

Procariotos e Vírus



Bananeiras sob ameaça. Quando infectada pelo *banana bunchy top virus* (BBTV), uma bananeira produz folhas estreitas, rígidas e amareladas, que crescem formando uma roseta compacta na porção superior da planta atrofiada. O vírus, que é transmitido pelo afídeo de bananeira, é responsável por uma das doenças mais graves da banana – uma cultura comercialmente valiosa –, e esforços estão sendo envidados para produzir uma planta transgênica que seja resistente ao vírus.

SUMÁRIO

- Características da célula procariótica
- Diversidade de formas
- Reprodução e troca de genes
- Endósporos
- Diversidade metabólica
- Bacteria
- Archaea
- Vírus

De todos os organismos, os procariotos são os menores, os mais simples estruturalmente e os mais abundantes no mundo inteiro. Embora cada organismo seja microscopicamente pequeno, estima-se que o peso total dos procariotos no mundo seja maior que o de todos os outros organismos vivos reunidos. Por exemplo, no mar, os procariotos constituem, segundo estimativas, 90% ou mais do peso total de organismos vivos. Em um único grama de solo agrícola fértil, pode haver 2,5 bilhões de indivíduos procarióticos (Figura 13.1). Na atualidade, cerca de 5.000 espécies de procariotos são reconhecidas, porém milhares ainda aguardam a sua descoberta, mais provavelmente com o uso de tecnologias de sequenciamento de DNA.

Os procariotos são, em termos evolutivos, os mais antigos organismos da Terra. Os fósseis mais antigos conhecidos são procariotos em forma de cadeias encontrados em rochas no Oeste da Austrália, que datam de aproximadamente 3,5 bilhões de anos (ver Figura 1.2). Embora alguns procariotos atuais se assemelhem a esses organismos antigos na sua aparência, nenhum dos procariotos que vivem hoje em dia é primitivo. Na verdade, são organismos que conseguiram, com grande sucesso, adaptar-se a seus ambientes particulares.

Os procariotos são, de fato, as formas de vida dominantes e mais bem-sucedidas da Terra. Seu sucesso deve-se, sem dúvida alguma, à sua capacidade de metabolizar uma grande variedade de nutrientes, bem como à sua rápida taxa de divisão celular. Quando cresce em condições ideais, uma população do procarioto mais bem conhecido – *Escherichia coli* – é capaz de duplicar de tamanho e multiplicar-se a cada 20 min. Os procariotos podem sobreviver em muitos ambientes que não sustentam nenhuma outra forma de vida. Eles vivem nas terras geladas da Antártica, nas profundezas escuras dos oceanos, nas águas quase em ebulição de fontes termais naturais (Figura 13.2) e nas águas superaquecidas encontradas nas proximidades de fendas submarinas. Alguns procariotos estão entre os poucos organismos subsistentes capazes de sobreviver sem oxigênio livre, obtendo a sua energia por processos anaeróbicos. Algumas espécies morrem na presença de oxigênio, enquanto outras podem se adaptar e sobreviver na sua presença ou ausência.

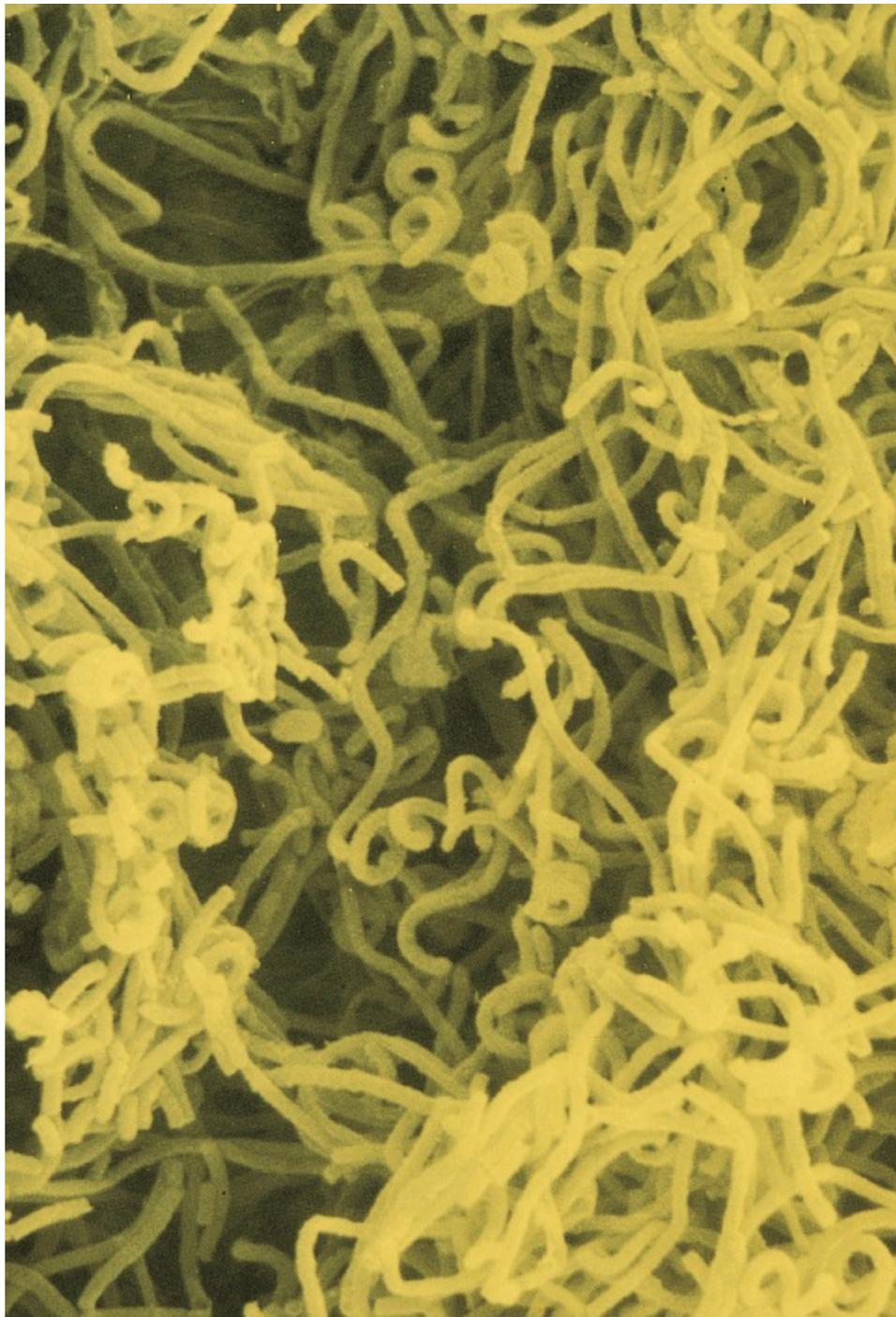
PONTOS PARA REVISÃO

Após a leitura deste capítulo, você deverá ser capaz de responder às seguintes questões:

1.	Descreva a estrutura básica de uma célula procariótica.
2.	Como os procariotos se reproduzem, e de que maneira ocorre neles a recombinação genética?
3.	De que maneira as cianobactérias são ecologicamente importantes?
4.	Do ponto de vista metabólico, quais são as principais diferenças entre as cianobactérias e as bactérias purpúreas e verdes?

5.	Como os micoplasmas e os fitoplasmas diferem de todas as outras bactérias?
6.	Em termos fisiológicos, quais são os três grandes grupos de arqueas (Archaea)?
7.	Descreva a estrutura básica de um vírus. Como os vírus se reproduzem?

No Capítulo 12, ressaltamos que existem duas linhagens distintas de procariotos, Bacteria (bactérias) e Archaea (arqueas). Em nível molecular, esses dois domínios, apesar de serem ambos procarióticos, são tão distintos um do outro, do ponto de vista evolutivo, quanto o são de todo o resto do mundo vivo – os Eukarya (eucariotos). Iniciaremos com a descrição de algumas características amplamente compartilhadas pelos procariotos, assinalando, ao mesmo tempo, as diferenças que possam existir entre os dois domínios (ver Tabela 12.3). Em seguida, analisaremos especificamente as bactérias e, então, as arqueas. Por fim, consideraremos brevemente os vírus. Os vírus não são células e, portanto, carecem de metabolismo próprio. Um vírus consiste principalmente em um genoma (DNA ou RNA) que se replica dentro de uma célula hospedeira viva, dirigindo o mecanismo genético dessa célula para sintetizar os ácidos nucleicos e as proteínas virais.



2 μm

13.1 Actinomiceto filamentoso, *Streptomyces scabies*. Os actinomicetos são abundantes no solo, onde são responsáveis, em grande parte, pelo odor de “mofo” dos solos úmidos e de materiais em decomposição. O *Streptomyces scabies* é a bactéria que causa a doença conhecida como escabiose (sarna) da batata.



13.2 Procariotos termofílicos. Vista aérea de uma imensa fonte termal, Grand Prismatic Spring, no Yellowstone National Park, em Wyoming (EUA). Os procariotos termofílicos (“amantes do calor”) prosperam nessas fontes termais. Os pigmentos carotenoides dos termófilos que ali crescem em grande quantidade, incluindo cianobactérias, conferem coloração laranja acastanhada aos canais de escoamento.

Características da célula procariótica

Os procariotos carecem de núcleo circundado por um envoltório nuclear (ver Capítulo 6). Em seu lugar, apresentam uma única molécula de DNA circular ou contínua, associada a proteínas não histonas, que se localiza em uma região da célula denominada *nucleoide*. Além de seu *cromossomo*, uma célula procariótica também pode conter um ou mais segmentos extracromossômicos menores de DNA circular, denominados *plasmídios*, que se replicam independentemente do cromossomo celular e que transportam importantes traços genéticos.

O cromossomo procariótico é altamente organizado dentro do nucleoide, e a sua replicação começa e termina em pontos localizados nos lados opostos do cromossomo circular. Se fosse distendido, o cromossomo seria muito maior do que a própria célula – em alguns casos, 1.000 vezes mais comprido –, entretanto, a torção ou superespiralamento do cromossomo em uma forma compacta possibilita o seu acondicionamento dentro da célula.

Hoje em dia, sabe-se que não é correta a ideia de que o citoplasma da maioria dos procariotos é relativamente não estruturado. Embora os procariotos careçam de organelas delimitadas por membrana, muitos têm numerosos microcompartimentos contendo enzimas, cada um deles circundado por uma camada proteica que pode atuar como barreira semipermeável. Com frequência, o citoplasma tem uma aparência granular fina, em virtude de seus numerosos ribossomos – até 10.000 em uma única célula. Esses ribossomos procarióticos são menores do que os ribossomos citoplasmáticos dos eucariotos. Em certas ocasiões, os procariotos contêm *inclusões*, isto é, grânulos distintos que consistem em material de armazenamento. As cianobactérias e os proclorofitos contêm sistemas extensos de membranas (tilacoides) contendo clorofila e outros pigmentos fotossintéticos (Figuras 13.11 e 13.16). Os procariotos carecem de citoesqueleto, porém a maioria das células procarióticas apresenta polímeros semelhantes à actina e à tubulina, que funcionam de modo muito

semelhante a um citoesqueleto e que desempenham papéis na segregação dos cromossomos e na divisão celular.

A membrana plasmática funciona como local de fixação de vários componentes moleculares

A membrana plasmática de uma célula procariótica é formada por uma camada dupla de lipídios, cuja composição química assemelha-se à da célula eucariótica. Entretanto, com raras exceções, as membranas plasmáticas dos procariotos carecem de esteróis. Nos procariotos capazes de respiração (aeróbicos ou anaeróbicos), a membrana plasmática incorpora a cadeia de transporte de elétrons que, nas células eucarióticas, encontra-se na membrana mitocondrial interna, fornecendo um suporte adicional para a teoria da endossimbiose serial (ver Capítulo 12). Nas bactérias purpúreas fotossintetizantes, os locais de fotossíntese encontram-se na membrana plasmática, que, com frequência, é extensamente convoluta, aumentando acentuadamente a sua superfície de ação (ver Figura 13.17). Além disso, a membrana contém sítios específicos de ligação para a molécula de DNA, assegurando a localização apropriada do cromossomo dentro da célula.

A parede celular da maioria dos procariotos contém peptidoglicanos

Os protoplastos de quase todos os procariotos são circundados por uma parede celular, que confere aos diferentes tipos as suas formas características. Muitos procariotos têm paredes rígidas, alguns apresentam paredes flexíveis e apenas poucos deles – os micoplasmas, os fitoplasmas e espécies do grupo *Thermoplasma* de Archaea – carecem de parede celular.

As paredes celulares dos procariotos são complexas e contêm muitos tipos de moléculas que estão ausentes nos eucariotos. As paredes das bactérias contêm polímeros complexos, conhecidos como *peptidoglicanos*, que são os principais responsáveis pela força mecânica da parede celular. As arqueas não contêm essas moléculas, de modo que o peptidoglicano foi designado como “molécula pessoal” para diferenciar as espécies de Bacteria das espécies de Archaea.

As bactérias podem ser divididas em dois grandes grupos, com base na capacidade de suas células de fixar o corante conhecido como violeta de cristal. As bactérias cujas células retêm o corante são denominadas *gram-positivas*, enquanto as que não o fazem são denominadas *gram-negativas*, em homenagem a Hans Christian Gram, o microbiologista dinamarquês que descobriu essa diferença. As bactérias gram-positivas e gram-negativas diferem acentuadamente na estrutura de suas paredes celulares. Nas bactérias gram-positivas, a parede celular, cuja espessura varia de 10 a 80 nm, tem aparência homogênea e consiste em até 90% de peptidoglicanos. Nas bactérias gram-negativas, a parede celular é constituída de duas camadas: uma camada interna de peptidoglicano, com apenas 2 a 3 nm de espessura, e uma camada externa de lipopolissacarídeos, fosfolipídios e proteínas. As moléculas da camada externa estão dispostas em uma camada dupla, com cerca de 7 a 8 nm de espessura, com estrutura semelhante à da membrana plasmática. A coloração de Gram é amplamente utilizada para identificar e classificar as bactérias, visto que reflete uma diferença fundamental na arquitetura da parede celular.

Muitos procariotos secretam substâncias viscosas ou pegajosas sobre a superfície externa das paredes celulares. Essas substâncias consistem, em sua maioria, em polissacarídeos, enquanto algumas são proteínas. Embora sejam comumente conhecidas como “cápsula”, o termo geral para

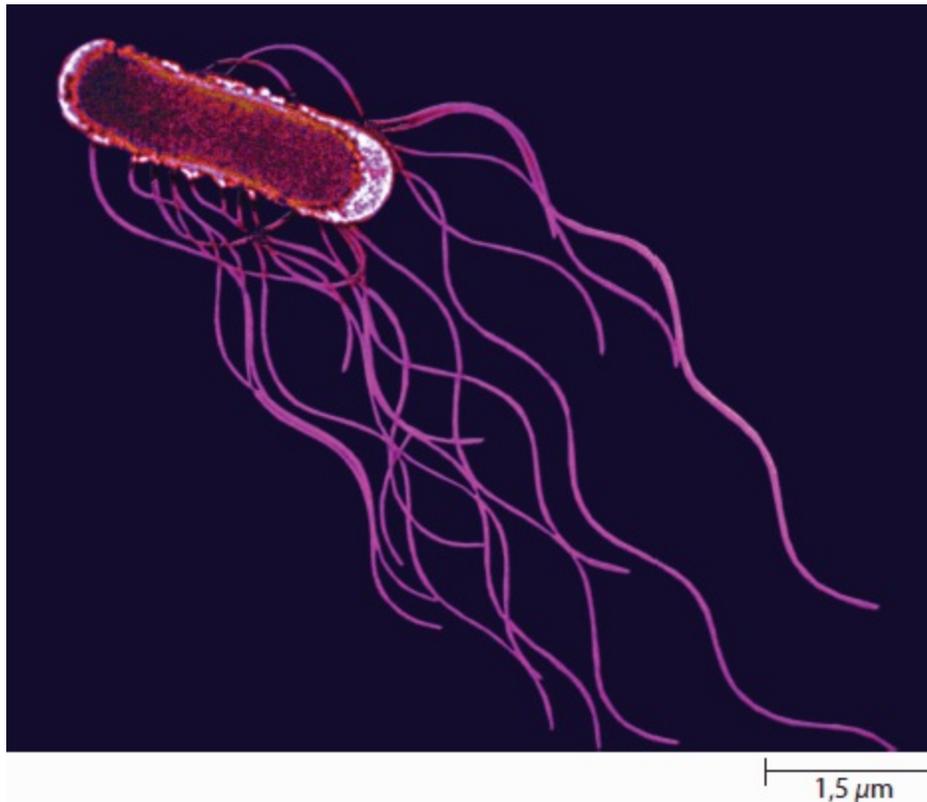
essas camadas é *glicocálice*. O glicocálice desempenha um importante papel na infecção, propiciando a fixação de determinadas bactérias patogênicas a tecidos específicos do hospedeiro. O glicocálice também pode proteger as bactérias da dessecação e pode ser importante na ecologia dos micróbios em ambientes naturais.

Os procariotos armazenam vários compostos em grânulos

Uma ampla variedade de procariotos – tanto bactérias quanto arqueas – contém corpúsculos de incursão ou grânulos de armazenamento, constituídos de compostos semelhantes a lipídios, como o *ácido poli- β -hidroxibutírico*, e grânulos semelhantes ao amido, como o *glicogênio*, que servem de depósito de carbonos e energia. Compostos inorgânicos, como polifosfatos e grânulos de enxofre, também constituem importantes reservas nutrientes para alguns procariotos.

Os procariotos apresentam flagelos característicos

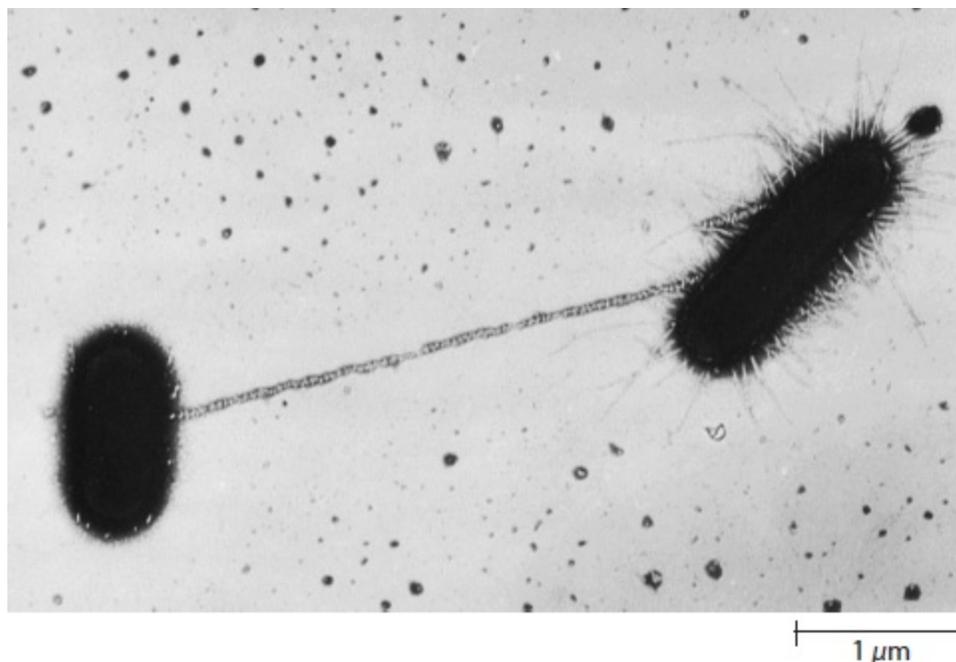
Muitos procariotos são móveis, e a sua capacidade de movimentação independente deve-se, habitualmente, a apêndices longos e finos, conhecidos como *flagelos* (Figura 13.3). Esses flagelos, que carecem de microtúbulos e de membrana plasmática, diferem acentuadamente daqueles dos eucariotos (ver Figura 3.28). Cada flagelo procariótico é composto de subunidades de uma proteína denominada flagelina; essas subunidades estão dispostas em cadeias que se enrolam em uma hélice tríplice (três cadeias) com um cerne oco. Os flagelos bacterianos crescem pela extremidade. As moléculas de flagelina formadas na célula passam pelo cerne oco e são acrescentadas na extremidade distante das cadeias. Em algumas espécies, os flagelos distribuem-se por toda a superfície celular; em outras, ocorrem isoladamente ou em tufos em uma ou em ambas as extremidades da célula.



13.3 Flagelos de *Salmonella*. O bacilo *Salmonella* constitui uma causa comum de surtos de intoxicação alimentar.

As fimbrias e os pili estão envolvidos no processo de fixação

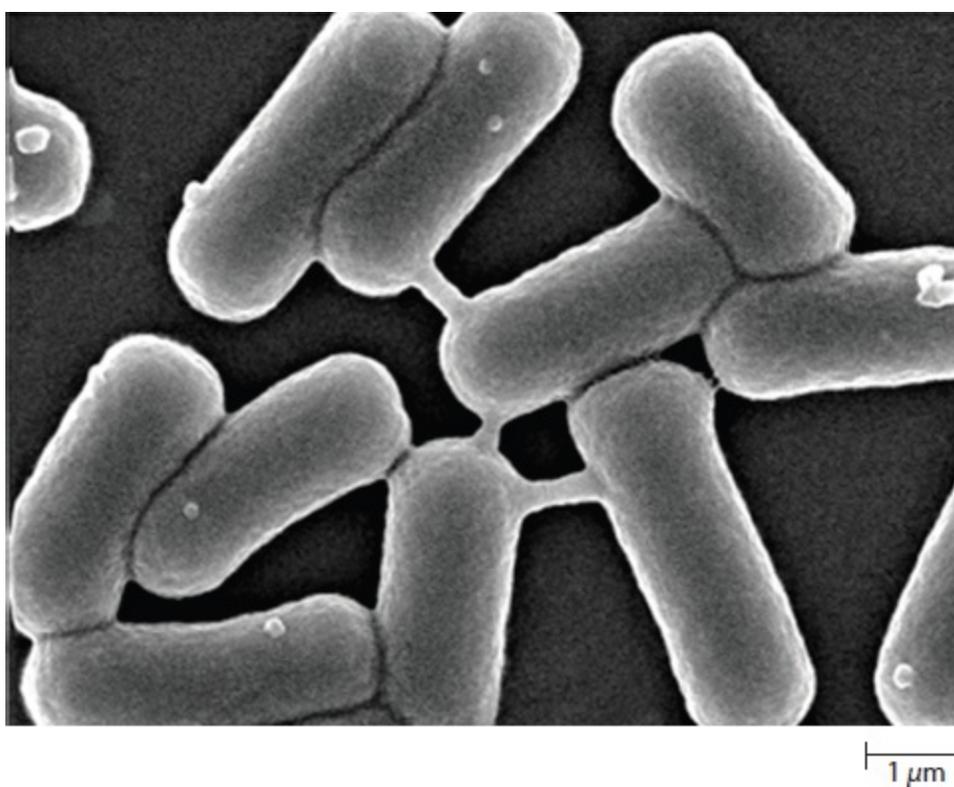
As fimbrias e os *pili* – os dois termos são frequentemente empregados como sinônimos – são estruturas filamentosas produzidas a partir de subunidades de proteína, de modo muito semelhante aos filamentos dos flagelos. As *fimbrias* são muito mais curtas, mais rígidas e, tipicamente, mais numerosas do que os flagelos (Figura 13.4). As fimbrias servem para fixar o organismo a uma fonte de alimento ou a outras superfícies.



13.4 Células de *Escherichia coli* em conjugação. A célula doadora alongada observada à direita nesta micrografia eletrônica está conectada à célula receptora mais arredondada por um *pilus* longo, constituindo a primeira etapa na conjugação. A transferência de material genético ocorre por uma conexão citoplasmática que se forma quando as duas células estabelecem contato. Numerosas fimbrias curtas são visíveis na célula doadora.

Os *pili* (singular: *pilus*) são geralmente mais longos do que as fimbrias, e poucos, ou apenas um, estão presentes na superfície de uma célula individual. Alguns *pili* estão envolvidos no processo de conjugação entre procariotos (Figura 13.4), servindo inicialmente para conectar as duas células e, em seguida, por meio de retração, juntá-las para que ocorra a verdadeira transferência de DNA. Alguns *pili* também estão envolvidos na patogenicidade das bactérias em plantas e animais.

Recentemente, foi constatada a existência de túbulos de vários tamanhos (até 1 mm de comprimento e 30 a 130 nm de largura), que conectam bactérias da mesma espécie, bem como de espécies diferentes (Figura 13.5). Esses túbulos, denominados *nanotubos*, são compostos de material da parede celular, uma membrana plasmática e citoplasma e são estruturalmente distintos dos *pili* envolvidos na conjugação. Foi constatada a presença de pequenas moléculas e proteínas citoplasmáticas que se movem entre células adjacentes por meio dos nanotubos. Por conseguinte, os nanotubos parecem fornecer uma rede para a troca de moléculas celulares dentro de uma espécie ou entre espécies de bactérias.



13.5 Nanotubos. Células adjacentes de *Bacillus subtilis* aparecem aqui conectadas por nanotubos, isto é, túbulos que fornecem uma via para a troca de moléculas citoplasmáticas entre células.

Diversidade de formas

A aparência física constitui o método mais antigo de identificação dos procariotos. Os procariotos exibem uma considerável diversidade de formas, porém muitas das espécies mais conhecidas enquadram-se em uma de três categorias (Figura 13.6). Um procarioto com forma cilíndrica é denominado bastonete ou *bacilo*; os esféricos são designados como *cocos*; e os bastonetes longos e curvos ou espiralados são denominados *espirilos*. A forma da célula é uma característica relativamente constante na maioria das espécies dos procariotos.

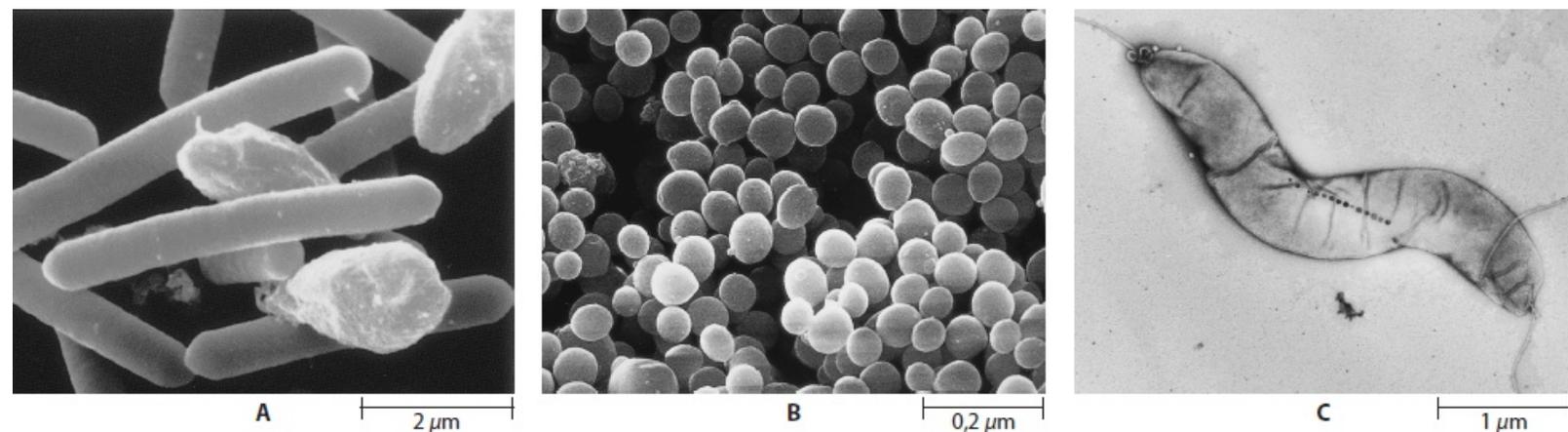
Em muitos procariotos, após a divisão, as células permanecem unidas, produzindo filamentos, aglomerados ou colônias, que também exibem uma forma distinta. Por exemplo, cocos e bacilos podem aderir para formar cadeias, e esse comportamento é característico de determinados gêneros. Em geral, os bacilos separam-se depois da divisão celular. Quando permanecem unidos, formam cadeias longas e finas de células, como aquelas encontradas nos actinomicetos filamentosos (Figura 13.1). Os bastonetes gram-negativos da mixobactérias agregam-se e formam corpos de frutificação complexos, dentro dos quais algumas células são transformadas em células dormentes, denominadas mixosporos (Figura 13.7). Os mixosporos são mais resistentes ao ressecamento, à radiação UV e ao calor do que as células vegetativas e têm valor de sobrevivência para a bactéria.

Quase todos os procariotos que crescem sobre superfícies tendem a formar *biofilmes*. Os biofilmes são conjuntos de células fixadas à superfície e encerradas em uma matriz de polissacarídeos, proteínas e DNA excretada pela célula procariótica. Todos nós estamos familiarizados com os biofilmes. A película que se desenvolve na superfície dos dentes não escovados é um biofilme, assim como a película que se forma no recipiente de água de seu animal de estimação que não foi trocada há vários dias. Os biofilmes são compostos, em sua maioria, de várias

espécies de bactérias e arqueas. Sua formação requer uma comunicação intercelular por moléculas de sinalização e expressão gênica coordenada dos vários organismos componentes. Os biofilmes aumentam as probabilidades de sobrevivência das células que os formam e permitem que as células vivam em estreita associação umas com as outras, facilitando a comunicação intercelular e as oportunidades de troca genética.

Reprodução e troca de genes

A maioria dos procariotos se reproduz por um tipo simples de divisão celular, denominado *fissão binária*, que significa “dividir-se em dois” (Figura 13.8). De acordo com um modelo, a segregação das moléculas de DNA replicado depende da ligação das origens de replicação (ver Capítulo 9) das moléculas replicadas a locais específicos na membrana plasmática. Quando ocorre crescimento celular entre dois sítios de ligação, as moléculas de DNA replicado ou cromossomos-filhos separam-se passivamente como subproduto do alongamento celular. Após a separação dos cromossomos-filhos, elementos semelhantes ao citoesqueleto formam um anel contrátil no meio da célula. À medida que o anel se contrai, a célula é dividida em duas células-filhas idênticas.

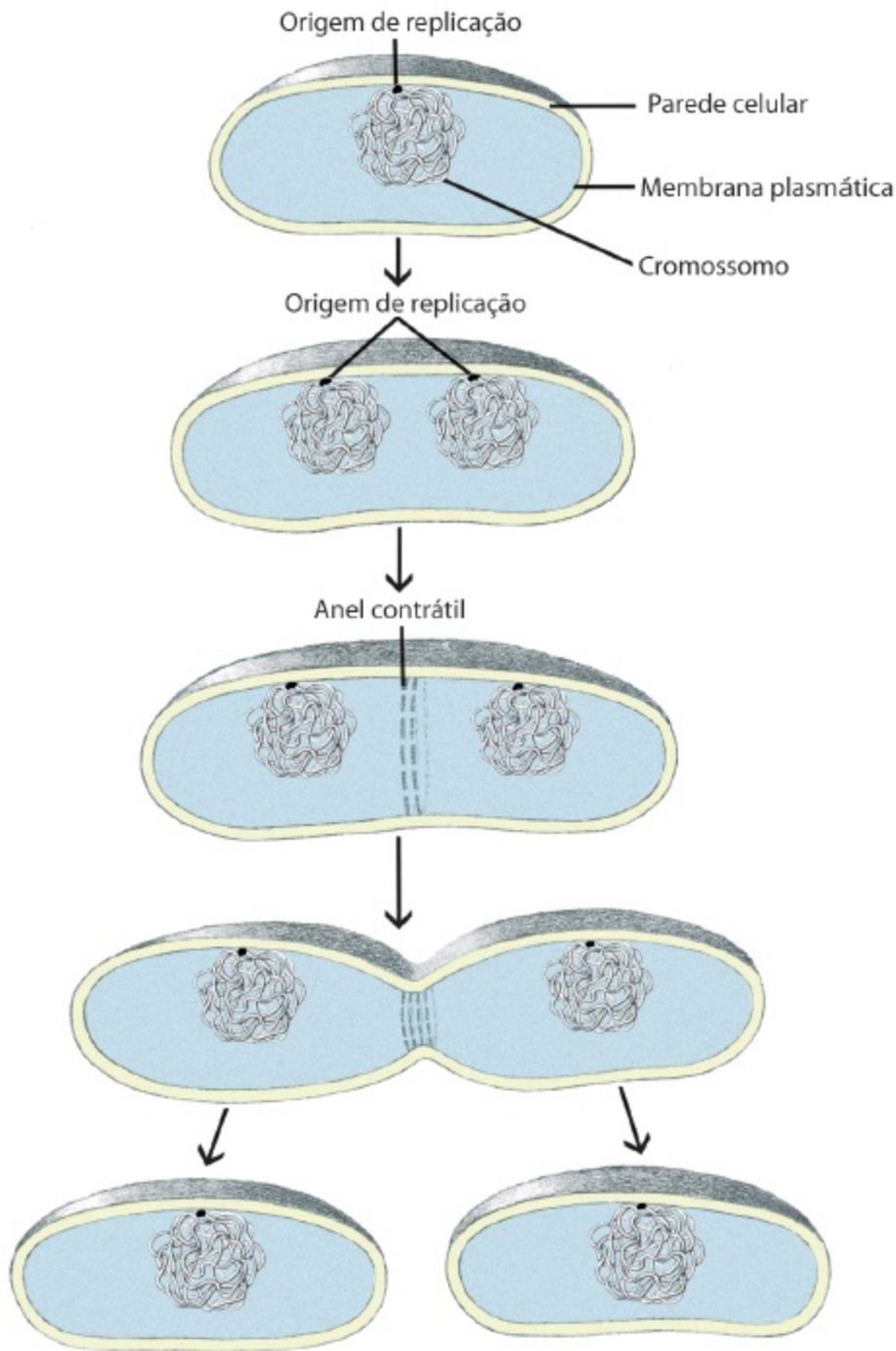


13.6 As três principais formas de procariotos: bacilos, cocos e espirilos. **A.** *Clostridium botulinum*, a fonte da toxina que causa intoxicação alimentar fatal ou botulismo, é um bacilo ou bactéria em forma de bastonete. As estruturas saculiformes são endósporos, que são resistentes ao calor e que não podem ser destruídos facilmente. Os bacilos são responsáveis por muitas doenças de plantas, incluindo a queima bacteriana de maçãs e peras (causada por *Erwinia amylovora*) e a murcha bacteriana de tomates, batatas e bananas (causada por *Pseudomonas solanacearum*). **B.** Muitos procariotos, como *Micrococcus luteus*, mostrado aqui, assumem a forma de esferas. Entre os cocos destacam-se o *Streptococcus lactis*, um agente comum da fermentação láctica, e o *Nitrosococcus nitrosus*, uma bactéria do solo que oxida a amônia a nitritos. **C.** Os espirilos, como *Magnetospirillum magnetotacticum*, são menos comuns do que os bacilos e os cocos. Flagelos podem ser observados nas duas extremidades dessa célula, que foi isolada de um brejo. As estrias de partículas magnéticas escuras orientam a célula no campo magnético terrestre.



0,25 μm

13.7 Corpo de frutificação de uma mixobactéria. *Chondromyces crocatus*, uma mixobactéria ou bactéria deslizante, produz corpos de frutificação, cada um dos quais pode conter até 1 milhão de células. O corpo de frutificação consiste em uma haste central que se ramifica para formar aglomerados de mixósporos. As mixobactérias passam a maior parte de sua vida na forma de bastonetes que deslizam juntos ao longo de trilhas mucilaginosas, mas que ao final formam corpos de frutificação, conforme mostrado aqui.



13.8 Divisão celular em uma bactéria. A fixação do cromossomo à membrana plasmática, na origem da replicação, assegura que, após a duplicação, o cromossomo seja distribuído a cada célula-filha à medida que a membrana plasmática se alonga. Após a separação dos cromossomos-filhos, um anel de elementos semelhantes ao citoesqueleto se contrai, dividindo a célula em duas.

Em alguns procariotos, a reprodução ocorre por brotamento ou por fragmentação de filamentos de células. À medida que se multiplicam, os procariotos, impedindo a ocorrência de mutação, produzem clones de células geneticamente idênticas. Entretanto, ocorrem mutações. Foi estimado que, em uma cultura de *E. coli* que se dividiu 30 vezes, cerca de 1,5% das células apresenta mutações. As mutações, associadas a um rápido tempo de geração, são responsáveis pela extraordinária adaptabilidade dos procariotos. A *transferência horizontal* ou *lateral de genes* proporciona adaptabilidade ainda maior. Nos procariotos, são conhecidos três mecanismos de transferência lateral de genes: a conjugação, a transformação e a transdução. Essas recombinações genéticas são muito comuns na natureza. São observados eventos de transferência lateral de genes nas bactérias e

nas arqueas, e esse tipo de transferência também foi detectado tanto entre bactérias e arqueas quanto entre procariotos e eucariotos.

A *conjugação* tem sido caracterizada como a versão procariótica do sexo. Essa forma de união ocorre quando um *pilus* produzido pela célula doadora entra em contato com a célula receptora (Figura 13.4). Em seguida, esse “*pilus* sexual” se retrai, aproximando as duas células, de modo que elas entram em contato direto e são mantidas juntas por proteínas de ligação. Uma parte do cromossomo doador passa então por essa “junção de conjugação” e alcança a célula receptora. A conjugação é um mecanismo utilizado por plasmídios para transferir cópias de si mesmos a um novo hospedeiro. A conjugação pode transferir informação genética entre organismos pouco relacionados; por exemplo, plasmídios podem ser transferidos entre bactérias e fungos, bem como entre bactérias e plantas. A *transformação* ocorre quando um procarioto capta um DNA livre ou desnudo do meio ambiente. O DNA livre pode ter sido liberado por um organismo que morreu. Como o DNA não é quimicamente estável fora das células, a transformação é, provavelmente, menos importante do que a conjugação. A *transdução* ocorre quando vírus que atacam bactérias – vírus conhecidos como *bacteriófagos* – trazem com eles o DNA que adquiriram de seu hospedeiro anterior. Os bacteriófagos também atacam arqueas. A batalha travada entre bactérias e seus fagos foi descrita, em termos quantitativos, como a relação predador-presa predominante na biosfera. Um pesquisador estimou que, a cada 2 dias, os bacteriófagos matam metade das bactérias existentes na Terra.



13.9 Endósporo maduro de *Bacillus megaterium*. A camada externa ou envoltório é o exósporo, formado por uma camada periférica clara e uma camada basal escura. Abaixo do exósporo, encontram-se grandes cristais de inclusão. O esporo propriamente dito é coberto por um revestimento de proteína. Abaixo do revestimento do esporo, existe um córtex espesso de peptidoglicano, que é essencial para as propriedades singulares de resistência dos esporos bacterianos. No interior do córtex, existe uma parede celular fina, também constituída de peptidoglicano, que recobre o protoplasto desidratado do esporo contendo DNA.

Endósporos

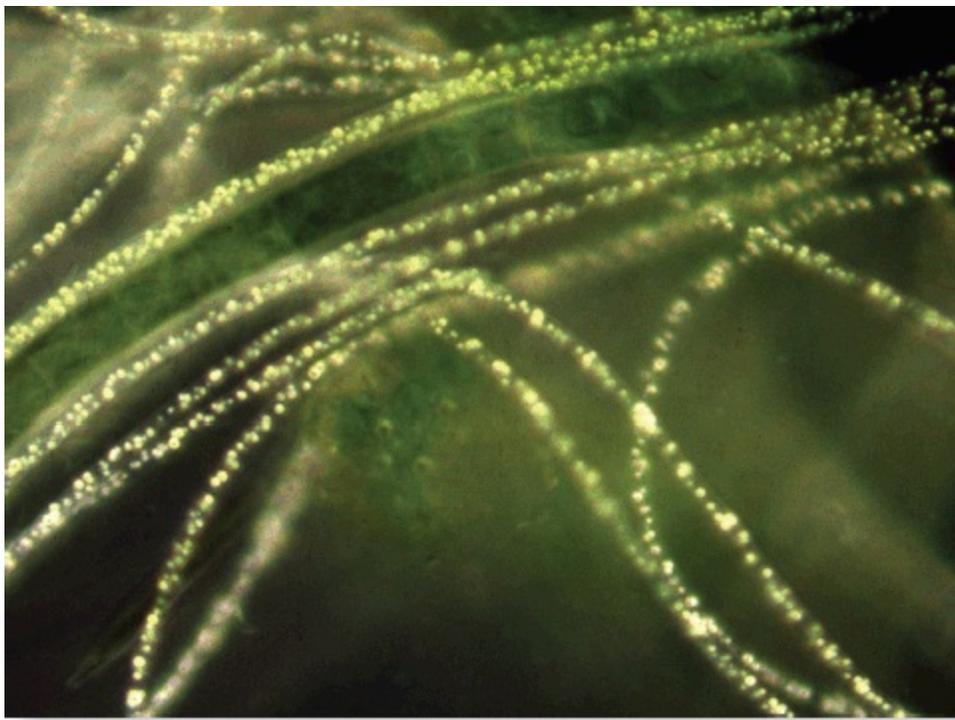
Certas espécies de bactérias têm a capacidade de formar *endósporos*, que são células dormentes em repouso (Figura 13.9). Esse processo, denominado esporulação, foi extensamente estudado nos gêneros *Bacillus* e *Clostridium*. Tipicamente, ocorre quando uma população de células começa a utilizar suas reservas alimentares.

A formação de endósporos aumenta acentuadamente a capacidade de sobrevivência da célula bacteriana. Os endósporos são extremamente resistentes ao calor, à radiação e a desinfetantes químicos, principalmente por causa dos seus protoplastos desidratados. Os endósporos do *Clostridium botulinum*, o microrganismo que causa intoxicação alimentar frequentemente fatal, não são destruídos pela fervura durante várias horas. Além disso, os endósporos podem permanecer viáveis (*i. e.*, podem germinar e se desenvolver em células vegetativas) por um período de tempo muito longo. Por exemplo, foi provado que os endósporos recuperados de frações centrais de sedimento de 7.000 anos de idade em um lago de Minnesota (EUA) eram viáveis. De modo mais notável, foi também relatada a viabilidade de endósporos antigos, preservados no intestino de uma abelha extinta que ficou conservada em âmbar. Foi estimado que o âmbar – e, presumivelmente, os endósporos – tinha 25 a 40 milhões de anos.

Diversidade metabólica

Procariotos são autótrofos ou heterótrofos

Os procariotos exibem enorme diversidade metabólica. Embora alguns sejam autotróficos (o que significa “autoalimentadores”), isto é, utilizam o dióxido de carbono como a sua única fonte de carbono, os procariotos são, em sua maioria, *heterotróficos*, isto é, exigem compostos orgânicos como fonte de carbono. Os heterótrofos são, em sua grande maioria, *saprófitas* (do grego *sapros*: podre ou pútrido), obtendo o seu carbono a partir de matéria orgânica morta. As bactérias e os fungos saprófitos são responsáveis pela decomposição e reciclagem do material orgânico no solo; na verdade, são os recicladores da biosfera.



13.10 Bactérias filamentosas que oxidam enxofre. São observados filamentos de *Beggiatoa* isolados de uma estação de tratamento de esgoto. As cadeias de células, cada uma das quais contendo partículas de enxofre, são encontradas em áreas ricas em sulfeto de hidrogênio, como as fontes sulfurosas, e em cursos de água poluídos.

Entre os procariotos autotróficos, existem aqueles que obtêm sua energia da luz. Esses organismos são designados como *autótrofos fotossintetizantes*. Alguns autótrofos, conhecidos como *autótrofos quimiossintetizantes*, são capazes de utilizar compostos inorgânicos, em lugar da luz, como fonte de energia (Figura 13.10). A energia é obtida da oxidação de compostos inorgânicos reduzidos que contêm nitrogênio, enxofre ou ferro, ou da oxidação do hidrogênio gasoso.

Os procariotos variam quanto à sua tolerância ao oxigênio e à temperatura

Os procariotos variam quanto à necessidade de oxigênio ou quanto à sua tolerância a ele. Algumas espécies, denominadas *aeróbios*, necessitam de oxigênio para a respiração. Outras espécies, denominadas *anaeróbios*, carecem de uma via aeróbica e, portanto, não podem utilizar o oxigênio comoceptor terminal de elétrons. Na verdade, esses organismos geram energia por respiração anaeróbica – em que moléculas inorgânicas, como sulfatos, atuam como aceptores terminais de elétrons – ou por fermentação. Existem dois tipos de anaeróbios: os *anaeróbios estritos*, que são mortos pelo oxigênio e que, portanto, só podem viver na sua ausência, e os *anaeróbios facultativos*, que podem crescer tanto na presença quanto na ausência de oxigênio.

Os procariotos também variam no que concerne à faixa de temperaturas na qual podem crescer. Alguns apresentam uma temperatura ótima (*i. e.*, uma temperatura em que o crescimento é mais rápido) baixa. Esses organismos, denominados *psicrófilos*, podem crescer a 0° ou em temperaturas mais baixas e podem sobreviver indefinidamente em temperaturas muito mais baixas. No outro extremo, encontram-se os *termófilos* ou *termófilos extremos*, que apresentam temperaturas ótimas elevadas e muito elevadas, respectivamente. Os procariotos termofílicos, cujo crescimento ótimo ocorre entre 45 e 80°C, são habitantes comuns de fontes termais. Alguns termófilos extremos

apresentam temperaturas ótimas de crescimento superiores a 100°C e têm sido encontrados desenvolvendo-se em águas de 140°C, próximas a fendas abissais. Como suas enzimas termoestáveis são capazes de catalisar reações bioquímicas em temperaturas elevadas, os termófilos e os termófilos extremos estão sendo intensivamente pesquisados para uso em processos industriais e biotecnológicos.

Os procariotos desempenham um papel vital no funcionamento do ecossistema mundial

As bactérias autotróficas contribuem enormemente para o equilíbrio global do carbono. O papel de certas bactérias na fixação do nitrogênio atmosférico – isto é, na incorporação do gás nitrogênio em compostos nitrogenados – também é de grande importância biológica (ver Capítulos 13 e 29). Por meio da ação dos decompositores, os materiais integrados aos corpos de organismos outrora vivos são degradados, liberados e disponibilizados para gerações sucessivas. Mais de 90% da produção de CO₂ na biosfera, excetuando aquela associada às atividades humanas, resulta da atividade metabólica de bactérias e fungos. O CO₂ é novamente convertido em matéria orgânica pelas plantas e por algumas bactérias. A capacidade de certas bactérias de decompor substâncias naturais e sintéticas tóxicas, como petróleo, pesticidas e corantes, pode levar a seu uso disseminado na limpeza de derramamentos perigosos e lixo tóxico, quando as técnicas de utilização dessas bactérias forem mais bem desenvolvidas. Nesse ínterim, bactérias de ocorrência natural estão trabalhando duro na limpeza de derramamentos de óleo no Golfo do México e em outros locais.

Alguns procariotos causam doenças

Além de seu papel ecológico, as bactérias são importantes como agentes causadores de doença tanto em animais quanto em plantas. As doenças humanas causadas por bactérias incluem tuberculose, cólera, antraz, gonorreia, coqueluche, pneumonia bacteriana, doença dos legionários, febre tifoide, botulismo, sífilis, difteria e tétano. Além disso, existe uma clara relação entre úlceras de estômago e a infecção por *Helicobacter pylori*.

Os biofilmes de bactérias podem afetar acentuadamente os seres humanos. A principal causa de morte entre indivíduos que apresentam a doença genética denominada fibrose cística é a infecção por *Pseudomonas aeruginosa*, que forma biofilmes nas vias respiratórias dos pulmões. Os biofilmes formados pelo *Streptococcus* constituem um importante problema nas valvas cardíacas mecânicas e tecidos adjacentes do coração. A contaminação por essas bactérias pode ocorrer por ocasião de cirurgia, durante trabalhos odontológicos ou em consequência da colocação permanente ou temporária de dispositivos como cateteres venosos centrais. A gengivite, um tipo de doença periodontal, é causada pelos efeitos a longo prazo de depósitos de placas – biofilmes. Se a placa não for removida, ela se transforma em um depósito duro, denominado tártaro, que fica retido na base dos dentes, causando irritação e inflamação das gengivas.

Cerca de 100 espécies de bactérias, incluindo muitas cepas que parecem ser idênticas, mas que diferem nas espécies que infectam, causam doenças em plantas. Muitas dessas doenças são altamente destrutivas, e algumas delas serão descritas adiante, neste capítulo. Não existe nenhuma doença conhecida em plantas ou animais causada por arqueas.

Alguns procariotos são usados comercialmente

Na indústria, as bactérias constituem a fonte de vários antibióticos importantes: por exemplo, a estreptomicina, a aureomicina, a neomicina e a tetraciclina são produzidas por actinomicetos. As bactérias também são amplamente usadas no comércio para a produção de fármacos e outras substâncias, como vinagre, vários aminoácidos e enzimas. A produção de quase todos os queijos envolve a fermentação bacteriana do açúcar lactose em ácido láctico, que coagula as proteínas do leite. Os mesmos tipos de bactérias usados na produção de queijos também são empregados na produção de iogurte e do ácido láctico que preserva o chucrute e os picles.

Conforme assinalado no Capítulo 10, culturas de milho, algodão e outras plantas foram submetidas a engenharia genética, utilizando genes da bactéria *Bacillus thuringiensis*, que conferem tolerância nas plantas a vários herbicidas, mais notavelmente o glifosato. Esforços estão sendo feitos para usar a tecnologia da engenharia genética em *E. coli* e outros microrganismos de crescimento fácil, a fim de produzir biocombustíveis essencialmente semelhantes aos combustíveis fósseis existentes.

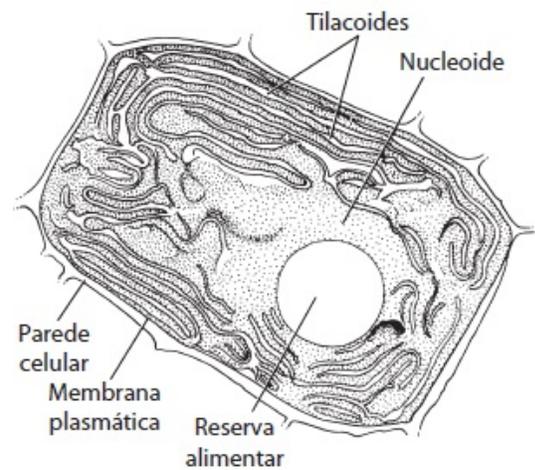
Bactéria

A análise filogenética, baseada no sequenciamento do RNA ribossômico, revela que existem pelo menos 17 grupos principais de Bactéria. Os grupos incluem desde a linhagem mais antiga de autótrofos quimiossintetizantes termofílicos extremos, que oxidam o hidrogênio gasoso ou que reduzem compostos sulfurosos, até as linhagens de autótrofos fotossintetizantes, representadas pelas cianobactérias e pelas bactérias purpúreas e verdes. As bactérias selecionadas aqui para uma discussão individual são as que consideramos de particular importância evolutiva e ecológica.

As cianobactérias são importantes do ponto de vista ecológico e evolutivo

As cianobactérias merecem ênfase especial em virtude de sua notável importância ecológica, particularmente nos ciclos globais do carbono e do nitrogênio, bem como devido à sua importância evolutiva. Elas representam uma das linhas evolutivas principais das Bactéria. As cianobactérias fotossintetizantes têm clorofila *a*, juntamente com carotenoides e outros pigmentos acessórios incomuns, denominados *ficobilinas*. Existem dois tipos de ficobilinas: a *ficocianina*, um pigmento azul, e a *ficoeritrina*, um pigmento vermelho. No interior das células das cianobactérias encontram-se numerosas camadas de membranas, frequentemente paralelas umas às outras (Figura 13.11). Essas membranas são tilacoides fotossintetizantes, que se assemelham àqueles encontrados nos cloroplastos – de fato, os cloroplastos correspondem, em tamanho, a toda uma célula de cianobactéria. O principal produto de armazenamento das cianobactérias é o glicogênio.

Muitas cianobactérias produzem um envoltório mucilaginoso ou bainha, que mantém unidos grupos de células ou filamentos. Com frequência, a bainha é intensamente pigmentada, sobretudo em espécies que algumas vezes são encontradas em ambientes terrestres. As cores das bainhas observadas em diferentes espécies incluem dourado-claro, amarelo, castanho, vermelho, verde esmeralda, azul, violeta e preto-azulado. Apesar de seu nome anterior – “algas verde-azuladas” –, apenas cerca da metade das espécies de cianobactérias exibe coloração verde-azulada, e essas espécies definitivamente não são algas.



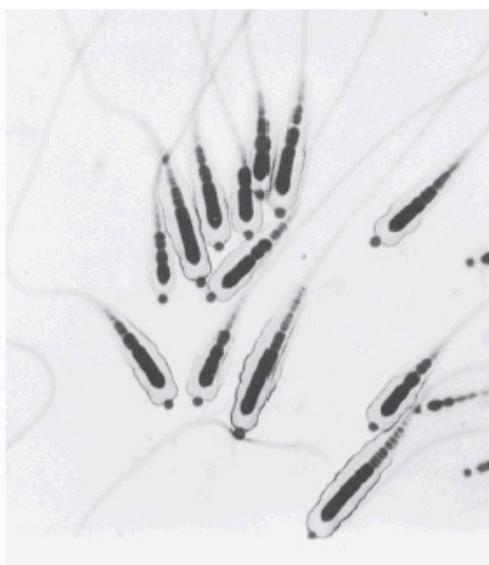
1 µm

13.11 Cianobactéria *Anabaena cylindrica*. A fotossíntese ocorre nas membranas que contêm clorofila – os tilacoides – no interior da célula. A qualidade tridimensional desta micrografia eletrônica é devida à técnica de fratura por congelamento usada na preparação das células.

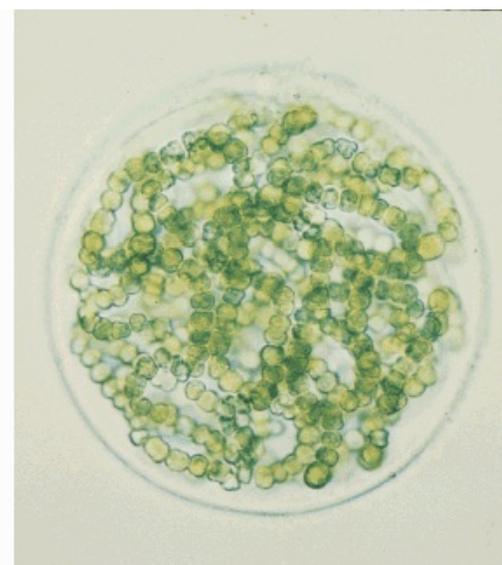
As cianobactérias frequentemente formam filamentos e podem crescer formando grandes massas de até 1 m ou mais de comprimento. Algumas cianobactérias são unicelulares, poucas formam filamentos ramificados e muito poucas formam placas ou colônias irregulares (Figura 13.12). Após a divisão de uma célula de cianobactéria, as subunidades resultantes podem se separar, dando origem a novas colônias. À semelhança de outras bactérias filamentosas ou que formam colônias, as células das cianobactérias habitualmente estão unidas apenas pelas suas paredes ou por bainhas mucilaginosas, de modo que cada célula mantém uma vida independente.



A 100 µm



B 200 µm



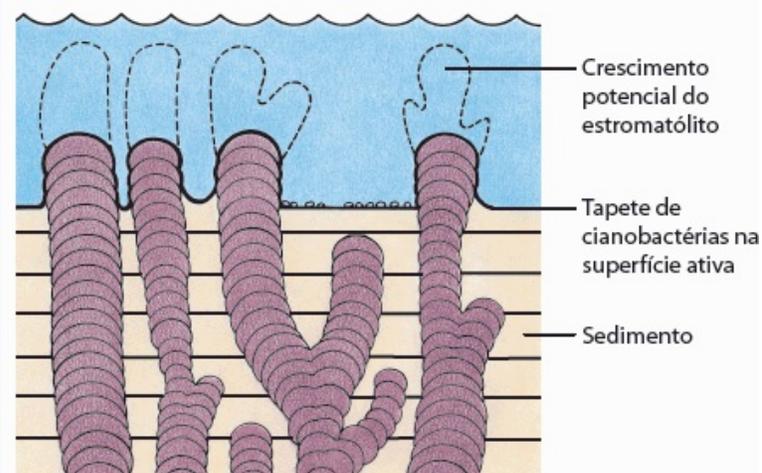
C 30 µm

13.12 Três gêneros comuns de cianobactérias. A. *Oscillatoria*, cuja única forma de reprodução é por fragmentação dos filamentos. B. *Calothrix*, uma forma filamentosa com um heterocisto basal (ver Figura

13.14). *Calothrix* tem a capacidade de formar acinetos – células maiores que desenvolvem um envoltório externo resistente – logo acima dos heterocistos. C. Uma “bola” gelatinosa de *Nostoc commune*, contendo numerosos filamentos. Essas cianobactérias ocorrem frequentemente em *habitats* de água doce.

Algumas cianobactérias filamentosas são móveis, deslizam e giram em torno de seu eixo longitudinal. Pequenos segmentos, denominados *hormogônios*, separam-se de uma colônia de cianobactérias e deslizam, afastando-se da colônia-mãe em velocidade de até 10 mm por segundo. Esse movimento pode estar ligado à extrusão de mucilagem através de pequenos poros existentes na parede celular, juntamente com a produção de ondas contráteis em uma das camadas de superfície da parede. Algumas cianobactérias exibem movimentos espasmódicos intermitentes.

As cianobactérias podem viver em uma ampla variedade de ambientes. Embora mais de 7.500 espécies de cianobactérias tenham sido descritas e denominadas, podem existir, na realidade, apenas cerca de 200 espécies distintas de vida livre, não simbióticas. À semelhança de outras bactérias, as cianobactérias algumas vezes crescem em condições extremamente inóspitas, desde a água de fontes termais até lagos gelados da Antártica, onde algumas vezes formam tapetes luxuriantes de 2 a 4 cm de espessura nas águas, mais de 5 m abaixo do gelo permanente. A cor esverdeada de alguns ursos polares em zoológicos deve-se à presença de colônias de cianobactérias nos pelos ocos de sua pelagem. As cianobactérias não são encontradas em águas ácidas, onde as algas eucarióticas são frequentemente abundantes.



13.13 Estromatólitos. Os estromatólitos são produzidos quando colônias de cianobactérias em crescimento se ligam ao carbonato de cálcio em estruturas em forma de domo, como aquelas mostradas no diagrama e na fotografia, ou em outras formas mais complexas. Essas estruturas são abundantes nos registros fósseis; todavia, hoje em dia, estão se formando apenas em poucos ambientes muito apropriados, como as zonas de maré baixa de Hamelin Pool na Austrália Ocidental, como mostrado nesta fotografia.

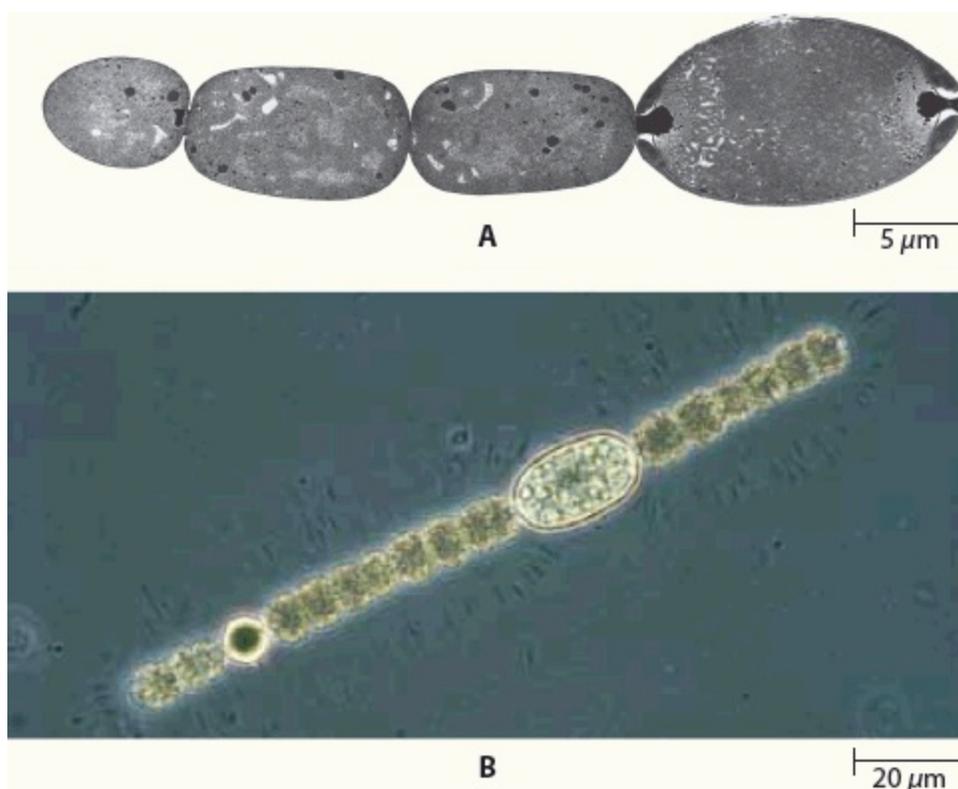
Quando colônias de cianobactérias ligam-se a sedimentos ricos em cálcio, formam-se depósitos calcários em camadas, denominados *estromatólitos* (Figura 13.13), que têm um registro geológico contínuo que abrange 2,7 bilhões de anos. Hoje em dia, os estromatólitos são produzidos em apenas alguns locais – particularmente em águas rasas em climas quentes e secos –, como em Hamelin Pool na Shark Bay, na Austrália Ocidental. Sua abundância nos registros fósseis fornece uma evidência de que essas condições ambientais eram prevalentes no passado, quando as cianobactérias

desempenharam um papel decisivo na elevação do nível de oxigênio livre da atmosfera, no início da vida na Terra. Os estromatólitos mais antigos (3 bilhões de anos ou mais), produzidos em ambiente livre de oxigênio, provavelmente foram formados por bactérias purpúreas e verdes.

Muitas cianobactérias marinhas são encontradas em pedras calcárias (carbonato de cálcio) ou em substratos ricos em calcário, como algas coralináceas (ver Capítulo 15) e as conchas de moluscos. Algumas espécies dulcícolas de cianobactérias, particularmente as que crescem em fontes termais, frequentemente depositam camadas espessas de calcário em suas colônias.

As cianobactérias formam vesículas de gás, heterocistos e acinetos. As células das cianobactérias que vivem em *habitats* dulcícolas ou marinhos – particularmente as que vivem nas camadas superficiais na água, na comunidade de organismos microscópicos conhecidos como *plâncton* – contêm comumente estruturas brilhantes e de forma irregular, denominadas *vesículas de gás*. Essas vesículas possibilitam e regulam a flutuabilidade dos organismos, de modo que eles possam flutuar em determinados níveis na água. Quando numerosas cianobactérias se tornam incapazes de regular adequadamente suas vesículas de gás – por exemplo, devido a variações extremas de temperatura ou suprimento de oxigênio –, elas podem flutuar na superfície da água e formar massas visíveis, denominadas “florações” (*blooms*). Algumas cianobactérias que formam florações secretam substâncias químicas que são tóxicas para outros organismos, causando grande número de mortes. O Mar Vermelho aparentemente recebeu esse nome em virtude das florações de espécies planctônicas de *Trichodesmium*, uma cianobactéria vermelha.

Muitos gêneros de cianobactérias podem fixar o nitrogênio, convertendo o gás nitrogênio em amônio, uma forma na qual o nitrogênio se torna disponível para reações biológicas. Nas cianobactérias filamentosas, a *fixação do nitrogênio* frequentemente ocorre dentro de *heterocistos*, que são células maiores especializadas (Figura 13.14). Os heterocistos são circundados por paredes celulares espessas contendo grandes quantidades de glicolipídios, que servem para impedir a difusão de oxigênio para dentro da célula. No interior do heterocisto, as membranas internas da célula são reorganizadas em um padrão concêntrico ou reticulado. Os heterocistos contêm baixo teor de ficobilinas e carecem do fotossistema II, de modo que a fotofosforilação cíclica que ocorre nessas células não resulta em produção de oxigênio (ver Capítulo 7). O oxigênio que está presente é rapidamente reduzido pelo hidrogênio, um subproduto da fixação do nitrogênio, ou é expelido através da parede do heterocisto. A nitrogenase, a enzima que catalisa as reações de fixação do nitrogênio, é sensível à presença de oxigênio, de modo que a fixação do nitrogênio é um processo anaeróbico. Os heterocistos apresentam pequenas conexões plasmodesmáticas – microplasmodesmos – com células vegetativas adjacentes. Os produtos da fixação do nitrogênio são transportados através dos microplasmodesmos do heterocisto para as células vegetativas, e os produtos da fotossíntese movem-se na direção oposta por essas mesmas conexões, das células vegetativas para o heterocisto.



13.14 Filamento de *Anabaena*. **A.** Micrografia eletrônica que mostra uma cadeia de células mantidas unidas por paredes incompletamente separadas. A primeira célula, na extremidade à direita da cadeia, é um heterocisto, onde ocorre a fixação de nitrogênio. A matriz gelatinosa desse filamento foi destruída durante a preparação da amostra para microscopia eletrônica. **B.** Nesta preparação, a matriz gelatinosa é pouco visível, na forma de estrias se estendendo para fora da superfície celular. A terceira célula a partir da esquerda é um heterocisto. *Anabaena*, assim como *Calothrix* mostrado na Figura 13.12B, forma acinetos (grande corpo oval à direita).

Entre as cianobactérias que fixam o nitrogênio, encontram-se espécies de vida livre, como *Trichodesmium*, que vive em certos oceanos tropicais. *Trichodesmium* contribui com cerca de um quarto do nitrogênio total fixado nesses oceanos, o que representa uma enorme quantidade. De modo semelhante, as cianobactérias simbióticas são muito importantes na fixação do nitrogênio. Nas partes mais quentes da Ásia, o arroz frequentemente cresce de modo contínuo no mesmo solo, sem a necessidade de adição de fertilizantes, graças à presença de cianobactérias fixadoras de nitrogênio nos campos de arroz (Figura 13.15). Nesses locais, as cianobactérias, particularmente membros do gênero *Anabaena* (Figura 13.14), frequentemente ocorrem com *Azolla*, a pequena samambaia aquática flutuante, que forma massas nos arrozais.



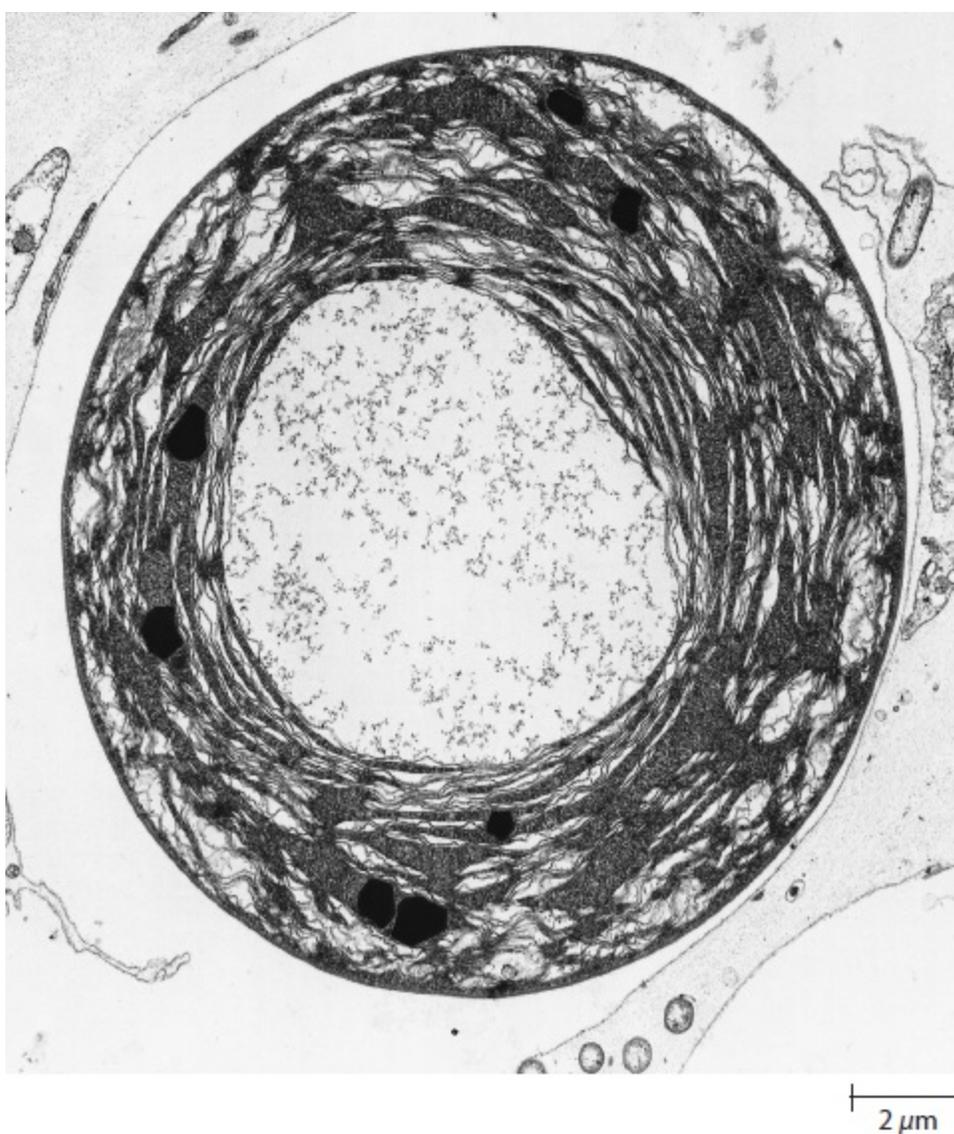
13.15 Plantação de arroz. Um agricultor preparando o seu campo para plantar arroz nos terraços de arroz de Dragon's Backbone, na província Guangxi, China. No Sudeste Asiático, o arroz frequentemente era cultivado de modo contínuo no mesmo solo, sem a adição de fertilizantes, graças à presença de *Anabaena azollae*, que tem a capacidade de fixar nitrogênio e vive nos tecidos da samambaia aquática *Azolla* que cresce nos arrozais.

As cianobactérias estão presentes como simbioses no corpo de um grande número de espécies: amebas, algumas esponjas, protozoários flagelados, diatomáceas, algas verdes que carecem de clorofila, outras cianobactérias, musgos, hepáticas, plantas vasculares e oomicetos; além disso, é bem conhecido o seu papel como parceiras fotossintetizantes em muitos líquens (ver Capítulo 14). Algumas cianobactérias simbióticas carecem de parede celular; neste caso, funcionam como cloroplastos. As cianobactérias simbióticas dividem-se ao mesmo tempo que a célula hospedeira por um processo semelhante ao da divisão dos cloroplastos.

Além dos heterocistos, algumas cianobactérias formam esporos resistentes, denominados *acinetos*, que consistem em células aumentadas, circundadas por envoltórios espessos (Figuras 13.12B e 13.14B). À semelhança dos endósporos formados por outras bactérias, os acinetos são resistentes ao calor e à seca, possibilitando, assim, a sobrevivência da cianobactéria durante períodos desfavoráveis.

As protoclorófitas contêm clorofilas a e b e carotenoides

As *protoclorófitas* são um grupo de bactérias fotossintetizantes que contêm clorofilas *a* e *b*, bem como carotenoides, mas que carecem de ficobilinas. Até o momento, foram identificados apenas três gêneros de protoclorófitas. O primeiro deles é o *Prochloron*, que é encontrado apenas ao longo de costas tropicais como simbiote dentro de colônias de ascídias. As células do *Prochloron* são quase esféricas e contêm um extenso sistema de tilacoides (Figura 13.16).



13.16 Prochloron. Uma única célula da bactéria *Prochloron*, mostrando o extenso sistema de tilacoides. *Prochloron* é uma bactéria fotossintetizante que contém clorofilas *a* e *b* e carotenoides, os mesmos pigmentos encontrados nas algas verdes e nas plantas. As protoclorófitas assemelham-se à cianobactérias (visto que são procariotos e contêm clorofila *a*) e aos cloroplastos das algas verdes e das plantas (visto que contêm clorofila *b* em lugar de ficobilinas).

Os outros dois gêneros conhecidos de protoclorófitos são *Prochlorothrix* e *Prochlorococcus*. O *Prochlorothrix*, que é filamentososo, foi encontrado crescendo em vários lagos pouco profundos dos países baixos. O *Prochlorococcus* é o menor organismo fotossintetizante conhecido (cerca de 0,6 μm de diâmetro), apresenta o menor genoma entre as células fotossintetizantes, e acredita-se que seja o organismo fotossintetizante mais numeroso na face da Terra. Os proclorococos são encontrados nos oceanos pobres em minerais, nas latitudes 40° norte a 40° sul e desde a superfície até a zona eufótica – a zona na qual a luz penetra o suficiente para que ocorra fotossíntese. Os proclorococos representam 40 a 50% da biomassa do fitoplâncton, que produz metade do oxigênio na Terra, tornando o *Prochlorococcus* de grande importância ecológica.

As bactérias purpúreas e verdes apresentam um tipo singular de fotossíntese

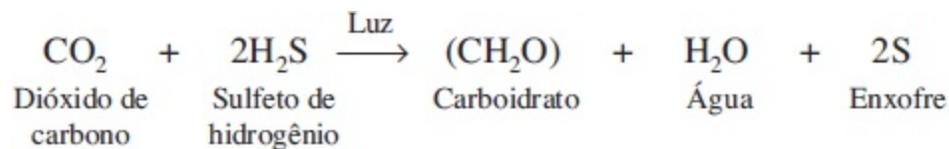
As bactérias purpúreas e verdes representam, juntas, o segundo grupo importante de bactérias fotossintetizantes, depois das cianobactérias. O processo global de fotossíntese e os pigmentos

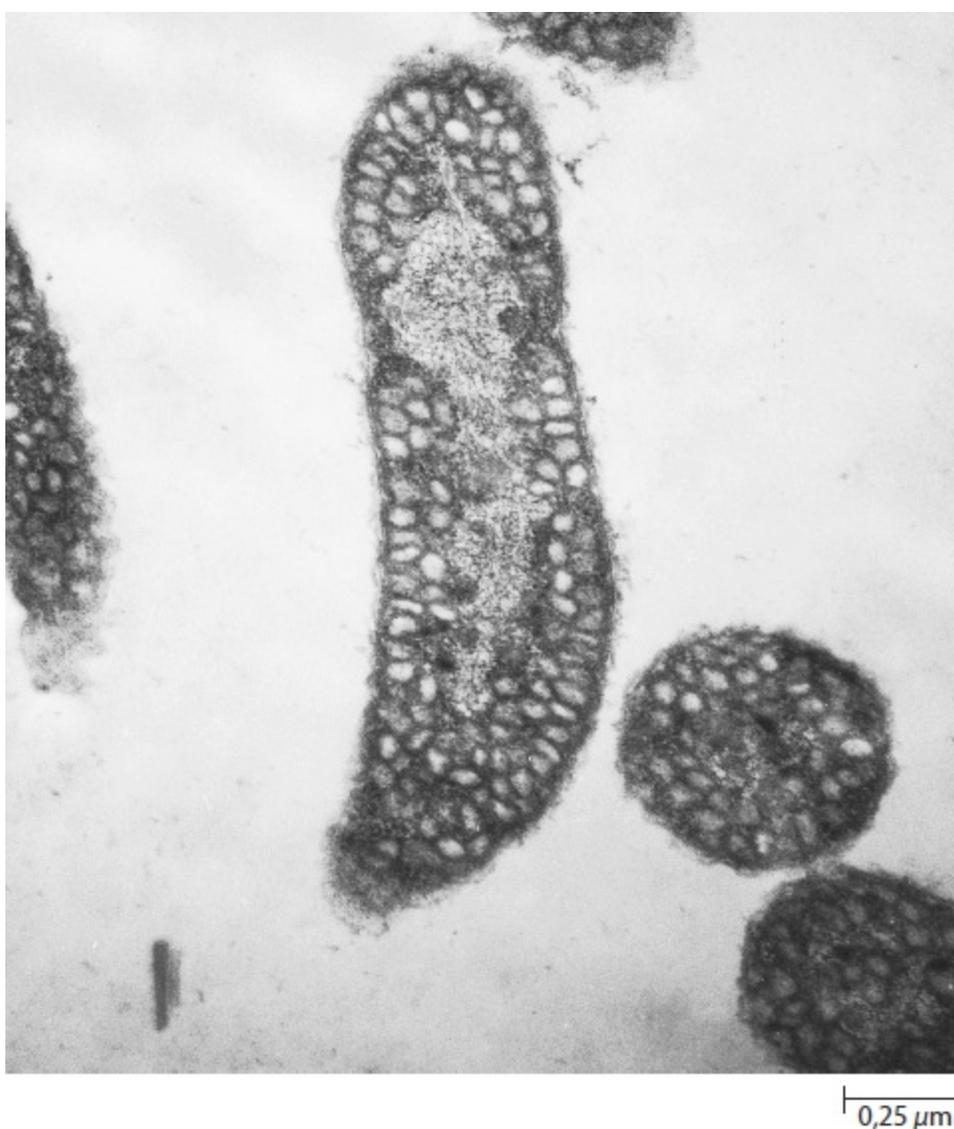
fotossintéticos usados por essas bactérias diferem daqueles utilizados pelas cianobactérias e protoclorófitas. Enquanto as cianobactérias e as protoclorófitas produzem oxigênio durante a fotossíntese, as bactérias purpúreas e verdes não o fazem. De fato, essas bactérias podem crescer na presença de luz somente em condições anaeróbicas, visto que a síntese de pigmento nesses organismos é inibida pelo oxigênio. As cianobactérias empregam a clorofila *a* e dois fotossistemas no seu processo de fotossíntese. As proclorófitas têm as clorofilas *a* e *b* e dois fotossistemas. Em contrapartida, as bactérias purpúreas e verdes utilizam vários tipos diferentes de bacterioclorofila, que diferem, em certos aspectos, da clorofila, e apresentam um único fotossistema (Figura 13.17). Os fotossistemas presentes nas bactérias purpúreas e verdes parecem ser ancestrais dos fotossistemas individuais – o fotossistema II e o fotossistema I, respectivamente. Diferentemente das bactérias purpúreas e verdes, os autótrofos fotossintetizantes, como as plantas e as algas, bem como as cianobactérias e as protoclorófitas, apresentam ambos os fotossistemas.

As colorações características das bactérias fotossintetizantes estão associadas à presença de vários pigmentos acessórios que funcionam na fotossíntese. Em dois grupos de bactérias purpúreas, esses pigmentos são carotenoides amarelos e vermelhos. Nas cianobactérias, como já vimos, os pigmentos consistem nas ficobilinas vermelhas e azuis, que não são encontradas nas bactérias purpúreas e verdes.

As bactérias purpúreas e verdes são subdivididas em espécies que utilizam principalmente compostos sulfurosos como doadores de elétrons e aquelas que não o fazem. Nas bactérias purpúreas sulfurosas e verdes sulfurosas, os compostos de enxofre desempenham o mesmo papel na fotossíntese do que a água nos organismos que contêm clorofila *a* (ver Capítulo 7).

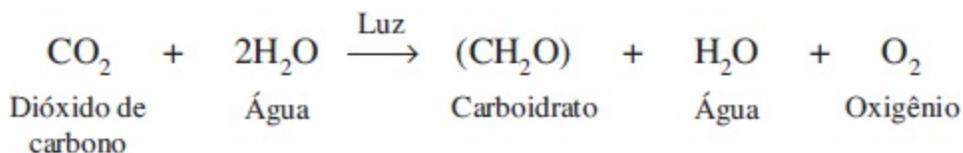
Bactéria purpúrea ou verde sulfurosa:





13.17 Bactéria purpúrea não sulfurosa, *Rhodospirillum rubrum*. As estruturas que lembram vesículas são intrusões da membrana plasmática, que contém os pigmentos fotossintetizantes. Esta célula, com suas numerosas intrusões de membrana, apresenta um conteúdo muito elevado de bacterioclorofila. Provém de uma cultura que se desenvolveu em pouca luz. Nas células que crescem na presença de luz intensa, as intrusões de membrana são menos extensas, visto que há uma necessidade menor de pigmentos fotossintéticos.

Cianobactéria, protoclorófita, alga ou planta:



As bactérias purpúreas não sulfurosas e verdes não sulfurosas, que são capazes de utilizar gás sulfídrico ou sulfeto de hidrogênio (H₂S) apenas em baixos níveis, também usam compostos orgânicos como doadores de elétrons. Esses compostos incluem alcoóis, ácidos graxos e uma variedade de outras substâncias orgânicas.

Em virtude de sua exigência de H₂S ou de substrato semelhante, as bactérias purpúreas e verdes sulfurosas só podem crescer em *habitats* que contenham grandes quantidades de matéria orgânica em decomposição, reconhecível pelo odor sulfuroso. Nessas bactérias, bem como em *Beggiatoa*, uma bactéria sulfurosa incolor estreitamente relacionada, o enxofre elementar pode acumular-se na forma de depósitos dentro da célula (Figura 13.10).

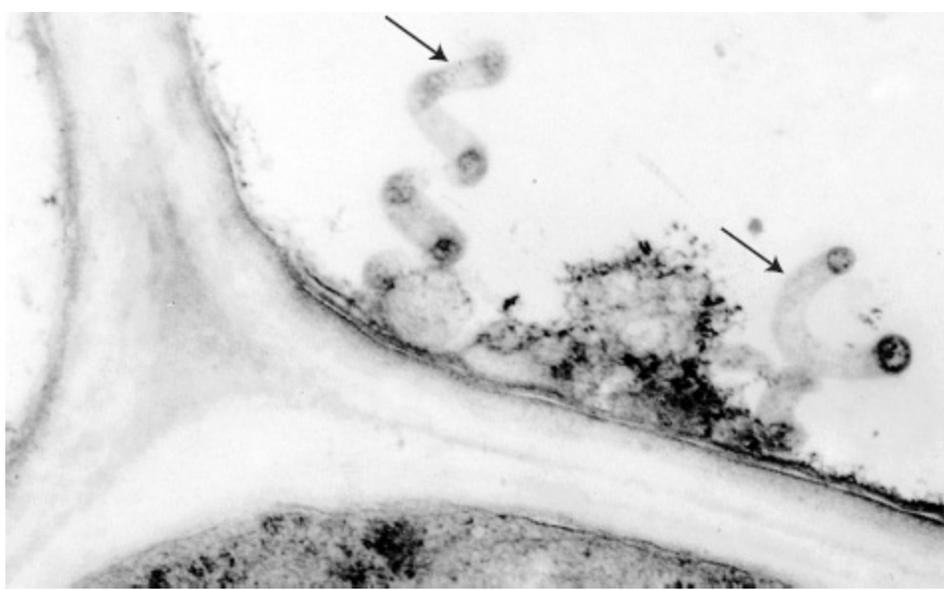
Os micoplasmas são organismos desprovidos de parede celular que vivem em uma variedade de ambientes

Os *micoplasmas* são bactérias que carecem de parede celular. Os micoplasmas, habitualmente com cerca de 0,2 a 0,3 μm de diâmetro, são provavelmente os menores organismos capazes de crescimento independente. Seu genoma também é pequeno, correspondendo a apenas um quinto a um quarto do tamanho do genoma de *E. coli* e de outros procariotos comuns. Como carecem de parede celular e, conseqüentemente, de rigidez, os micoplasmas podem assumir várias formas. Em uma mesma cultura, um micoplasma pode variar desde pequenos bastonetes até formas filamentosas altamente ramificadas.

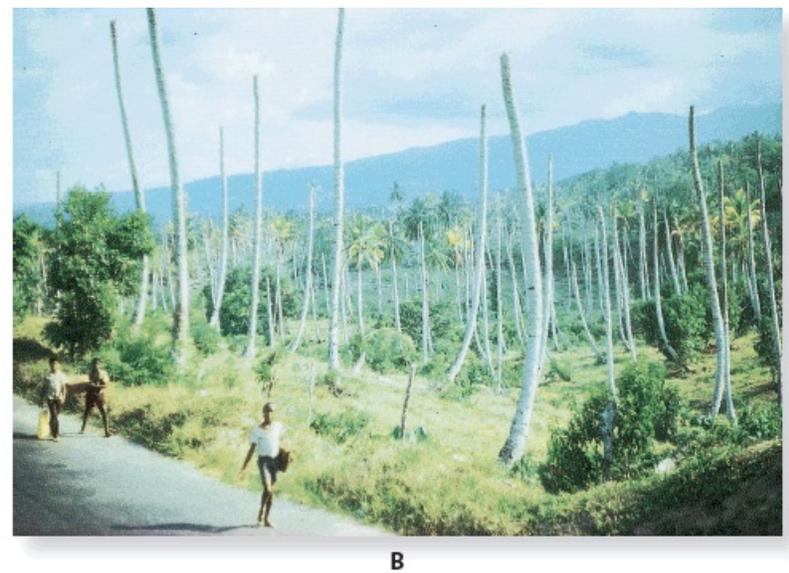
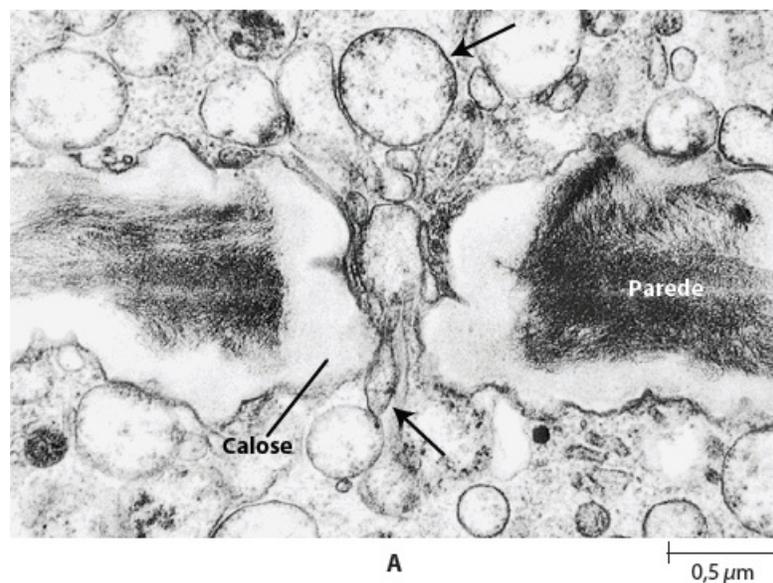
Os micoplasmas podem ter vida livre no solo e em água de esgoto, ou podem ser parasitos da boca ou do trato urinário de seres humanos, ou, ainda, patógenos de animais e plantas. Entre os micoplasmas patogênicos de plantas, destacam-se os *espiroplasmas*, que são células espiraladas alongadas ou em forma de saca-rolha, de menos de 0,2 μm de diâmetro, que são móveis, embora careçam de flagelos (Figura 13.18). Movimentam-se por rotação ou por ondulação lenta. Alguns espiroplasmas têm sido cultivados em meios artificiais, incluindo *Spiroplasma citri*, que causa a doença *stubborn* de citros. Os sintomas dessa doença, como superbrotamento e crescimento vertical de galhos e ramos, desenvolvem-se lentamente e são difíceis de detectar. A doença *stubborn* de citros é disseminada e de difícil controle. Na Califórnia e em alguns países do Mediterrâneo, constitui, provavelmente, a maior ameaça à produção de toranja (*grapefruit*) e laranjas doces. O *Spiroplasma kunkelii** também foi isolado de culturas de milho acometidas pela doença do enfezamento pálido do milho.

Os fitoplasmas causam doenças em plantas

À semelhança dos micoplasmas, os *fitoplasmas* carecem de parede celular e são muito pequenos. Foram identificados em mais de 200 doenças diferentes de plantas, afetando várias centenas de gêneros. Algumas dessas doenças são muito destrutivas, como a doença X do pêsego, que pode tornar uma árvore comercialmente inútil em 2 a 4 anos, e o declínio da pera, assim denominado por causar geralmente um enfraquecimento lento e progressivo, levando finalmente à morte das pereiras. O amarelo-áster, outra doença causada por fitoplasma, resulta em amarelecimento geral (clorose) da folhagem e infecta uma ampla variedade de culturas, plantas ornamentais e ervas daninhas. As cenouras estão entre as culturas que sofrem as maiores perdas, comumente 10 a 25%, mas podendo alcançar 90%. O amarelecimento do olmo, também conhecido como necrose do floema do olmo, e o amarelecimento letal dos coqueiros também são causados por fitoplasmas (Figura 13.19).



13.18 Espiroplasmas. As setas indicam dois espiroplasmas em um tubo crivado de milho (*Zea mays*) acometido pela doença do enfezamento do milho. *Spiroplasma* causa tanto a doença do enfezamento do milho quanto a doença *stubborn* dos citros.



13.19 Fitoplasmas. **A.** São mostrados aqui fitoplasmas (*setas*) que parecem atravessar um poro da placa crivada em uma inflorescência jovem de coqueiro (*Cocos nucifera*) acometido pela doença do amarelecimento letal. O poro está, em parte, ocluído por calose, que reveste a parede que margeia o poro. **B.** Plantação devastada de coqueiros – agora semelhantes a postes telefônicos – em Ghana, na África. O amarelecimento letal tem sido responsável pela morte de muitos gêneros de palmeiras no Sul Flórida e em outros locais.

Nas plantas floríferas, os fitoplasmas geralmente ficam confinados aos elementos condutores do floema, conhecidos como tubos crivados. Acredita-se que a maioria dos fitoplasmas se mova passivamente de um tubo crivado para outro através dos poros da placa crivada, à medida que a solução de açúcar é transportada no floema (Figura 13.19A). Os espiroplasmas móveis, que também são encontrados nos tubos crivados, podem ser capazes de se movimentar mais ativamente no tecido do floema. Os fitoplasmas e os espiroplasmas são, em sua maioria, transmitidos de uma planta para outra por insetos vetores, que adquirem o patógeno quando se alimentam em uma planta infectada.

As bactérias patogênicas de plantas causam uma ampla variedade de doenças

Além das doenças já mencionadas, muitas outras doenças economicamente importantes de plantas são causadas por bactérias, contribuindo substancialmente para a perda de um oitavo da colheita mundial anual. Quase todas as plantas podem ser acometidas por doenças bacterianas, e muitas dessas doenças podem ser extremamente destrutivas.

Praticamente todas as bactérias patogênicas de plantas são gram-negativas, e todas, à exceção do *Streptomyces*, que é filamentososo e gram-positivo, têm a forma de bastonetes. Essas bactérias são *parasitos* – simbiontes que prejudicam seus hospedeiros. Os sintomas causados por bactérias patogênicas de plantas variam, e o mais comum consiste no aparecimento de manchas de vários tamanhos nos ramos, nas folhas, nas flores e nos frutos (Figura 13.20). Quase todas essas manchas bacterianas são causadas por membros de dois gêneros estreitamente relacionados, *Pseudomonas* e *Xanthomonas*.

Algumas das doenças mais destrutivas de plantas – como queimas, podridão mole e murcha – também são causadas por bactérias. As queimas caracterizam-se pelo rápido desenvolvimento de necroses (áreas mortas e descoloridas) nos caules, nas folhas e nas flores. A queima das maçãs e das peras, causada por *Erwinia amylovora*, é uma doença disseminada e economicamente importante, que pode matar árvores jovens no prazo de uma única estação. A podridão mole bacteriana ocorre mais comumente nos tecidos de armazenamento de vegetais (como batatas ou cenouras), bem como em frutos carnosos (p. ex., tomates e berinjelas) e caules ou folhas suculentas (como no repolho ou na alface). As podridões moles mais destrutivas são causadas por bactérias do gênero *Erwinia*, com perdas maciças ocorrendo no período de pós-colheita.

As murchas vasculares bacterianas afetam principalmente plantas herbáceas. As bactérias invadem os vasos do xilema, onde se multiplicam. Elas interferem no movimento da água e dos nutrientes inorgânicos, produzindo polissacarídeos de alto peso molecular, que resultam em murcha e morte das plantas. As bactérias degradam comumente partes das paredes dos vasos e podem até mesmo causar a sua ruptura. Uma vez rompidas as paredes, as bactérias disseminam-se então para os tecidos parenquimatosos adjacentes, onde continuam a sua multiplicação. Entre os exemplos mais importantes de murchas, destacam-se a murcha bacteriana da alfafa, do tomate e do feijão (cada uma delas causada por espécies diferentes de *Clavibacter*); a murcha bacteriana das cucurbitáceas, como abóboras e melancias (causada por *Erwinia tracheiphila*); e a nervura negra das crucíferas, como o repolho (provocada por *Xanthomonas campestris*). Entretanto, a murcha mais importante do ponto de vista econômico é aquela causada por *Pseudomonas solanacearum*. Afeta mais de 40 gêneros de plantas, incluindo culturas importantes, como bananas, amendoim, tomate, batata, berinjela e fumo, para citar apenas algumas. Essa doença ocorre mundialmente, em regiões tropicais, subtropicais e temperadas.



13.20 Efeitos das bactérias nas plantas. Entre as bactérias mostradas aqui, todas, exceto *Rhizobium* (ver Capítulo 29), são patógenos de plantas. A “fasciação” refere-se ao achatamento e aparente fusão de caules e outras partes das plantas. Os demais termos são mencionados no texto.

Archaea

As Archaea exibem uma enorme diversidade fisiológica. Com base nessa diversidade, as Archaea que foram estudadas mais pormenorizadamente, podem ser divididas em três grandes grupos – halófilos extremos, metanógenos e termófilos extremos – e em um pequeno grupo representado por um termófilo que não apresenta parede celular. Até bem recentemente, as arqueas eram geralmente consideradas habitantes não competitivos de ambientes hostis, que tinham pouca importância para a ecologia global. Entretanto, hoje em dia, sabe-se que as arqueas estão presentes em ambientes menos hostis, como o solo. As arqueas também constituem um importante componente do picoplâncton oceânico (organismos com menos de 1 mm), possivelmente excedendo em número todos os outros organismos marinhos. Não existe nenhum patógeno conhecido nesse domínio de procariotos.

Os halófilos extremos são as arqueas “amantes de sal”

As *arqueas halófilas extremas* constituem um grupo diverso de procariotos, que está presente em todos os lugares da natureza onde a concentração de sal é muito alta – em locais como o Great Salt Lake (EUA) e o Mar Morto, bem como em reservatórios onde se deixa a água do mar evaporar para produzir o sal de cozinha (Figura 13.21). Os halófilos extremos têm uma necessidade muito alta de sal, e a maioria necessita de 12 a 23% de sal (cloreto de sódio, NaCl) para o seu crescimento ótimo. Suas paredes celulares, ribossomos e enzimas são estabilizados pelo íon sódio, Na⁺.

Todos os halófilos extremos são quimiorganotróficos (heterótrofos que obtêm a sua energia a partir da oxidação de compostos orgânicos), e a maioria das espécies necessita de oxigênio. Além disso, certas espécies de halófilos extremos apresentam síntese de ATP mediada pela luz, que não envolve nenhum pigmento clorofílico. Entre essas espécies destaca-se *Halobacterium halobium*, a espécie prevalente de arquea no Great Salt Lake. Embora a alta concentração de sal no seu ambiente limite a disponibilidade de oxigênio para a respiração, esses halófilos extremos são capazes de suplementar a sua capacidade de produção de ATP utilizando a energia luminosa para produzir ATP, por meio de uma proteína denominada bacteriorrodopsina, que é encontrada na membrana plasmática.

Os metanógenos são arqueas produtoras de metano

Os *metanógenos* constituem um grupo singular de procariotos – os únicos que produzem o gás metano, um importante fator contribuinte para o aquecimento global (Figura 13.22). Todos os metanógenos são anaeróbios estritos e não toleram nem mesmo a mínima exposição ao oxigênio. Os metanógenos podem produzir metano (CH₄) a partir de hidrogênio (H₂) e dióxido de carbono (CO₂); os elétrons necessários provêm do H₂, e o CO₂ atua como fonte de carbono e comoceptor de elétrons.



13.21 Halófilos extremos. Vista aérea de arqueas halófilas extremas crescendo em reservatórios para evaporação da água do mar, perto da Baía de São Francisco, Califórnia (EUA). Os reservatórios produzem sal de cozinha, bem como outros sais de valor comercial. À medida que a água evapora, e a salinidade aumenta, os halófilos multiplicam-se sem causar prejuízo, formando crescimentos maciços ou florações (*blooms*), que conferem colorações brilhantes à água do mar.



13.22 Arqueas produtoras de metano. Micrografia eletrônica de varredura de arqueas produtoras de metano do trato digestivo de um animal ruminante. Células como as mostradas aqui produzem metano e dióxido de carbono. Os metanógenos são anaeróbios estritos e, portanto, só podem viver na ausência de oxigênio – uma condição prevalente no início da vida na Terra, mas que hoje só ocorre em ambientes isolados.

Todos os metanógenos utilizam amônio (NH_4^+) como fonte de hidrogênio, e alguns podem fixar o nitrogênio. Os metanógenos são comuns em estações de tratamento de esgotos, em pântanos e nas profundezas dos oceanos. Com efeito, a maioria das reservas naturais de gás atualmente utilizada como combustível foi produzida, no passado, pela atividade dos procariotos produtores de metano. Os metanógenos também são encontrados no trato digestivo de bovinos e outros ruminantes, em que são importantes na degradação da celulose. Estima-se que uma vaca produza, diariamente, cerca de 50 l de metano enquanto ruma. Alguns metanógenos são endossimbiontes de certos protozoários, e um subgrupo deles é encontrado no intestino de insetos.

Os termófilos extremos são arqueas “amantes de calor”

As *arqueas termófilas extremas* contêm representantes da maioria dos procariotos conhecidos como “amantes de calor”. As membranas e as enzimas dessas arqueas são inusitadamente estáveis em altas temperaturas: todas apresentam temperatura ótima acima de 80°C , e algumas crescem em temperaturas ao redor de 110°C . A maioria das espécies de termófilos extremos metaboliza o enxofre de algum modo, e, com apenas poucas exceções, são anaeróbios estritos. Essas arqueas são habitantes de ambientes quentes e ricos em enxofre, como fontes termais e gêiseres encontrados na Islândia, Itália, Nova Zelândia e nos EUA, no Parque Nacional de Yellowstone (Figura 13.23). Conforme já assinalado, as arqueas termófilas extremas também crescem em fendas hidrotermais nas profundezas do oceano e em fendas no solo oceânico a partir das quais emana água geotermicamente superaquecida.

Thermoplasma é uma Archaea sem parede celular

Um quarto grupo de *Archaea* é constituído por um único gênero conhecido, *Thermoplasma*, contendo uma única espécie, *Thermoplasma acidophilum*. *Thermoplasma* assemelha-se aos micoplasmas (descritos anteriormente), visto que carece de parede celular e é muito pequeno; os representantes variam desde esféricos (0,3 a 2 μm de diâmetro) a filamentosos. *Thermoplasma* só foi encontrado em empilhamentos ácidos de refugos de carvão de autocombustão, nos EUA, no sul de Indiana e no oeste da Pensilvânia, em locais onde a temperatura dos empilhamentos varia de 32° a 80°C – um tipo de *habitat* muito incomum onde as arqueas parecem prosperar.

Vírus

Os vírus são parasitos submicroscópicos simples de plantas, animais, arqueas e bactérias (incluindo micoplasmas). Além disso, parasitam protistas e fungos. No estado extracelular, os vírus mais simples consistem em uma porção central de ácido nucleico, o *genoma viral*, circundado por um envoltório proteico que protege o genoma do ambiente externo e ajuda o vírus a se fixar à próxima célula ou hospedeiro. Fora das células hospedeiras, a partícula viral infecciosa completa (genoma mais envoltório) – também denominada *vírion* – é metabolicamente inerte. O vírion é a estrutura pela qual o genoma viral é transferido de um hospedeiro para outro. Para se multiplicarem, os vírus precisam recrutar uma célula hospedeira na qual possam se replicar (Figura 13.24).



13.23 Termófilos extremos. Fonte termal no Parque Nacional de Yellowstone (EUA), com vapor rico em sulfeto de hidrogênio aflorando à superfície da Terra. Diferentemente da grande fonte termal mostrada na Figura 13.2, esta fonte termal, em virtude de sua alta temperatura e acidez, é quase totalmente dominada por arqueas termófilas extremas, que crescem em um *habitat* onde outros organismos, incluindo a maioria das bactérias, não podem sobreviver. As arqueas formam um tapete ao redor da fonte.

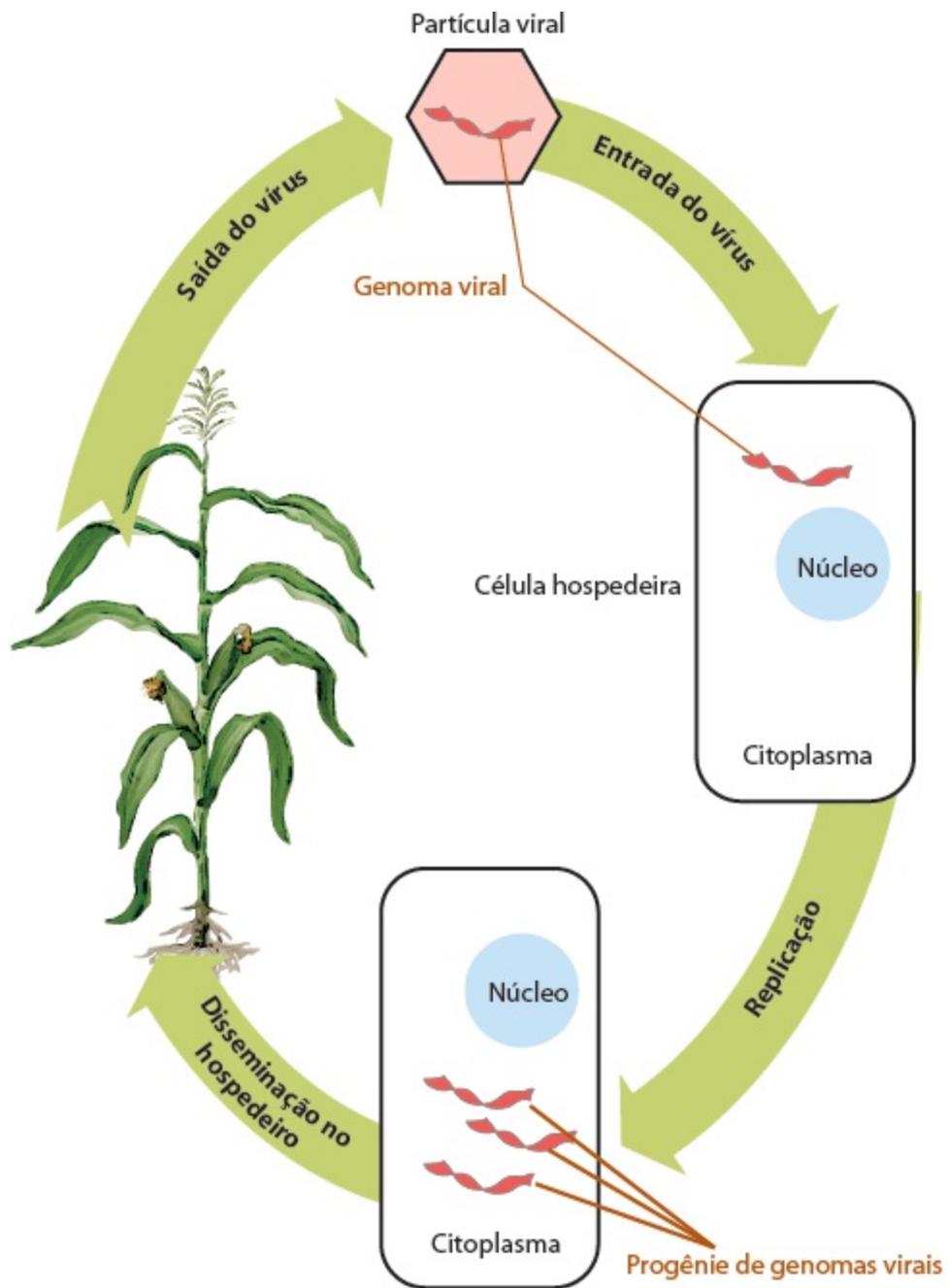
Os vírus causam doenças terríveis e imensos prejuízos econômicos

Praticamente qualquer tipo de organismo pode ser infectado por diferentes vírus, e sabe-se que existe uma enorme diversidade de vírus. Tipicamente, um vírus está associado a um tipo específico de hospedeiro e é habitualmente descoberto e estudado pelo fato de causar doença nesse hospedeiro.

Nos seres humanos, os vírus são responsáveis por muitas doenças infecciosas, incluindo varicela, sarampo, caxumba, *influenza* (gripe), resfriados (frequentemente complicados por infecções bacterianas secundárias), hepatite infecciosa, poliomielite, raiva, herpes, AIDS e febres hemorrágicas fatais (como aquelas causadas pelo vírus Ebola e pelo Hantavírus).

Nas plantas, sabe-se que mais de 2.000 doenças são causadas por mais de 600 tipos diferentes de vírus de plantas identificados. As doenças virais reduzem acentuadamente a produtividade de muitos tipos de culturas agrícolas e horticolturas, com perdas mundiais estimadas em cerca de 15 bilhões de dólares por ano.

Geralmente, o único sintoma de infecção viral em plantas consiste em redução da velocidade de crescimento, resultando em vários graus de nanismo ou atrofia. Os sintomas mais óbvios são habitualmente os que aparecem nas folhas, nas quais o vírus interfere na produção de clorofila, afetando, assim, a fotossíntese. Os mosaicos e as manchas anelares são os sintomas mais comuns produzidos pelos vírus sistêmicos, isto é, vírus que se deslocam por toda a planta. Nas doenças do mosaico, áreas verde-claras, amarelas ou brancas – que variam desde pequenas manchas a grandes faixas – aparecem intercaladas com o verde normal das folhas e frutos (Figura 13.25). Nas doenças de manchas anelares, anéis cloróticos (amarelos) ou necróticos (de tecido morto) aparecem nas folhas e, algumas vezes, também nos caules e frutos. As doenças virais menos comuns incluem o enrolamento de folhas (enrolamento da folha da batata), amarelecimentos (amarelecimento da beterraba), nanismo (nanismo amarelo da cevada), cancro (cancro negro da cerejeira) e tumor (tumor de ferimento). As manchas ou bordas amarelas nas folhas de algumas variedades hortícolas apreciadas podem ser causadas por vírus, e a aparência variegada de algumas flores resulta de infecções virais que são transmitidas de geração a geração em plantas propagadas de modo vegetativo.



13.24 Ciclo de vida geral de um vírus. O ciclo de vida ou ciclo de infecção de um vírus consiste em dois estádios: a replicação no interior de células do hospedeiro e a disseminação para novos hospedeiros. Para a maioria dos vírus de plantas, a disseminação para novos hospedeiros é auxiliada por organismos vetores.

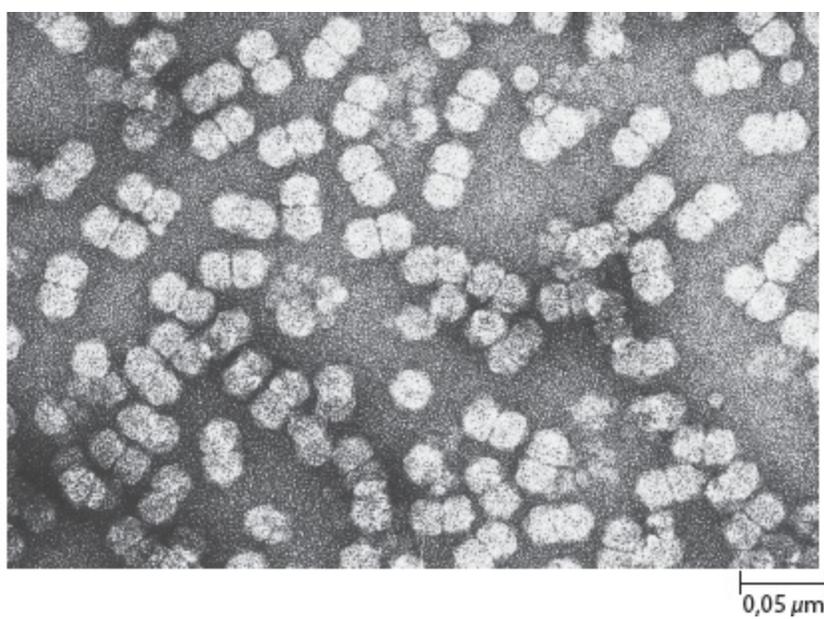


13.25 Infecção pelo vírus do mosaico do tabaco. Folha de tabaco infectada pelo vírus do mosaico do tabaco mostra as manchas típicas de cor pálida, indicando a degradação da clorofila.

Os genomas dos vírus podem ser constituídos de DNA ou RNA

Como já vimos, o material genético de todas as células consiste em DNA de fita dupla (ver Capítulo 9). Em contrapartida, nos vírus, os genomas são compostos de RNA ou de DNA. O RNA ou o DNA podem ser de fita simples (ss, do inglês, *single-stranded*) ou de fita dupla (ds, do inglês, *double-stranded*). Entretanto, os vírus de plantas são, em sua grande maioria, vírus de RNA de fita simples de “sentido positivo”, nos quais o RNA pode atuar diretamente como RNA mensageiro nas células hospedeiras infectadas.

Três tipos de vírus de plantas – os geminivírus, os badnavírus e os caulimovírus – têm DNA como material genético. Os geminivírus são partículas esféricas pequenas que frequentemente aparecem como constituídas de pares conectados, quando, na verdade, trata-se de uma única estrutura com duas partes (Figura 13.26). O mosaico dourado do feijoeiro é uma doença do feijão causada por um geminivírus. O vírus dissemina-se de uma planta para outra pela mosca-branca e ocorre nos climas tropicais. Outro geminivírus causa a doença denominada raiado fino (*streak*) do milho, um vírus (MSV, do inglês, *maize streak virus*) transmitido por cigarrinhas e que apresenta o menor genoma conhecido de qualquer vírus. Os geminivírus são responsáveis por outras doenças devastadoras de culturas de cereais e vegetais no mundo inteiro, incluindo trigo, cana-de-açúcar, feijão, beterraba, mandioca, algodão, pimenta e abóbora. Os badnavírus causam doenças, por exemplo, da banana, cana-de-açúcar, cacau e framboesas. Os caulimovírus infectam couve-flores, vacínios e cravos, entre outras plantas.



13.26 Geminivírus. Geminivírus purificados a partir da gramínea *Digitaria*, corados negativamente em solução aquosa de acetato de uranila a 2%. Cada geminivírus, que tem DNA como material genético, aparece tipicamente como uma entidade em par.

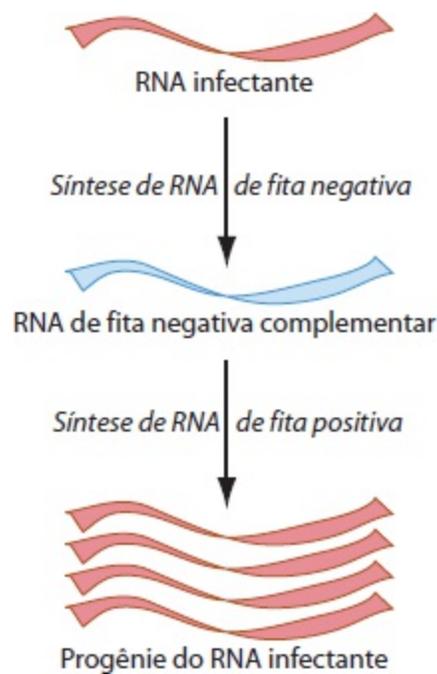
Os vírus multiplicam-se ao redirecionar os mecanismos de biossíntese da célula hospedeira

Diferentemente dos vírus de animais, que entram nas células por meio de endocitose mediada por receptores (ver Capítulo 4), os vírus de plantas são incapazes de penetrar na parede celular, que atua como barreira intransponível. A transmissão ou disseminação dos vírus de plantas doentes para plantas saudáveis envolve mais comumente insetos vetores, como afídeos, cigarrinhas ou moscas-brancas, com aparelho bucal perfurante e sugador. Além dos insetos vetores, os vírus de plantas podem entrar na planta através de ferimentos produzidos mecanicamente por nematódeos ou durante a colheita, ou por transmissão em um óvulo através do tubo polínico de um grão de pólen infectado. Os vírus também se disseminam por propagação vegetativa de plantas ornamentais e culturas, como os da batata.

Uma vez no interior da célula hospedeira, o vírion desprende seu envoltório, liberando o ácido nucleico. No interior da célula, o RNA ou DNA viral multiplica-se então ao redirecionar o mecanismo de biossíntese da célula, produzindo, assim, ácidos nucleicos e proteínas para a montagem de partículas virais adicionais.

Após a sua entrada em uma célula hospedeira, o DNA de fita simples dos geminivírus é transportado até o núcleo, onde é convertido em DNA de fita dupla pela síntese de uma fita complementar dirigida pela célula hospedeira. A seguir, esse DNA de fita dupla atua como molde para a transcrição do gene da replicase (*Rep*) viral, que é necessário para replicação subsequente.

Em virtude de sua capacidade de produzir grandes quantidades de cópias do genoma nas células inoculadas, os geminivírus são particularmente interessantes como sistemas vetores potenciais para a expressão de produtos gênicos específicos nas plantas. Um vírus de DNA submetido à engenharia genética, em que o gene do revestimento proteico foi substituído por um gene estranho de interesse (ver Capítulo 10), pode ser transmitido para a planta por inoculação mecânica das folhas, onde será amplificado durante a replicação do DNA viral.



13.27 Replicação de vírus de RNA. Diagrama simplificado da replicação de um genoma de vírus de RNA de fita simples e sentido positivo.

Nos vírus de RNA de fita simples de sentido positivo – como o vírus do mosaico do fumo (TMV, do inglês, *tobacco mosaic virus*) –, a replicase codificada pelo vírus sintetiza uma fita complementar (negativa) de RNA, utilizando a fita positiva como molde. Em seguida, novas fitas positivas de RNA são sintetizadas a partir do molde de fita negativa (Figura 13.27). Em geral, acredita-se que a replicação da fita positiva envolva uma associação com membranas celulares, como retículo endoplasmático, membrana externa dos cloroplastos e tonoplasto (a membrana que circunda o vacúolo). Conforme assinalado anteriormente, o RNA de fita simples e sentido positivo atua como RNA mensageiro. Utilizando os ribossomos da célula hospedeira, ele dirige a síntese de enzimas e das subunidades do envoltório proteico.

O capsídio viral é composto de subunidades proteicas

Todos os vírus apresentam uma ou mais proteínas, denominadas proteínas do capsídio, cuja montagem ocorre de forma simétrica e precisa para formar o *capsídio*, um revestimento semelhante a uma concha, que protege o ácido nucleico. Alguns vírus também apresentam um envoltório de moléculas de lipídios intercaladas com proteínas na superfície externa do capsídio. As proteínas e os lipídios de superfície ajudam no reconhecimento de células hospedeiras potenciais, mas também fornecem alvos para a resposta imune dos animais para combater uma infecção viral.

Como os capsídios virais são importantes determinantes na infecção viral, os cientistas têm utilizado a microscopia eletrônica e a cristalografia para estudar a estrutura dos capsídios. O conhecimento acerca da estrutura dos vírus leva ao planejamento mais rápido de agentes antivirais e anticorpos para melhor controlar as infecções virais. O estudo dos vírus de plantas tem sido um instrumento para compreender as doenças virais.

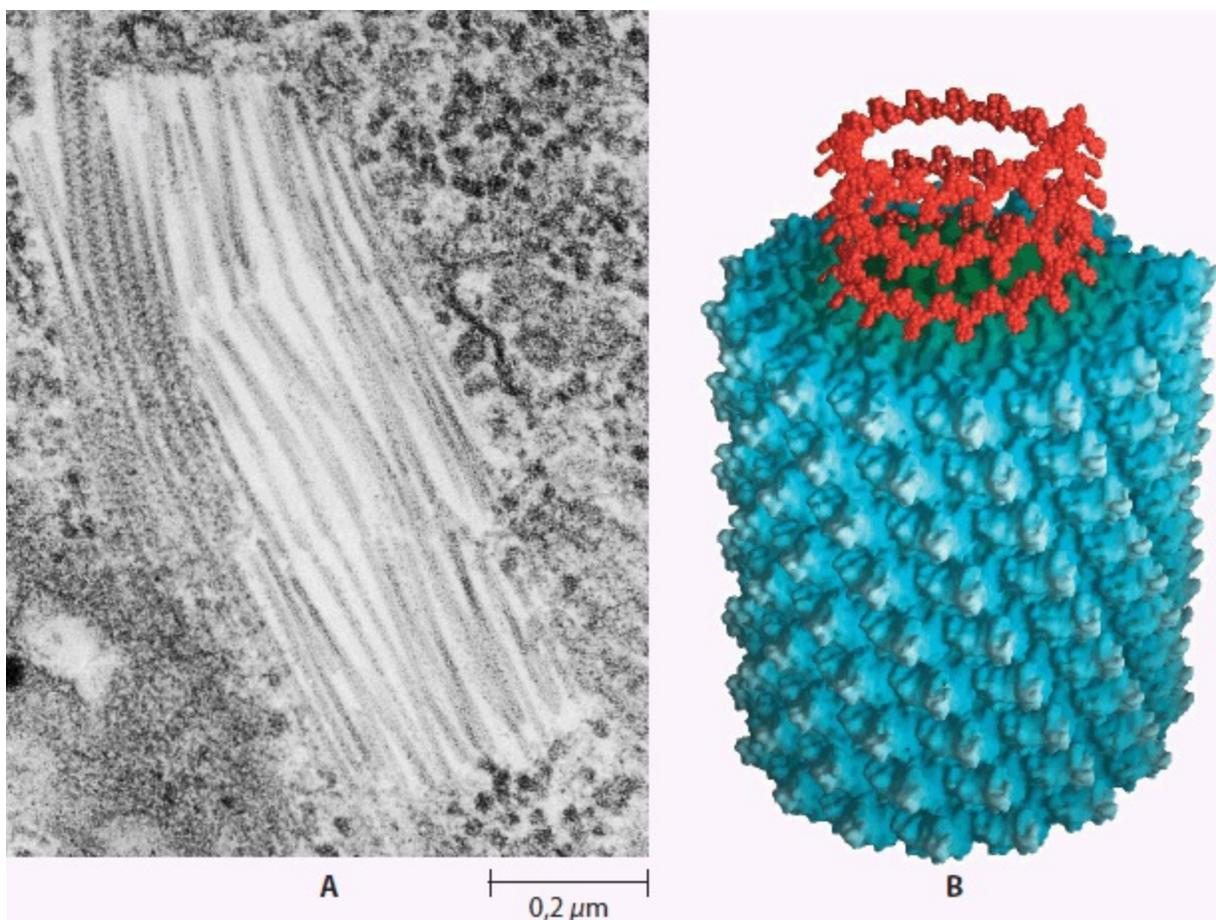
O vírus do mosaico do fumo – o primeiro vírus a ser examinado ao microscópio, em 1939 – fornece um exemplo clássico de um *vírion helicoidal*, uma das duas principais classes estruturais de vírus. O TMV é uma partícula em forma de bastonete, de cerca de 300 nm de comprimento e 15 nm

de diâmetro. O RNA, constituído de mais de 6.000 nucleotídios, forma uma fita simples que se encaixa dentro de um sulco, no qual mais de 2.000 moléculas de proteína idênticas estão dispostas em simetria helicoidal, lembrando uma mola (Figura 13.28).

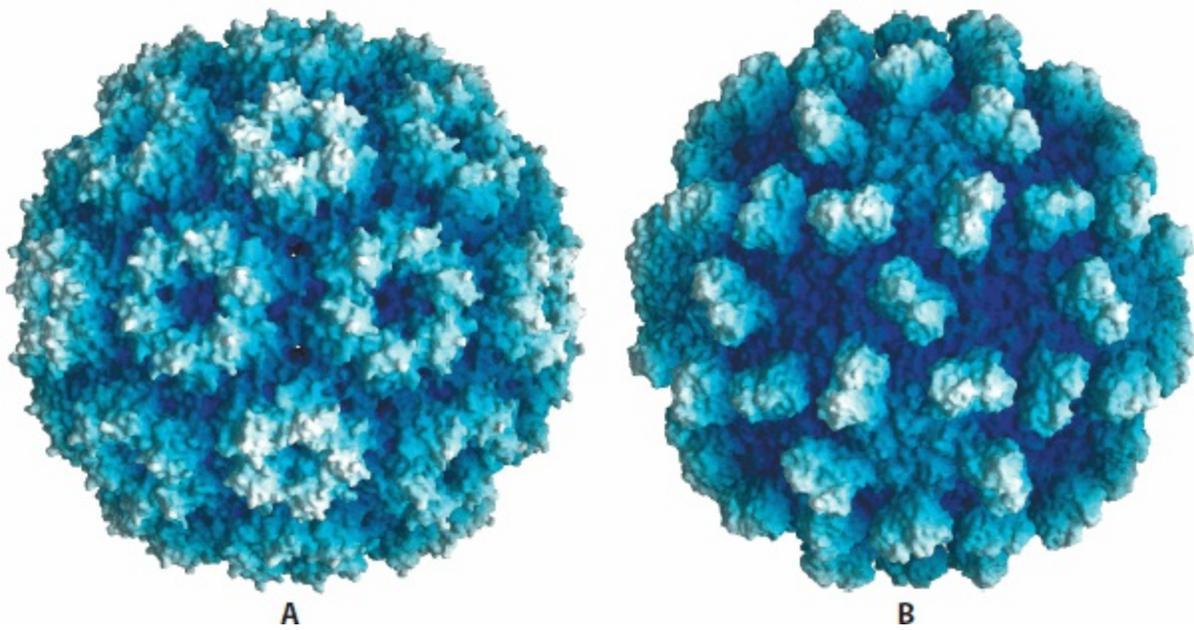
A outra classe estrutural importante e mais comum de vírus é constituída pelos *vírus icosaédricos*. O icosaedro é uma estrutura de 20 lados, na qual o capsídeo é montado a partir de 180 ou mais moléculas de proteína, em um arranjo simétrico semelhante a um domo geodésico (Figura 13.29). Os vírus icosaédricos de plantas têm, em sua maioria, cerca de 30 nm de diâmetro.

Os vírus movem-se célula a célula dentro da planta via plasmodesmos

Conforme assinalado anteriormente, a parede celular atua como barreira intransponível, de modo que a maioria dos vírus de plantas necessita de insetos vetores para penetrar no protoplasto. Alguns vírus permanecem confinados à célula inicialmente infectada, enquanto outros movimentam-se por toda a planta, resultando em *infecção sistêmica*.



13.28 Vírus do mosaico do fumo (TMV). **A.** Micrografia eletrônica mostrando partículas do TMV em uma célula do mesófilo de uma folha de fumo. **B.** Porção da partícula do TMV, determinada por cristalografia com raios X. O RNA de fita simples, mostrado aqui em vermelho, encaixa-se nos sulcos das subunidades proteicas que são montadas no arranjo helicoidal do capsídeo.



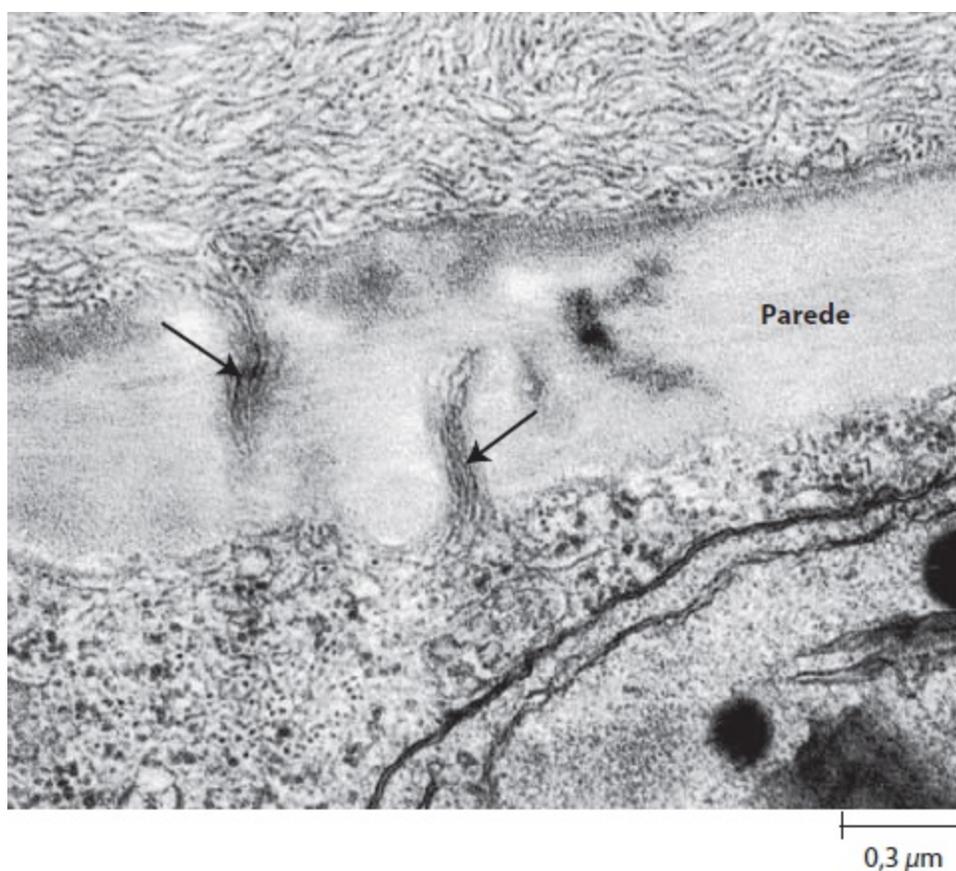
A

B

13.29 Vírus icosaédricos de plantas. Capsídios proteicos, determinados por cristalografia com raios X, para (A) vírus do mosqueado clorótico do caupi ou feijão-de-corda (*Vigna unguiculata*) e (B) vírus *bushy stunt* do tomateiro. Ambos os vírus são icosaédricos, isto é, suas subunidades estão dispostas em uma estrutura com 20 lados ou uma variação dela.

O movimento de muitos vírus pela planta pode ser dividido em duas fases: (1) movimento de célula para célula ou a curta distância entre as células parenquimáticas, e (2) movimento a longa distância pelos elementos condutores ou tubos crivados do floema.

O movimento dos vírus célula a célula nas plantas ocorre por meio dos plasmodesmos (Figura 13.30). Os tamanhos efetivos dos poros ou tamanhos dos limites de exclusão (ver Capítulo 4) dos plasmodesmos são, em condições normais, demasiado pequenos para possibilitar a passagem de vírions ou de genomas virais (ver Figura 4.18). O movimento dos vírus é facilitado por proteínas codificadas pelo vírus, denominadas *proteínas de movimento*, que envolvem dois mecanismos distintos: movimento orientado por túbulos e movimento não orientado por túbulos. Nos vírus, como o vírus da degenerescência da videira (GFLV, do inglês, *grapevine fanleaf virus*), os plasmodesmos são estruturalmente modificados pela inserção de um túbulo organizado pela proteína de movimento. O desmotúbulo está ausente nesses plasmodesmos modificados. Para outros vírus, como o vírus do mosaico do fumo, não ocorre nenhuma alteração importante na estrutura dos plasmodesmos. Na verdade, a proteína de movimento aumenta o tamanho do limite de exclusão dos plasmodesmos em dez vezes. Os vírus do mosaico do fumo mutantes, com deficiência do gene que especifica a produção da proteína de movimento, são incapazes de movimentação sistêmica pelo corpo da planta. Após a descoberta de que os genomas virais se movimentam através dos plasmodesmos, os pesquisadores verificaram que alguns RNA mensageiros de plantas também se movem através dos plasmodesmos. De fato, o estudo dos vírus foi fundamental para compreender a função dos plasmodesmos e para revelar um sistema pelo qual as células vegetais podem se comunicar.



13.30 Movimento de vírus através dos plasmodesmos. Partículas do vírus do amarelecimento da beterraba nos plasmodesmos (setas), movimentando-se de um tubo crivado do floema (em cima) para sua célula-irmã, a célula companheira (embaixo).

O movimento de célula a célula via plasmodesmos é um processo lento. Por exemplo, em uma folha, o vírus move-se cerca de 1 mm ou 8 a 10 células do parênquima por dia. No floema, o movimento dos vírus pode alcançar velocidades de 1 cm por dia. Uma vez no floema, os vírus movem-se sistemicamente para regiões de crescimento, como ápices caulinares e pontas das raízes, bem como para regiões de armazenamento, como os rizomas e os tubérculos, onde os vírus entram novamente nas células do parênquima adjacente ao floema. Os vírus que dependem do floema para o estabelecimento bem-sucedido de infecções são introduzidos diretamente pelo vetor no floema. Alguns vírus dependentes de floema, como o vírus do amarelecimento da beterraba, parecem estar limitados ao floema e a algumas células do parênquima adjacente.

Várias respostas do hospedeiro conferem resistência aos patógenos de plantas

Uma resposta comum do hospedeiro à infecção por diferentes tipos de patógenos (fungos, bactérias e vírus) é a *resposta de hipersensibilidade* (HR, do inglês, *hypersensitive response*). A ativação da resposta de hipersensibilidade depende do reconhecimento do patógeno por um *gene de resistência* dominante específico (o gene do hospedeiro que determina a resistência). As respostas associadas à resposta de hipersensibilidade incluem morte das células do hospedeiro no local de infecção, acompanhada de acúmulo de altas concentrações de moléculas com propriedades antimicrobianas. Essas respostas inibem o movimento do patógeno na borda da lesão.

A resistência a doenças é habitualmente mediada por genes dominantes. De acordo com o modelo de gene-paragene, a resistência da planta a determinado patógeno só ocorre quando a planta tem um

gene de resistência dominante, e o patógeno expressa o gene de avirulência complementar. O gene de avirulência codifica uma proteína viral, que interage com o gene de resistência do hospedeiro e provoca uma falha em algum estágio do ciclo de infecção. Dois exemplos desses genes de resistência dominantes são o gene *N* de *Nicotiana glutinosa* e o gene *Rx* da batata. O primeiro reconhece a proteína replicase do vírus do mosaico do fumo, resultando em uma resposta de hipersensibilidade ao TMV; o segundo confere imunidade ao vírus X da batata e é ativado pela proteína do envoltório viral.

Muitos patógenos podem desencadear um mecanismo conhecido como *resistência sistêmica adquirida* (*SAR*, do inglês, *systemic acquired resistance*), que ocorre em resposta a um ataque localizado de um patógeno. A indução da SAR exige a formação de lesões necróticas na planta, como parte da resposta de hipersensibilidade ou como sintoma da doença. A ativação da SAR, que requer a presença de ácido salicílico (ver Capítulo 2), proporciona a outras partes da planta uma proteção duradoura contra o mesmo patógeno ou contra outros patógenos não relacionados.

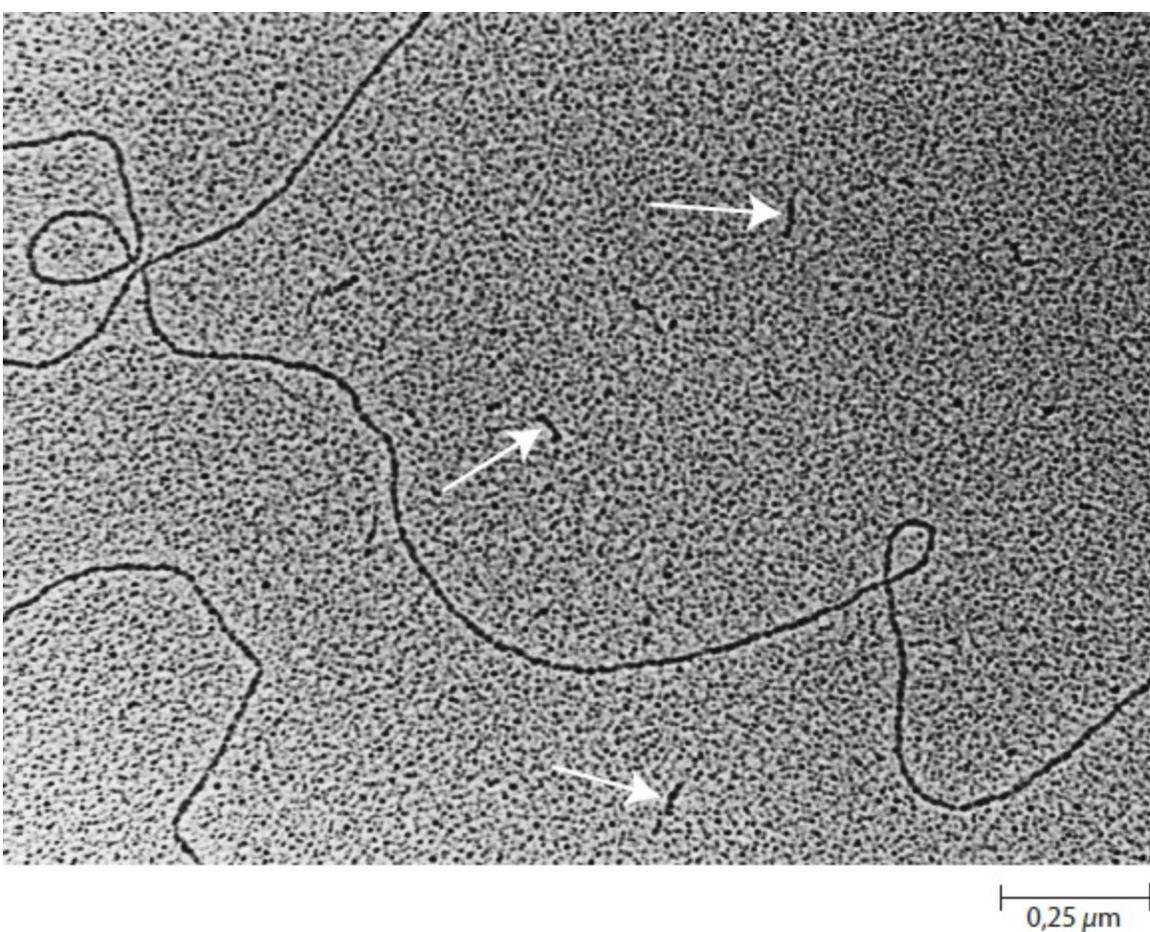
Uma resposta específica de defesa aos vírus patogênicos de plantas é o *silenciamento gênico pós-transcricional* (*PTGS*, do inglês, *posttranscriptional gene silencing*). Muitos vírus induzem PTGS com a infecção da planta hospedeira. Os genes silenciados pelo PTGS continuam sendo transcritos, porém os níveis de RNA mensageiro estão baixos a indetectáveis, devido à ativação de um mecanismo específico de sequência, que degrada moléculas de RNA. Por conseguinte, o mecanismo de silenciamento gênico elimina o produto proteico necessário para a patogênese viral.

Viroides | Outras partículas infecciosas

Os *viroides* são os menores agentes conhecidos causadores de doenças infecciosas. Consistem em pequenas moléculas circulares de RNA de fita simples e carecem de qualquer tipo de capsídeo (Figura 13.31). Os viroides, cujo tamanho varia de 246 a 399 nucleotídeos, são muito menores do que os menores genomas virais. Embora o RNA dos viroides consista em um círculo de fita simples, ele pode formar uma estrutura secundária que se assemelha a uma molécula de fita dupla curta, com extremidades fechadas. O RNA dos viroides não contém genes codificadores de proteína e, portanto, depende totalmente do hospedeiro para sua replicação. A molécula de RNA dos viroides parece ser replicada no núcleo da célula hospedeira, onde aparentemente imita o DNA, possibilitando a sua replicação pela RNA polimerase da célula hospedeira. Os viroides podem causar sintomas ao interferir na regulação gênica da célula hospedeira infectada.

O termo “viroide” foi empregado pela primeira vez por Theodor O. Diener, do Departamento de Agricultura dos EUA, em 1971, para descrever o agente infeccioso causador da doença do tubérculo afilado da batata (PSTVd*, do inglês, *potato spindle tuber viroid*). As batatas infectadas pelo viroide do tubérculo afilado da batata são alongadas (em forma de fuso) e nodosas. Algumas vezes, apresentam fissuras profundas em sua superfície. Dois outros viroides bem estudados são o viroide *exocortis* de citros e o viroide *cadang-cadang* do coqueiro (CCCVd, do inglês, *coconut cadang-cadang viroid*). O CCCVd foi responsável pela morte de milhões de coqueiros nas Filipinas na segunda metade do século 20.

*N.R.T.: A letra d é usada após as iniciais dos viroides, para distingui-los dos nomes dos vírus.



13.31 Viroides. Micrografia eletrônica de viroides do tubérculo afilado da batata (setas) misturados com porções da molécula de DNA de fita dupla de um bacteriófago. Esta micrografia ilustra a enorme diferença de tamanho entre o material genético de um viroide e de um vírus.

RESUMO

Bacteria e Archaea são os dois domínios dos procariotos

Os procariotos são os menores organismos e os mais simples do ponto de vista estrutural. Em termos evolutivos, são também os mais antigos organismos da Terra e consistem em duas linhagens distintas: os domínios Bacteria e Archaea. Os procariotos carecem de núcleo delimitado por um envoltório nuclear, assim como de organelas delimitadas por membrana. Todavia, apresentam numerosos microcompartimentos contendo enzimas, encapsulados por um revestimento de proteína. Os procariotos carecem de citoesqueleto, mas apresentam homólogos da actina e tubulina, que desempenham um papel na divisão celular. Com frequência, existem também pequenos fragmentos adicionais de DNA circular, conhecidos como plasmídios. Quase todos os procariotos têm paredes celulares rígidas, com as notáveis exceções dos micoplasmas e fitoplasmas. A parede celular das bactérias é composta principalmente de peptidoglicanos. As bactérias gram-negativas, cuja parede celular não fixa o corante violeta cristal, apresentam uma camada mais externa de lipopolissacarídeos, fosfolipídios e proteínas sobre a camada de peptidoglicano. Muitos procariotos secretam substâncias viscosas ou pegajosas na superfície de suas paredes celulares, formando uma camada denominada glicocálice ou cápsula. Uma ampla variedade de procariotos – tanto bactérias quanto arqueas – contêm grânulos de ácido poli- β -hidroxibutírico e glicogênio, que são compostos de reserva alimentar.

As células procarióticas apresentam formas características

As células dos procariotos podem ter forma de bastonete (bacilos), esférica (cocos) ou espiral (espirilos). Todos os procariotos são unicelulares, porém as células-filhas podem aderir em grupos, filamentos ou massas sólidas. Muitos procariotos apresentam flagelos e, portanto, são móveis; a rotação dos flagelos movimenta a célula no seu meio ambiente. Os flagelos dos procariotos, em virtude da ausência de microtúbulos, diferem acentuadamente daqueles dos eucariotos. Os procariotos também podem ter fimbrias ou *pili*. Recentemente, foi constatada a existência de túbulos de vários tamanhos, denominados nanotubos, que conectam células bacterianas adjacentes.

Os procariotos tipicamente se reproduzem por fissão binária

Os procariotos se reproduzem, em sua maioria, por fissão binária ou divisão simples. As mutações, combinadas com um rápido tempo de geração, são responsáveis pela extraordinária adaptabilidade dos procariotos. Uma adaptabilidade adicional é conferida pela transferência lateral de genes que ocorre em consequência dos processos de conjugação, transformação e transdução. Certas espécies de bactérias têm a capacidade de formar endósporos, isto é, células dormentes em repouso que podem sobreviver em condições desfavoráveis.

Os procariotos exibem enorme diversidade metabólica

Embora alguns sejam autótrofos, os procariotos são, em sua maioria, heterótrofos. A grande maioria dos heterótrofos é saprófita, e, juntamente com os fungos, são recicladores da biosfera. Alguns autótrofos, os autótrofos fotossintetizantes, obtêm a sua energia da luz. Outros autótrofos obtêm a sua energia a partir da redução de compostos inorgânicos e são denominados autótrofos quimiossintetizantes. Diversos gêneros desempenham importante papel no ciclo do nitrogênio, do enxofre e do carbono. De todos os organismos vivos, somente certas bactérias são capazes de fixar o nitrogênio. Sem bactérias, a vida na Terra, como a conhecemos, não seria possível.

Alguns procariotos são aeróbios, outros são anaeróbios estritos, e outros, ainda, são anaeróbios facultativos. Os procariotos também variam quanto à faixa de temperatura na qual se desenvolvem, desde os que podem crescer em temperaturas de 0° ou abaixo (psicrófilos) até aqueles que podem se desenvolver em temperaturas acima de 100°C (termófilos extremos).

As bactérias incluem organismos patogênicos e fotossintetizantes

Muitas bactérias são patógenos importantes em plantas e em animais. Um grupo distinto de bactérias, os micoplasmas e os fitoplasmas, que carecem de parede celular e são muito pequenos, inclui diversos organismos causadores de doença.

As bactérias fotossintetizantes podem ser divididas em três grupos principais: as cianobactérias, as proclorófitas e as bactérias purpúreas e verdes. As cianobactérias e as proclorófitas contêm clorofila *a*, a mesma molécula que ocorre em todos os eucariotos fotossintetizantes, e produzem oxigênio durante a fotossíntese. Por outro lado, as bactérias purpúreas e verdes contêm vários tipos diferentes de bacterioclorofila e não produzem oxigênio durante a fotossíntese. Além disso, as proclorófitas contêm clorofila *b*, mas carecem de ficobilinas, que são encontradas nas cianobactérias. Muitos gêneros de cianobactérias podem fixar o nitrogênio.

As arqueas são organismos fisiologicamente diversos, que ocupam uma ampla variedade de habitats

As arqueas podem ser divididas em três grandes grupos: os halófilos extremos, os metanógenos e os termófilos extremos. Um quarto grupo é representado por um único gênero, *Thermoplasma*, que carece de parede celular. Antigamente, acreditava-se que as arqueas ocupassem principalmente ambientes hostis; hoje em dia, sabe-se que constituem um importante componente do picoplâncton marinho.

Os vírus são parasitos submicroscópicos, constituídos de DNA ou de RNA circundado por um envoltório de proteína

Os vírus têm genomas que se replicam dentro de um hospedeiro vivo, direcionando o mecanismo genético da célula hospedeira para a síntese de ácidos nucleicos e proteínas virais. Os vírus contêm RNA ou DNA – de fita simples ou de fita dupla – circundados por um envoltório proteico externo ou capsídio e, algumas vezes, também por um envoltório contendo lipídios. Os vírus são comparáveis, em tamanho, a grandes macromoléculas e aparecem em uma variedade de formas. A maioria é esférica, com simetria icosaédrica, enquanto outros têm forma de bastonete, com simetria helicoidal.

Os vírus e os viroides causam doenças em plantas e animais

Os vírus são responsáveis por muitas doenças nos seres humanos e em outros animais, bem como por mais de 2.000 tipos diferentes de doenças de plantas. A transmissão de vírus de plantas doentes para plantas saudáveis envolve mais comumente insetos vetores. Uma vez no interior da célula hospedeira, a partícula viral ou vírion desprende seu capsídio, liberando o ácido nucleico. Os vírus de plantas são, em sua maioria, vírus de RNA. Nos vírus de RNA de fita simples, como o vírus do mosaico do fumo, o RNA viral dirige a formação de uma fita complementar de RNA, que então serve como molde para a produção de novas partículas de RNA viral. Utilizando os ribossomos da célula hospedeira, o RNA viral dirige a síntese de proteínas do capsídio. As novas fitas de RNA e as proteínas do capsídio são então montadas em vírions completos dentro da célula hospedeira.

Dentro da planta hospedeira, o movimento dos vírus a curta distância, célula a célula, ocorre via plasmodesmos. Esse movimento é facilitado por proteínas codificadas pelos vírus, denominadas proteínas de movimento. Um grande número de vírus de plantas move-se sistemicamente por toda a planta, no floema.

Os viroides, os menores agentes infecciosos conhecidos, consistem em pequenas moléculas de RNA circular, de fita simples. Diferentemente dos vírus, os viroides carecem de envoltório proteico. Acredita-se que eles interfiram na regulação gênica das células hospedeiras infectadas, em cujo núcleo, principalmete, eles estão presentes.

Autoavaliação

1. Faça a distinção entre: bactéria gram-positiva e bactéria gram-negativa; fimbria e *pilus*; endósporo e acineto; vírus e viroide.
2. O declínio da pera é assim denominado pelo fato de causar enfraquecimento lento e progressivo e, por fim, morte da pereira. Trata-se de uma doença sistêmica causada por fitoplasmas. O que significa “doença sistêmica” e por meio de qual via os fitoplasmas se locomovem dentro da árvore?

3. Quais os fatores genéticos que contribuem para a extraordinária adaptabilidade dos procariotos a uma ampla variedade de condições ambientais?
4. Cite algumas respostas do hospedeiro que conferem resistência a patógenos de plantas.
5. Pode-se argumentar que os vírus deveriam ser considerados organismos vivos. Quais são os critérios para essa argumentação?

*N.R.T.: Embora o *S. citri* tenha outras hospedeiras, o causador do enfezamento pálido do milho é *Spiroplasma kunkelii*.