (15-20 nm, dependendo da espécie) que a visualização de um único flagelo ao microscópio óptico é possível somente após procedimentos de coloração especiais que aumentam o seu diâmetro (Figura 2.48). No entanto, os flagelos são facilmente visualizados ao microscópio eletrônico (Figura 2.49).

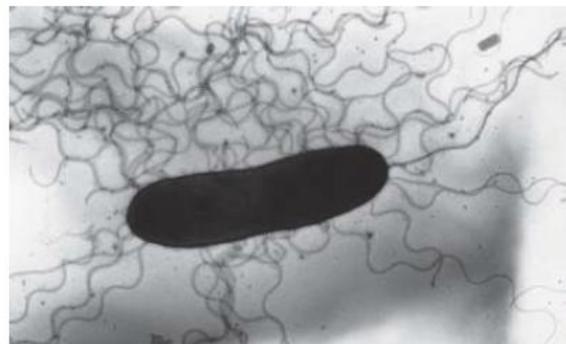
Os flagelos podem ligar-se às células em diferentes padrões. Na **flagelação polar**, os flagelos encontram-se ligados a uma ou ambas as extremidades da célula. Ocasionalmente, um conjunto (*tufo*) de flagelos pode ser encontrado em uma das extremidades celulares, um tipo de flagelação polar denominada *lofotríquia* (Figura 2.48c). Tufos de flagelos desse tipo podem frequentemente ser observados em células não coradas, por microscopia de campo escuro ou de contraste de fase (Figura 2.50). Quando um tufo de flagelos emerge a partir de ambos os polos da célula, a flagelação é denominada *anfotríquia*. Na **flagelação peritríquia** (Figuras 2.48a e 2.49b), os flagelos encontram-se inseridos em vários pontos ao redor da superfície celular. O tipo de flagelação – polar ou peritríquia – é uma característica utilizada para a classificação de bactérias.



**Figura 2.48** Flagelos bacterianos. Fotomicrografias ópticas clássicas, tiradas por Einar Leifson, de bactérias apresentando diferentes arranjos flagelares. As células foram coradas pelo método de Leifson de coloração de flagelos. (a) Peritríquio. (b) Polar. (c) Lofotríquio.



(a)



(b)

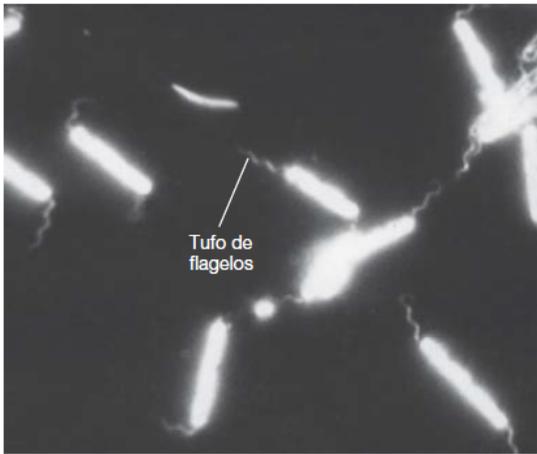
**Figura 2.49** Flagelos bacterianos corados negativamente, observados ao microscópio eletrônico de transmissão. (a) Um único flagelo polar. (b) Flagelos peritríquios. Em ambas as micrografias são apresentadas células da bactéria fototrófica *Rhodospirillum centenum*, que apresentam largura de aproximadamente 1,5  $\mu\text{m}$ . As células de *R. centenum* geralmente exibem flagelação polar, mas, sob certas condições de crescimento, passam a apresentar um padrão de flagelação peritríquia. Ver também a Figura 2.59b para uma foto de colônias de *R. centenum* que se movem em direção a um gradiente crescente de luz (fototaxia).

### Estrutura flagelar

Os flagelos não são retos, exibindo morfologia helicoidal. Quando achatados, os flagelos apresentam uma distância constante entre duas curvas adjacentes, denominada *comprimento de onda*, sendo esse comprimento de onda característico aos flagelos de uma determinada espécie. O filamento dos flagelos bacterianos é composto por várias cópias de uma proteína denominada *flagelina*. A forma e o comprimento de onda do flagelo são determinados, em parte, pela estrutura da flagelina e também pela direção de rotação do filamento. A sequência de aminoácidos da flagelina é altamente conservada em espécies de bactérias, sugerindo que a motilidade flagelar evoluiu cedo e possui raízes profundas neste domínio evolutivo.

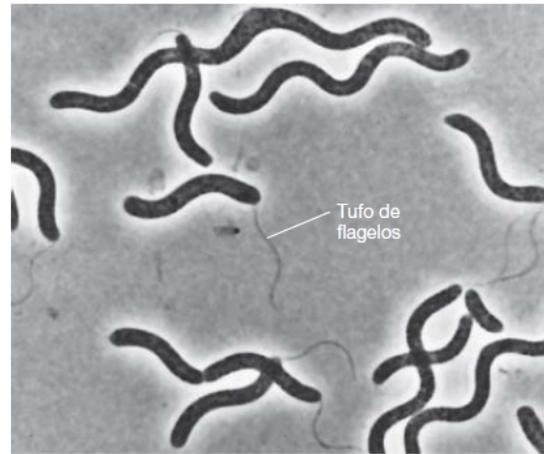
Um flagelo consiste em vários componentes e movimenta-se por rotação, muito similar à hélice de um barco a motor. A base do flagelo é estruturalmente distinta do filamento. A base do flagelo apresenta uma região mais larga, denominada *gancho*. O gancho é composto por um único tipo de proteína e conecta o filamento à porção motora do flagelo na base (Figura 2.51).

A porção motora do flagelo é ancorada na membrana citoplasmática e na parede celular. O motor é formado por um bastão central que passa por meio de uma série de anéis. Em bactérias gram-negativas, um anel externo, chamado de *anel L*, é ancorado na camada lipopolissacarídica. Um segundo anel, chamado de *anel P*, é ancorado na camada de peptidoglicano.



(a)

**Figura 2.50** Flagelos bacterianos observados em células vivas. (a) Fotomicrografia de campo escuro de um grupo de grandes bactérias em forma de bacilo, apresentando tufo de flagelos em cada um dos polos (flagelação anfitríquia). Um única célula apresenta cerca de 2  $\mu\text{m}$  de largura.



(b)

(b) Fotomicrografia de contraste de fase de células da grande bactéria púrpura fototrófica, *Rhodospirillum photometricum*, exibindo um tufo de flagelos lofotricos que se projetam de um dos polos. Um única célula mede cerca de 3  $\times$  30  $\mu\text{m}$ .

cano da parede celular. Um terceiro conjunto de anéis, chamados de *MS* e *anéis C*, está localizado dentro da membrana citoplasmática e do citoplasma, respectivamente (Figura 2.51a). Em bactérias gram-positivas, que não possuem membrana externa, apenas o par interior de anéis se mostra presente. Ao redor do anel interior e ancorado na membrana citoplasmática, está uma série de proteínas denominadas *proteínas Mot*. Um conjunto final de proteínas, denominadas *proteínas Fli* (Figura 2.51a), funciona como o interruptor do motor, invertendo a direção da rotação dos flagelos em resposta a sinais intracelulares.

### Movimento flagelar

O flagelo é um pequeno motor rotatório. Como este motor atua? Normalmente, os motores rotatórios contêm dois componentes principais: o *rotor* e o *estator*. No motor flagelar, o rotor corresponde ao bastão central e aos anéis L, P, C, e MS. Em conjunto, essas estruturas constituem o *corpo basal*. O estator consiste nas proteínas Mot, que circundam o corpo basal e atuam gerando o torque.

O movimento de rotação do flagelo é conferido pelo corpo basal. A energia necessária à rotação do flagelo é oriunda da força próton-motiva (Seção 2.8). O movimento de prótons através da membrana citoplasmática ao longo do complexo Mot promove a rotação do flagelo, e cerca de 1.000 prótons são translocados a cada rotação flagelar; um modelo de como isso funciona é demonstrado na Figura 2.51b. Nesse modelo de “turbina de prótons”, o fluxo de prótons que passa por meio dos canais nas proteínas Mot exerce forças eletrostáticas sobre as cargas arranjadas de forma helicoidal nas proteínas do rotor. As atrações entre as cargas positivas e negativas promovem a rotação do corpo basal à medida que os prótons fluem por entre as proteínas Mot.

### Flagelos de arqueias

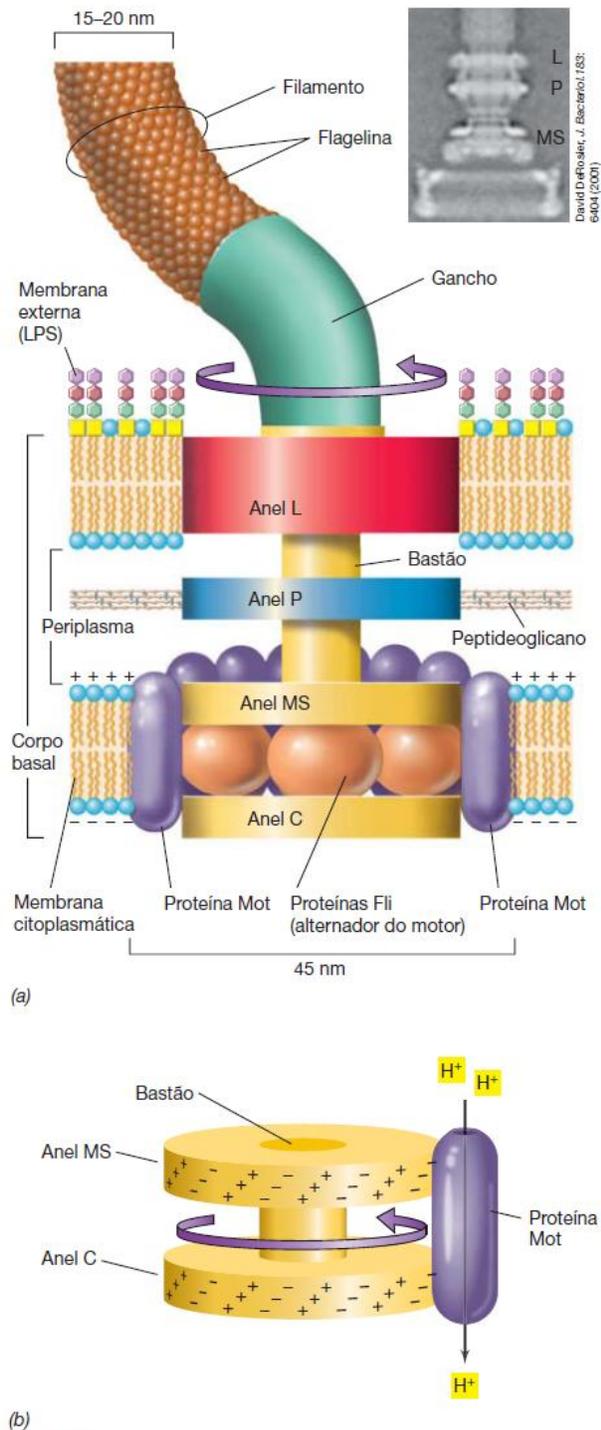
Como nas bactérias, a motilidade flagelar é amplamente disseminada entre as espécies de arqueias; os principais gêneros de metanógenos, halófilos extremos, termoacidófilos e hipertermófilos (↻ Figura 1.6b) são capazes de apresentar motilidade natatória. Os flagelos de arqueias são significativamente mais

delgados que os flagelos bacterianos, exibindo somente 10 a 13 nm de espessura (Figura 2.52), porém conferem movimento de rotação à célula como observado em bactérias. De modo diverso ao observado em bactérias, onde há uma única proteína no filamento flagelar, várias flagelinas diferentes são encontradas em arqueias sendo que as sequências de aminoácidos e os genes que codificam as flagelinas de arqueias não exibem qualquer relação com aquelas da flagelina bacteriana.

Estudos realizados com células natatórias do halófilo extremo *Halobacterium* revelam que elas nadam a velocidades de somente cerca de um décimo daquela de células de *Escherichia coli*. Não se sabe se isso é típico de arqueias, porém o diâmetro significativamente menor do flagelo de arqueias, comparado ao flagelo bacteriano, possivelmente reduz o torque e, consequentemente, a potência do motor flagelar, de modo que velocidades natatórias menores não seriam surpreendentes. Além disso, a partir de experimentos bioquímicos com *Halobacterium*, é possível inferir que os flagelos de arqueias são alimentados diretamente por ATP e não pela força próton-motiva, a fonte de energia dos flagelos de bactérias (Figura 2.51b). Se este conceito for válido para todos os flagelos de arqueias, significaria que os motores flagelares de arqueias e bactérias empregariam mecanismos fundamentalmente diferentes para acoplar energia. Em combinação com as claras diferenças na estrutura da proteína flagelar entre arqueias e bactérias, isso sugere que, assim como para os endósporos, a motilidade flagelar evoluiu separadamente com a divergência dos procariotos há mais de 3,5 bilhões de anos (↻ Figura 1.4b).

### Síntese flagelar

Vários genes codificam as proteínas da motilidade em bactérias. Em *Escherichia coli* e *Salmonella entérica* sorotipo *Typhimurium*, para os quais muitos estudos de motilidade foram realizados, mais de 50 genes estão envolvidos na motilidade. Esses genes codificam as proteínas estruturais do flagelo e de seu aparato motor, mas também codificam proteínas que exportam os componentes flagelares através da membrana citoplasmática para o exterior da célula, e proteínas que regulam vários eventos bioquímicos envolvidos na síntese de novos flagelos.



**Figura 2.51** Estrutura e função do flagelo em bactérias gram-negativas. (a) Estrutura. O anel L está embebido no LPS, e o anel P no peptidoglicano. O anel MS está embebido na membrana citoplasmática, e o anel C, no citoplasma. Um canal estreito é formado no bastão e no filamento, por meio do qual as moléculas de flagelina difundem-se para atingir o sítio de síntese flagelar. As proteínas Mot atuam como o motor flagelar, enquanto as proteínas Fli atuam como o alternador do motor. O motor flagelar gira o filamento, propulso a célula pelo meio. No detalhe: micrografia eletrônica de transmissão de um corpo basal flagelar de *Salmonella enterica*, onde os vários anéis estão identificados. (b) Função. Um modelo de “turbina de prótons” foi proposto para explicar a rotação do flagelo. Os prótons, fluindo por meio das proteínas Mot, podem exercer forças sobre as cargas presentes nos anéis C e MS, consequentemente girando o rotor.

Um filamento flagelar não cresce a partir de sua base, como os pelos de um animal, mas sim a partir de sua ponta. O anel MS é o primeiro componente a ser sintetizado, sendo inserido na membrana citoplasmática. Em seguida, outras proteínas de ancoragem são sintetizadas juntamente com o gancho, antes da formação do filamento (Figura 2.53). As moléculas de flagelina sintetizadas no citoplasma passam por meio de um canal de 3 nm presente no interior do filamento e são adicionadas à extremidade, formando o flagelo maduro. A proteína “cap” está presente na extremidade do flagelo em crescimento. As proteínas cap auxiliam as moléculas de flagelina que difundiram-se pelo canal do filamento a organizarem-se na extremidade do flagelo (Figura 2.53). Aproximadamente 20.000 moléculas de flagelina são necessárias para formar um filamento. O crescimento do flagelo ocorre de maneira relativamente contínua, até que a estrutura atinja seu comprimento final. Flagelos quebrados ainda são capazes de rotacionar, e podem ser reparados pela adição de novas unidades de flagelina, que são transportadas pelo canal do filamento para repor as unidades perdidas.

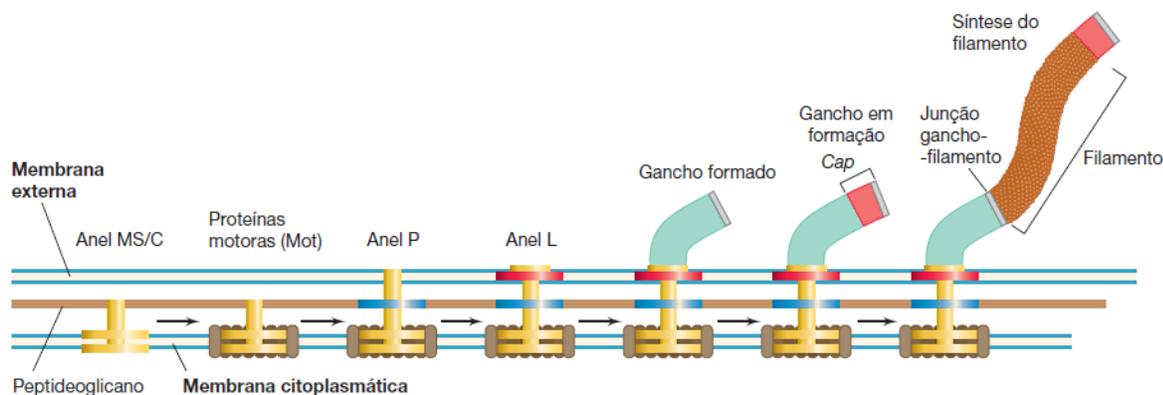
### Velocidade e movimentação celular

Em bactérias, os flagelos não exibem velocidade constante de rotação, podendo aumentá-la ou diminuí-la de acordo com a intensidade da força próton-motiva. Os flagelos são capazes de girar a até 300 revoluções por segundo, deslocando as células por um meio líquido com velocidades de até 60 comprimentos celulares/segundo. Em contrapartida, o animal mais veloz conhecido, o guepardo, é capaz de correr a uma velocidade máxima de aproximadamente 25 comprimentos corporais/segundo. Assim, levando-se em consideração o tamanho, células bacterianas movendo-se a cerca de 60 comprimentos/segundo estão, na realidade, deslocando-se mais rapidamente que o organismo superior mais rápido conhecido!

A movimentação natatória de organismos com flagelação polar e lofotríquia é diferente daquela observada em organismos com flagelos peritríquios, que podem ser distinguidos pela observação de células natatórias ao microscópio (Figura 2.54). Organismos com flagelação peritríquia normalmente deslocam-se em linha reta, de forma lenta e intencional. Organismos com flagelação polar, ao contrário, movem-se mais rapidamente, girando ao redor de si mesmos e aparentemente “correndo” de um local a outro. As diferenças



**Figura 2.52** Flagelos de arqueias. Micrografia eletrônica de transmissão de flagelos isolados de células do metanógeno *Methanococcus maripaludis*. Um único flagelo apresenta cerca de 12 nm de largura.



**Figura 2.53** Biossíntese de flagelos. A síntese é iniciada pela montagem dos anéis MS e C na membrana citoplasmática, em seguida, são formados os outros anéis, o gancho e o cap. A proteína flagelina passa por meio do

gancho, originando o filamento, sendo então posicionada com o auxílio das proteínas cap.

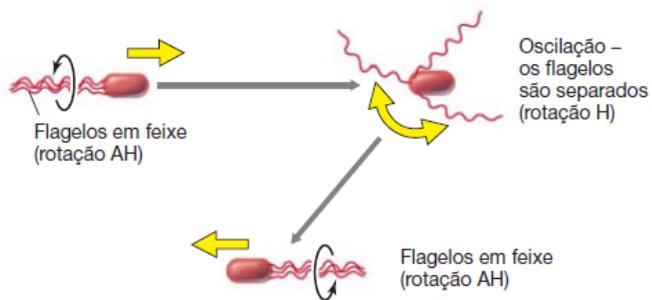
de comportamento observadas entre organismos de flagelação polar e peritríquia, incluindo as diferenças em relação à reversibilidade do flagelo, são ilustradas na Figura 2.54.

A velocidade natatória é uma característica dirigida geneticamente, uma vez que diferentes espécies móveis, mesmo espécies diferentes exibindo o mesmo tamanho celular, são capazes de nadar a velocidades máximas distintas. Além disso, ao

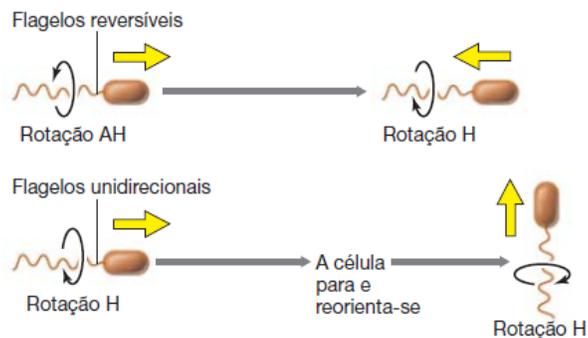
analisar-se a capacidade de uma cultura laboratorial de bactéria quanto à motilidade e velocidade natatória, as observações devem ser realizadas somente em culturas jovens. Em culturas antigas, as células móveis frequentemente param de nadar e a cultura pode parecer como de natureza imóvel.

**MINIQUESTIONÁRIO**

- As células de *Salmonella* possuem flagelos peritríquios, as de *Pseudomonas* possuem flagelação polar, e as de *Spirillum* possuem flagelos lofotríquios. Utilizando um esquema, mostre como cada flagelo apareceria em uma coloração.
- Compare os flagelos de bactérias e arqueias em termos de estrutura e função.



(a) Peritríquios



(b) Polares

**Figura 2.54** Tipos de movimentação em procariotos com flagelação peritríquia e polar. (a) Peritríquios: a movimentação para frente é promovida por todos os flagelos girando no sentido anti-horário (AH), formando um feixe. A rotação no sentido horário (H) promove a oscilação da célula, e o retorno à rotação em sentido anti-horário leva a célula a mover-se em uma nova direção. (b) Polares: as células alteram a direção revertendo a rotação flagelar (o que puxa a célula, em vez de empurrá-la) ou, no caso de flagelos unidirecionais, parando periodicamente para a reorientação, e então movimentando-se para frente pela rotação dos flagelos em sentido horário. As setas amarelas indicam a direção de movimentação da célula.