

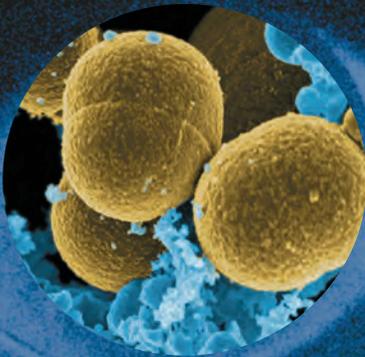
4

Anatomia Funcional de Células Procarióticas e Eucarióticas

Apesar de sua complexidade e variedade, todas as células vivas podem ser classificadas em dois grupos, procarióticas e eucarióticas, com base em certas características funcionais e estruturais. Em geral, os procariotos são estruturalmente mais simples e menores que os eucariotos. O DNA (material genético) dos procariotos é arranjado em um cromossomo simples e circular, não sendo circundado por uma membrana; o DNA dos eucariotos é encontrado em cromossomos múltiplos em um núcleo circundado por uma membrana. Procariotos não possuem organelas revestidas por membranas, as quais são estruturas celulares especializadas que possuem funções específicas. Diferenças adicionais são discutidas brevemente.

Plantas e animais são inteiramente compostos de células eucarióticas. No mundo microbiano, as bactérias e as arqueobactérias são procariotos. Outros micro-organismos celulares – fungos (leveduras e bolores), protozoários e algas – são eucariotos. Os humanos exploram as diferenças entre bactérias (procariotos) e células humanas (eucariotos) para se proteger de doenças. Por exemplo, certas drogas matam ou inibem bactérias sem causar dano às células humanas, e moléculas químicas nas superfícies das bactérias estimulam o corpo a montar a resposta defensiva para eliminá-las.

Os vírus, como elementos acelulares, não se encaixam em qualquer classificação organizacional das células vivas. Eles são partículas genéticas que se replicam, mas são incapazes de promover as atividades químicas usuais das células vivas. Os vírus serão discutidos no Capítulo 13. Neste capítulo, vamos nos concentrar em células procarióticas e eucarióticas.



SOB O MICROSCÓPIO

Staphylococcus aureus destruindo um fagócito. A bactéria *S. aureus* produz a toxina *leucocidina*, que destrói as células brancas do hospedeiro.

P&R

A penicilina foi chamada de “droga miraculosa” por não danificar as células humanas. Qual a razão de não causar dano?

Procure pela resposta neste capítulo.

Comparando as células procarióticas e eucarióticas: visão geral

OBJETIVO DO APRENDIZADO

4-1 Comparar e diferenciar a estrutura celular geral de procariotos e eucariotos.

Procariotos e eucariotos são quimicamente similares, no sentido de que ambos contêm ácidos nucleicos, proteínas, lipídeos e carboidratos. Eles usam os mesmos tipos de reações químicas para metabolizar o alimento, formar proteínas e armazenar energia. É principalmente a estrutura das paredes celulares e membranas e a ausência de *organelas* (estruturas celulares especializadas que possuem funções específicas) que distinguem procariotos de eucariotos.

As principais características diferenciais dos **procariotos** (do termo grego significando pré-núcleo) são as seguintes:

1. Seu DNA não está envolvido por uma membrana, e ele é um cromossomo de arranjo circular. (Algumas bactérias, como a *Vibrio cholerae*, têm dois cromossomos, e algumas bactérias possuem um cromossomo com arranjo linear.)
2. Seu DNA não está associado com histonas (proteínas cromossômicas especiais encontradas em eucariotos); outras proteínas estão associadas ao DNA.
3. Eles não possuem organelas revestidas por membrana.
4. Suas paredes celulares quase sempre contêm o polissacarídeo complexo peptidoglicano.
5. Eles normalmente se dividem por **fissão binária**. Durante esse processo, o DNA é duplicado e a célula se divide em duas. A fissão binária envolve menos estruturas e processos que a divisão das células eucarióticas.

Os **eucariotos** (do termo grego significando núcleo verdadeiro) possuem as seguintes características:

1. Seu DNA é encontrado no núcleo das células, que é separado do citoplasma por uma membrana nuclear, em cromossomos múltiplos.
2. Seu DNA é consistentemente associado às proteínas cromossômicas histonas e às proteínas não histonas.
3. Eles possuem diversas organelas revestidas por membranas, incluindo mitocôndrias, retículo endoplasmático, complexo de Golgi, lisossomos e algumas vezes cloroplastos.
4. Suas paredes celulares, quando presentes, são quimicamente simples.
5. A divisão celular geralmente envolve mitose, na qual os cromossomos são duplicados e um conjunto idêntico é distribuído para cada um dos dois núcleos. Esse processo é controlado pelo fuso mitótico, um feixe de microtúbulos no formato de uma bola de futebol americano. A divisão do citoplasma e de outras organelas segue-se a esse processo, de modo que haverá a produção de duas células idênticas.

Outras diferenças entre células procarióticas e eucarióticas estão listadas na Tabela 4.2 na página 101. A seguir vamos descrever em detalhes as partes da célula procariótica.

TESTE SEU CONHECIMENTO

- ✓ Qual a principal característica que distingue procariotos de eucariotos?
4-1

A CÉLULA PROCARIÓTICA

Os membros do mundo procariótico compõem um vasto grupo heterogêneo de organismos unicelulares muito pequenos. Os procariotos incluem as bactérias e as arqueobactérias. A maioria dos procariotos, incluindo as cianobactérias fotossintetizadoras, faz parte do grupo das bactérias. Embora as bactérias e as arqueobactérias pareçam similares, sua composição química é diferente, como será descrito posteriormente. As milhares de espécies de bactérias são diferenciadas por muitos fatores, incluindo morfologia (forma), composição química (frequentemente detectada por reações de coloração), necessidades nutricionais, atividades bioquímicas e fontes de energia (luz solar ou química). É estimado que 99% das bactérias na natureza existam na forma de biofilmes (veja as páginas 57 e 162).

O tamanho, a forma e o arranjo das células bacterianas

OBJETIVO DO APRENDIZADO

4-2 Identificar as três formas básicas das bactérias.

Existem muitos tamanhos e formas de bactérias. A maioria das bactérias varia de 0,2 a 2,0 μm de diâmetro e de 2 a 8 μm de comprimento. Elas possuem algumas formas básicas: **cocos** esféricos (que significa frutificação), **bacilos** em forma de bastão (que significa bastonete) e **espiral**.

Os cocos geralmente são redondos, mas podem ser ovais, alongados ou achatados em uma das extremidades. Quando os cocos se dividem para se reproduzir, as células podem permanecer ligadas umas às outras. Cocos que permanecem aos pares após a divisão são chamados de **diplococos**; aqueles que se dividem e permane-

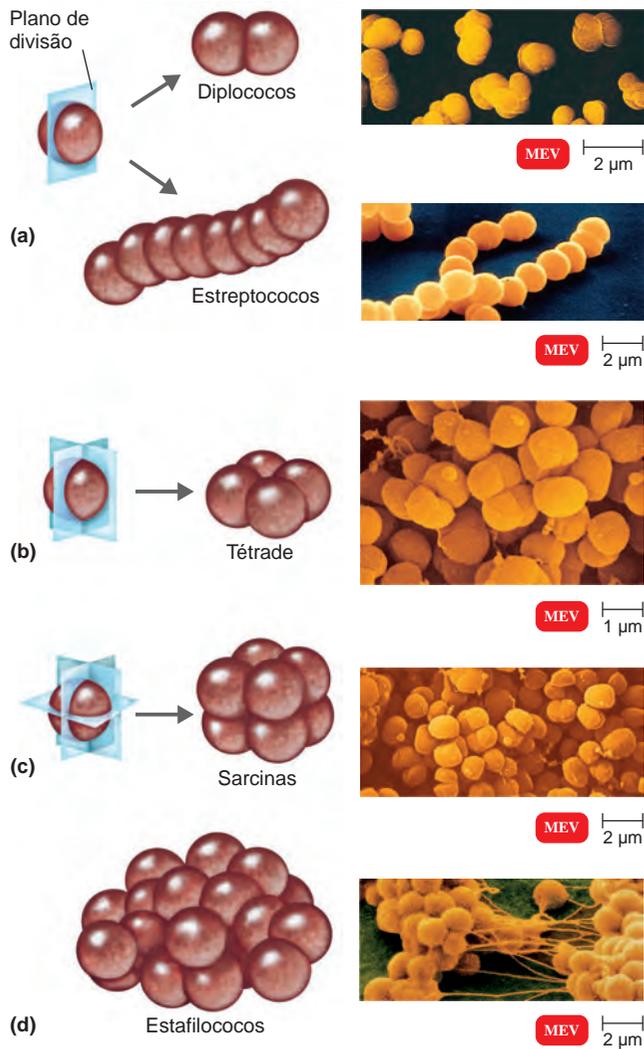


Figura 4.1 Arranjos dos cocos. **(a)** A divisão em um plano produz diplococos e estreptococos. **(b)** A divisão em dois planos produz tétrades. **(c)** A divisão em três planos produz sarcinas e **(d)** A divisão em múltiplos planos produz estafilococos.

P Por que os planos de divisão determinam os arranjos das células?

cem ligados uns aos outros em forma de cadeia são chamados de **estreptococos** (Figura 4.1a). Aqueles que se dividem em dois planos e permanecem em grupos de quatro são conhecidos como **tétrades** (Figura 4.1b). Aqueles que se dividem em três planos e permanecem unidos em forma de cubo, com oito bactérias, são chamados de **sarcinas** (Figura 4.1c). Aqueles que se dividem em múltiplos planos e formam agrupamentos tipo cacho de uva ou lâminas amplas são chamados de **estafilococos** (Figura 4.1d). Essas características do grupo frequentemente são úteis na identificação de certos cocos.

Os bacilos se dividem somente ao longo de seu eixo curto; portanto, existe menor número de agrupamentos de bacilos que de cocos. A maioria dos bacilos se apresenta como bastonetes simples (Figura 4.2a). Os **diplobacilos** se apresentam em pares após a divisão (Figura 4.2b) e os **estreptobacilos** ocorrem em cadeias (Figura 4.2c). Alguns bacilos possuem a aparência de “canudinhos”. Outros

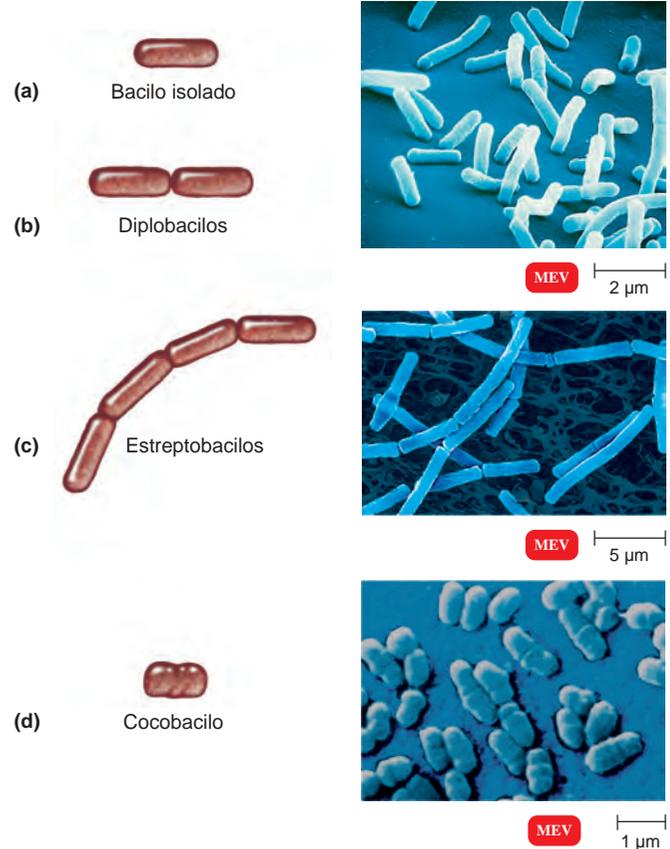


Figura 4.2 Bacilos. **(a)** Bacilo isolado. **(b)** Diplobacilos. Na micrografia do alto, alguns pares de bacilos unidos servem como exemplo de diplobacilos. **(c)** Estreptobacilos. **(d)** Cocobacilos.

P Por que os bacilos não formam tétrades ou agrupamentos?

possuem extremidades cônicas, como charutos. Outros ainda são ovais e tão parecidos com os cocos que são chamados de **cocobacilos** (Figura 4.2d).

O nome “bacilo” possui dois significados em microbiologia. Como acabamos de utilizar, a palavra bacilo se refere à forma bacteriana. Quando escrito em latim, em letra maiúscula e em itálico, refere-se a um gênero específico. Por exemplo, a bactéria *Bacillus anthracis* é o agente do antraz. As células dos bacilos geralmente possuem a forma de cadeias longas e curvadas (Figura 4.3).

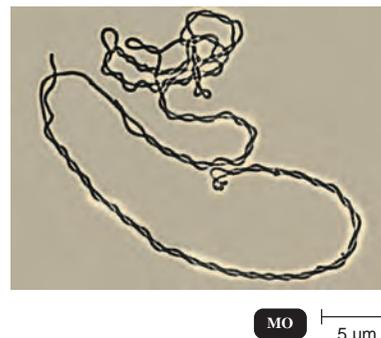


Figura 4.3 Uma hélice dupla formada por *Bacillus subtilis*.

P Qual a diferença entre os termos bacilos e *Bacillus*?

As bactérias espirais possuem uma ou mais curvaturas; elas nunca são retas. As bactérias que se assemelham a bastões curvos são chamadas de **vibriões** (Figura 4.4a). Outras, denominadas **espirilos**, possuem uma forma helicoidal, como um saca-rolha, e um corpo bastante rígido (Figura 4.4b). Já outro grupo de espirais tem forma helicoidal e flexível, sendo chamado de **espiroqueta** (Figura 4.4c). Ao contrário dos espirilos, que utilizam um apêndice para se mover, semelhante a uma hélice e chamado de flagelo, as espiroquetas se movem por meio de filamentos axiais, os quais lembram um flagelo, mas estão contidos dentro de uma bainha externa flexível.

Além das três formas básicas, existem células com formato de estrela (gênero *Stella*; Figura 4.5a), células retangulares e planas (arquitbactérias halofílicas) do gênero *Haloarcula* (Figura 4.5b) e células triangulares.

A forma de uma bactéria é determinada pela hereditariedade. Geneticamente, a maioria das bactérias é **monomórfica**, ou seja, mantém uma forma única. Entretanto, uma série de condições ambientais pode alterar sua forma, que, quando alterada, dificulta uma identificação. Além disso, algumas bactérias, como o *Rhizobium* e a *Corynebacterium*, são geneticamente **pleomórficas**, o que significa que elas podem ter muitas formas, não somente uma.

A estrutura de uma célula procariótica típica é mostrada na Figura 4.6. Discutiremos seus componentes de acordo com a seguinte organização: (1) estruturas externas da parede celular, (2) a parede celular propriamente dita e (3) estruturas internas da parede celular.

TESTE SEU CONHECIMENTO

✓ Como você identificaria estreptococos com o uso de um microscópio? 4-2

Estruturas externas à parede celular

OBJETIVOS DO APRENDIZADO

- 4-3 Descrever a estrutura e a função do glicocálice
- 4-4 Diferenciar flagelos, filamentos axiais, fímbrias e *pili*.

Entre as possíveis estruturas externas da parede extracelular dos procariotos estão o glicocálice, os flagelos, os filamentos, as axiais, as fímbrias e *pili*.

Glicocálice

Muitos procariotos secretam na sua superfície uma substância denominada glicocálice. **Glicocálice** (significando revestimento

Figura 4.5 Procariotos em forma de estrela e retangulares. (a) *Stella* (formato de estrela). (b) *Haloarcula*, um gênero de arquitbactéria halofílica (células retangulares).

P Quais as formas comuns das bactérias?

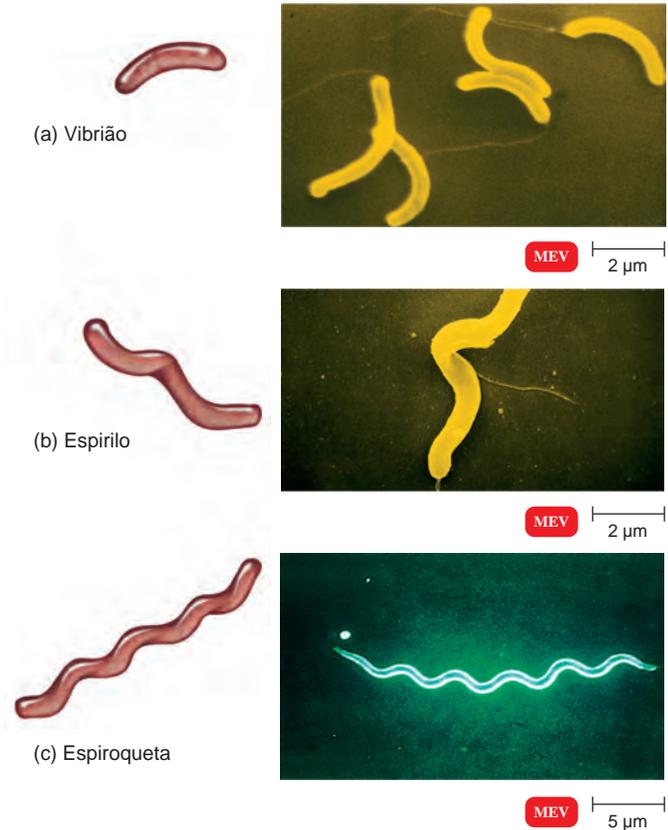
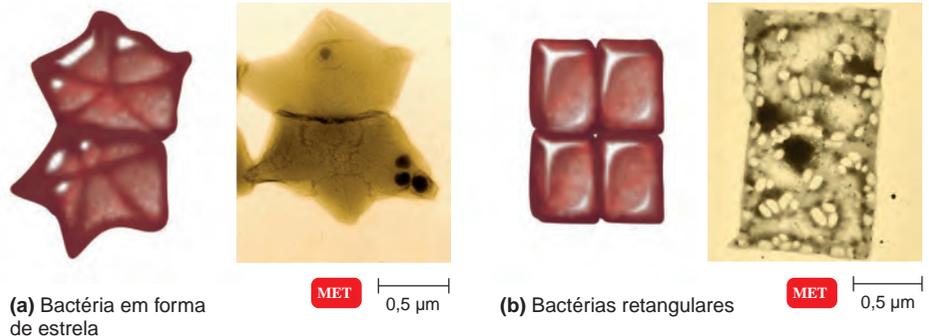


Figura 4.4 Bactérias espirais. (a) Vibriões. (b) Espirilos. (c) Espiroquetas.

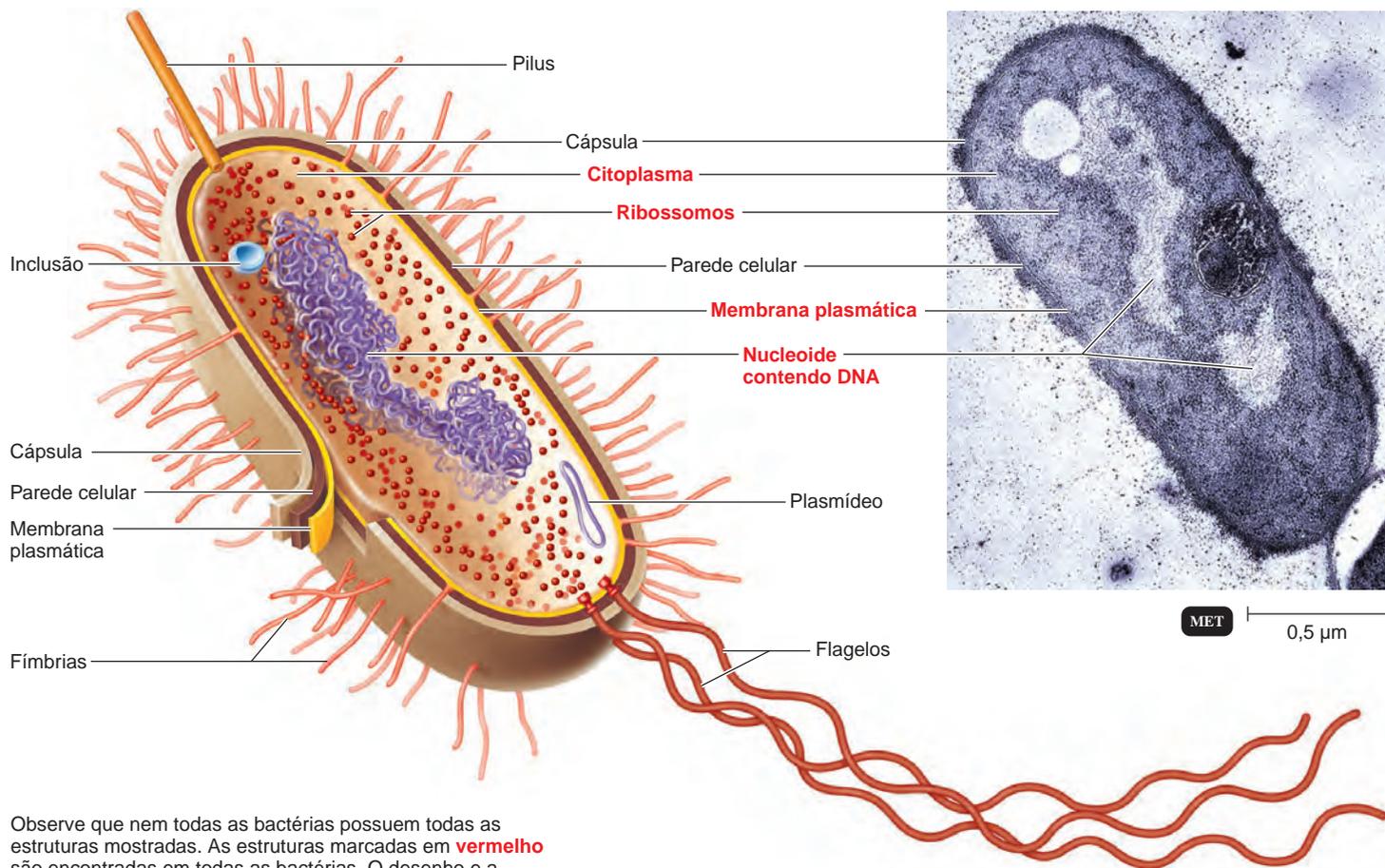
P Qual é a característica marcante das bactérias espiroquetas?

de açúcar) é o termo geral usado para as substâncias que envolvem as células. O glicocálice bacteriano é um polímero viscoso e gelatinoso que está situado externamente à parede celular e é composto de polissacarídeo, polipeptídeo ou ambos. Sua composição química varia amplamente entre as espécies. Em grande parte, ele é produzido dentro da célula e secretado para a superfície celular. Se a substância é organizada e está firmemente aderida à parede celular, o glicocálice é descrito como uma **cápsula**. A presença de uma cápsula pode ser determinada utilizando uma coloração negativa, descrita no Capítulo 3 (veja a Figura 3.14, página 72). Se a substância não é organizada e está fracamente ade-

Figura 4.6

FIGURA FUNDAMENTAL A estrutura de uma célula procariótica

Esta célula procariótica mostra estruturas típicas que podem ser encontradas em bactérias. Cada uma das estruturas marcadas será discutida individualmente neste capítulo. Como você viu nos capítulos anteriores, algumas das estruturas contribuem para a virulência bacteriana, possuem um papel na sua identificação e são alvo de agentes antimicrobianos.



Observe que nem todas as bactérias possuem todas as estruturas mostradas. As estruturas marcadas em **vermelho** são encontradas em todas as bactérias. O desenho e a micrografia mostram a bactéria seccionada transversalmente para revelar a composição interna.

Conceito-chave

As células procarióticas não possuem organelas envolvidas por membrana. Todas as bactérias possuem citoplasmas, ribossomos, uma membrana plasmática e um nucleoide. A maioria das bactérias possui paredes celulares.

rida à parede celular, o glicocálice é descrito como uma **camada viscosa**.

Em certas espécies, as cápsulas são importantes para a contribuição da virulência bacteriana (medida do grau com que um patógeno causa doença). As cápsulas frequentemente protegem as bactérias patogênicas da fagocitose pelas células do hospedeiro (como você verá mais tarde, a fagocitose é a ingestão e a digestão dos micro-organismos e de outras partículas sólidas). Por exemplo, o *Bacillus anthracis* produz uma cápsula de ácido D-glutâmico

(lembre-se que, como mostrado no Capítulo 2, as formas D dos aminoácidos são incomuns). Uma vez que somente *B. anthracis* encapsulado causa o antraz (carbúnculo), especula-se que a cápsula pode impedir sua destruição pela fagocitose.

Outro exemplo envolve o *Streptococcus pneumoniae*, que causa pneumonia somente quando as células são protegidas por uma cápsula de polissacarídeo. As células não encapsuladas de *S. pneumoniae* não podem causar pneumonia e são rapidamente fagocitadas. A cápsula de polissacarídeo da *Klebsiella pneumoniae* também impede a

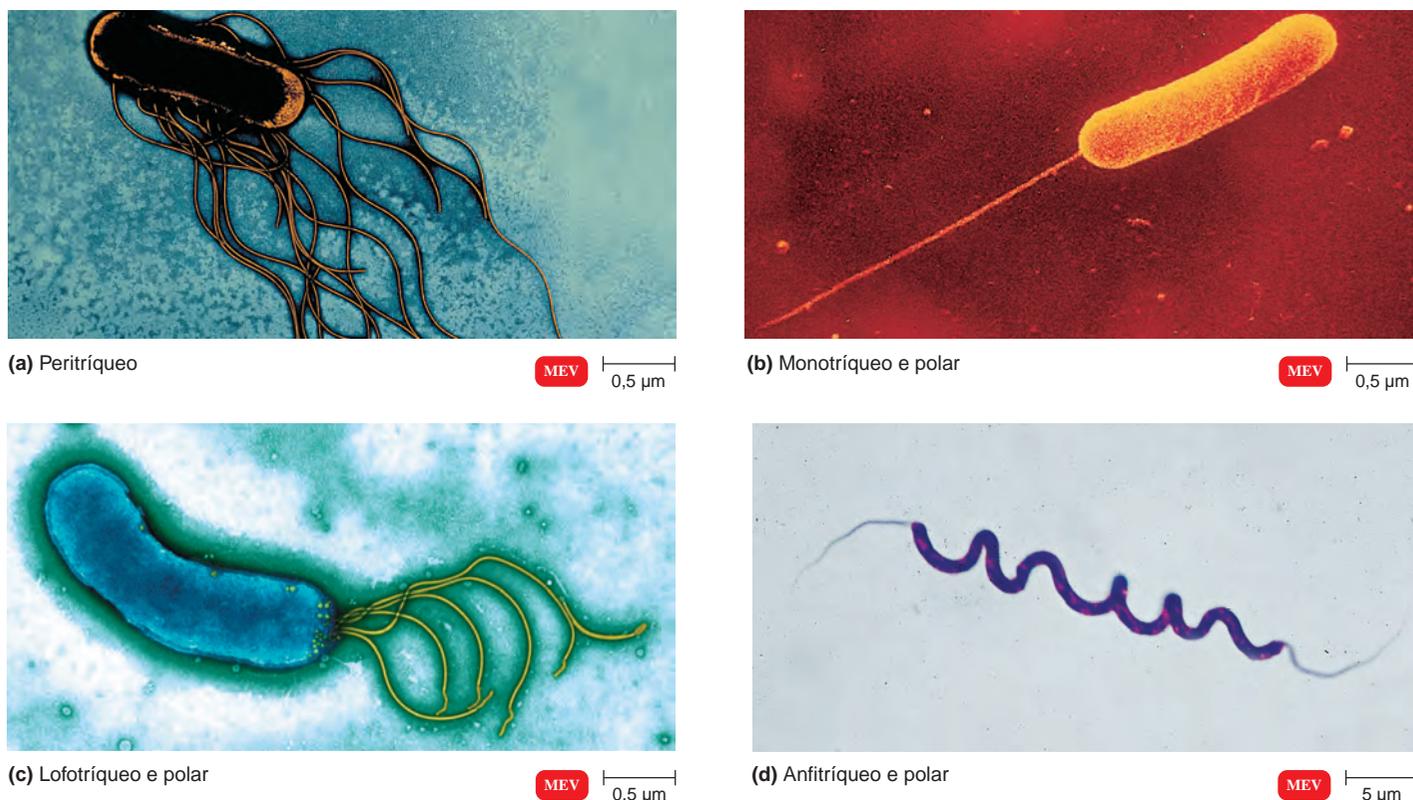


Figura 4.7 Arranjos de flagelos bacterianos. (a) Peritríqueo. (b) – (d) Polar.

P Quais são algumas das principais diferenças e similaridades entre flagelos e endoflagelos?

fagocitose e permite a esta bactéria aderir-se ao trato respiratório e colonizá-lo.

O glicocálice é um componente muito importante dos biofilmes (veja a página 162). Um glicocálice que auxilia as células em um biofilme a se fixarem ao seu ambiente-alvo e umas às outras é denominado **substância polimérica extracelular** (SPE). A SPE protege as células dentro do glicocálice, facilita a comunicação entre as células e permite a sobrevivência celular pela fixação a várias superfícies em seu ambiente natural. Por meio da fixação, as bactérias podem crescer em diversas superfícies, como pedras em rios com correnteza rápida, raízes de plantas, dentes humanos, implantes médicos, canos de água e até mesmo em outras bactérias. O *Streptococcus mutans*, um importante causador de cárie dentária, fixa-se na superfície dos dentes por um glicocálice. O *S. mutans* pode usar sua cápsula como fonte de nutrição degradando-a e utilizando os açúcares quando os estoques de energia estão baixos. *Vibrio cholerae*, a bactéria causadora do cólera, produz um glicocálice que facilita a sua ligação às células do intestino delgado. Um glicocálice também pode proteger uma célula contra a desidratação, e sua viscosidade pode inibir o movimento dos nutrientes para fora da célula.

Flagelos

Algumas células procarióticas possuem **flagelos**, que são longos apêndices filamentosos que propõem as bactérias. As bactérias sem flagelos são denominadas **atríqueas** (sem projeções). Os flagelo-

los podem ser **peritríqueos** (distribuídos ao longo de toda a célula; **Figura 4.7a**) ou **polares** (em um ou ambos os polos da célula). Se for polar, o flagelo pode ser **monotríqueo** (um único flagelo em um polo; **Figura 4.7b**), **lofotríqueo** (um tufo de flagelo na extremidade da célula; **Figura 4.7c**), ou **anfotríqueo** (flagelos em ambas as extremidades celulares; **Figura 4.7d**).

Um flagelo tem três partes básicas (**Figura 4.8**). A longa região mais externa, o *filamento*, tem diâmetro constante e contém a proteína globular *flagelina* (grosseiramente esférica), distribuída em várias cadeias que se entrelaçam e formam uma hélice em torno de um centro oco. Na maioria das bactérias, os filamentos não são cobertos por uma membrana ou bainha, como nas células eucarióticas. O filamento está aderido a um *gancho* ligeiramente mais largo, consistindo de uma proteína diferente. A terceira porção do flagelo é o *corpo basal*, que ancora o flagelo à parede celular e à membrana plasmática.

O corpo basal é composto de uma pequena haste central inserida em uma série de anéis. As bactérias gram-negativas contêm dois pares de anéis; o par externo está ancorado a várias porções da parede celular, e o par interno está ancorado à membrana plasmática. Nas bactérias gram-positivas, somente o par interno está presente. Como você verá posteriormente, os flagelos (e cílios) das células eucarióticas são mais complexos que os das células procarióticas.

Cada flagelo procariótico é uma estrutura helicoidal semirrigida que move a célula pela rotação do corpo basal. A rotação de

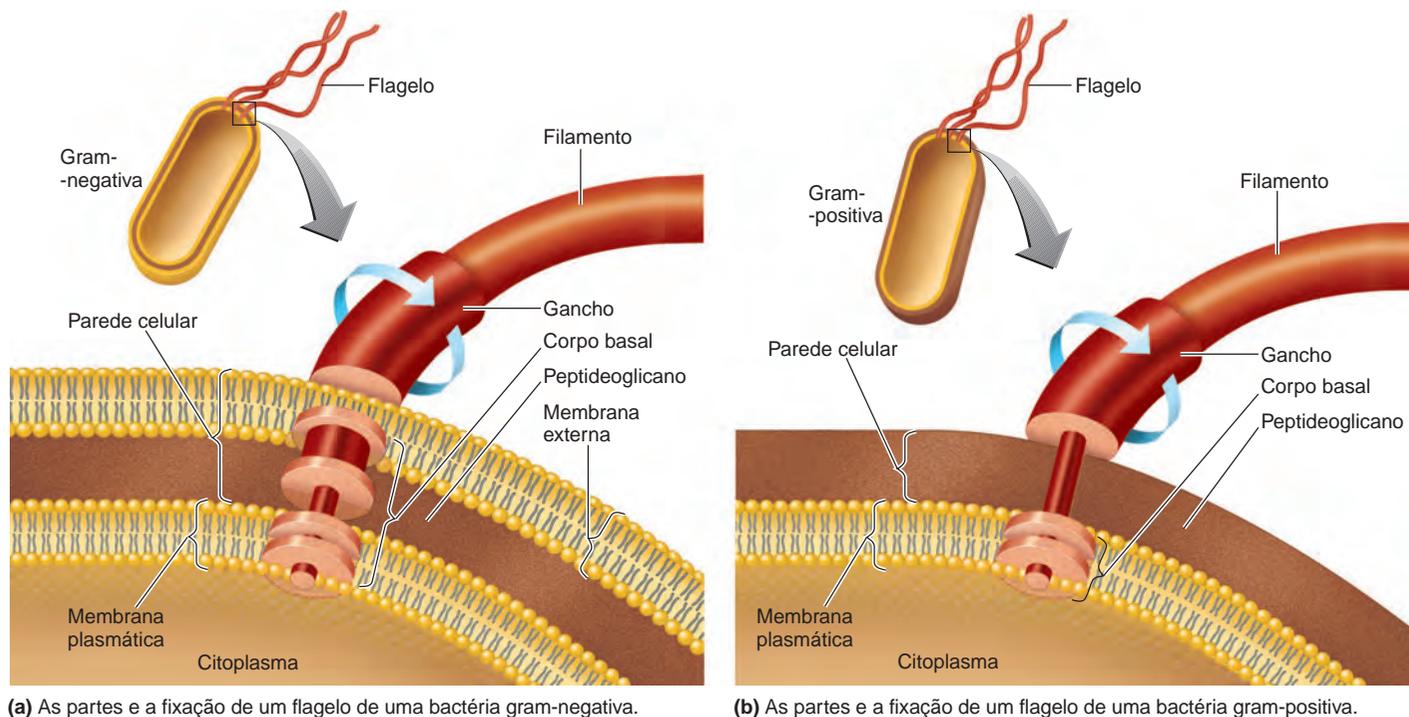


Figura 4.8 A estrutura de um flagelo procariótico. As partes e a fixação de um flagelo de uma bactéria gram-negativa e de uma bactéria gram-positiva são mostradas neste diagrama altamente esquemático.

P Como os corpos basais das bactérias gram-negativas e gram-positivas diferem?

um flagelo pode ter sentido horário ou anti-horário em torno de seu eixo longo. (Os flagelos eucarióticos, ao contrário, realizam um movimento ondulante.) O movimento de um flagelo procariótico resulta da rotação de seu corpo basal e é similar ao movimento da haste de um motor elétrico. À medida que os flagelos giram, formam um feixe que empurra o líquido circundante e propela a bactéria. A rotação flagelar depende da geração contínua de energia pela célula.

As células bacterianas podem alterar a velocidade e a direção de rotação dos flagelos; portanto, são capazes de vários padrões de **mobilidade**, a capacidade de um organismo de se mover por si próprio. Quando uma bactéria se move em uma direção por um período de tempo, o movimento é denominado “corrida” ou “nado”. As corridas são interrompidas por alterações periódicas, abruptas e aleatórias na direção, denominadas “desvios”. Então, a corrida recomeça. Os “desvios” são causados por uma inversão da rotação flagelar (**Figura 4.9a**). Algumas espécies de bactérias dotadas de muitos flagelos – *Proteus*, por exemplo (**Figura 4.9b**) – podem “deslizar”, ou mostrar um movimento rápido ondulatorio através de um meio de cultura sólido.

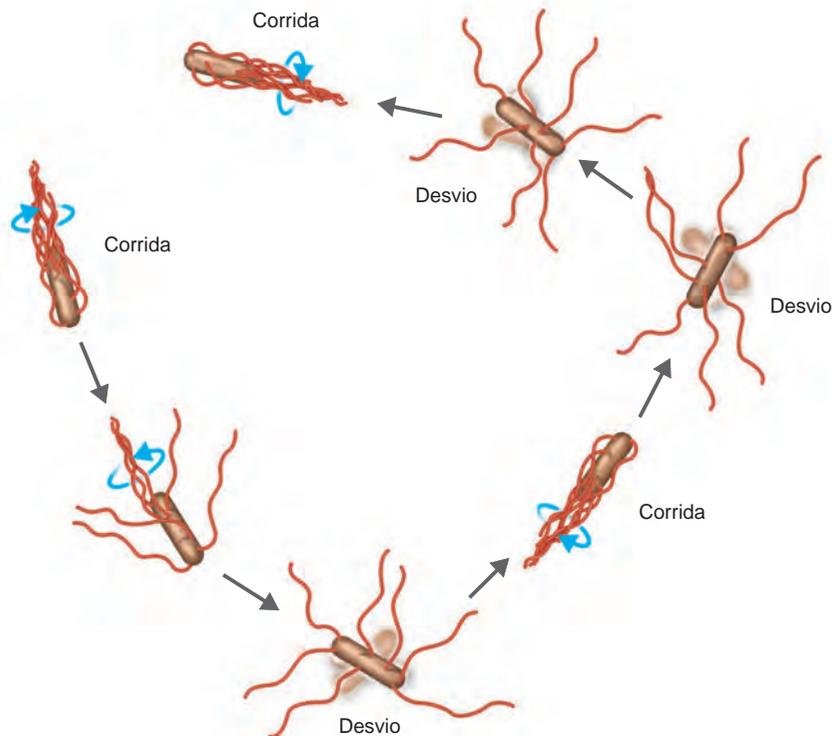
Uma vantagem da mobilidade é que ela permite a uma bactéria se mover em direção a um ambiente favorável ou para longe de um ambiente adverso. O movimento de uma bactéria para perto ou para longe de um estímulo particular é denominado **taxia**. Tais estímulos incluem os químicos (**quimiotaxia**) e a luz (**fototaxia**). As

bactérias móveis contêm receptores em várias localizações, como dentro ou logo abaixo da parede celular. Esses receptores captam os estímulos químicos, como o oxigênio, a ribose e a galactose. Em resposta aos estímulos, a informação é passada para os flagelos. Se um sinal quimiotático é positivo, denominado *atraente*, as bactérias se movem em direção ao estímulo com muitas corridas e poucos desvios. Se um sinal quimiotático é negativo, denominado *repelente*, a frequência de desvios aumenta à medida que a bactéria se move para longe do estímulo.

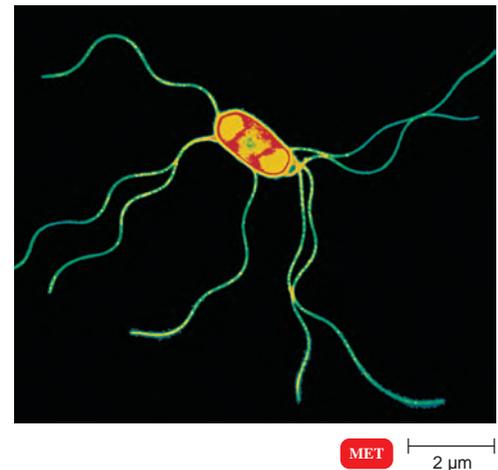
A proteína flagelar **antígeno H** é útil para diferenciar entre os **sorovares**, ou variações dentro de uma espécie de bactérias gram-negativas (veja a página 310). Por exemplo, existem no mínimo 50 antígenos H diferentes para a *E. coli*. Aqueles sorovares identificados como *E. coli* O157:H7 estão associados a epidemias de intoxicação alimentar (veja o Capítulo 1, página 20).

Filamentos axiais

As espiroquetas são um grupo de bactérias que possuem estrutura e mobilidade exclusivas. Uma das espiroquetas mais conhecidas é o *Treponema pallidum*, o agente causador da sífilis. Outra espiroqueta é a *Borrelia burgdorferi*, o agente causador da doença de Lyme. As espiroquetas se movem por meio de **filamentos axiais** ou **endoflagelos**, feixes de fibrilas que se originam nas extremidades das células, sob uma bainha externa, e fazem uma espiral em torno da célula (**Figura 4.10**).



(a) Uma bactéria correndo e se desviando. Observe que a direção da rotação flagelar (setas azuis) determina qual movimento ocorreu. As setas cinzas determinam a direção do movimento do micróbio.



(b) Uma célula de *Proteus* no estágio populoso pode ter mais de mil flagelos peritricos.

Figura 4.9 Flagelos e mobilidade bacteriana.

P Os flagelos bacterianos empurram ou puxam as bactérias?

Os filamentos axiais, que estão ancorados em uma extremidade da espiroqueta, possuem uma estrutura similar à dos flagelos. A rotação dos filamentos produz um movimento da bainha externa que impulsiona as espiroquetas em um movimento espiral. Esse tipo de movimento é semelhante ao modo como um saca-rolhas se move através da rolha. Esse movimento tipo saca-rolhas provavelmente permite que bactérias como o *T. pallidum* movam-se efetivamente através dos fluidos corporais.

Fímbrias e pili

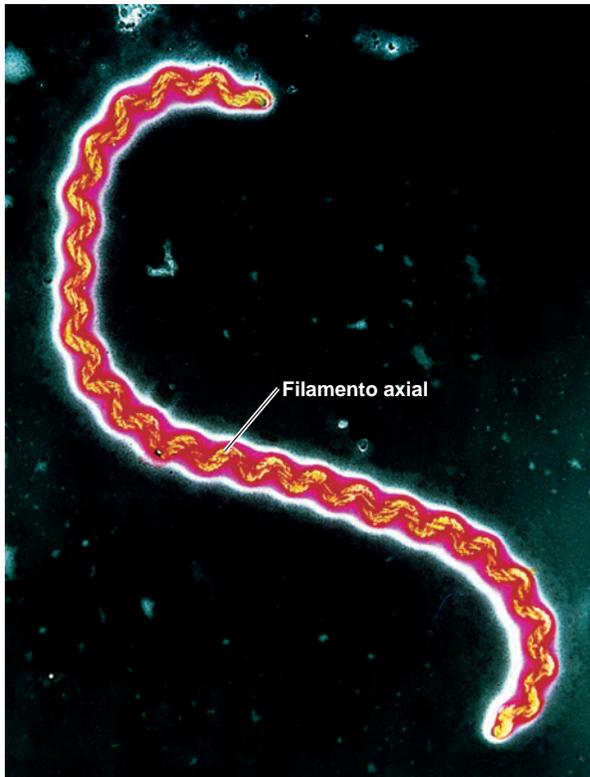
Muitas bactérias gram-negativas contêm apêndices semelhantes a pelos que são mais curtos, retos e finos que os flagelos e que são usados mais para fixação e transferência de DNA que para mobilidade. Essas estruturas, que consistem em uma proteína denominada *pilina*, distribuída de modo helicoidal em torno de um eixo central, são divididas em dois tipos, fímbrias e *pili*, possuindo funções muito diferentes. (Alguns microbiologistas usam os dois termos de maneira indiferenciada para se referir a essas estruturas, mas nós as diferenciamos.)

As **fímbrias** podem ocorrer nos polos da célula bacteriana, ou podem estar homoganeamente distribuídas em toda a superfície da célula. Elas podem variar em número, de algumas unidades a muitas centenas por célula (Figura 4.11). As fímbrias têm uma tendência a se aderir umas às outras e às superfícies. Como resultado, elas estão envolvidas na formação de biofilmes e outros agregados na superfície de líquidos, vidros e pedras. Por exem-

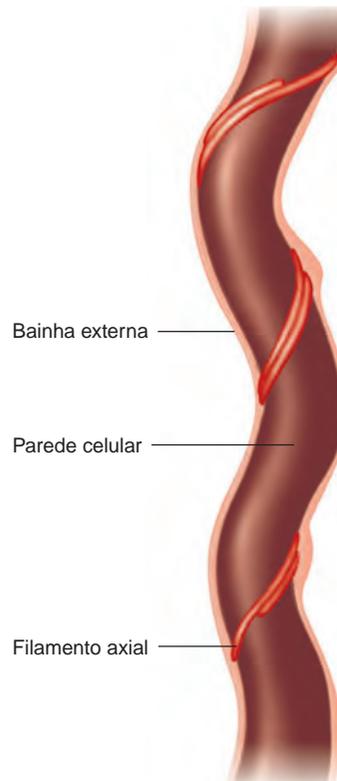
plo, as fímbrias da bactéria *Neisseria gonorrhoeae*, o agente causador da gonorreia, auxiliam o micróbio a colonizar as membranas mucosas. Uma vez que a colonização ocorre, as bactérias podem causar doença. Quando as fímbrias estão ausentes (devido à mutação genética), a colonização não pode ocorrer, e nenhuma doença aparece.

Os **pili** (singular: *pilus*) normalmente são mais longos que as fímbrias, e há apenas um ou dois por célula. Os *pili* estão envolvidos na mobilidade celular e na transferência de DNA. Em um tipo de mobilidade da superfície bacteriana, denominada **translocação bacteriana**, o *pilus* é estendido pela adição de unidades de pilina, faz contato com a superfície ou com outras células e então se retrai à medida que as unidades de pilina vão sendo desmontadas. Esse modelo é denominado **modelo do gancho atracado** da mobilidade de translocação e resulta em movimentos curtos, abruptos e intermitentes. Esse movimento tem sido observado em *Pseudomonas aeruginosa*, *Neisseria gonorrhoeae* e algumas linhagens de *E. coli*. Outro tipo de movimento associado aos *pili* é a **mobilidade por deslizamento**, o movimento homogêneo de deslizamento das mixobactérias. Embora o mecanismo exato seja desconhecido para a maioria das mixobactérias, algumas utilizam a retração do *pilus*. A mobilidade por deslizamento fornece uma maneira para os micróbios viajarem nos ambientes com baixo conteúdo de água, como os biofilmes e o solo.

Alguns *pili* são utilizados para agregar as bactérias e facilitar a transferência de DNA entre elas, um processo chamado de con-



(a) Uma fotomicrografia da espiroqueta *Leptospira*, mostrando um filamento axial. **MEV** 1 μm



(b) Um diagrama de filamentos axiais enrolando-se em torno de uma parte de uma espiroqueta.

Figura 4.10 Filamentos axiais.

P Em que as espiroquetas e os espirilos diferem?

jugação. Estes *pili* são denominados ***pili* de conjugação (sexuais)** (veja a página 236). Nesse processo, o *pilus* de conjugação de uma bactéria chamada de célula F^+ conecta-se ao receptor na superfície de outra bactéria de sua própria espécie ou de espécies diferentes. As duas células fazem contato físico, e o DNA da célula F^+ é

transferido para a outra célula. O DNA compartilhado pode adicionar uma nova função à célula receptora, como a resistência a um antibiótico ou a habilidade de degradar o seu meio com mais eficiência.

TESTE SEU CONHECIMENTO

- ✓ Por que as cápsulas bacterianas possuem importância médica? **4-3**
- ✓ Como as bactérias se movem? **4-4**



Figura 4.11 Fímbrias. As fímbrias parecem pelos nesta célula de *E. coli*, que está começando a se dividir.

P Qual a função das fímbrias?

A parede celular

OBJETIVOS DO APRENDIZADO

- 4-5** Comparar e diferenciar as paredes celulares de bactérias gram-positivas e gram-negativas, bactérias álcool-ácido resistentes, arqueobactérias e micoplasmas.
- 4-6** Comparar e diferenciar arqueobactérias e micoplasmas.
- 4-7** Diferenciar protoplasma, esferoplasma e forma L.

A **parede celular** de uma célula bacteriana é uma estrutura complexa, semirrígida, responsável pela forma da célula. A parede celular circunda a frágil membrana plasmática (membrana citoplasmática), protegendo-a e ao interior da célula das alterações adversas no ambiente externo (veja a Figura 4.6). Quase todos os procariotos possuem paredes celulares.

A principal função da parede celular é prevenir a ruptura das células bacterianas quando a pressão da água dentro da célula é

maior que fora dela (veja a Figura 4.18d, página 93). Ela também ajuda a manter a forma de uma bactéria e serve como ponto de ancoragem para os flagelos. À medida que o volume de uma célula bacteriana aumenta, sua membrana plasmática e parede celular se estendem conforme necessário. Clinicamente, a parede celular é importante, pois contribui para a capacidade de algumas espécies causarem doenças e também por ser o local de ação de alguns antibióticos. Além disso, a composição química da parede celular é usada para diferenciar os principais tipos de bactérias.

Embora as células de alguns eucariotos, incluindo plantas, algas e fungos, tenham paredes celulares, suas paredes diferem quimicamente daquelas dos procariotos, sendo mais simples estruturalmente e menos rígidas.

Composição e características

A parede celular bacteriana é composta de uma rede macromolecular denominada **peptideoglicana** (também conhecida como *mureína*), que está presente isoladamente ou em combinação com outras substâncias. A peptideoglicana consiste em um dissacarídeo repetitivo ligado por polipeptídeos para formar uma rede que circunda e protege toda a célula. A porção dissacarídica é composta de monossacarídeos denominados N-acetilglicosamina (NAG) e ácido N-acetilmurâmico (NAM) (de *murus*, significando parede), que estão relacionados à glicose. As fórmulas estruturais de NAG e NAM são mostradas na **Figura 4.12**.

Os vários componentes da peptideoglicana estão reunidos na parede celular (**Figura 4.13a**). Moléculas alternadas de NAM e NAG são ligadas em filas de 10 a 65 açúcares para formar um “esqueleto” de carboidratos (a porção glicana da peptideoglicana). Filas adjacentes são ligadas por **polipeptídeos** (a porção peptídica da peptideoglicana). Embora a estrutura da ligação polipeptídica possa variar, ela sempre inclui *cadeias laterais de tetrapeptídeos*, as quais consistem em quatro aminoácidos ligados ao NAM no esqueleto. Os aminoácidos ocorrem em um padrão alternado de formas D e L (veja a Figura 2.13, página 43). Este padrão é único, pois os aminoácidos encontrados em outras proteínas são formas L. As cadeias laterais paralelas de tetrapeptídeos podem ser ligadas diretamente umas às outras ou unidas por uma *ponte cruzada peptídica*, consistindo de uma cadeia curta de aminoácidos.

A penicilina interfere com a ligação final das filas de peptideoglicanas pelas pontes cruzadas peptídicas (veja a Figura 4.13a). Como resultado, a parede celular é muito enfraquecida e a célula sofre **lise**, uma destruição causada pela ruptura da membrana plasmática e pela perda de citoplasma.

Paredes celulares de gram-positivas

Na maioria das bactérias gram-positivas, a parede celular consiste em muitas camadas de peptideoglicana, formando uma estrutura espessa e rígida (**Figura 4.13b**). Em contraste, as paredes celulares de gram-negativas contêm somente uma camada fina de peptideoglicana (**Figura 4.13c**).

Além disso, as paredes celulares das bactérias gram-positivas contêm **ácidos teicoicos**, que consistem principalmente de um álcool (como o glicerol ou ribitol) e fosfato. Existem duas classes de ácidos teicoicos: *ácido lipoteicoico*, que atravessa a camada de peptideoglicana e está ligado à membrana plasmática, e *ácido*

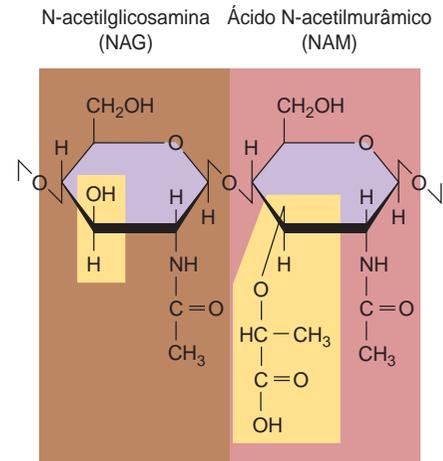


Figura 4.12 N-acetilglicosamina (NAG) e ácido N-acetilmurâmico (NAM) unidos como na peptideoglicana. As áreas douradas mostram as diferenças entre as duas moléculas. A ligação entre elas é denominada ligação β -1,4.

P Que tipo de moléculas são estas: carboidratos, lipídeos ou proteínas?

teicoico da parede, que está ligado à camada de peptideoglicana. Devido à sua carga negativa (proveniente dos grupos fosfato), os ácidos teicoicos podem se ligar e regular o movimento de cátions (íons positivos) para dentro e para fora da célula. Eles também podem assumir um papel no crescimento celular, impedindo a ruptura extensa da parede e a possível lise celular. Finalmente, os ácidos teicoicos fornecem boa parte da especificidade antigênica da parede e, portanto, tornam possível identificar bactérias gram-positivas utilizando determinados testes laboratoriais (veja o Capítulo 10). Da mesma forma, a parede celular dos estreptococos gram-positivos é recoberta com vários polissacarídeos que permitem que eles sejam agrupados em tipos clinicamente significativos.

Paredes celulares de gram-negativas

As paredes celulares das bactérias gram-negativas consistem em uma ou poucas camadas de peptideoglicana e uma membrana externa (veja a Figura 4.13c). A peptideoglicana está ligada a lipoproteínas (lipídeos covalentemente ligados a proteínas) na membrana externa e está no *periplasma*, um fluido semelhante a um gel, entre a membrana externa e a membrana plasmática. O periplasma contém uma alta concentração de enzimas de degradação e proteínas de transporte. As paredes celulares gram-negativas não contêm ácidos teicoicos. Como as paredes celulares das bactérias gram-negativas contêm somente uma pequena quantidade de peptideoglicana, são mais suscetíveis ao rompimento mecânico.

A *membrana externa* da célula gram-negativa consiste em lipopolissacarídeos (LPS), lipoproteínas e fosfolipídeos (veja a figura 4.13c). A membrana externa tem várias funções especializadas. Sua forte carga negativa é um fator importante na evasão da fagocitose e nas ações do complemento (causa lise de células e promove a fagocitose), dois componentes das defesas do hospedeiro (discutidos em detalhe no Capítulo 16). A membrana externa também fornece

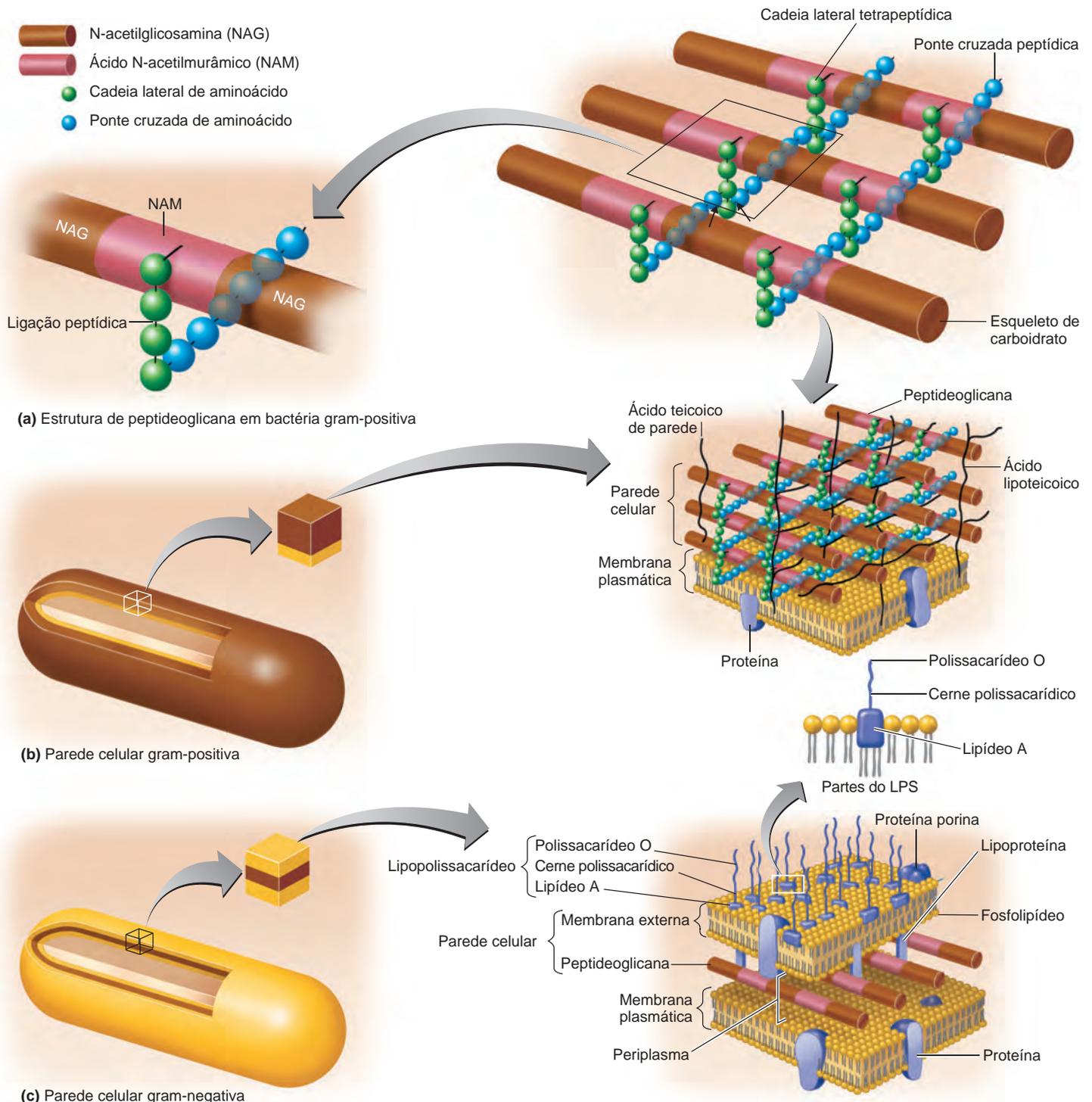


Figura 4.13 Paredes celulares bacterianas. (a) A estrutura da peptidoglicano em bactérias gram-positivas. Juntos, o esqueleto de carboidrato (porção glicana) e as cadeias laterais tetrapeptídicas (porção peptídica) compõem a peptidoglicano. A frequência de pontes cruzadas peptídicas e o número de aminoácidos nessas pontes variam com a espécie de bactéria. As pequenas setas indicam onde a penicilina interfere com a ligação das fileiras de peptidoglicano por pontes cruzadas peptídicas. (b) Uma parede celular gram-positiva. (c) Uma parede celular gram-negativa.

P Quais são as principais diferenças estruturais entre as paredes celulares de gram-positivas e gram-negativas?

uma barreira para certos antibióticos (p. ex., penicilina), enzimas digestivas como a lisozima, detergentes, metais pesados, sais biliares e certos corantes.

Entretanto, a membrana externa não fornece uma barreira para todas as substâncias no ambiente, pois os nutrientes devem atravessá-la para garantir o metabolismo celular. Parte da permeabilidade da membrana externa é devida a proteínas na membrana, denominadas **porinas**, que formam canais. As porinas permitem a passagem de moléculas como nucleotídeos, dissacarídeos, peptídeos, aminoácidos, vitamina B₁₂ e ferro.

O **lipopolissacarídeo (LPS)** da membrana externa é uma molécula grande e complexa que contém lipídeos e carboidratos e que consiste em três componentes: (1) lipídeo A, (2) um cerne polissacarídico e (3) um polissacarídeo O. O **lipídeo A** é a porção lipídica do LPS e está embebido na parede superior da membrana externa. Quando bactérias gram-negativas morrem, elas liberam lipídeo A, que funciona como uma endotoxina (Capítulo 15). O lipídeo A é responsável pelos sintomas associados a bactérias gram-negativas, como febre, dilatação de vasos venozos, choque e formação de coágulos sanguíneos. O **cerne polissacarídico** é ligado ao lipídeo A e contém açúcares incomuns. Seu papel é estrutural – fornecer estabilidade. O **polissacarídeo O** se estende para fora do cerne polissacarídico e é composto por moléculas de açúcar. O polissacarídeo O funciona como um antígeno, sendo útil para diferenciar espécies de bactérias gram-negativas. Por exemplo, o patógeno alimentar *E. coli* O157:H7 é diferenciado dos outros sorovares por certos exames laboratoriais que procuram pelos antígenos específicos. Esse papel é comparável ao dos ácidos teicoicos nas células gram-positivas.

Paredes celulares e mecanismo da coloração de Gram

Agora que você estudou a coloração de Gram (no Capítulo 3, página 69) e a química da parede celular bacteriana (na seção anterior), é mais fácil compreender o mecanismo da coloração de Gram. Esse mecanismo tem como base as diferenças nas estruturas da parede celular das bactérias gram-positivas e gram-negativas e como cada uma dessas estruturas reage aos vários reagentes (substâncias utilizadas para produzir uma reação química). Cristal violeta, o corante primário, cora as células gram-positivas e gram-negativas de púrpura, pois penetra no citoplasma de ambos os tipos celulares. Quando o lugol, solução iodo-iodetada (o mordente), é aplicado, forma cristais com o corante que são muito grandes para escapar pela parede celular. A aplicação de álcool desidrata a peptidoglicana das células gram-positivas para torná-la mais impermeável ao cristal violeta-iodo. O efeito nas células gram-negativas é bem diferente; o álcool dissolve a membrana externa das células gram-negativas, deixando também pequenos buracos na fina camada de peptidoglicana, pelos quais o cristal violeta-iodo se difunde. Como as bactérias gram-negativas ficam incolores após a lavagem com álcool, a adição de safranina (contracorante) torna as células cor-de-rosa. A safranina fornece a cor contrastante à coloração primária (cristal violeta). Embora as células gram-positivas e gram-negativas absorvam a safranina, a coloração rosa da safranina é

mascarada pelo corante roxo-escuro previamente absorvido pelas células gram-positivas.

Em qualquer população celular, algumas células gram-positivas apresentarão uma resposta gram-negativa. Essas células normalmente estão mortas. Entretanto, há alguns poucos gêneros gram-positivos que apresentam um número crescente de células gram-negativas à medida que a cultura envelhece. *Bacillus* e *Clostridium* são exemplos frequentemente descritos como *gram-variáveis*.

Uma comparação de algumas das características das bactérias gram-positivas e gram-negativas é apresentada na **Tabela 4.1**.

Paredes celulares atípicas

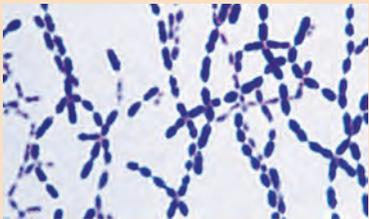
Entre os procariotos, certos tipos de células não possuem paredes ou têm pouco material de parede. Eles incluem os membros do gênero *Mycoplasma* e organismos relacionados (veja a Figura 11.20 na página 319). Os micoplasmas são as menores bactérias conhecidas que podem crescer e se reproduzir fora de células vivas de hospedeiros. Devido ao seu tamanho e por não terem paredes celulares, passam através da maioria dos filtros bacterianos, tendo sido inicialmente confundidos com vírus. Suas membranas plasmáticas são únicas entre as bactérias por possuírem lipídeos denominados *esteróis*, os quais podem protegê-las da lise (ruptura).

As arqueobactérias podem não ter paredes ou ter paredes incomuns compostas de polissacarídeos e proteínas, mas não de peptidoglicana. Essas paredes, entretanto, contêm uma substância similar à peptidoglicana, denominada *pseudomureína*. A pseudomureína contém ácido N-acetilalosaminurônico em vez de NAM, e não possui os D-aminoácidos encontrados nas paredes celulares bacterianas. As arqueobactérias geralmente não podem ser coradas pelo gram, mas aparentam ser gram-negativas por não conterem peptidoglicana.

Paredes celulares álcool-ácido resistentes

Como visto no Capítulo 3, a coloração álcool-ácido resistente é usada para identificar todas as bactérias do gênero *Mycobacterium* e espécies patogênicas de *Nocardia*. Essas bactérias contêm alta concentração (60%) de um lipídeo céreo hidrofóbico (**ácido micólico**) em sua parede que previne a entrada dos corantes, incluindo os utilizados na coloração de Gram. O ácido micólico forma uma parede externa a uma camada fina de peptidoglicana. O ácido micólico e a peptidoglicana são unidos por um polissacarídeo. A parede hidrofóbica cérea das células induz as culturas de *Mycobacterium* a se agregar e aderir às paredes do frasco de cultura. Bactérias álcool-ácido resistentes podem ser coradas com carbol-fucsina; o aquecimento aumenta a penetração do corante. A carbol-fucsina penetra na parede celular, liga-se ao citoplasma e resiste à remoção por lavagem com álcool-ácido. Bactérias álcool-ácido resistentes retêm a cor vermelha da carbol-fucsina, pois esta substância é mais solúvel no ácido micólico da parede celular que no álcool-ácido. Se a parede de ácido micólico for removida, estas bactérias irão se corar, pela coloração de Gram, como gram-positivas.

Tabela 4.1 Algumas características comparativas das bactérias gram-positivas e gram-negativas

Característica	Gram-Positiva	Gram-Negativa
		
	MO 4 µm	MO 4 µm
Reação de Gram	Retém o corante cristal violeta e cora-se de violeta-escuro ou púrpura	Pode ser descorada e aceitar o contracorante (safranina) e cora-se de rosa ou vermelho
Parede de peptidoglicana	Espessa (camadas múltiplas)	Fina (camada única)
Ácidos teicoicos	Presentes em muitas	Ausentes
Espaço periplasmático	Ausente	Presente
Membrana externa	Ausente	Presente
Conteúdo de lipopolissacarídeo (LPS)	Nenhum	Alto
Conteúdo de lipídeos e lipoproteínas	Baixo (as bactérias álcool-ácido resistentes possuem lipídeos ligados à peptidoglicana)	Alto (devido à presença da membrana externa)
Estrutura flagelar	Dois anéis no corpo basal	Quatro anéis no corpo basal
Toxinas produzidas	Exotoxinas	Endotoxinas e exotoxinas
Resistência à ruptura física	Alta	Baixa
Ruptura da parede celular por lisozimas	Alta	Baixa (requer tratamento para desestabilizar a membrana externa)
Sensibilidade à penicilina e às sulfonamidas	Alta	Baixa
Sensibilidade à estreptomicina, ao cloranfenicol e à tetraciclina	Baixa	Alta
Inibição por corantes básicos	Alta	Baixa
Sensibilidade a detergentes aniônicos	Alta	Baixa
Resistência à azida sódica	Alta	Baixa
Resistência ao ressecamento	Alta	Baixa

Dano à parede celular

As substâncias químicas que danificam a parede celular bacteriana ou interferem com sua síntese frequentemente não danificam as células de um hospedeiro animal, pois a parede celular bacteriana é composta de substâncias diferentes daquelas presentes nas células eucarióticas. Portanto, a síntese da parede celular é o alvo de algumas drogas antimicrobianas. Um meio pelo qual a parede celular pode ser danificada é pela exposição à enzima digestiva *lisozima*. Essa enzima ocorre naturalmente em algumas células eucarióticas, sendo um constituinte das lágrimas, do muco e da saliva. A lisozima é particularmente ativa sobre os principais componentes

da parede celular da maioria das bactérias gram-positivas, tornando-as vulneráveis à lise. A lisozima catalisa a hidrólise das pontes entre os açúcares nos dissacarídeos repetitivos do “esqueleto” de peptidoglicana. Essa ação é análoga a cortar os cabos de aço que suportam uma ponte: a parede celular gram-positiva é destruída quase completamente pela lisozima. O conteúdo celular que permanece circundado pela membrana plasmática pode ficar intacto se a lise não ocorrer; essa célula sem parede é denominada **protoplasto**. Tipicamente, um protoplasto é esférico e capaz de realizar metabolismo.

Alguns membros do gênero *Proteus*, bem como de outros gêneros, podem perder sua parede celular e transformar-se em células de formato irregular chamadas de **formas L**, assim denominadas pelo Instituto Lister em Londres, onde foram descobertas. Elas podem ser formadas espontaneamente ou desenvolvidas em resposta à penicilina (que inibe a formação da parede celular) ou à lisozima (que remove a parede celular). Formas L podem viver e se dividir repetidamente ou retornar ao estado delimitado pela parede.

Quando a lisozima é aplicada em células gram-negativas, normalmente a parede não é destruída na mesma extensão que em células gram-positivas; parte da membrana externa também permanece. Nesse caso, o conteúdo celular, a membrana plasmática e a camada restante da parede externa são denominados **esferoplasto**, também uma estrutura esférica. Para a lisozima exercer seu efeito sobre as células gram-negativas, essas são tratadas primeiramente com ácido etilendiaminatetracético (EDTA). O EDTA enfraquece as ligações iônicas na membrana externa, produzindo assim lesões na mesma, fornecendo acesso para a lisozima à camada de peptidoglicana.

Os protoplastos e os esferoplastos se rompem em água pura ou em soluções muito diluídas de sal ou açúcar, pois as moléculas de água do líquido circundante movem-se rapidamente para dentro e aumentam a célula, que possui uma concentração interna de água muito menor. Essa ruptura é denominada **lise osmótica**, e será discutida em detalhes em breve.

Conforme mencionado anteriormente, certos antibióticos como a penicilina destroem as bactérias interferindo com a formação das ligações cruzadas peptídicas da peptidoglicana, impedindo, assim, a formação de uma parede celular funcional. A maioria das bactérias gram-negativas não é tão sensível à penicilina quanto as bactérias gram-positivas, pois a membrana externa das bactérias gram-negativas forma uma barreira que inibe a entrada dessa e de outras substâncias, e as bactérias gram-negativas possuem menos ligações cruzadas peptídicas. Contudo, as bactérias gram-negativas são bastante suscetíveis a alguns antibióticos β -Lactâmicos, que penetram na membrana externa melhor que a penicilina. Os antibióticos serão detalhadamente discutidos no Capítulo 20.

TESTE SEU CONHECIMENTO

- ✓ Por que as drogas que utilizam como alvo a síntese da parede celular são úteis? **4-5**
- ✓ Por que os micoplasmas são resistentes aos antibióticos que interferem com a síntese da parede celular? **4-6**
- ✓ Como os protoplastos diferem das formas L? **4-7**

Estruturas internas à parede celular

OBJETIVOS DO APRENDIZADO

- 4-8** Descrever a estrutura, a composição química e as funções da membrana plasmática procariótica.
- 4-9** Definir difusão simples, difusão facilitada, osmose, transporte ativo e translocação de grupo.
- 4-10** Identificar as funções do nucleóide e dos ribossomos.

4-11 Identificar as funções de quatro inclusões.

4-12 Descrever as funções dos endosporos, da esporulação e da germinação do endosporo.

Até agora discutimos a parede celular procariótica e as estruturas externas a ela. Veremos agora o interior da célula procariótica e discutiremos as estruturas e as funções da membrana plasmática e de outros componentes dentro do citoplasma celular.

A membrana plasmática (citoplasmática)

A **membrana plasmática (citoplasmática)** (ou *membrana interna*) é uma estrutura fina situada no interior da parede celular, revestindo o citoplasma da célula (veja a Figura 4.6). A membrana plasmática dos procariotos consiste principalmente de fosfolípidos (veja a Figura 2.10, página 42), que são as substâncias químicas mais abundantes na membrana, e proteínas. As membranas plasmáticas eucarióticas também contêm carboidrato e esteróis, como o colesterol. Como não possuem esteróis, as membranas plasmáticas procarióticas são menos rígidas que as membranas eucarióticas. Uma exceção é o procarioto sem parede *Mycoplasma*, que contém esteróis na membrana.

Estrutura

Em micrografias eletrônicas, as membranas plasmáticas procarióticas e eucarióticas (e as membranas externas das bactérias gram-negativas) parecem estruturas de camada dupla; existem duas linhas escuras com um espaço claro entre elas (**Figura 4.14a**). As moléculas de fosfolípidos estão distribuídas em duas linhas paralelas, denominadas *bicamada lipídica* (**Figura 4.14b**). Como foi apresentado no Capítulo 2, cada molécula de fosfolípido contém uma cabeça polar, composta de um grupo fosfato e glicerol que é hidrofílico (amigo da água) e solúvel em água, e caudas apolares, compostas de ácidos graxos que são hidrofóbicos (temem a água) e insolúveis em água (**Figura 4.14c**). As cabeças polares estão nas duas superfícies da bicamada lipídica, e as caudas apolares estão no interior da bicamada.

As moléculas proteicas na membrana podem estar arrançadas em uma variedade de formas. Algumas, denominadas *proteínas periféricas*, são facilmente removidas da membrana por tratamentos leves e ficam situadas na superfície interna ou externa da membrana. Elas podem funcionar como enzimas que catalisam reações químicas, como um “andaime” para suporte e como mediadoras das alterações na forma da membrana durante o movimento. Outras proteínas, denominadas *proteínas integrais*, podem ser removidas da membrana somente após romper a bicamada lipídica (pelo uso de detergentes, p. ex.). A maioria das proteínas integrais penetra a membrana completamente, sendo chamadas de *proteínas transmembrana*. Algumas proteínas integrais são canais que possuem um poro ou um buraco pelo qual as substâncias entram e saem da célula.

Muitas das proteínas e alguns dos lipídeos na superfície externa da membrana plasmática possuem carboidratos ligados a eles. As proteínas ligadas aos carboidratos são denominadas **glicoproteínas**; os lipídeos ligados aos carboidratos são denominados **glicolipídeos**. Ambos ajudam a proteger e lubrificar a célula e estão envolvidos nas interações célula-a-célula. Por exemplo, as

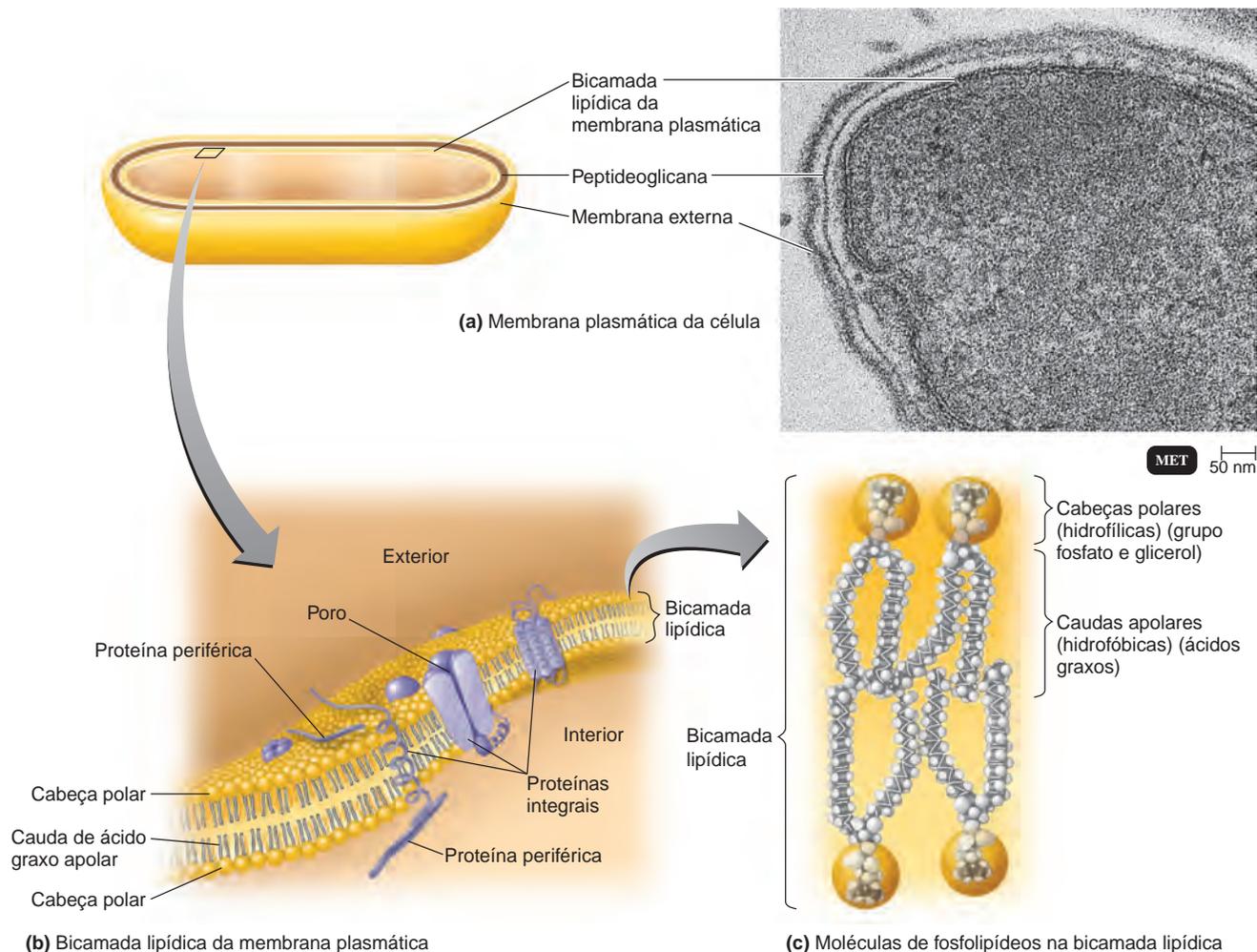


Figura 4.14 Membrana plasmática. (a) Um diagrama e micrografia mostrando a bicamada lipídica formando a membrana plasmática interna da bactéria gram-negativa *Aquaspirillum serpens*. As camadas da parede celular, incluindo a membrana externa, podem ser vistas fora da membrana interna. (b) Uma porção da membrana interna, mostrando a bicamada lipídica e as proteínas. A membrana externa das bactérias gram-negativas também é uma camada dupla de fosfolípido. (c) Modelos tridimensionais de várias moléculas como estão distribuídas na bicamada lipídica.

P Como é a ação das polimixinas nas membranas plasmáticas?

glicoproteínas possuem um papel em certas doenças infecciosas. O vírus influenza e as toxinas que causam a cólera e o botulismo penetram suas células-alvo inicialmente por se ligarem às glicoproteínas contidas em suas membranas plasmáticas.

Alguns estudos demonstraram que as moléculas de fosfolípido e proteína nas membranas não são estáticas, mas se movem com certa liberdade na superfície da membrana. É provável que esse movimento esteja associado às muitas funções realizadas pela membrana plasmática. Como as caudas dos ácidos graxos se mantêm aderidas, os fosfolípidos, em presença de água, formam uma camada dupla autosselante; assim, rupturas e fissuras na membrana fecham por si mesmas. A membrana deve ser tão viscosa quanto o azeite de oliva para permitir que as proteínas

da membrana se movam de modo livre o suficiente para realizar suas funções, sem destruir a estrutura da membrana. Esse arranjo dinâmico de fosfolípido e proteína é denominado **modelo do mosaico fluido**.

Funções

A função mais importante da membrana plasmática é servir como uma barreira seletiva através da qual os materiais entram e saem da célula. Nessa função, as membranas plasmáticas possuem **permeabilidade seletiva** (algumas vezes denominada *semipermeabilidade*). Este termo indica que certas moléculas e íons passam através da membrana, mas outros são impedidos de passar através dela. A permeabilidade da membrana depende de vários fatores. As mo-

léculas grandes (como as proteínas) não podem passar através da membrana plasmática, possivelmente por serem maiores que os poros nas proteínas integrais, os quais funcionam como canais. Porém, as moléculas menores (como a água, o oxigênio, o dióxido de carbono e alguns açúcares simples) em geral conseguem atravessá-la com facilidade. Os íons penetram na membrana muito lentamente. As substâncias que se dissolvem facilmente em lipídeos (como o oxigênio, o dióxido de carbono e as moléculas orgânicas apolares) entram e saem com mais facilidade que outras substâncias, pois a membrana é composta principalmente de fosfolípidos. O movimento de materiais através das membranas plasmáticas também depende de moléculas transportadoras, que serão descritas em breve.

As membranas plasmáticas também são importantes na digestão de nutrientes e na produção de energia. As membranas plasmáticas das bactérias contêm enzimas capazes de catalisar as reações químicas que degradam os nutrientes e produzem ATP. Em algumas bactérias, os pigmentos e as enzimas envolvidos na fotossíntese são encontrados em invaginações da membrana plasmática que se estendem ao citoplasma. Essas estruturas membranosas são denominadas **cromatóforos** ou **tilacoides** (Figura 4.15).

Quando examinadas ao microscópio eletrônico, as membranas plasmáticas bacterianas frequentemente parecem conter uma ou mais invaginações grandes e irregulares denominadas **mesossomos**. Muitas funções foram propostas para os mesossomos. Entretanto, agora se sabe que eles são artefatos, e não estruturas celulares verdadeiras. Acredita-se que os mesossomos sejam dobras na membrana plasmática que se desenvolvem devido ao processo usado para preparar amostras para microscopia eletrônica.

Destrução da membrana plasmática por agentes antimicrobianos

Uma vez que a membrana plasmática é vital para a célula bacteriana, não é surpreendente que muitos agentes antimicrobianos exerçam seus efeitos neste sítio. Além das substâncias químicas que danificam a parede celular e assim expõem indiretamente a membrana à lesão, muitos compostos danificam especificamente as membranas plasmáticas. Esses compostos incluem certos alcoóis e compostos de amônio quaternário, usados como desinfetantes. Por romper os fosfolípidos de membrana, um grupo de antibióticos conhecido como *polimixinas* produz o vazamento do conteúdo intracelular e a subsequente morte celular. Esse mecanismo será discutido no Capítulo 20.

O movimento de materiais através das membranas

Os materiais se movem através das membranas plasmáticas de ambas as células procarióticas e eucarióticas por dois tipos de processos: passivo e ativo. Nos *processos passivos*, as substâncias atravessam a membrana de uma área de alta concentração para uma área de baixa concentração (se movem a favor do gradiente de concentração, ou diferença), sem qualquer gasto de energia (ATP) pela célula. Nos *processos ativos*, a célula deve usar energia (ATP) para mover as substâncias das áreas de baixa concen-



Figura 4.15 Cromatóforos. Nessa micrografia do *Rhodospirillum rubrum*, uma bactéria púrpura (não sulfurosa), os cromatóforos são claramente visíveis.

P Qual a função dos cromatóforos?

tração para as áreas de alta concentração (contra o gradiente de concentração).

Processos passivos Os processos passivos incluem a difusão simples, a difusão facilitada e a osmose.

A **difusão simples** é a rede (geral) de movimento das moléculas ou dos íons de uma área de alta concentração para uma área de baixa concentração (Figura 4.16 e Figura 4.17a). O movimento continua até que as moléculas ou os íons sejam distribuídos uniformemente. O ponto de distribuição uniforme é denominado *equilíbrio*. As células utilizam a difusão simples para transportar certas moléculas pequenas, como o oxigênio e o dióxido de carbono, através de suas membranas celulares.

Na **difusão facilitada**, as proteínas integrais de membrana funcionam como canais ou carreadores que facilitam o movimento de íons ou grandes moléculas através da membrana plasmática. Estas proteínas integrais são denominadas *proteínas transportadoras* ou *permeases*. A difusão facilitada é similar à difusão simples no sentido de que a célula *não* gasta energia, uma vez que a substância se move de uma concentração alta para uma concentração baixa. O processo difere da difusão simples pelo uso das proteínas transportadoras, que permitem a passagem da maioria dos pequenos íons inorgânicos, os quais são muito hidrofílicos para penetrar o interior apolar da bicamada lipídica (Figura 4.17b). Essas proteínas transportadoras, que são comuns em procariotos, são inespecíficas e permitem a passagem de uma grande variedade de íons (ou até de pequenas moléculas). Outras proteínas transportadoras, que são comuns em eucariotos, são específicas e transportam somente moléculas específicas, geralmente de grande tamanho, como açúcares simples (glicose, frutose e galactose) e vitaminas. Neste processo, a substância transportada liga-se a uma proteína transportadora específica na superfície externa da membrana plasmática, a qual sofre

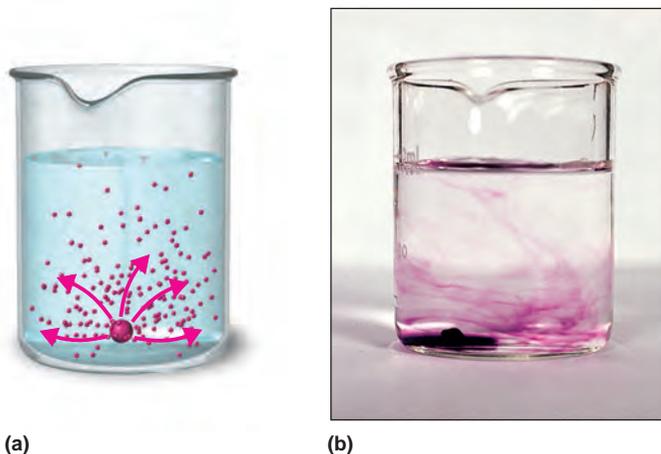


Figura 4.16 O princípio da difusão simples. (a) Após uma pastilha de corante ser colocada em um recipiente com água, as moléculas de corante na pastilha se difundem na água, de uma área de alta concentração de corante para as áreas de baixa concentração de corante. (b) Corante permanganato de potássio no processo de difusão.

P Qual é a característica que distingue um processo passivo?

uma mudança de formato; então, a proteína libera a substância do outro lado da membrana (Figura 4.17c).

Em alguns casos, as moléculas que as bactérias necessitam são muito grandes para serem transportadas para a célula por estes métodos. Porém, a maioria das bactérias produz enzimas que podem degradar as moléculas grandes em moléculas mais simples (como proteínas em aminoácidos ou polissacarídeos em açúcares simples). Essas enzimas, que são liberadas pelas bactérias no meio circundante, são apropriadamente denominadas

enzimas extracelulares. Uma vez que as enzimas degradam as moléculas grandes, as subunidades se movem para dentro da célula com o auxílio de transportadores. Por exemplo, os transportadores específicos recuperam as bases de DNA, como a purina guanina, do meio extracelular e trazem-nas para o citoplasma da célula.

Osmose é a rede de movimento de moléculas de solvente através de uma membrana seletivamente permeável, de uma área de alta concentração de moléculas de solvente (baixa concentração de moléculas de soluto) para uma área de baixa concentração de moléculas de solvente (alta concentração de moléculas de soluto). Nos sistemas vivos, o principal solvente é a água. Moléculas de água passam pela membrana plasmática se movendo através da bicamada lipídica por difusão simples ou através das proteínas integrais de membrana, chamadas de *aquaporinas*, que funcionam como canais de água (Figura 4.17d).

A osmose pode ser demonstrada com o sistema mostrado na Figura 4.18a. Um saco de celofane, que é uma membrana seletivamente permeável, é preenchido com uma solução de sacarose (açúcar de mesa) a 20%. O saco de celofane é colocado em um copo de Becker contendo água destilada. Inicialmente, as concentrações de água de cada lado da membrana são diferentes. Devido às moléculas de sacarose, a concentração de água é menor dentro do saco de celofane. Assim, a água se move do Becker (onde sua concentração é maior) para o saco de celofane (onde sua concentração é menor).

Entretanto, não há movimento de açúcar para fora do saco de celofane, uma vez que o celofane é impermeável às moléculas de açúcar – essas moléculas são muito grandes para atravessar os poros da membrana. À medida que a água se move para o saco de celofane, a solução de açúcar torna-se cada vez mais diluída e, quando o saco de celofane se expande até o limite máximo, como resultado do volume aumentado de água, a água começa a se mo-

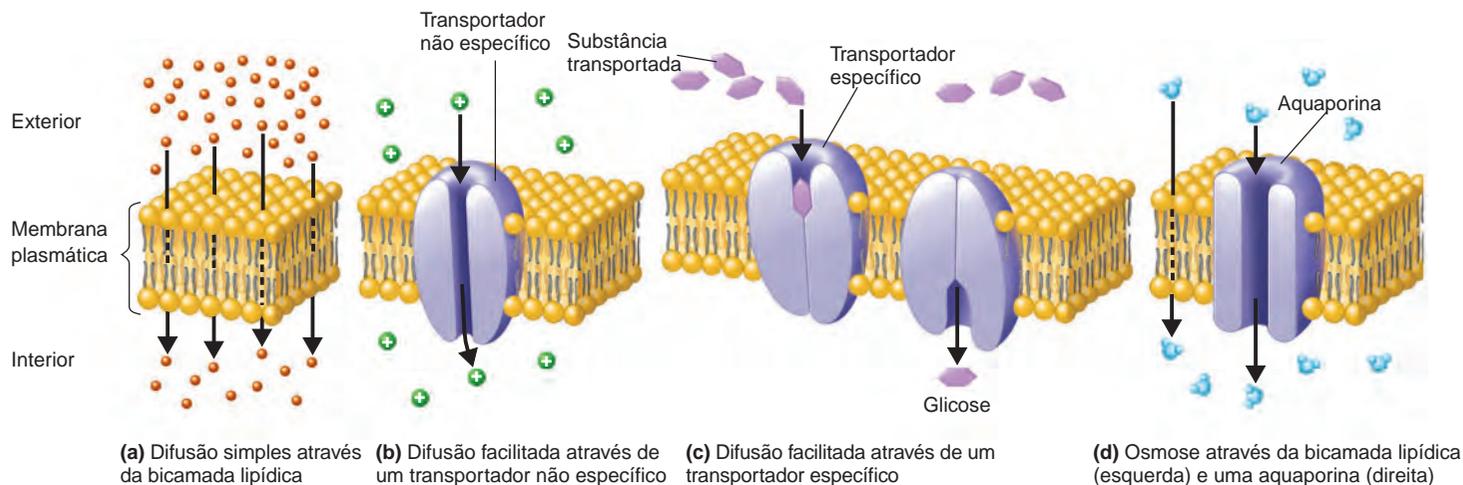


Figura 4.17 Difusão facilitada. As proteínas transportadoras na membrana plasmática transportam as moléculas através da membrana, de uma área de alta concentração para uma de baixa concentração (no sentido do gradiente de concentração). A molécula transportadora provavelmente sofre uma alteração na forma para transportar uma substância. O processo não necessita de ATP.

P Como a difusão simples difere da difusão facilitada?

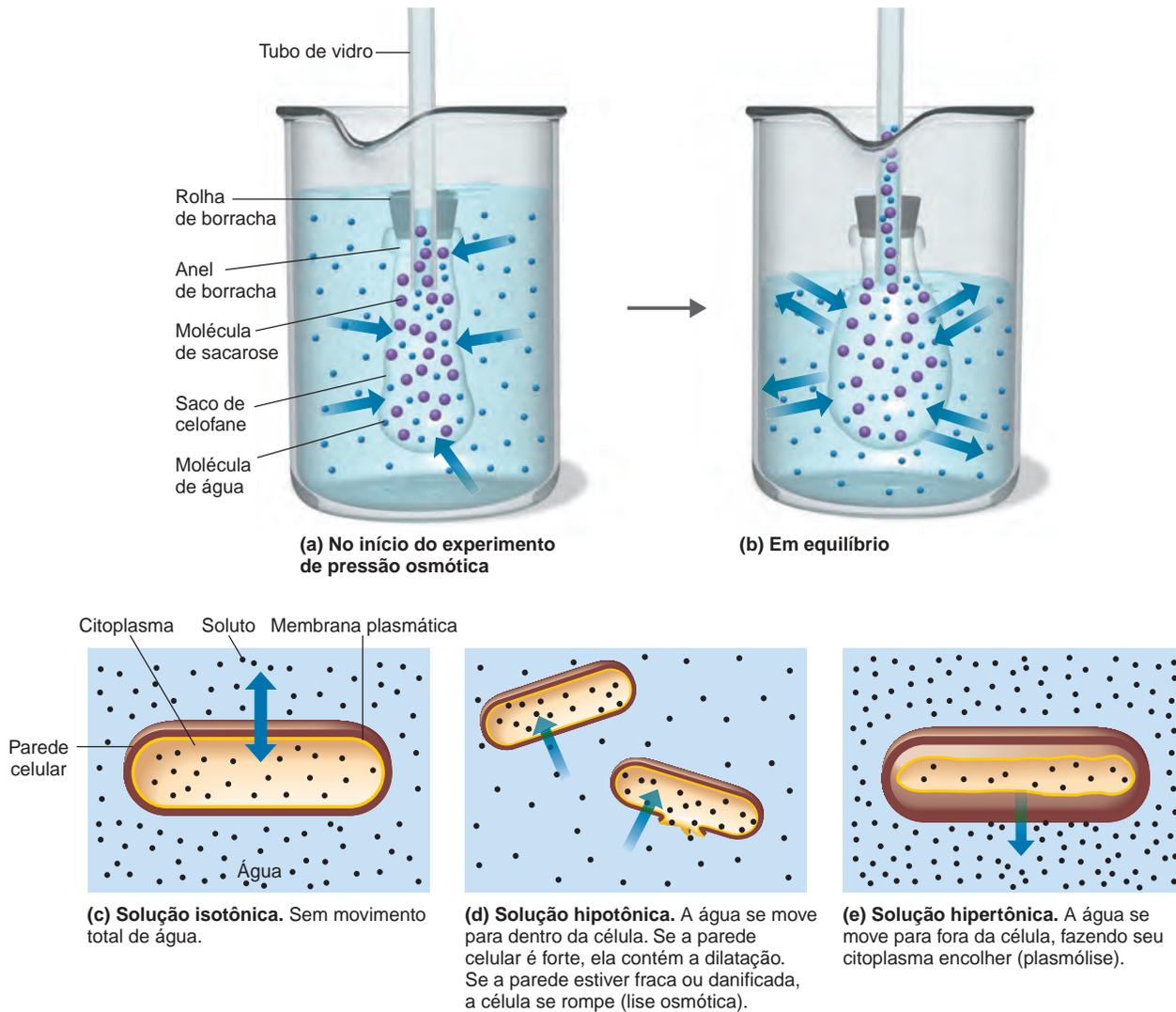


Figura 4.18 O princípio da osmose. (a) Situação no início de um experimento com pressão osmótica. As moléculas de água começam a se mover do Becker para o saco, no sentido do gradiente de concentração. (b) Situação em equilíbrio. A pressão osmótica exercida pela solução no saco empurra as moléculas de água do saco para o copo de Becker, para equilibrar a velocidade de entrada de água no saco. A altura da solução no tubo de vidro em equilíbrio é uma medida da pressão osmótica. (c)-(e) Os efeitos de várias soluções sobre as células bacterianas.

P O que é osmose?

ver para cima no tubo de vidro. Com o tempo, a água que se acumulou no saco de celofane e o tubo de vidro exercem uma pressão para baixo, que força as moléculas de água para fora do saco de celofane e de volta ao Becker. Esse movimento da água através de uma membrana seletivamente permeável produz pressão osmótica. A **pressão osmótica** é a pressão necessária para impedir o movimento de água pura (água sem solutos) para uma solução contendo alguns solutos. Em outras palavras, a pressão osmótica é a pressão necessária para interromper o fluxo de água através da membrana seletivamente permeável (celofane). Quando as moléculas de água saem e entram do saco de celofane na mesma velocidade, o equilíbrio é atingido (Figura 4.18b).

Uma célula bacteriana pode estar sujeita a qualquer um dos três tipos de soluções osmóticas: isotônica, hipotônica ou hipertônica. Uma **solução isotônica** é um meio no qual a concentração total de solutos se iguala com aquela encontrada dentro da célula (*iso* significa igual). A água sai e entra na célula na mesma velocidade (sem alteração líquida); o conteúdo celular está em equilíbrio com a solução do exterior celular (Figura 4.18c).

Anteriormente mencionamos que a lisozima e certos antibióticos (como a penicilina) danificam as paredes celulares bacterianas, induzindo o rompimento ou a lise celular. Essa ruptura ocorre porque o citoplasma bacteriano normalmente contém uma concentração tão alta de solutos que, quando a parede é enfra-

quecida ou removida, água adicional entra na célula por osmose. A parede celular danificada (ou removida) não pode impedir o inchamento da membrana citoplasmática, e ela se rompe. Esse é um exemplo de lise osmótica causada por imersão em uma solução hipotônica. Uma **solução hipotônica** fora da célula é um meio cuja concentração de solutos é inferior ao interior da célula (*hipo* significa abaixo de ou menos). A maioria das bactérias vive em soluções hipotônicas, e a parede celular resiste à osmose e protege a célula da lise. As células com paredes celulares mais fracas, como as bactérias gram-negativas, podem se romper ou sofrer lise osmótica como resultado da entrada excessiva de água (**Figura 4.18d**).

Uma **solução hipertônica** é um meio que contém uma alta concentração de solutos dentro da célula (*hiper* significa acima ou mais). A maioria das células colocadas em soluções hipertônicas murcha e entra em colapso ou plasmólise, pois a água sai das células por osmose (**Figura 4.18e**). Tenha em mente que os termos *isotônica*, *hipotônica* e *hipertônica* descrevem a concentração das soluções fora da célula, *relativa* à concentração dentro da célula.

Processos ativos A difusão simples e a difusão facilitada são mecanismos úteis para transportar substâncias para dentro das células quando a concentração dessas substâncias for maior fora da célula. Contudo, quando uma célula bacteriana está em um ambiente em que há baixa concentração de nutrientes, a célula precisa utilizar processos ativos, como o transporte ativo e a translocação de grupo, para acumular as substâncias necessárias.

Ao realizar um **transporte ativo**, a célula utiliza energia na forma de Trifosfato de Adenosina (ATP) para mover as substâncias através da membrana plasmática. Entre as substâncias ativamente transportadas estão os íons (p. ex., Na^+ , K^+ , H^+ , Ca^{2+} e Cl^-), os aminoácidos e os açúcares simples. Embora essas substâncias também possam ser movidas para dentro da célula por processos passivos, sua movimentação por processos ativos pode ir contra um gradiente de concentração, permitindo à célula acumular o material necessário. O movimento de uma substância por transporte ativo normalmente ocorre de fora para dentro, mesmo que a concentração seja muito maior no interior celular. Assim como na difusão facilitada, o transporte ativo depende de proteínas transportadoras na membrana plasmática (veja a Figura 4.17b,c). Parece haver um transportador diferente para cada substância ou grupo de substâncias transportadas intimamente relacionadas. O transporte ativo permite aos micro-organismos mover substâncias através da membrana plasmática em uma velocidade constante, mesmo se elas estiverem em baixa suplementação.

No transporte ativo, a substância que atravessa a membrana não é alterada pelo transporte através da mesma. Na **translocação de grupo**, uma forma especial de transporte ativo que ocorre exclusivamente em procariotos, a substância é alterada quimicamente durante o transporte através da membrana. Uma vez que a substância seja alterada e esteja dentro da célula, a membrana plasmática se torna impermeável a ela, então a substância permanece dentro da célula. Esse mecanismo importante permite à célula acumular várias substâncias, mesmo que estejam em baixas concentrações fora dela. A translocação de grupo requer energia,

suprida por compostos de fosfato de alta energia, como o ácido fosfoenolpirúvico (PEP).

Um exemplo de translocação de grupo é o transporte do açúcar glicose, que frequentemente é usado em meios de crescimento para bactérias. Enquanto uma proteína transportadora específica está transportando a molécula de glicose através da membrana, um grupo fosfato é adicionado ao açúcar. Essa forma fosforilada de glicose, que não pode ser transportada para fora, pode então ser usada nas vias metabólicas celulares.

Algumas células eucarióticas (aquelas sem paredes celulares) podem usar dois processos adicionais de transporte ativo, denominados fagocitose e pinocitose. Esses processos, que não ocorrem em bactérias, são explicados na página 100.

TESTE SEU CONHECIMENTO

- ✓ Quais agentes podem causar dano à membrana plasmática bacteriana? **4-8**
- ✓ O quanto os processos de difusão simples e difusão facilitada são similares? O quanto eles são diferentes? **4-9**

Citoplasma

Para uma célula procariótica, o termo **citoplasma** refere-se a uma substância da célula no interior da membrana plasmática (veja a Figura 4.6). Cerca de 80% do citoplasma são compostos de água, contendo principalmente proteínas (enzimas), carboidratos, lipídeos, íons inorgânicos e compostos de peso molecular muito baixo. Os íons inorgânicos estão presentes em concentrações muito maiores no citoplasma que na maioria dos meios. O citoplasma é espesso, aquoso, semitransparente e elástico. As principais estruturas do citoplasma dos procariotos são: uma área nuclear (contendo DNA), as partículas denominadas ribossomos e os depósitos de reserva denominados inclusões. Proteínas filamentosas no citoplasma são diretamente responsáveis pela forma helicoidal e de bastonete da célula bacteriana.

O citoplasma procariótico não possui certas características do citoplasma eucariótico, como um citoesqueleto e correntes citoplasmáticas. Essas características serão descritas posteriormente.

O nucleóide

O **nucleóide** de uma célula bacteriana (veja a Figura 4.6) normalmente contém uma única molécula longa e contínua de DNA de fita dupla, com frequência arranjada de forma circular, denominada **cromossomo bacteriano**. Essa é a informação genética da célula, que carrega todos os dados necessários para as estruturas e as funções celulares. Ao contrário dos cromossomos das células eucarióticas, os cromossomos bacterianos não são circundados por um envelope nuclear (membrana) e não incluem histonas. O nucleóide pode ser esférico, alongado ou em forma de halteres. Em bactérias que estão crescendo ativamente, até 20% do volume celular são ocupados pelo DNA, pois essas células pré-sintetizam o material nuclear para as células futuras. O cromossomo está fixado à membrana plasmática. Acredita-se que proteínas na mem-

brana plasmática sejam responsáveis pela replicação do DNA e pela segregação dos novos cromossomos para as células-filhas, na divisão celular.

Além do cromossomo bacteriano, as bactérias frequentemente contêm pequenas moléculas de DNA de fita dupla, circulares, denominadas **plasmídeos** (veja o fator F na Figura 8.27a, página 238). Essas moléculas são elementos genéticos extracromossômicos; isto é, elas não estão conectadas ao cromossomo bacteriano principal e se replicam independentemente do DNA cromossômico. As pesquisas indicam que os plasmídeos estão associados às proteínas da membrana plasmática. Eles normalmente contêm de 5 a 100 genes que geralmente não são cruciais para a sobrevivência da bactéria em condições ambientais normais; os plasmídeos podem ser adquiridos ou perdidos sem causar dano à célula. Sob certas condições, entretanto, eles são uma vantagem para as células. Os plasmídeos podem transportar genes para atividades como resistência aos antibióticos, tolerância a metais tóxicos, produção de toxinas e síntese de enzimas. Eles podem ser transferidos de uma bactéria para outra. Na verdade, o DNA plasmidial é utilizado para a manipulação genética em biotecnologia.

Ribossomos

Todas as células eucarióticas e procarióticas contêm **ribossomos**, que funcionam como locais de síntese proteica. As células com altas taxas de síntese proteica, como aquelas que estão crescendo ativamente, possuem grande número de ribossomos. O citoplasma de uma célula procariótica contém dezenas de milhares destas estruturas muito pequenas, que dão ao citoplasma um aspecto granular (veja a Figura 4.6).

Os ribossomos são compostos de duas subunidades, cada qual consistindo de proteína e de um tipo de RNA denominado *RNA ribossômico* (*rRNA*). Os ribossomos procarióticos diferem dos ribossomos eucarióticos no número de proteínas e de moléculas de rRNA que eles contêm; eles também são um pouco menores e menos densos que os ribossomos das células eucarióticas. Por isso, os ribossomos procarióticos são denominados ribossomos 70S (Figura 4.19), e aqueles das células eucarióticas são conhecidos como ribossomos 80S. A letra S refere-se às unidades *Svedberg*, que indicam a velocidade relativa de sedimentação durante a centrifugação em alta velocidade. A velocidade de sedimentação é uma função do tamanho, do peso e da forma de uma partícula. As subunidades de um ribossomo 70S são uma pequena subunidade 30S, contendo uma molécula de rRNA, e uma subunidade maior 50S, contendo duas moléculas de rRNA.

Vários antibióticos atuam inibindo a síntese proteica nos ribossomos procarióticos. Antibióticos como a estreptomina e a gentamicina fixam-se à subunidade 30S e interferem com a síntese proteica. Outros antibióticos, como a eritromicina e o cloranfenicol, interferem na síntese proteica pela fixação à subunidade 50S. Devido às diferenças nos ribossomos procarióticos e eucarióticos, a célula microbiana pode ser morta pelo antibiótico enquanto a célula do hospedeiro eucariótico permanece intacta.

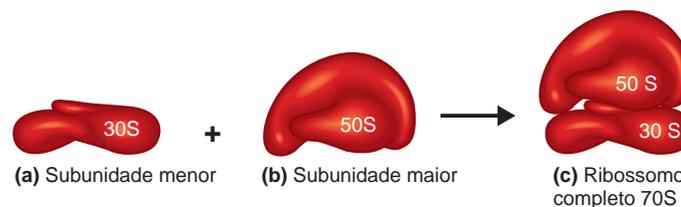


Figura 4.19 O ribossomo procariótico. (a) Uma subunidade menor 30S e (b) uma subunidade maior 50S compõem (c) o ribossomo procariótico completo 70S.

P Qual a importância das diferenças entre os ribossomos procarióticos e eucarióticos, em relação à antibioticoterapia?

Inclusões

Dentro do citoplasma das células procarióticas, há vários tipos de depósitos de reserva, conhecidos como **inclusões**. As células podem acumular certos nutrientes quando eles são abundantes e usá-los quando estão escassos no ambiente. Evidências sugerem que macromoléculas concentradas nas inclusões evitam o aumento da pressão osmótica que ocorreria se as moléculas estivessem dispersas no citoplasma. Algumas inclusões são comuns a uma ampla variedade de bactérias, enquanto outras são limitadas a um número pequeno de espécies, servindo assim como base para a identificação.

Grânulos metacromáticos

Os **grânulos metacromáticos** são grandes inclusões que recebem seu nome pelo fato de que, algumas vezes, coram-se de vermelho com certos corantes azuis como o azul de metileno. Coletivamente, eles são conhecidos como **volutina**. A volutina representa uma reserva de fosfato inorgânico (polifosfato) que pode ser usada na síntese de ATP, geralmente sendo formada pelas células que crescem em ambientes ricos em fosfato. Os grânulos metacromáticos são encontrados em algas, fungos e protozoários, bem como em bactérias. Esses grânulos são característicos do *Corynebacterium diphtheriae*, agente causador da difteria; assim, eles possuem importância diagnóstica.

Grânulos polissacarídicos

As inclusões conhecidas como **grânulos polissacarídicos** são caracteristicamente compostas de glicogênio e amido, e sua presença pode ser demonstrada quando iodo é aplicado às células. Na presença de iodo, os grânulos de glicogênio ficam de cor marrom-avermelhada, e os grânulos de amido ficam azuis.

Inclusões lipídicas

As **inclusões lipídicas** aparecem em várias espécies de *Mycobacterium*, *Bacillus*, *Azotobacter*, *Spirillum* e outros gêneros. Um material comum de armazenamento de lipídeos, exclusivo das bactérias, é o polímero ácido poli- β -hidroxibutírico. As inclusões lipídicas são reveladas pela coloração das células com corantes solúveis em gordura, como os corantes de Sudão.

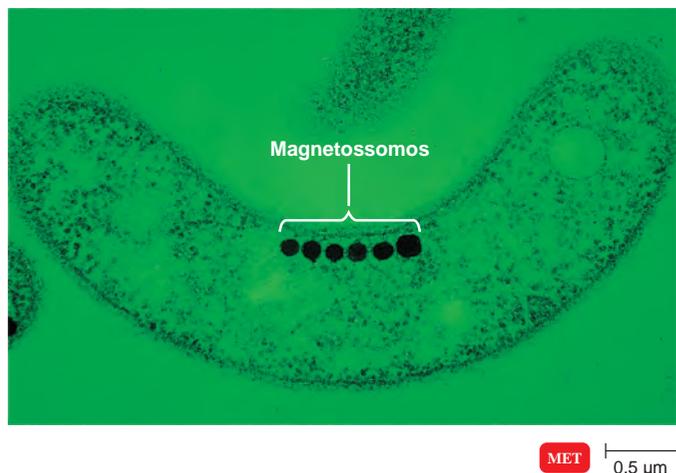


Figura 4.20 Magnetossomos. Essa micrografia do *Magnetospirillum magnetotacticum* mostra uma cadeia de magnetossomos. A membrana externa da parede gram-negativa também é visível.

P Qual a função dos magnetossomos?

Grânulos de enxofre

Certas bactérias – por exemplo, as “bactérias do enxofre” que pertencem ao gênero *Thiobacillus* – obtêm energia oxidando o enxofre e compostos contendo enxofre. Essas bactérias podem armazenar **grânulos de enxofre** na célula, onde eles servem como reserva de energia.

Carboxissomos

Os **carboxissomos** são inclusões que contêm a enzima ribulose-1,5-difosfato-carboxilase. As bactérias que usam dióxido de carbono como sua única fonte de carbono requerem essa enzima para a fixação do dióxido de carbono durante a fotossíntese. Entre as bactérias contendo carboxissomos estão as bactérias nitrificantes, as cianobactérias e os tiobacilos.

Vacúolos de gás

Cavidades ocas encontradas em muitos procariotos aquáticos, incluindo as cianobactérias, as bactérias fotossintéticas anoxigênicas e as halobactérias, são denominadas **vacúolos de gás**. Cada vacúolo consiste em fileiras de várias *vesículas de gás* individuais, que são cilindros ocos recobertos por proteína. Os vacúolos de gás mantêm a flutuação, para que as células possam permanecer na profundidade apropriada de água para receberem quantidades suficientes de oxigênio, luz e nutrientes.

Magnetossomos

Os **magnetossomos** são inclusões de óxido de ferro (Fe_3O_4), formadas por várias bactérias gram-negativas como o *Magnetospirillum magnetotacticum*, que agem como ímãs (**Figura 4.20**). As bactérias podem usar os magnetossomos para se mover para baixo até atingir um local de fixação aceitável. *In vitro*, os magnetossomos podem

decompor o peróxido de hidrogênio, que se forma nas células em presença de oxigênio. Os pesquisadores especulam que os magnetossomos podem proteger a célula contra o acúmulo de peróxido de hidrogênio.

Endosporos

Quando os nutrientes essenciais se esgotam, certas bactérias gram-positivas como as dos gêneros *Clostridium* e *Bacillus* formam células especializadas de “repouso”, denominadas **endosporos** (**Figura 4.21**). Como você verá mais adiante, alguns membros do gênero *Clostridium* causam doenças como a gangrena, o tétano, o botulismo e a intoxicação alimentar. Alguns membros do gênero *Bacillus* causam o antraz (carbúnculo) e a intoxicação alimentar. Exclusivos das bactérias, os endosporos são células desidratadas altamente duráveis, com paredes espessas e camadas adicionais. Eles são formados dentro da membrana celular bacteriana.

Quando liberados no ambiente, podem sobreviver a temperaturas extremas, falta de água e exposição a muitas substâncias químicas tóxicas e radiação. Por exemplo, endosporos de 7.500 anos de *Thermoactinomyces vulgaris* do lodo congelado do Lago Elk, no estado norte-americano de Minnesota, germinaram quando reaquecidos e colocados em um meio nutriente. Foi relatado também que endosporos com idade entre 25 a 40 milhões de anos, encontrados no intestino de uma abelha sem ferrão, aprisionada em âmbar (resina de árvore endurecida) na República Dominicana, teriam germinado quando colocados em meio nutriente. Embora os endosporos verdadeiros sejam encontrados em bactérias gram-positivas, uma espécie gram-negativa, *Coxiella burnetii*, o agente causador da febre Q, forma estruturas semelhantes a endosporos que resistem ao calor e a substâncias químicas e podem ser coradas com corantes para endosporos (veja a Figura 24.14, página 690).

O processo de formação do endosporo dentro de uma célula vegetativa leva várias horas e é conhecido como **esporulação** ou **esporogênese** (**Figura 4.21a**). Células vegetativas de bactérias que formam endosporos iniciam a esporulação quando um nutriente-chave, como uma fonte de carbono ou nitrogênio, torna-se escassa ou indisponível. No primeiro estágio observável da esporulação, um cromossomo bacteriano recém-replicado e uma pequena porção de citoplasma são isolados por uma invaginação da membrana plasmática, denominada *septo do esporo*. O septo do esporo torna-se uma membrana dupla que circunda o cromossomo e o citoplasma. Essa estrutura, inteiramente fechada dentro da célula original, é denominada *pré-esporo*. Camadas espessas de peptidoglicana são dispostas entre as duas lâminas da membrana. Então, uma espessa *capa* de proteína se forma em torno de toda a membrana externa. Esse revestimento é responsável pela resistência dos endosporos a muitas substâncias químicas agressivas. A célula original é degradada, e o endosporo é liberado.

O diâmetro do endosporo pode ser o mesmo, menor ou maior que o diâmetro da célula vegetativa. Dependendo da espécie, o endosporo pode ser *terminal* (em uma extremidade), *subterminal* (próximo a uma extremidade; **Figura 4.21b**) ou *central*, dentro da célula vegetativa. Quando o endosporo amadurece, a parede celu-

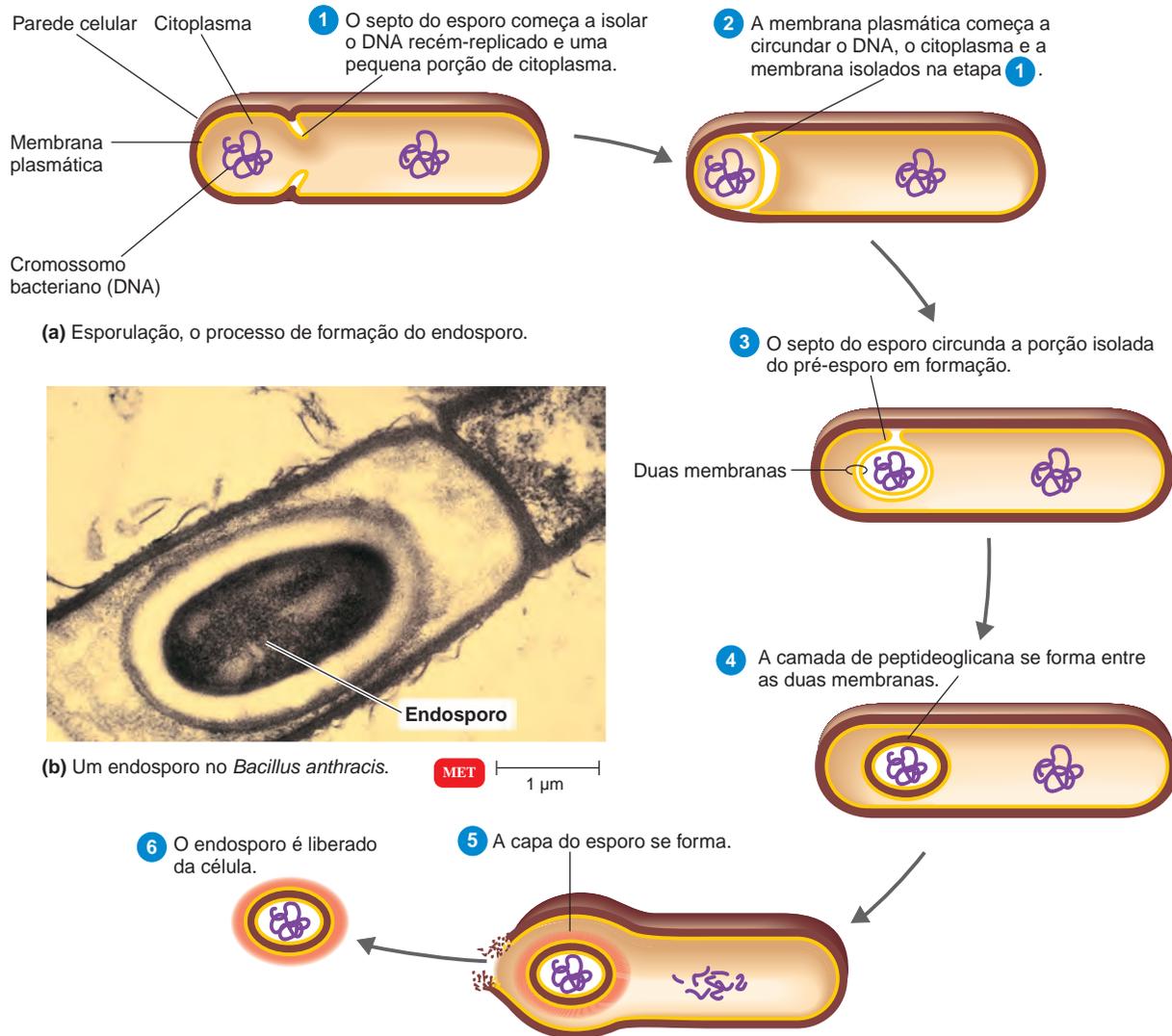


Figura 4.21 Formação do endosporo por esporulação.

P Sob que condições os endosporos são formados pelas bactérias?

lar vegetativa se rompe (lise), matando a célula, e o endosporo é liberado.

A maior parte da água presente no citoplasma do pré-esporo é eliminada no momento em que a esporulação está completa, e os endosporos não realizam reações metabólicas. O cerne altamente desidratado do endosporo contém somente DNA, pequenas quantidades de RNA, ribossomos, enzimas e algumas moléculas pequenas importantes. Essas últimas incluem uma quantidade notavelmente grande de um ácido orgânico denominado *ácido dipicolínico* (encontrado no citoplasma) que é acompanhado por grande número de íons de cálcio. Esses componentes celulares são essenciais para retomar posteriormente o metabolismo.

Os endosporos podem permanecer dormentes por milhares de anos. Um endosporo retorna ao seu estado vegetativo por um pro-

cesso denominado **germinação**. A germinação é ativada por uma lesão física ou química no revestimento do endosporo. Então, as enzimas do endosporo rompem as camadas extras que o circundam, a água entra, e o metabolismo recomeça. Como uma célula vegetativa forma um único endosporo que, após a germinação, permanece uma célula única, a esporulação na bactéria *não* é um meio de reprodução. Esse processo não aumenta o número de células. Os endosporos bacterianos diferem dos esporos formados por actinomicetos (procariotos) e fungos eucariotos e algas, os quais se destacam da célula parental e desenvolvem um outro organismo, o que representa uma reprodução.

Os endosporos são importantes do ponto de vista clínico e para a indústria alimentícia, pois são resistentes a processos que normalmente matam as células vegetativas. Esses processos incluem o aquecimento, o congelamento, a dessecação, o uso de substâncias

químicas e a radiação. Enquanto a maioria das células vegetativas é morta por temperaturas acima de 70°C, os endosporos podem sobreviver em água fervente por várias horas ou mais. Os endosporos de bactéria termofílicas (que apreciam o calor) podem sobreviver na água fervente por 19 horas. As bactérias formadoras de endosporos são um problema para a indústria de alimentos, pois podem sobreviver ao subprocessamento e, se ocorrerem condições para o crescimento, algumas espécies produzirão toxinas e doença. Métodos especiais para controlar os organismos que produzem endosporos são discutidos no Capítulo 7.

TESTE SEU CONHECIMENTO

- ✓ Onde o DNA está localizado na célula procariótica? **4-10**
- ✓ Qual a função geral das inclusões? **4-11**
- ✓ Sob que condições os endosporos são formados? **4-12**

* * *

Após termos examinado a anatomia funcional da célula procariótica, veremos agora a anatomia funcional da célula eucariótica.

A CÉLULA EUCARIÓTICA

Como mencionado anteriormente, os organismos eucarióticos incluem as algas, os protozoários, os fungos, as plantas e os animais. A célula eucariótica é tipicamente maior e mais complexa do ponto de vista estrutural que a célula procariótica (**Figura 4.22**). Quando a estrutura da célula procariótica na **Figura 4.6** é comparada com a da célula eucariótica, as diferenças entre os dois tipos de células tornam-se aparentes. As principais diferenças entre as células procarióticas e eucarióticas são resumidas na **Tabela 4.2**, página 101.

A seguinte discussão das células eucarióticas acompanhará em paralelo nossa discussão das células procarióticas, iniciando com as estruturas que se estendem para fora da célula.

Flagelos e cílios

OBJETIVO DO APRENDIZADO

4-13 Diferenciar os flagelos procarióticos e eucarióticos.

Muitos tipos de células eucarióticas possuem projeções que são usadas para a locomoção celular ou para mover substâncias ao longo da superfície celular. Essas projeções contêm citoplasma e são revestidas por membrana plasmática. Se as projeções são poucas e longas em relação ao tamanho da célula, são denominadas **flagelos**. Se as projeções são numerosas e curtas, são denominadas **cílios**.

As algas do gênero *Euglena* usam um flagelo para a locomoção, enquanto os protozoários, como o *Tetrahymena*, usam cílios para a locomoção (**Figura 4.23a e b**). Os flagelos e os cílios estão ancorados à membrana plasmática por um corpo basal e consistem em nove pares (parelhas) de microtúbulos arranjados em um anel, mais outros dois microtúbulos isolados no centro do anel, em um arranjo denominado **arranjo 9 + 2** (**Figura 4.23c**). Os **microtúbulos** são tubos longos ocos, compostos de uma proteína denominada *tubulina*. Um flagelo procariótico gira, mas um flagelo eucariótico se move de forma ondulante (**Figura 4.23d**). Para ajudar a manter os materiais estranhos fora dos pulmões, as células ciliadas do sistema respiratório humano movem os materiais ao longo da superfície das células nos tubos brônquicos e traqueia, em direção à garganta e à boca (veja a **Figura 16.4**, página 452).

A parede celular e o glicocálice

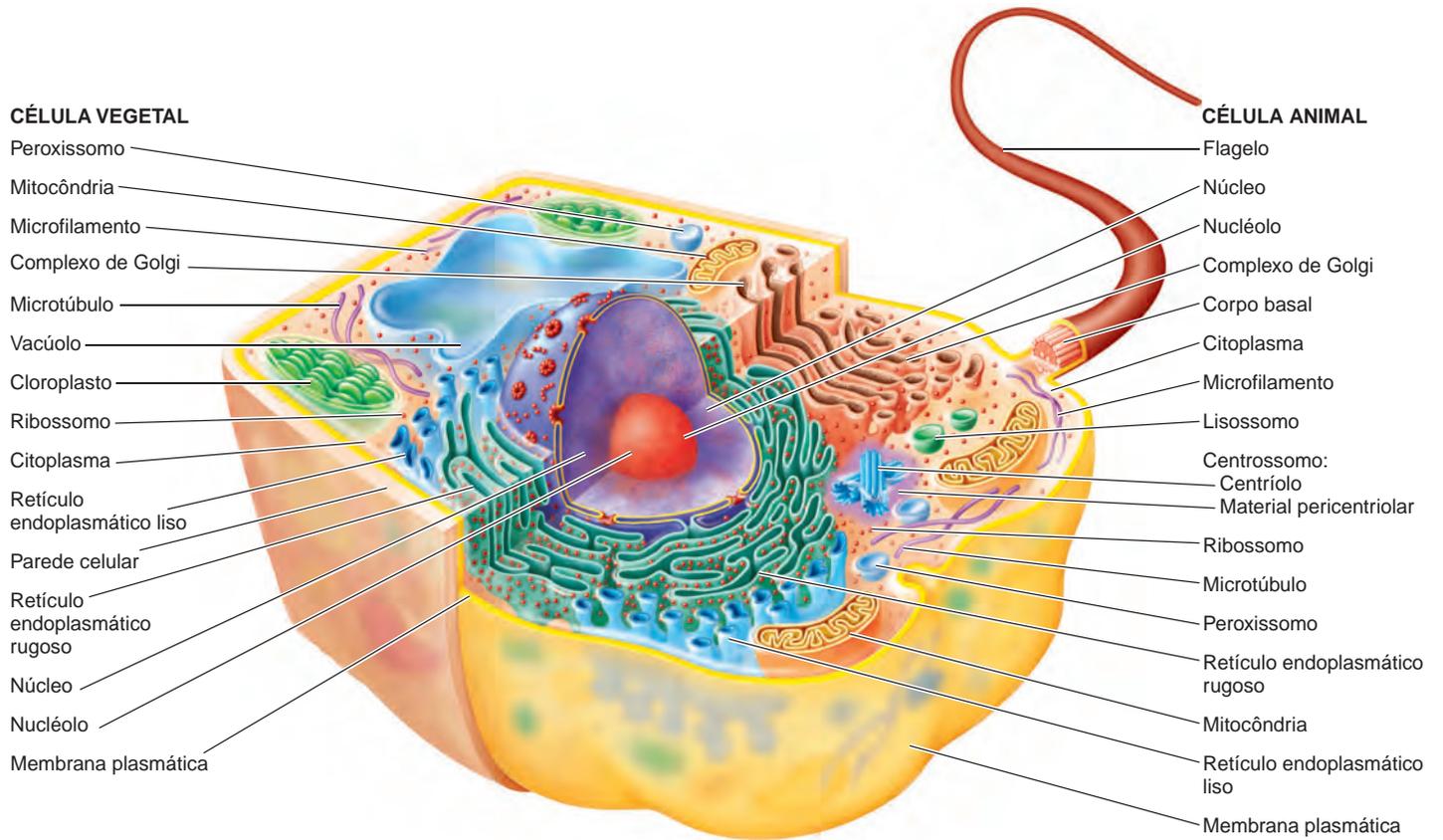
OBJETIVO DO APRENDIZADO

4-14 Comparar e contrastar a parede celular e o glicocálice de células procarióticas e eucarióticas.

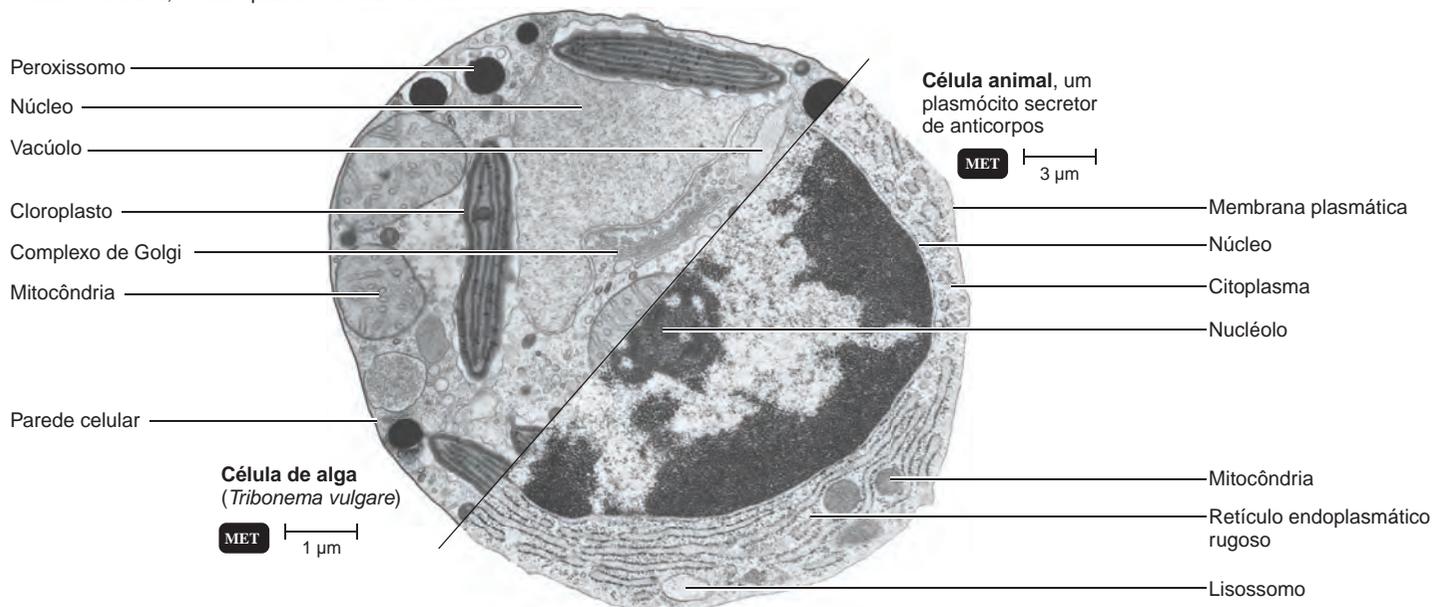
A maioria das células eucarióticas possui paredes celulares, embora elas geralmente sejam muito mais simples que as das células procarióticas. Muitas algas possuem paredes celulares consistindo do polissacarídeo *celulose* (como todas as plantas); outras substâncias químicas também podem estar presentes. As paredes celulares de alguns fungos também contêm celulose, mas, na maioria dos fungos, o principal componente estrutural da parede celular é o polissacarídeo *quitina*, um polímero de unidades de N-acetilglicosamina (NAG). (A quitina também é o principal componente estrutural do exoesqueleto dos crustáceos e insetos.) As paredes celulares das leveduras contêm os polissacarídeos *glicana* e *manana*. Em eucariotos que não possuem parede celular, a membrana plasmática pode ser o revestimento externo; contudo, as células que têm contato direto com o ambiente podem ter revestimentos fora da membrana plasmática. Os protozoários não possuem uma parede celular típica; em vez disso, eles têm uma proteína externa de revestimento flexível denominada *película*.

Em outras células eucarióticas, incluindo as células animais, a membrana plasmática é coberta por um **glicocálice**, uma camada de material contendo quantidades substanciais de carboidratos adesivos. Alguns desses carboidratos são ligados covalentemente a proteínas e lipídeos na membrana plasmática, formando glicoproteínas e glicolipídeos que ancoram o glicocálice à célula. O glicocálice reforça a superfície celular, auxilia a união das células umas às outras e pode contribuir para o reconhecimento entre as células.

P&R As células eucarióticas não contêm peptidoglicana, a estrutura da parede celular procariótica. Isso é significativo clinicamente, pois os antibióticos como as penicilinas e as cefalosporinas atuam contra a peptidoglicana, não afetando as células eucarióticas humanas.



(a) Diagrama altamente esquemático da composição de uma célula eucariótica, metade planta e metade animal.



(b) Micrografias eletrônicas de transmissão de uma célula vegetal e uma célula animal.

Figura 4.22 Células eucarióticas mostrando estruturas típicas.

P Que reinos contêm os organismos eucarióticos?

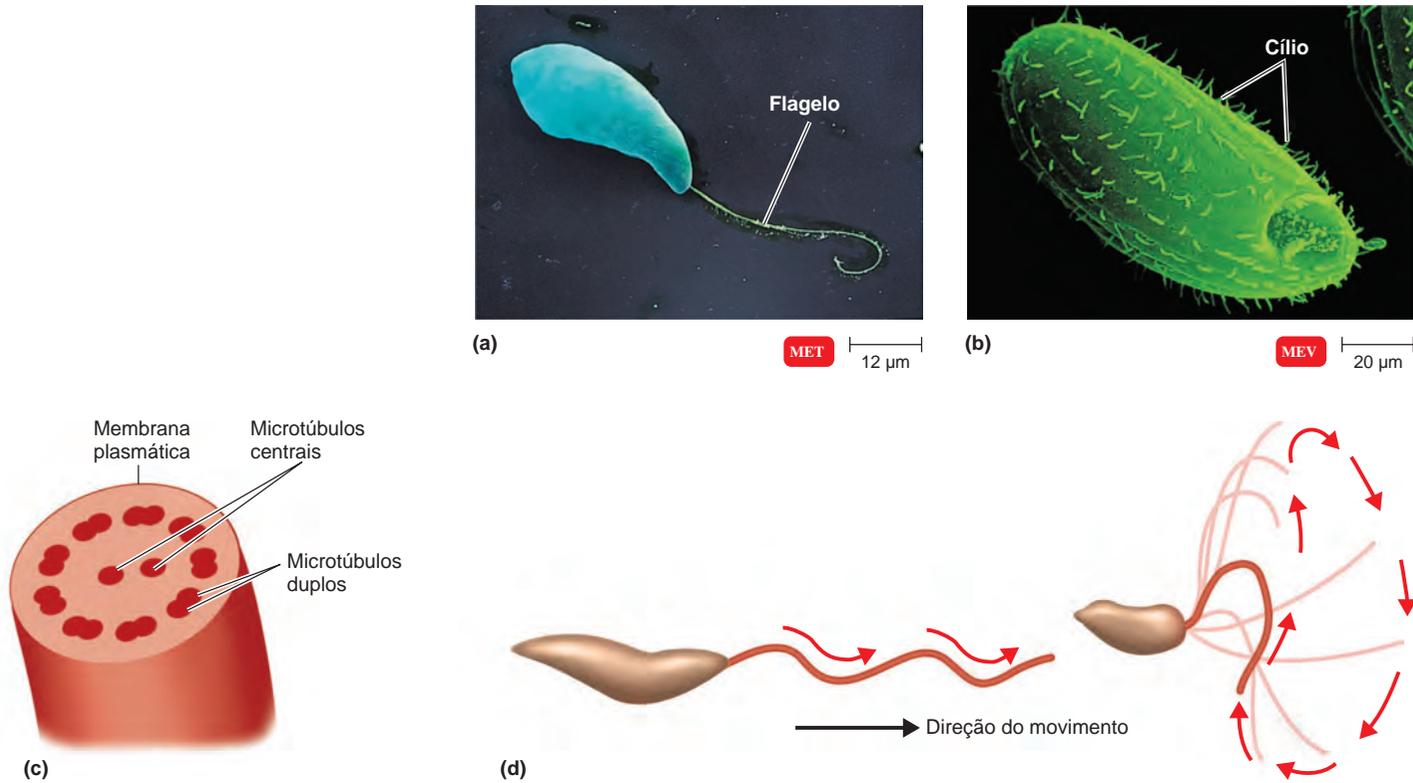


Figura 4.23 Flagelos e cílios eucarióticos. **(a)** Uma micrografia da *Euglena*, uma alga que contém clorofila, com seu flagelo. **(b)** Uma micrografia de *Tetrahymena*, um protozoário comum de água fresca, com cílios. **(c)** A estrutura interna de um flagelo (ou cílio), mostrando o arranjo $9 + 2$ de microtúbulos. **(d)** O padrão de movimento de um flagelo eucariótico.

P Qual a diferença entre os flagelos procarióticos e eucarióticos?

A membrana plasmática (citoplasmática)

OBJETIVO DO APRENDIZADO

4-15 Comparar e contrastar as membranas plasmáticas de procariotos e eucariotos.

As **membranas plasmáticas (citoplasmáticas)** das células eucarióticas e procarióticas são muito similares na função e na estrutura básica. Existem, contudo, diferenças nos tipos de proteínas encontradas nas membranas. As membranas eucarióticas também contêm carboidratos, que servem como sítios de ligação para as bactérias e como sítios receptores que assumem um papel nas funções de reconhecimento entre as células. As membranas plasmáticas eucarióticas também contêm **esteróis**, lipídeos complexos não encontrados nas membranas plasmáticas procarióticas (com exceção das células do *Mycoplasma*). Os esteróis parecem estar associados com a capacidade das membranas de resistir à lise resultante da elevação da pressão osmótica.

As substâncias podem atravessar as membranas plasmáticas eucarióticas e procarióticas por difusão simples, difusão facilitada, osmose ou transporte ativo. A translocação de grupo não ocorre em células eucarióticas. Entretanto, as células eucarióticas podem

usar um mecanismo denominado **endocitose**. Isso ocorre quando um segmento da membrana plasmática circunda uma partícula ou molécula grande, recobre-a e a conduz para dentro da célula.

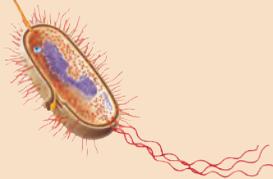
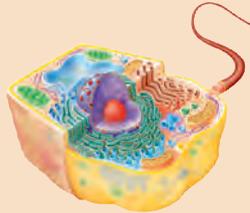
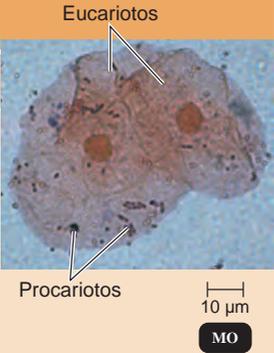
Dois tipos muito importantes de endocitose são a fagocitose e a pinocitose. Durante a **fagocitose**, projeções celulares denominadas pseudópodes englobam as partículas e as trazem para dentro da célula. A fagocitose é usada pelos leucócitos para destruir bactérias e substâncias estranhas (veja a Figura 16.8, página 461, e uma discussão mais aprofundada no Capítulo 16). Na **pinocitose**, a membrana plasmática dobra-se para dentro, trazendo o líquido extracelular para o interior da célula, junto com qualquer substância que esteja dissolvida nele. A pinocitose é uma das maneiras pelas quais os vírus podem entrar nas células animais (veja a Figura 13.14a, página 384).

Citoplasma

OBJETIVO DO APRENDIZADO

4-16 Comparar e contrastar o citoplasma de eucariotos e procariotos.

O **citoplasma** das células eucarióticas inclui as substâncias no interior da membrana plasmática e externas ao núcleo (veja a Figura 4.22). O citoplasma é a substância na qual vários componentes ce-

Tabela 4.2 Principais diferenças entre as células procarióticas e eucarióticas		
Característica	Procarioto	Eucarioto
		
		
Tamanho da célula	Tipicamente 0,2 a 2,0 μm de diâmetro	Tipicamente 10 a 100 μm de diâmetro
Núcleo	Sem membrana nuclear ou nucléolo	Núcleo verdadeiro, consistindo de membrana nuclear e nucléolo
Organelas revestidas por membrana	Ausentes	Presentes; os exemplos incluem lisossomos, complexo de Golgi, retículo endoplasmático, mitocôndrias e cloroplastos
Flagelos	Consistem em dois blocos construtivos de proteína	Complexos; consistem em múltiplos microtúbulos
Glicocálice	Presente como cápsula ou camada viscosa	Presente em algumas células que não possuem uma parede celular
Parede celular	Geralmente presente; complexa do ponto de vista químico (a parede celular bacteriana típica inclui peptidoglicana)	Quando presente, quimicamente simples (inclui celulose e quitina)
Membrana plasmática	Sem carboidratos e geralmente não tem esteróis	Esteróis e carboidratos que servem como receptores
Citoplasma	Sem citoesqueleto ou corrente citoplasmática	Citoesqueleto, corrente citoplasmática
Ribossomos	Tamanho menor (70S)	Tamanho maior (80S); tamanho menor (70S) nas organelas
Cromossomo (DNA)	Normalmente um único cromossomo circular; não possui histonas	Múltiplos cromossomos lineares com histonas
Divisão celular	Fissão binária	Envolve mitose
Recombinação sexual	Nenhuma; somente transferência de DNA	Envolve meiose

lulares são encontrados. (O termo **citossol** se refere à porção líquida do citoplasma.) Uma importante diferença entre o citoplasma eucariótico e o procariótico é que o citoplasma de eucariotos possui uma estrutura interna complexa, consistindo de bastões extremamente pequenos (*microfilamentos* e *filamentos intermediários*) e cilindros (*microtúbulos*). Juntos, eles formam o **citoesqueleto**. O citoesqueleto fornece suporte e aspecto morfológico, auxiliando no transporte das substâncias através da célula (e até mesmo para mover toda a célula, como na fagocitose). O movimento do citoplasma eucariótico de uma parte da célula para outra, que auxilia a distribuir os nutrientes e mover a célula sobre uma superfície, é denominado **fluxo citoplasmático**. Outra diferença entre o citoplasma procariótico e o eucariótico é que muitas das enzimas importantes encontradas no líquido citoplasmático dos procariotos estão contidas nas organelas dos eucariotos.

Ribossomos

OBJETIVO DO APRENDIZADO

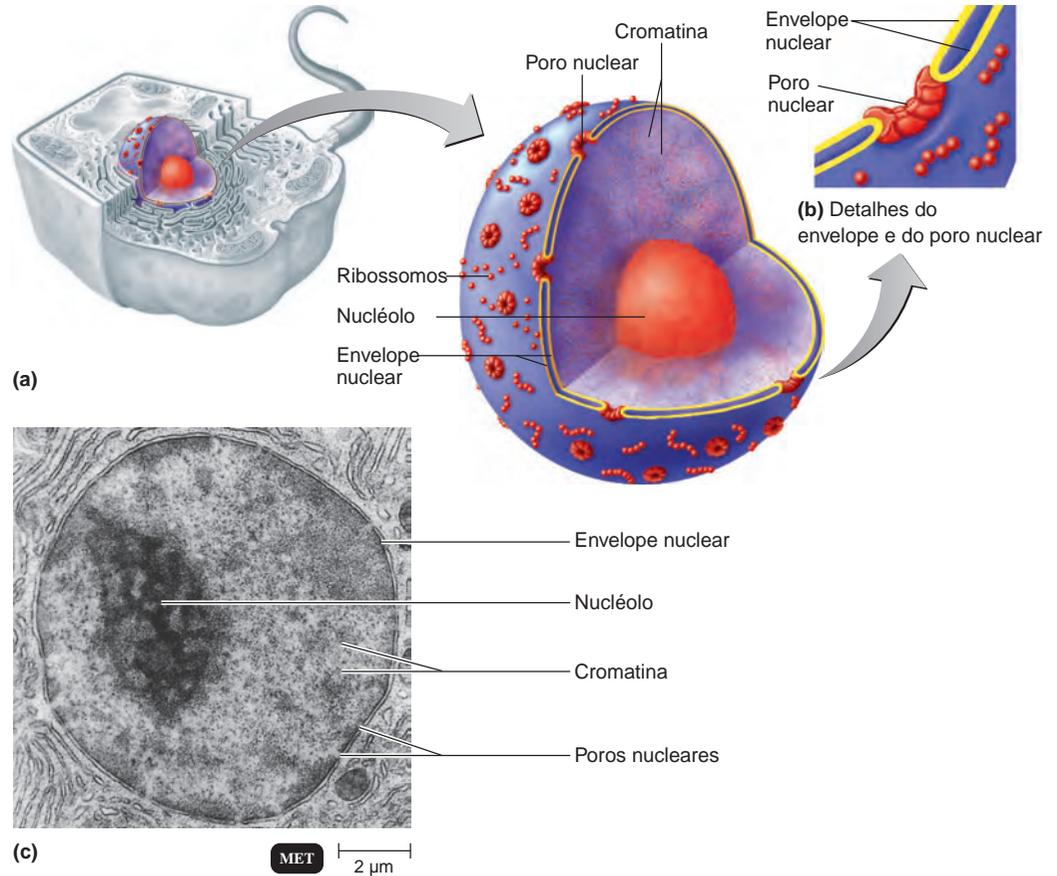
4-17 Comparar a estrutura e a função dos ribossomos de eucariotos e procariotos.

Ligados à superfície externa do retículo endoplasmático rugoso (discutido na página 103) estão os **ribossomos** (veja a Figura 4.25), que também são encontrados livres no citoplasma. Como nos procariotos, os ribossomos são locais de síntese proteica na célula.

Os ribossomos do retículo endoplasmático eucariótico e do citoplasma são mais largos e mais densos que os das células procarióticas. Esses ribossomos eucarióticos são 80S, cada um dos quais consistindo em uma subunidade maior de 60S contendo três moléculas de rRNA e uma subunidade menor 40S com uma molécula

Figura 4.24 O núcleo eucariótico. (a, b) Desenhos de detalhes de um núcleo. (c) Uma micrografia de um núcleo.

P O que mantém o núcleo suspenso na célula?



de rRNA. As subunidades são feitas separadamente no nucléolo e, uma vez produzidas, deixam o núcleo e se acoplam no citosol. Cloroplastos e mitocôndrias contêm ribossomos 70S, o que pode indicar sua evolução a partir dos procariotos. (Essa hipótese é discutida na página 106.) O papel dos ribossomos na síntese proteica será discutido em mais detalhes no Capítulo 8.

Alguns ribossomos, chamados de *ribossomos livres*, estão desligados de quaisquer estruturas no citoplasma. Os ribossomos livres sintetizam principalmente as proteínas utilizadas dentro da célula. Outros ribossomos, chamados de *ribossomos ligados à membrana*, se aderem à membrana nuclear e ao retículo endoplasmático. Esses ribossomos sintetizam as proteínas destinadas à inserção na membrana plasmática ou à exportação a partir da célula onde foram produzidas. Os ribossomos localizados dentro da mitocôndria sintetizam as proteínas mitocondriais. Algumas vezes, 10 a 20 ribossomos se juntam em um arranjo enfileirado denominado *polirribossomo*.

TESTE SEU CONHECIMENTO

- ✓ Identifique ao menos uma diferença significativa entre cílios e flagelos eucarióticos e procarióticos, paredes celulares, membranas plasmáticas e citoplasma. **4-13 a 4-16**
- ✓ O antibiótico eritromicina se liga à porção 50S do ribossomo. Qual o efeito dessa ligação na célula procariótica? E na célula eucariótica? **4-17**

Organelas

OBJETIVOS DO APRENDIZADO

4-18 Definir *organela*.

4-19 Descrever as funções do núcleo, do retículo endoplasmático, do complexo de Golgi, dos lisossomos, dos vacúolos, das mitocôndrias, dos cloroplastos, dos peroxissomos e dos centríolos.

As **organelas** são estruturas com formatos específicos e funções especializadas, sendo características das células eucarióticas. Elas incluem o núcleo, o retículo endoplasmático, o complexo de Golgi, os lisossomos, os vacúolos, as mitocôndrias, os cloroplastos, os peroxissomos e os centríolos. Nem todas as organelas descritas podem ser encontradas em todas as células. Certas células possuem seu próprio tipo e distribuição de organelas, com base em especialização, idade e nível de atividade.

O núcleo

A organela eucariótica mais característica é o núcleo (veja a Figura 4.22). O **núcleo** (Figura 4.24) normalmente é esférico ou oval, sendo frequentemente a maior estrutura na célula, e contém quase toda a informação hereditária (DNA). Algum DNA também é encontrado nas mitocôndrias e nos cloroplastos dos organismos fotosintéticos.

O núcleo é circundado por uma membrana dupla denominada **envelope nuclear**. Ambas as membranas lembram a membra-

na plasmática em sua estrutura. Pequenos canais na membrana chamados de **poros nucleares** permitem ao núcleo se comunicar com o citoplasma (Figura 4.24b). Os poros nucleares controlam o movimento de substâncias entre o núcleo e o citoplasma. Dentro do envelope nuclear existem um ou mais corpos esféricos, denominados **nucléolos**. Os nucléolos são, na verdade, regiões condensadas de cromossomos onde o RNA ribossômico está sendo sintetizado. O RNA ribossômico é um componente essencial dos ribossomos.

O núcleo também contém a maior parte do DNA da célula, que é combinado a várias proteínas, incluindo algumas proteínas básicas denominadas **histonas** e não histonas. A combinação de cerca de 165 pares de bases de DNA e 9 moléculas de histonas é referida como um **nucleossoma**. Quando a célula não está se reproduzindo, o DNA e suas proteínas associadas parecem uma massa enovelada, denominada **cromatina**. Durante a divisão nuclear, a cromatina se enrola em corpos semelhantes a bastões curtos e espessos denominados **cromossomos**. Os cromossomos procarióticos não sofrem esse processo, não possuem histonas e não estão revestidos por um envelope nuclear.

As células eucarióticas necessitam de dois elaborados mecanismos, a mitose e a meiose, para segregar cromossomos antes da divisão celular. Nenhum desses processos ocorre nas células procarióticas.

Retículo endoplasmático

Dentro do citoplasma das células eucarióticas está o **retículo endoplasmático**, ou **RE**, uma extensa rede de sacos membranosos achatados ou túbulos denominados **cisternas** (Figura 4.25). A rede do RE é contínua com o envelope nuclear (veja a Figura 4.22a).

A maioria das células eucarióticas contém duas formas de RE distintas, mas inter-relacionadas, que diferem em estrutura e função. A membrana do **RE rugoso** é contínua com a membrana nuclear e normalmente se dobra em uma série de sacos achatados. A superfície exterior do RE rugoso é salpicada de ribossomos, o local da síntese proteica. Proteínas sintetizadas pelos ribossomos aderidos ao RE rugoso penetram nas cisternas dentro do RE para processamento e seleção. Em alguns casos, as enzimas dentro das cisternas agregam as proteínas a carboidratos para formar glicoproteínas. Em outros casos, as enzimas aderem as proteínas aos fosfolipídeos, também sintetizados pelo RE rugoso. Essas moléculas podem ser incorporadas às membranas das organelas ou à membrana plasmática. Dessa forma, o RE rugoso é uma fábrica para a síntese de proteínas secretórias e moléculas das membranas.

O **RE liso** se estende a partir do RE rugoso para formar uma rede de túbulos de membranas (veja a Figura 4.25). Diferente do RE rugoso, o RE liso não possui ribossomos na superfície externa de sua membrana. Entretanto, o RE liso contém enzimas exclusivas que o tornam funcionalmente mais diverso que o RE rugoso. Embora não sintetize proteínas, o RE liso sintetiza fosfolipídeos, assim como o RE rugoso. O RE liso também sintetiza gorduras e esteroides, como o estrogênio e a testosterona. Nas células hepáticas, as enzimas do RE liso ajudam a liberar a glicose na corrente sanguínea e a inativar ou detoxificar drogas e outras substâncias potencialmente nocivas (p. ex., o álcool). Nas células musculares,

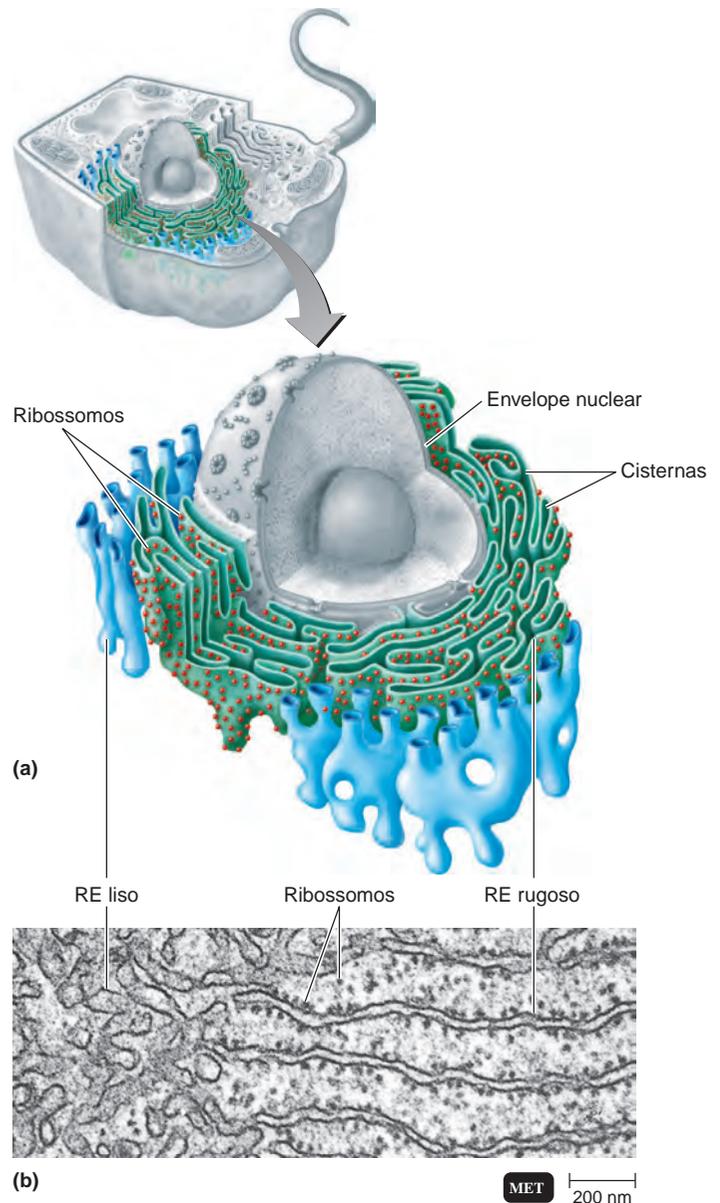


Figura 4.25 Retículo endoplasmático rugoso e ribossomos. (a) Um desenho dos detalhes do retículo endoplasmático. (b) Uma micrografia do retículo endoplasmático rugoso e dos ribossomos.

P Qual a diferença entre o RE rugoso e o RE liso?

os íons cálcio liberados do retículo sarcoplasmático, uma forma de RE liso, acionam o processo de contração.

Complexo de Golgi

A maioria das proteínas sintetizadas pelos ribossomos aderidos ao RE rugoso é transportada para outras regiões da célula. O primeiro passo do percurso é através de uma organela denominada **complexo de Golgi**, que consiste em 3 a 20 cisternas que lembram uma pilha de pães sírios (Figura 4.26). As cisternas frequentemente

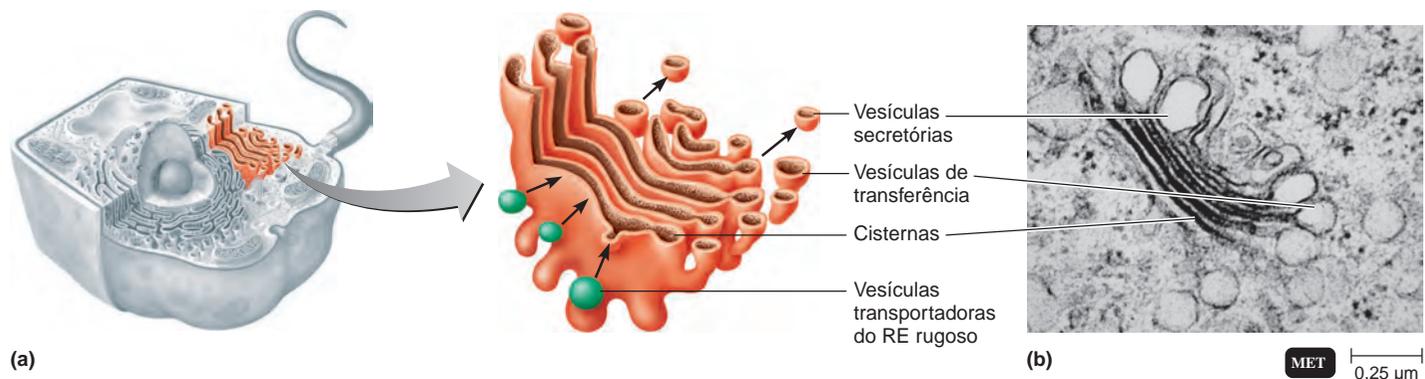


Figura 4.26 O complexo de Golgi. (a) Um desenho dos detalhes de um complexo de Golgi. (b) Uma micrografia de um complexo de Golgi.

P Qual a função do complexo de Golgi?

te são curvas, dando ao complexo de Golgi um formato que lembra uma xícara.

As proteínas sintetizadas pelos ribossomos no RE rugoso são circundadas por uma porção da membrana do RE, que eventualmente brota da superfície da membrana para formar uma **vesícula transportadora**. Essa vesícula se funde com a cisterna do complexo de Golgi, liberando as proteínas dentro da cisterna. As proteínas são modificadas e transportadas de uma cisterna para a outra através das **vesículas de transferência** que brotam nos bordos das cisternas. As enzimas nas cisternas modificam as proteínas para formar glicoproteínas, glicolipídeos e lipoproteínas. Algumas dessas proteínas processadas deixam as cisternas nas **vesículas secretórias**, que se soltam da cisterna e entregam as proteínas para a membrana plasmática, onde são liberadas por exocitose. Outras proteínas processadas deixam as cisternas em vesículas que liberam seu conteúdo para ser incorporado à membrana plasmática. Finalmente, algumas proteínas processadas deixam as cisternas em vesículas que são chamadas de **vesículas de armazenamento**. A principal vesícula de armazenamento é o lisossomo, cuja estrutura e funções serão discutidas a seguir.

Lisossomos

Os **lisossomos** são formados a partir dos complexos de Golgi e parecem esferas revestidas por uma membrana. Ao contrário das mitocôndrias, os lisossomos têm somente uma única membrana e não possuem estrutura interna (veja a Figura 4.22). Porém, eles contêm em torno de 40 tipos diferentes de enzimas digestivas, capazes de degradar muitos tipos de moléculas. Além disso, essas enzimas podem ainda digerir bactérias que penetram na célula. Os leucócitos humanos, que usam a fagocitose para ingerir bactérias, contêm grandes números de lisossomos.

Vacúolos

Um **vacúolo** (veja a Figura 4.22) é um espaço, ou uma cavidade, no citoplasma de uma célula que é revestido por uma membrana

chamada de **tonoplasto**. Nas células vegetais, os vacúolos podem ocupar de 5 a 90% do volume celular, dependendo do tipo de célula. Eles são derivados dos complexos de Golgi e possuem várias funções. Alguns vacúolos servem como organelas temporárias de armazenamento para substâncias como as proteínas, os açúcares, os ácidos orgânicos e os íons inorgânicos. Outros vacúolos se formam durante a endocitose para auxiliar a trazer alimento para dentro da célula. Muitas células vegetais também armazenam subprodutos metabólicos e toxinas que, de outro modo, seriam nocivos ao se acumular no citoplasma. Finalmente, os vacúolos podem captar água, permitindo às células das plantas aumentarem de tamanho e também fornecendo rigidez às folhas e aos caules.

Mitocôndrias

Organelas esféricas, ou em forma cilíndrica, denominadas **mitocôndrias** existem no citoplasma da maioria das células eucarióticas (veja a Figura 4.22). O número de mitocôndrias por célula varia muito entre tipos diferentes de células. Por exemplo, o protozoário *Giardia* não tem nenhuma, enquanto uma célula hepática possui de 1.000 a 2.000 mitocôndrias. Uma mitocôndria consiste em uma membrana dupla similar em estrutura à membrana plasmática (**Figura 4.27**). A membrana mitocondrial externa é lisa, mas a interna está organizada em uma série de pregas denominadas **cristas**. O centro da mitocôndria é uma substância semifluida denominada **matriz**. Devido à natureza e ao arranjo das cristas, a membrana interna fornece uma enorme superfície em que as reações químicas podem ocorrer. Algumas proteínas que fazem parte da respiração celular, incluindo a enzima que produz o ATP, estão localizadas nas cristas da membrana mitocondrial interna, e muitas das etapas metabólicas envolvidas na respiração celular estão concentradas na matriz (veja o Capítulo 5). As mitocôndrias frequentemente são consideradas o “gerador da célula”, devido ao seu papel central na produção de ATP.

As mitocôndrias contêm ribossomos 70S e algum DNA próprio, bem como a maquinaria necessária para replicar, transcrever e traduzir a informação codificada pelo seu DNA. Além disso, as mitocôndrias podem se reproduzir mais ou menos por si mesmas, crescendo e se dividindo em duas.

Cloroplastos

As algas e as plantas verdes contêm uma organela exclusiva denominada **cloroplasto** (Figura 4.28), uma estrutura revestida por membrana que contém o pigmento clorofila e as enzimas necessárias para as fases de captação de luz da fotossíntese (veja o Capítulo 5). A clorofila está contida em sacos achatados de membrana denominados **tilacoides**. As pilhas de tilacoides são denominadas *grana* (Figura 4.28).

Assim como as mitocôndrias, os cloroplastos contêm ribossomos 70S, DNA e enzimas envolvidos na síntese proteica. Eles são capazes de se multiplicar por si próprios dentro da célula. O modo pelo qual os cloroplastos e as mitocôndrias se multiplicam – aumentando de tamanho e então se dividindo em dois – é notavelmente remanescente da multiplicação bacteriana.

Peroxisomos

Organelas similares em estrutura aos lisossomos, mas menores, são chamadas de **peroxissomos** (veja a Figura 4.22). Embora antigamente se pensasse que os peroxissomos brotassem do RE, atualmente se concorda que eles se formam pela divisão de peroxissomos preexistentes.

Os peroxissomos contêm uma ou mais enzimas capazes de oxidar substâncias orgânicas variadas. Por exemplo, substâncias como os aminoácidos e os ácidos graxos são oxidadas nos peroxissomos como parte normal do metabolismo. Além disso, as enzimas nos peroxissomos oxidam substâncias tóxicas, como o álcool. Um subproduto das reações de oxidação é o peróxido de hidrogênio (H_2O_2), um componente potencialmente tóxico. Contudo, os peroxissomos também contêm a enzima *catalase*, que decompõe o H_2O_2 (veja o Capítulo 6, página 162). Uma vez que a geração e a degradação de H_2O_2 ocorrem na mesma organela, os peroxissomos protegem outras partes da célula dos efeitos tóxicos do H_2O_2 .

Centrossomo

O **centrossomo**, localizado próximo ao núcleo, consiste em dois componentes: a área pericentriolar e os centríolos (veja a Figura 4.22). O *material pericentriolar* é a região do citosol composta de uma densa rede de pequenas fibras proteicas. Essa área é o centro organizacional para o fuso mitótico, que desempenha um papel fundamental na divisão celular e na formação de microtúbulos em células que não estão se dividindo. Dentro do material pericentriolar está um par de estruturas cilíndricas denominadas *centríolos*, e cada uma é composta de nove grupos de três microtúbulos (triplos) dispostos de forma circular, em um arranjo denominado *arranjo 9 + 0*. O 9 se refere aos nove grupos de microtúbulos, e o 0 se refere à

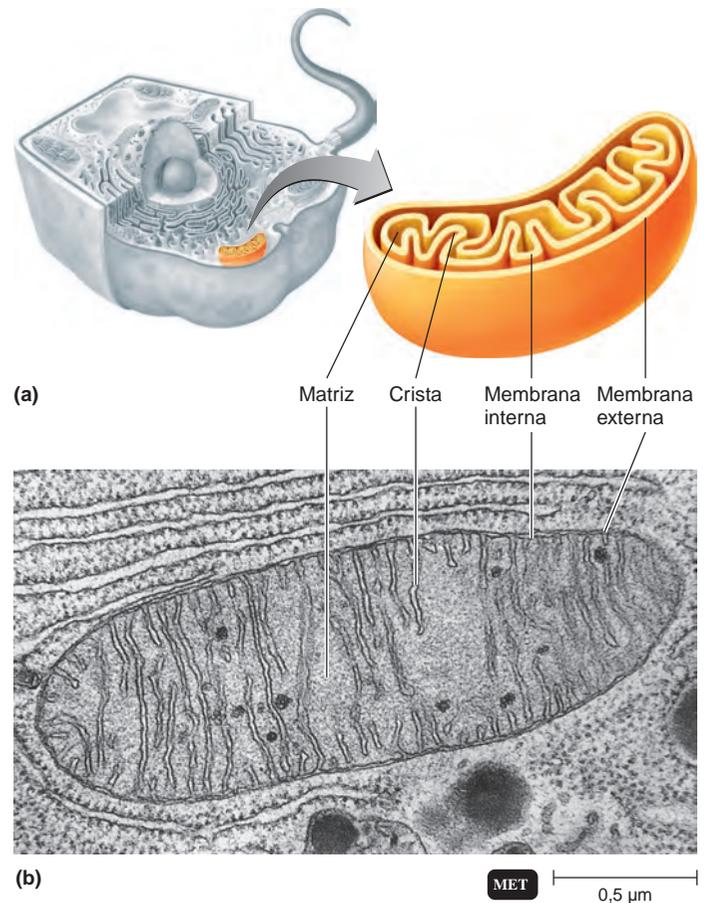


Figura 4.27 Mitocôndria. (a) Um desenho dos detalhes de uma mitocôndria. (b) Uma micrografia de uma mitocôndria de uma célula pancreática de um rato.

P Em que as mitocôndrias são similares às células procarióticas?

ausência de microtúbulos no centro. O eixo longo de um centríolo está em ângulo reto com o eixo longo de outro.

TESTE SEU CONHECIMENTO

- ✓ Compare a estrutura do núcleo de um eucarioto com o nucleóide de um procarioto. **4-18**
- ✓ Como o RE liso e o RE rugoso se comparam estrutural e funcionalmente? **4-19**

A evolução dos eucariotos

OBJETIVO DO APRENDIZADO

- 4-20** Discutir a evidência que dá suporte à teoria endossimbiótica da evolução dos eucariotos.

Os biólogos geralmente acreditam que a vida surgiu na Terra sob a forma de organismos muito simples, semelhantes a células

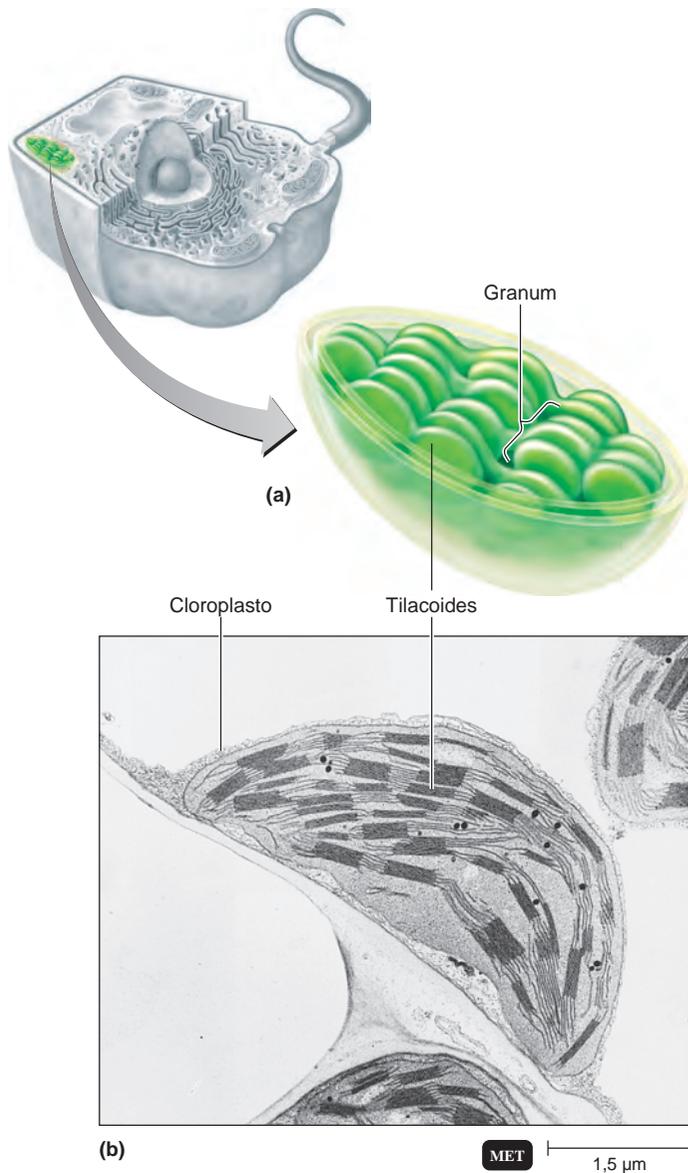


Figura 4.28 Cloroplastos. A fotossíntese ocorre nos cloroplastos; os pigmentos que captam a luz estão localizados nos tilacoides. **(a)** Um desenho dos detalhes de um cloroplasto, mostrando os *grana*. **(b)** Uma micrografia de cloroplastos em uma célula vegetal.

P Quais as semelhanças entre os cloroplastos e as células procarióticas?

procarióticas, há cerca de 3,5 a 4 bilhões de anos. Mais ou menos 2,5 bilhões de anos atrás, as primeiras células eucarióticas evoluí-

ram das células procarióticas. Lembre-se de que os procariotos e os eucariotos diferem principalmente porque os eucariotos possuem organelas altamente especializadas. A teoria que explica a origem dos eucariotos a partir dos procariotos, primeiro apresentada por Lynn Margulis, é a **teoria endossimbiótica**. Segundo essa teoria, células bacterianas maiores perderam sua parede celular e engoliram células bacterianas menores. Essa relação, em que um organismo vive dentro de outro, é chamada de *endossimbiose* (simbiose = viver junto).

De acordo com a teoria endossimbiótica, o eucarioto ancestral desenvolveu um núcleo rudimentar quando a membrana plasmática se dobrou em volta do cromossomo (veja a Figura 10.2, página 277). Essa célula, chamada de nucleoplasma, pode ter ingerido bactérias aeróbicas. Algumas bactérias ingeridas viveram dentro do nucleoplasma hospedeiro. Essa organização evoluiu para uma relação simbiótica em que o núcleo hospedeiro fornecia nutrientes e a bactéria endossimbiótica produzia energia que poderia ser usada pelo nucleoplasma. Do mesmo modo, os cloroplastos podem ser descendentes de procariotos fotossintéticos ingeridos por esse nucleoplasma primitivo. Acredita-se que os flagelos e os cílios eucarióticos tenham se originado de associações simbióticas entre a membrana plasmática dos primeiros eucariotos e bactérias móveis espiraladas, chamadas de espiroquetas. Um exemplo que sugere como os flagelos se desenvolveram é descrito no quadro na próxima página.

Estudos comparando as células procarióticas e as eucarióticas fornecem evidências para a teoria endossimbiótica. Por exemplo, tanto as mitocôndrias quanto os cloroplastos lembram bactérias em tamanho e forma. Além disso, essas organelas contêm DNA circular, que é típico de procariotos, e as organelas podem se reproduzir independente de suas células hospedeiras. Os ribossomos das mitocôndrias e dos cloroplastos se assemelham àqueles dos procariotos, e seu mecanismo de síntese proteica é mais parecido com aquele encontrado em bactérias do que em eucariotos. Além do mais, os mesmos antibióticos que inibem a síntese proteica nos ribossomos das bactérias também inibem nos ribossomos das mitocôndrias e dos cloroplastos.

TESTE SEU CONHECIMENTO

- ✓ Quais as três organelas que não estão associadas ao complexo de Golgi? O que isso sugere sobre a sua origem? **4-20**

A seguir, examinaremos o metabolismo microbiano. No Capítulo 5, você aprenderá sobre a importância das enzimas para os micro-organismos e os modos pelos quais os micróbios produzem e utilizam energia.

Por que os microbiologistas estudam os cupins?

Embora os cupins sejam famosos por sua habilidade de comer madeira, causando danos às estruturas de madeira e reciclando a celulose do solo, eles são incapazes de digerir a madeira que comem. Para quebrar a celulose, os cupins necessitam da ajuda de uma variedade de micro-organismos. Alguns cupins, por exemplo, cavam túneis na madeira e então inoculam os túneis com um fungo que cresce sobre a madeira. Esses cupins então comem o fungo, não a madeira em si.

O que os microbiologistas acham mais interessante é que os cupins possuem, dentro de seu trato digestório, micro-organismos simbióticos que digerem a celulose que os cupins mastigam e engolem. Ainda mais fascinante para os microbiologistas é o fato de esses micro-organismos só poderem sobreviver devido a simbiontes menores ainda que vivem dentro e sobre eles, sem os quais os cupins não poderiam nem mesmo se movimentar. Estudando como um único cupim sobrevive, os microbiologistas desenvolveram um conhecimento totalmente novo sobre a simbiose.

A dependência dos cupins por bactérias que fixam nitrogênio e por protozoários, como o *Trichonympha sphaerica*, para digerir a celulose é um exemplo de endossimbiose, uma relação simbiótica com um organismo que viva dentro do hospedeiro (nesse caso, dentro do tubo digestório posterior do cupim).

O quadro é mais complicado do que isso, entretanto, uma vez que o próprio *T. sphaerica* não é capaz de digerir a celulose sem o auxílio da bactéria que vive dentro de seu organismo: em outras palavras, o protozoário tem a sua própria endossimbiose.

Certos flagelados do tubo digestório posterior, como o *T. sphaerica*, também demonstram outra forma de simbiose – a ectossimbiose, uma relação simbiótica com organismos que vivam fora do hospedeiro. Avanços recentes em microscopia mostraram que esses flagelados são recobertos por fileiras precisas de milhares de bactérias, sejam bastonetes ou espiroquetas. Se essas bactérias forem mortas, o protozoário fica-

rá impossibilitado de se mover. Ao invés de utilizar os seus próprios flagelos para a locomoção, o protozoário conta com as fileiras de bactérias para movê-lo como se fossem remadores em um barco.

O protozoário *Mixotricha*, por exemplo, possui fileiras de espiroquetas em sua superfície. Como mostrado na parte (a) da figura, o final de cada espiroqueta fica preso a uma protuberância, conhecida como presilha. As espiroquetas ondulam em uníssono, criando, dessa forma, ondas de movimento ao longo da superfície do *Mixotricha*.

Bactérias em forma de bastão se alinham em sulcos que recobrem a superfície dos devescoviídeos, outro grupo de protozoários do tubo digestório posterior dos cupins. Cada bastonete possui doze flagelos que se sobrepõem aos flagelos das bactérias adjacentes para formar um filamento contínuo no sulco; veja a parte (b) da figura. As bactérias movem seus flagelos para criar ondas coordenadas ao longo de todas essas fileiras de filamentos e, dessa forma, impulsionar o protozoário.

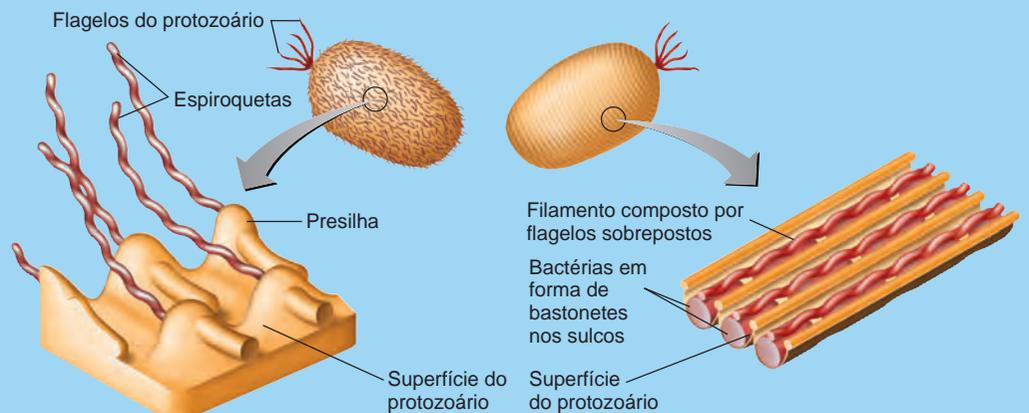


Mixotricha, um protozoário que vive no trato digestório do cupim.

MEV 100 μm

Sid Tamm e colaboradores na Universidade de Boston descobriram que o protozoário não pode controlar a mobilidade do ectossimbionte. *Mixotricha* usa seus flagelos para conduzir, e as bactérias movem o protozoário para a frente, empurrando e sendo empurradas por seus vizinhos, como carros que batem e voltam em parques de diversão.

Arranjo das bactérias na superfície de dois protozoários.



(a) Espiroquetas ligadas às presilhas na superfície do protozoário *Mixotricha* se alinham e movem-se em uníssono.

(b) Nesse protozoário devescoviídeo, os flagelos de uma bactéria em forma de bastonete se sobrepõem aos flagelos da bactéria seguinte para formar um filamento contínuo.

