

# 12 • Evolución y sistemática microbianas

actual

## Intercambio de genes y la evolución de los *Vibrio* marinos

*Vibrio cholerae* es una bacteria presente en los hábitats marinos costeros de todo el mundo, y algunas de sus cepas causan el cólera, una enfermedad diarreica devastadora. El cólera está causado por las cepas de *V. cholerae* que, por transferencia horizontal, han adquirido los genes que codifican la toxina del cólera. La transferencia horizontal de genes tiene grandes efectos en la evolución microbiana; de hecho, muchos rasgos de las bacterias, entre ellos, su patogenicidad, se pueden alterar mediante la adquisición de genes de otras especies.

Los microbiólogos continúan intentando entender los efectos de la transferencia horizontal de genes en la evolución microbiana. En *V. cholerae*, los patrones de transferencia génica varían en lo que respecta al genoma esencial y al genoma prescindible. Los genes constitutivos, que llevan a cabo procesos celulares importantes y forman parte del genoma esencial, se intercambian entre cepas de *V. cholerae*, pero no entre especies. Por el contrario, los genes del integrón, un componente del genoma prescindible, pueden atravesar las barreras entre especies y se intercambian con facilidad entre las especies *V. cholerae* y *V. metecus* (ampliación de la foto).

Parece ser que el intercambio de los genes del integrón está controlado más por concurrencia geográfica que por barreras inter-específicas<sup>1</sup>. Por ejemplo, las cepas de *V. cholerae* aisladas de un estanque de agua salada (foto) en Falmouth (Massachusetts, EE. UU.), comparten más genes del integrón con cepas de *Vibrio metecus* aisladas del mismo estanque que con otras cepas de *V. cholerae* aisladas de una ubicación geográficamente remota en Bangladesh.

En lo que respecta al intercambio de genes en el genoma prescindible, puede que todo sea una cuestión de localización. Los genes de un integrón pueden alterar ciertos aspectos del metabolismo y las características de la superficie celular. Es probable que ello facilite la adaptación de todas las especies de *Vibrio* a sus ambientes locales y pueda influir en la evolución de la patogenicidad.



1. Boucher, Y., et al. 2011. Local mobile gene pools rapidly cross species boundaries to create endemicity within global *Vibrio cholerae* populations. *mBio*.2:e00335-10.
2. Boucher, Y., et al. 2010. Genetic diversity and evolution of *Vibrio cholerae* in the Americas. *PLoS Pathogens* 6:e1000811.
3. Boucher, Y., et al. 2010. Genetic diversity and evolution of *Vibrio cholerae* in the Americas. *PLoS Pathogens* 6:e1000811.
4. Boucher, Y., et al. 2010. Genetic diversity and evolution of *Vibrio cholerae* in the Americas. *PLoS Pathogens* 6:e1000811.
5. Boucher, Y., et al. 2010. Genetic diversity and evolution of *Vibrio cholerae* in the Americas. *PLoS Pathogens* 6:e1000811.

<sup>1</sup>Boucher, Y., et al. 2011. Local mobile gene pools rapidly cross species boundaries to create endemicity within global *Vibrio cholerae* populations. *mBio*.2:e00335-10.





La **evolución** es el eje integrador de la biología. Charles Darwin fue el primero en observar que los elementos vivos cambian con el tiempo, y propuso que este proceso de evolución era el resultado de la selección natural al actuar sobre variaciones al azar en la descendencia. Hoy en día sabemos que estas variaciones al azar se producen como resultado de mutaciones y recombinaciones en la secuencia del DNA. La historia de la evolución está escrita en nuestro código genético, y las secuencias de DNA proporcionan un registro de la evolución que se extiende a lo largo de miles de millones de años. Ahora sabemos que los microorganismos han dominado gran parte de la historia de la

vida en la Tierra; ya pululaban en los mares durante miles de millones de años antes de la aparición de las primeras plantas y los primeros animales, y su actividad ha conformado nuestra biosfera.

Este capítulo se centra en la evolución de la vida microbiana. Exploraremos la historia evolutiva de la vida y el modo en que se pueden usar las secuencias de DNA para clasificar microorganismos y determinar sus relaciones evolutivas. En general, el objetivo de este capítulo es proporcionar un marco evolutivo y sistemático con el que entender la diversidad de la vida microbiana que exploraremos en los cuatro capítulos siguientes.

## I • La Tierra primitiva y el origen y la diversificación de la vida

En estas primeras secciones, estudiaremos las posibles condiciones en las que surgió la vida, la primera prueba de vida celular y su divergencia en tres linajes evolutivos, *Bacteria*, *Archaea* y *Eukarya*. Si bien muchos de estos acontecimientos y procesos siguen siendo mera especulación, los datos geológicos y moleculares se combinan para construir un guion plausible sobre las primeras fases de la evolución de la vida y sobre el impacto fundamental que los microbios han tenido en la historia de nuestro planeta.

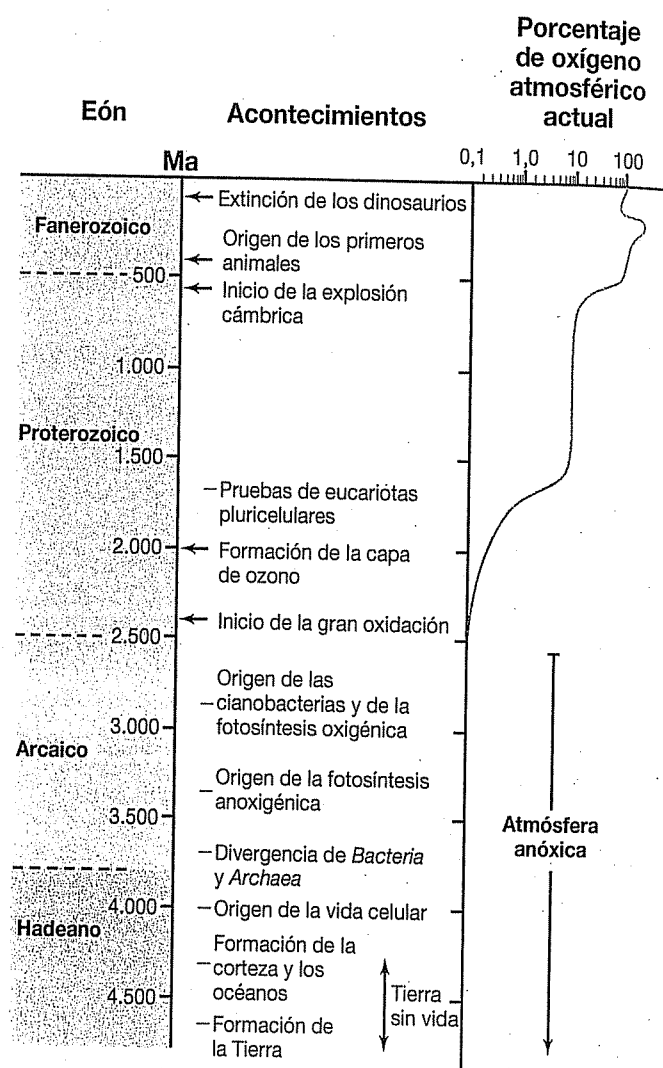
### 12.1 Formación e historia primitiva de la Tierra

La Tierra de hace 4.000 millones de años sería extraña e inhóspita para los ojos humanos, pero este páramo estéril de rocas fragmentadas y mares en ebullición fue la incubadora de la que surgió toda la vida. La historia de la vida empieza poco después del inicio de nuestro sistema solar, con la formación de la propia Tierra.

#### Orígenes de la Tierra

La Tierra se formó hace unos 4.500 millones de años, según los análisis de los radioisótopos de desintegración lenta (Figura 12.1). Nuestro planeta y el resto de planetas del sistema solar se formaron a partir de materiales que constituían una nebulosa en forma de disco hecha de polvo y gases liberados por la supernova de una vieja estrella masiva. Cuando una nueva estrella —nuestro Sol— se fue formando a partir de esta nebulosa, empezó a compactarse, sufrió fusión nuclear y liberó grandes cantidades de energía en forma de luz y calor. Los materiales que quedaban en la nebulosa empezaron a agruparse y fusionarse a causa de colisiones y de la atracción gravitatoria. Entonces, fueron formando por acreción acúmulos minúsculos que fueron creciendo poco a poco hasta formar unas masas agregadas que, por último, constituyeron los planetas. La energía liberada en este proceso calentó la Tierra a medida que se formaba, al igual que lo hizo la energía liberada por la desintegración radiactiva de los materiales en condensación. Ello dio lugar a un planeta de magma en ebullición. Con el tiempo, cuando la Tierra se enfrió, se formó, por efecto de la densidad, un núcleo interior metálico, un manto rocoso y una fina corteza superficial.

Las inhóspitas condiciones de la Tierra primigenia, caracterizada por una superficie fluida sometida a un intenso bombardeo



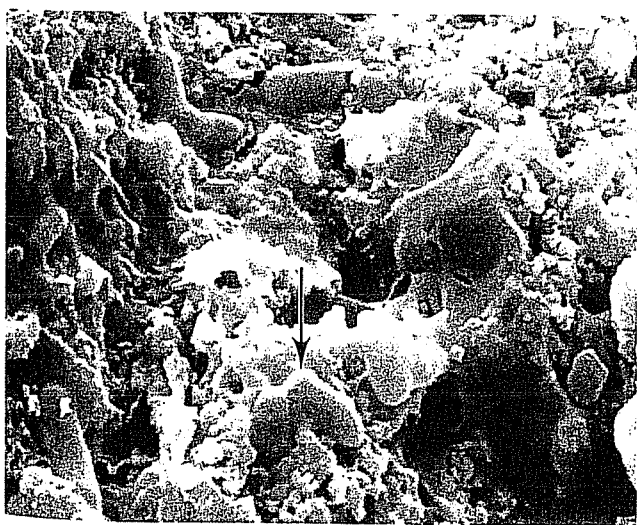
**Figura 12.1 Principales hitos en la evolución biológica, la geoquímica cambiante de la Tierra y la diversificación metabólica microbiana.** La fecha más lejana para el origen de la vida está fijada por el momento del origen de la Tierra, y el tiempo mínimo para el origen de la fotosíntesis oxigénica lo marca el proceso de gran oxidación, hace unos 2.400 millones de años (Ma). Obsérvese que la oxigenación de la atmósfera a causa del metabolismo de las cianobacterias fue un proceso gradual, que ocurrió a lo largo de un período de unos 2.000 millones de años. Compárese esta figura con la introducción a la antigüedad de la vida en la Tierra (Figura 1.4).

de asferoides y otros objetos del espacio, persistieron seguramente durante unos 500 millones de años. El agua en la Tierra se originó a partir de innumerables colisiones con cometas y asteroides helados y de la liberación de gases volcánicos del interior del planeta. Dada la temperatura de la Tierra en esa época, el agua habría estado presente únicamente en forma de vapor. Hasta el momento no se han descubierto rocas datadas en el origen de la Tierra, probablemente porque han sufrido metamorfosis geológica. No obstante, se han descubierto cristales antiguos del mineral zirconio ( $\text{ZrSiO}_4$ ), y estos materiales nos permiten entrever las condiciones de la Tierra en esa época. Las impurezas atrapadas en los cristales y la relación isotópica de oxígeno en los minerales (↔ Sección 18.9) indican que es posible que hace al menos 4.300 millones de años que se empezó a formar la corteza sólida y que el agua se empezó a condensar en los océanos. La presencia de agua líquida significa que las condiciones podrían haber sido compatibles con la vida unos 200 millones de años después de que se formara la Tierra.

Algunas de las rocas sedimentarias más antiguas descubiertas hasta ahora están en el sudoeste de Groenlandia y datan de hace unos 3.860 millones de años. Su composición sedimentaria indica que en aquella época ya existían los océanos. Los restos fosilizados de lo que parecen ser células (Figura 12.2) y el carbono isotópicamente «ligero» abundante en estas rocas proporcionan la prueba más temprana de vida microbiana (en la Sección 18.9 trataremos del uso de los análisis isotópicos de carbono y azufre como indicadores de procesos vivos).

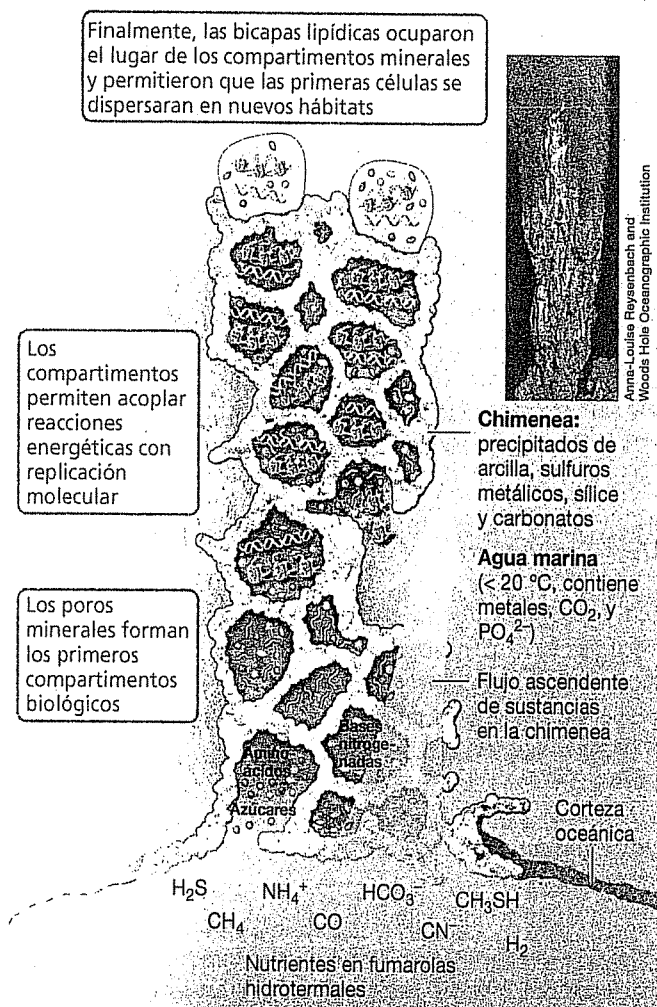
### Origen de la vida celular

El origen de la vida en nuestro planeta sigue siendo el mayor de los misterios, oscurecido por las profundidades del tiempo. Hay pocas rocas que hayan permanecido inalteradas para dar testimonio de este período de la historia de la Tierra. Las pruebas experimentales indican que los precursores orgánicos de las células se pueden formar espontáneamente en determinadas condiciones, lo que satisfaría los requisitos previos para la formación de los primeros sistemas vivos. No obstante, las



**Figura 12.2 Vida microbiana ancestral.** Micrografía electrónica de barrido de bacterias fósiles encontradas en rocas de hace 3.450 millones de años del cinturón de rocas verdes Barberton (Sudáfrica). Obsérvense los bacilos (flecha) unidos a partículas de materia mineral. Las células tienen un diámetro aproximado de 0,7 µm.

condiciones de la superficie de la Tierra hace más de 4.000 millones de años, en concreto las temperaturas extremadamente altas y los niveles de radiación ultravioleta, debieron de resultar hostiles para la formación de la vida tal como la conocemos. Una hipótesis sostiene que la vida se podría haber originado muy por debajo de la superficie terrestre, en las fuentes hidrotermales del lecho oceánico (Figura 12.3). Allí, las condiciones habrían sido menos inhóspitas y más estables que en la superficie. En las fuentes hidrotermales se dispondría de un suministro constante y abundante de energía en forma de compuestos inorgánicos reducidos —por ejemplo hidrógeno ( $\text{H}_2$ ) y sulfuro de hidrógeno ( $\text{H}_2\text{S}$ ). La geoquímica exclusiva de estos lugares podría haber permitido la formación de moléculas imprescindibles para el surgimiento de la vida y la formación de estructuras compartimentalizadas necesarias para la conservación de la energía. Haya sido en el lecho marino o en cualquier otro sitio, alguna forma de química prebiótica debió de facilitar el desarrollo de los primeros sistemas autorreplicativos, los precursores de la vida celular.



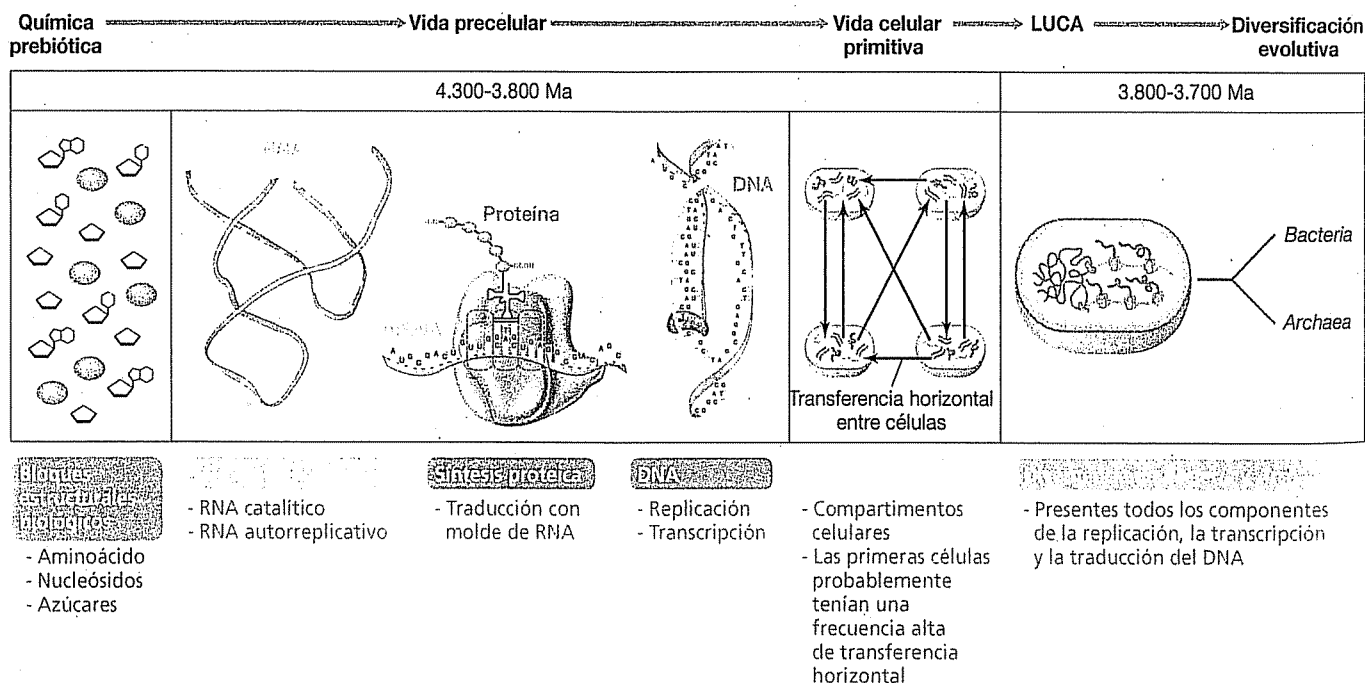
**Figura 12.3 Chimeneas submarinas y su posible relación con el origen de la vida.** Modelo del interior de una chimenea hidrotermal que muestra una hipotética transición de la química prebiótica a la vida celular. Recuadro: foto de una chimenea hidrotermal. El fluido hidrotermal, caliente y con abundantes minerales, se mezcla con el agua marina, más fría y más oxidada, y forma precipitados de compuestos de Fe y S, arcillas, silicatos y carbonatos. Los precipitados minerales forman poros que podrían haber servido como compartimentos energéticos que habrían facilitado la aparición de formas de vida precelulares.

Las moléculas de RNA fueron probablemente un componente central en los primeros sistemas autorreplicativos, y es posible que la vida empezara en un *mundo de RNA* (Figura 12.4). El RNA es un componente de determinados cofactores y moléculas esenciales que se encuentran en todas las células (como ATP, NADH y la coenzima A), se puede unir a pequeñas moléculas (como ATP, aminoácidos y otros nucleótidos) y puede tener actividad catalítica, ya que se sabe que cataliza la síntesis proteica a través de la actividad del rRNA, el tRNA y el mRNA (↔ Sección 4.13). Es posible que algunas moléculas de RNA hayan tenido alguna vez la capacidad de catalizar su propia síntesis. Más adelante, a medida que aparecieron diferentes tipos de proteínas, algunas de ellas con propiedades catalíticas, las proteínas habrían empezado a asumir la función catalítica de los RNA. Con el tiempo, habría surgido el DNA, una molécula que, por naturaleza, es más estable que el RNA y, por tanto, un mejor depósito de información genética (codificante), y que habría adoptado el papel de molde para la síntesis de RNA (Figura 12.4). Las primeras formas de vida celular probablemente poseían elementos de este sistema triple de DNA, RNA y proteínas, además de un sistema de membrana capaz de conservar la energía (véase la Figura 12.5). El *último antepasado común universal* (LUCA, del inglés *last universal common ancestor*) debió de existir hace entre 3.700 y 3.800 millones de años, el punto en el que *Bacteria* y *Archaea* divergieron y la vida empezó a diversificarse en formas que hoy podemos reconocer. Se puede imaginar un tiempo de intensa innovación y experimentación bioquímica en el que se originó gran parte de la maquinaria estructural y funcional de estos sistemas autorreplicativos, que fue refinándose por selección natural.

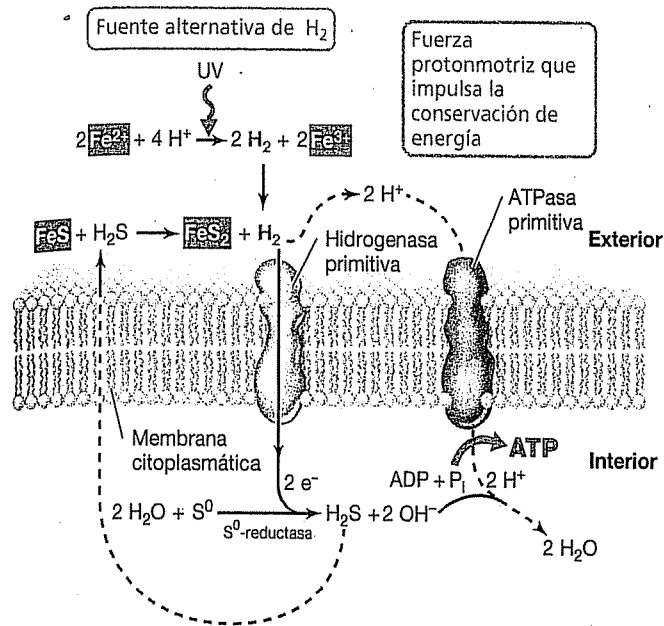
## Diversificación metabólica: consecuencias para la biosfera terrestre

A partir del origen de las células, la vida microbiana experimentó un largo período de diversificación metabólica, en el que explotó los diversos recursos disponibles en el planeta. La tierra y todos los océanos fueron anóxicos durante gran parte de su historia. El oxígeno molecular ( $O_2$ ) no se encontraba en cantidades significativas hasta que se originó la fotosíntesis oxigénica de las cianobacterias. Por tanto, el metabolismo energético de las células primitivas habría sido exclusivamente anaerobio y, probablemente, termoestable, a causa de las altas temperaturas de la Tierra primitiva.

Durante esta era, el  $CO_2$  podría haber sido la principal fuente de carbono para las células (autotrofia, ↔ Sección 13.5), ya que los recursos abióticos de carbono orgánico se habrían convertido rápidamente en limitantes. Se cree que el  $H_2$  era un combustible importante para el metabolismo energético de las primeras células. Esta hipótesis también está respaldada por el árbol de la vida (véase la Figura 12.13), en el que prácticamente todos los organismos primitivos de los dominios *Bacteria* y *Archaea* usan el  $H_2$  como donador de electrones en el metabolismo energético y son autótrofos. El azufre elemental ( $S^0$ ) puede haber sido uno de los primeros aceptores de electrones, ya que la reducción de  $S^0$  para dar  $H_2S$  es exergónica y probablemente necesitaría relativamente pocas enzimas (Figura 12.5). Además, gracias a la abundancia de  $H_2$  y de compuestos de azufre en la Tierra primitiva, este diseño habría proporcionado a las células un suministro prácticamente ilimitado de energía.



**Figura 12.4 Procesos hipotéticos que precedieron al origen de la vida celular.** Según esto, los primeros sistemas biológicos autorreplicativos podrían haber estado basados en el RNA catalítico. En algún momento, las enzimas de RNA desarrollaron la capacidad para sintetizar proteínas, y las proteínas se convirtieron en las moléculas catalíticas principales. Para la conversión de genomas de RNA a genomas de DNA fue necesaria la aparición de las DNA- y RNA-polimerasas. La bicapa lipídica es el sitio de transporte de electrones, y probablemente la aparición de esta estructura fue crucial para la conservación de la energía, además de contener y proteger las moléculas biológicas. El último antepasado común universal (LUCA), que precedió a la divergencia de *Bacteria* y *Archaea*, era un organismo celular que tenía una bicapa lipídica y usaba DNA, RNA y proteínas. La transferencia horizontal de genes pudo haber permitido el intercambio rápido de genes beneficiosos entre las primeras formas de vida.



**Figura 12.5** Posible esquema de generación de energía para las células primitivas. La formación de pirita lleva a la producción de  $\text{H}_2$  y la reducción de  $\text{S}^0$ , que alimenta una ATPasa primitiva. Obsérvese que el  $\text{H}_2\text{S}$  ejerce una función únicamente catalítica; los sustratos netos serían  $\text{FeS}$  y  $\text{S}^0$ . Obsérvese también qué pocas proteínas diferentes serían necesarias.  $\Delta G^\circ = -42 \text{ kJ}$  para la reacción  $\text{FeS} + \text{H}_2\text{S} \rightarrow \text{FeS}_2 + \text{H}_2$ .

Los datos indican que los antepasados de las bacterias y de las arqueas modernas ya habían divergido hace unos 3.700 millones de años (véase Figura 1.4b). Las primeras bacterias podrían haber usado  $\text{H}_2$  y  $\text{CO}_2$  para producir acetato (véase Sección 13.19). Al mismo tiempo, las primeras arqueas desarrollaron la capacidad de usar  $\text{H}_2$  y  $\text{CO}_2$ , o tal vez acetato, a medida que se acumulaba, como sustratos para la metanogénesis (véase Sección 13.20). Estas formas primitivas de metabolismo quimiolitótrofo impulsado por  $\text{H}_2$  habrían sustentado la producción de grandes cantidades de compuestos orgánicos a partir de la fijación autótrofa de  $\text{CO}_2$ . Con el tiempo, estos materiales orgánicos se habrían acumulado y podrían haber proporcionado las condiciones necesarias para la aparición de nuevas bacterias quimioorganótrofas, con estrategias metabólicas variadas para conservar la energía procedente de la oxidación de los compuestos orgánicos.

### MINIRREVISIÓN

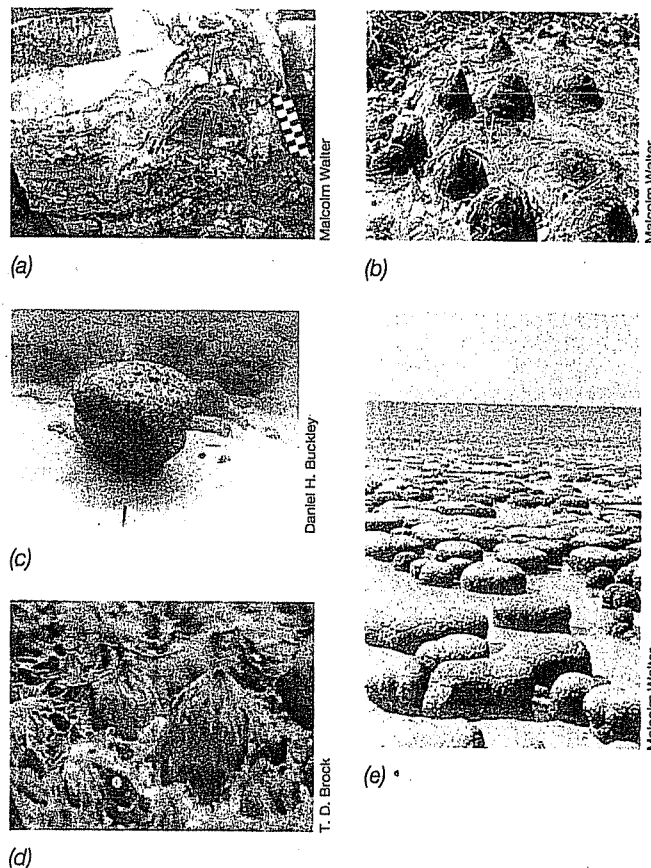
- ¿Qué características habrían hecho la superficie de la Tierra inhóspita para la formación de la vida hace 4.500 millones de años?
- ¿Cómo sabemos cuándo se formaron los primeros océanos en la Tierra? ¿Por qué su presencia es significativa para los orígenes y la diversificación de la vida?
- ¿Qué líneas de argumentación apoyan la hipótesis de que los primeros sistemas autorreplicativos estaban basados en moléculas de RNA?

## 12.2 Fotosíntesis y la oxidación de la Tierra

La aparición de la fotosíntesis revolucionó la química de la Tierra. Los organismos fotótrofos usan la energía del sol para

oxidar moléculas como  $\text{H}_2\text{S}$ ,  $\text{S}^0$  o  $\text{H}_2\text{O}$ , y sintetizar moléculas orgánicas complejas a partir de dióxido de carbono o de moléculas orgánicas simples (véase Sección 13.5). Con el tiempo, los productos de la fotosíntesis se acumularon en la biosfera y estimularon la ulterior diversificación de la vida microbiana. Los primeros fotótrofos de la Tierra eran anoxigénicos (véase Secciones 13.3 y 14.4-14.7), pero a partir de ellos aparecieron las cianobacterias, que fueron los primeros fotótrofos oxigénicos (Figura 12.1, véase Sección 14.3).

En rocas con una antigüedad de 3.500 millones de años se pueden encontrar formaciones microbianas fosilizadas llamadas **estromatolitos**, que proporcionan la prueba concluyente más antigua de vida en la Tierra (Figura 12.6a). Los estromatolitos, o «rocas estratificadas», se forman cuando determinados tipos de tapetes microbianos provocan la precipitación de minerales de carbonato o silicato que estimulan la fosilización (hablaremos de los tapetes microbianos en la Sección 19.5). Los estromatolitos eran diversos y habituales en la Tierra en el período que va de hace 2.800 millones de años hasta hace



**Figura 12.6** Estromatolitos antiguos y modernos. (a) El estromatolito más antiguo conocido, encontrado en una roca de 3.500 millones de años de antigüedad procedente del grupo Warrawoona, en Australia occidental. Se muestra una sección vertical de la estructura laminada conservada en la roca. Las flechas indican las capas laminadas. (b) Estromatolitos con forma cónica de rocas dolomíticas de hace 1.600 millones de años del norte de Australia. (c) Estromatolitos modernos, Darby Island (Bahamas). El gran estromatolito en primer plano tiene un diámetro aproximado de un metro. (d) Estromatolitos modernos formados por cianobacterias termófilas creciendo en una laguna de aguas termales en el parque nacional de Yellowstone, en Estados Unidos. Cada estructura tiene unos dos centímetros de altura. (e) Estromatolitos modernos de Shark Bay (Australia). Las estructuras individuales tienen entre 0,5 m y 1 m de diámetro.

1.000 millones de años, pero a partir de entonces disminuyeron drásticamente. En la actualidad casi han desaparecido de la Tierra, pero todavía podemos encontrar ejemplos modernos de estos ecosistemas microbianos ancestrales en determinadas cuencas oceánicas poco profundas (Figura 12.6c, e) o en fuentes hidrotermales (Figura 12.6d; véase Figura 19.9). Las bacterias fotótrofas, tales como las cianobacterias productoras de oxígeno (véase Sección 14.3) y la bacteria verde no del azufre *Chloroflexus* (véase Sección 14.7), desempeñan una función fundamental en la formación de los modernos estromatolitos. Además, los estromatolitos antiguos contienen microfósiles que son notablemente similares a especies modernas de cianobacterias y de algas verdes (Figura 12.7). Por tanto, los primeros organismos fotótrofos podrían haber aparecido hace más de 3.500 millones de años, aparentemente solo en las bacterias, y habrían dado lugar a los estromatolitos que observamos en el registro fósil.

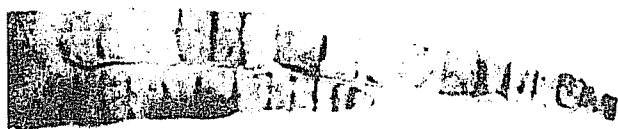
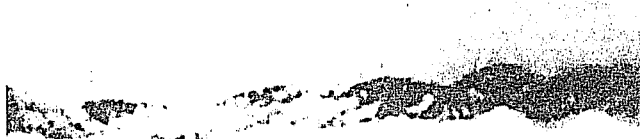
Las formas primitivas de fotosíntesis, que eran anoxigénicas, usaban donadores de electrones como el  $H_2S$ , y generaban azufre elemental ( $S^0$ ) como producto de desecho (véase Sección 13.3). La capacidad para usar la radiación solar como fuente de energía permitió a los fotótrofos una gran diversificación. Hace entre 2.500 y 3.300 millones de años, el linaje de las cianobacterias desarrolló un fotosistema capaz de realizar fotosíntesis oxigénica (véase Sección 13.4), en la que el  $H_2O$  sustituía al  $H_2S$  en la reducción fotosintética de  $CO_2$  y generaba así  $O_2$  como producto residual. Como veremos en la sección siguiente, el origen de la fotosíntesis oxigénica y el aumento de la concentración

de  $O_2$  en la atmósfera causaron el mayor cambio en la historia de nuestra biosfera y establecieron las bases para la aparición de formas de vida todavía más nuevas, que evolucionaron para explotar la energía disponible a partir de la respiración de  $O_2$ .

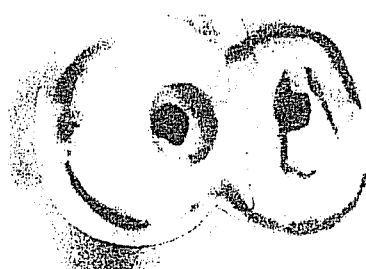
### El aumento del oxígeno: formaciones de hierro en bandas

En ausencia de oxígeno molecular, todo el hierro de la Tierra estaría presente en formas reducidas y habría abundante hierro disuelto en el mar, que sería rojo en lugar de azul. Pruebas moleculares y químicas indican que la fotosíntesis oxigénica apareció en la Tierra por primera vez al menos 300 millones de años antes de que hubiera niveles significativos de  $O_2$  en la atmósfera. El  $O_2$  que producían las cianobacterias no podía acumularse en la atmósfera, porque reaccionaba espontáneamente con los minerales de hierro reducido en el mar para formar óxidos de hierro. Hace unos 2.400 millones de años, la concentración de  $O_2$  había alcanzado una concentración de una parte por millón, una cantidad muy pequeña para los estándares actuales, pero suficiente para empezar lo que se ha llamado la *Gran Oxidación* (Figura 12.1).

El metabolismo de las cianobacterias producía  $O_2$ , que oxidó los minerales reducidos que contenían  $Fe^{2+}$  a óxidos de hierro con  $Fe^{3+}$ . Estos óxidos de hierro se convirtieron en un estupefaciente marcador en el registro geológico. Los óxidos de hierro son poco solubles en agua y se precipitaron, depositándose en el suelo marino y formando estructuras sedimentarias llamadas **formaciones de hierro en bandas** (Figura 12.8), que son rocas sedimentarias laminadas formadas en depósitos de materiales ricos en hierro y en silicio. Gran parte del hierro de las rocas de origen precámbrico (es decir, de hace más de 500 millones de años, véase la Figura 12.1) se encuentra en estas formaciones en bandas, y en la actualidad estos minerales representan una importante mena de hierro. Solo después de que se consumiera el  $Fe^{2+}$  de la Tierra, que era abundante, se acumuló el  $O_2$  en la atmósfera, y solo hace entre 600 y 900 millones de años que el



(a)



(b)

J.W. Schopf

J.W. Schopf

**Figura 12.7 Fósiles bacterianos y eucarióticos recientes.**

(a) Microfósiles de hace 1.000 millones de años procedentes de Australia central que recuerdan a las cianobacterias filamentosas actuales. El diámetro de las células es de 5-7  $\mu m$ . (b) Microfósiles de células eucariotas de la misma formación rocosa. La estructura celular es similar a la de algunas algas verdes actuales, como las especies de *Chlorella*. El diámetro celular es de unos 15  $\mu m$ . Se ha añadido color para que sea más aparente la forma de las células.



John M. Hayes

**Figura 12.8 Formaciones de hierro en bandas.** Vista de un acantilado formado por rocas sedimentarias de unos diez metros de altura en Australia occidental; contiene capas de óxidos de hierro (flechas) intercaladas entre capas de silicatos de hierro y otros materiales de sílice. Los óxidos de hierro contienen hierro trivalente ( $Fe^{3+}$ ) producido a partir de hierro bivalente ( $Fe^{2+}$ ), principalmente por el oxígeno liberado en la fotosíntesis de las cianobacterias.



oxígeno atmosférico alcanzó la concentración actual (~21 %, Figura 12.1).

A medida que el  $O_2$  se acumulaba en la Tierra, la atmósfera fue cambiando gradualmente de anóxica a óxica (Figura 12.1). Las especies de *Bacteria* y *Archaea* incapaces de adaptarse a este cambio se vieron cada vez más restringidas a los hábitats anóxicos a causa de la toxicidad del oxígeno y porque este oxidaba las sustancias reducidas de las cuales dependía su metabolismo. No obstante, la atmósfera óxica también creó condiciones para la aparición de varios diseños metabólicos nuevos, como la oxidación del sulfuro, la nitrificación y el resto de procesos quimiolitótrofos aerobios (Capítulos 13 y 14). Los microorganismos que desarrollaron la capacidad para respirar con oxígeno obtuvieron una tremenda ventaja energética a causa del alto potencial de reducción del par  $O_2/H_2O$  (↗ Sección 3.6), y, con más energía a su disposición, los aerobios pudieron reproducirse más rápidamente que los anaerobios.

### La capa de ozono

Una consecuencia importante de la presencia de oxígeno molecular para la evolución de la vida fue la formación de **ozono** ( $O_3$ ). El sol baña la Tierra con grandes cantidades de radiación ultravioleta (UV), que es mortal para las células y puede causar un daño grave al DNA. Cuando el  $O_2$  está sometido a radiación UV procedente del sol, se convierte en ozono, que absorbe considerablemente la radiación UV de longitudes de onda de hasta 300 nm. La conversión de  $O_2$  a  $O_3$  crea una capa de ozono y crea una barrera que protege la superficie de la Tierra de gran parte de la radiación UV solar. Antes de la generación de la capa de ozono, la nociva radiación UV del sol habría dejado grandes superficies terrestres inhóspitas, y habría restringido la vida a ambientes que ofrecieran protección frente a la radiación, como los océanos o el subsuelo. No obstante, cuando la Tierra desarrolló una capa de ozono, los organismos pudieron establecerse en la superficie terrestre, explotar nuevos hábitats y diversificarse cada vez más. En la Figura 12.1 se resumen algunos hitos de la evolución biológica y la geoquímica terrestre a medida que la Tierra pasó de ser un planeta anóxico a uno muy óxico.

#### MINIRREVISIÓN

- ¿Por qué se considera el origen de las cianobacterias como un paso fundamental en la evolución?
- ¿Qué provocó la aparición de las formaciones de hierro en bandas?
- ¿Qué pruebas indican que la vida microbiana estaba presente en la Tierra hace ya 3.500 millones de años?

## 12.3 Origen endosimbiótico de los eucariotas

Hasta hace unos 2.000 millones de años, parece que todas las células carecían de un núcleo rodeado por una membrana y de orgánulos, que son las características fundamentales de las células eucariotas (el dominio *Eukarya*). A continuación estudiaremos el origen de *Eukarya* y mostraremos que los eucariotas son quimeras genéticas que contienen genes de al menos dos dominios filogenéticos.

### Endosimbiosis

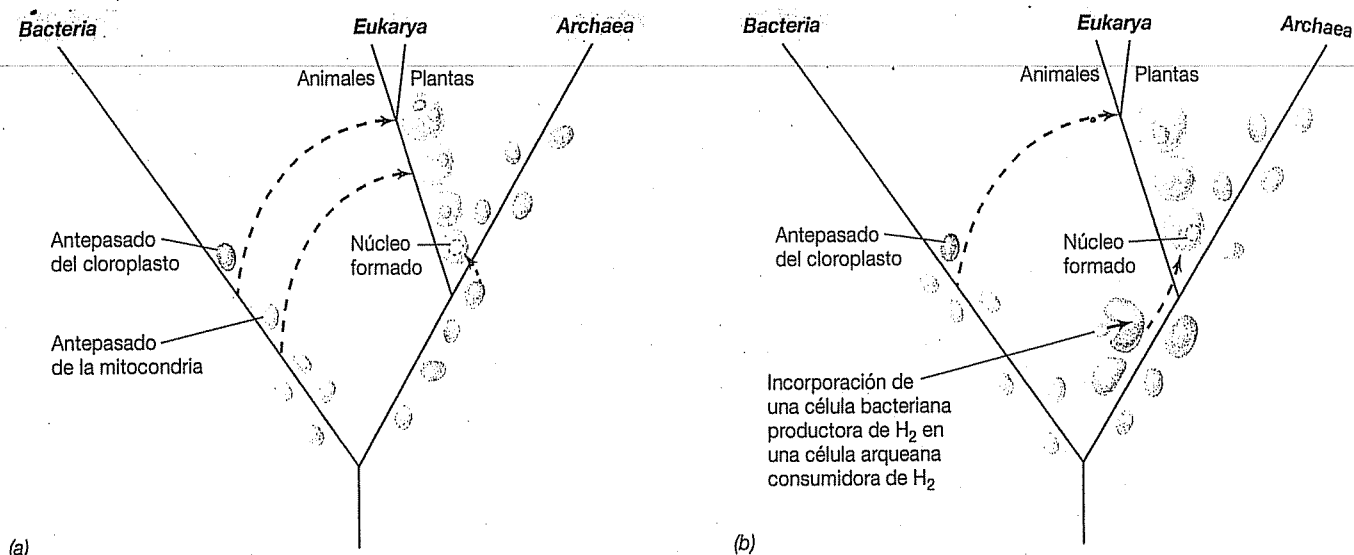
Cuando la Tierra se hizo más óxica surgieron los microorganismos eucariotas, que poseen orgánulos, y el aumento de  $O_2$  estimuló su rápido desarrollo. Si bien el origen exacto de las células eucariotas sigue sin estar claro del todo, los microfósiles más antiguos que tienen un núcleo reconocible tienen una edad de unos 2.000 millones de años. Los microfósiles de algas multicelulares y cada vez más complejas son evidentes a partir de hace 1.900 millones de años y hasta hace 1.400 millones de años (Figura 12.7b). Como mínimo hace 600 millones de años, con el oxígeno a la concentración actual, surgieron en los mares grandes organismos multicelulares, la fauna ediacárica (Figura 12.1). En un período de tiempo relativamente corto, los eucariotas multicelulares se diversificaron y dieron lugar a los antepasados de las algas, las plantas, los hongos y los animales actuales (Sección 12.4).

Una explicación bien argumentada sobre el origen de los orgánulos en las células eucariotas es la **hipótesis endosimbiótica** (Figura 12.9). Esta hipótesis, propuesta por la bióloga norteamericana Lynn Margulis (1938-2011), afirma que las mitocondrias de los eucariotas modernos surgieron de la incorporación estable de una bacteria respiradora a otras células, y que los cloroplastos surgieron de manera parecida por incorporación de un organismo similar a las cianobacterias, que llevaba a cabo la fotosíntesis oxigénica. Con toda probabilidad, el oxígeno fue una fuerza impulsora de la endosimbiosis a través de su consumo por parte del antepasado de la mitocondria y su producción por parte del antepasado del cloroplasto. El aumento de energía liberada por la respiración aerobia contribuyó sin ninguna duda a la rápida evolución de los eucariotas, al igual que lo hizo la capacidad para aprovechar la energía solar para obtener energía.

El metabolismo y la fisiología global de las mitocondrias y los cloroplastos y la secuencia y la estructura de sus genomas respaldan la hipótesis endosimbiótica. Por ejemplo, tanto las mitocondrias como los cloroplastos tienen ribosomas de tamaño procariótico (70S), incluida una molécula de RNA ribosómico (rRNA 16S). Las secuencias del gen del rRNA 16S (Sección 12.4) de las mitocondrias y los cloroplastos también son características del dominio *Bacteria*. El árbol filogenético construido a partir de los genes del rRNA 16S de las mitocondrias sitúa al antepasado de estos orgánulos en el filo *Alphaproteobacteria*, mientras que los genes del rRNA 16S de los cloroplastos sitúan al suyo en el filo *Cyanobacteria*. Además, los mismos antibióticos que inhiben la actividad ribosómica en bacterias de vida libre inhiben la actividad ribosómica de estos orgánulos. Las mitocondrias y los cloroplastos también contienen pequeñas cantidades de DNA dispuesto en forma de círculo cerrado covalentemente, que es típico de las bacterias, y la filogenia de estas secuencias indica un antepasado bacteriano. De hecho, estos y otros signos indicativos de *Bacteria* están presentes en orgánulos de las células eucariotas modernas (↗ Sección 6.5).

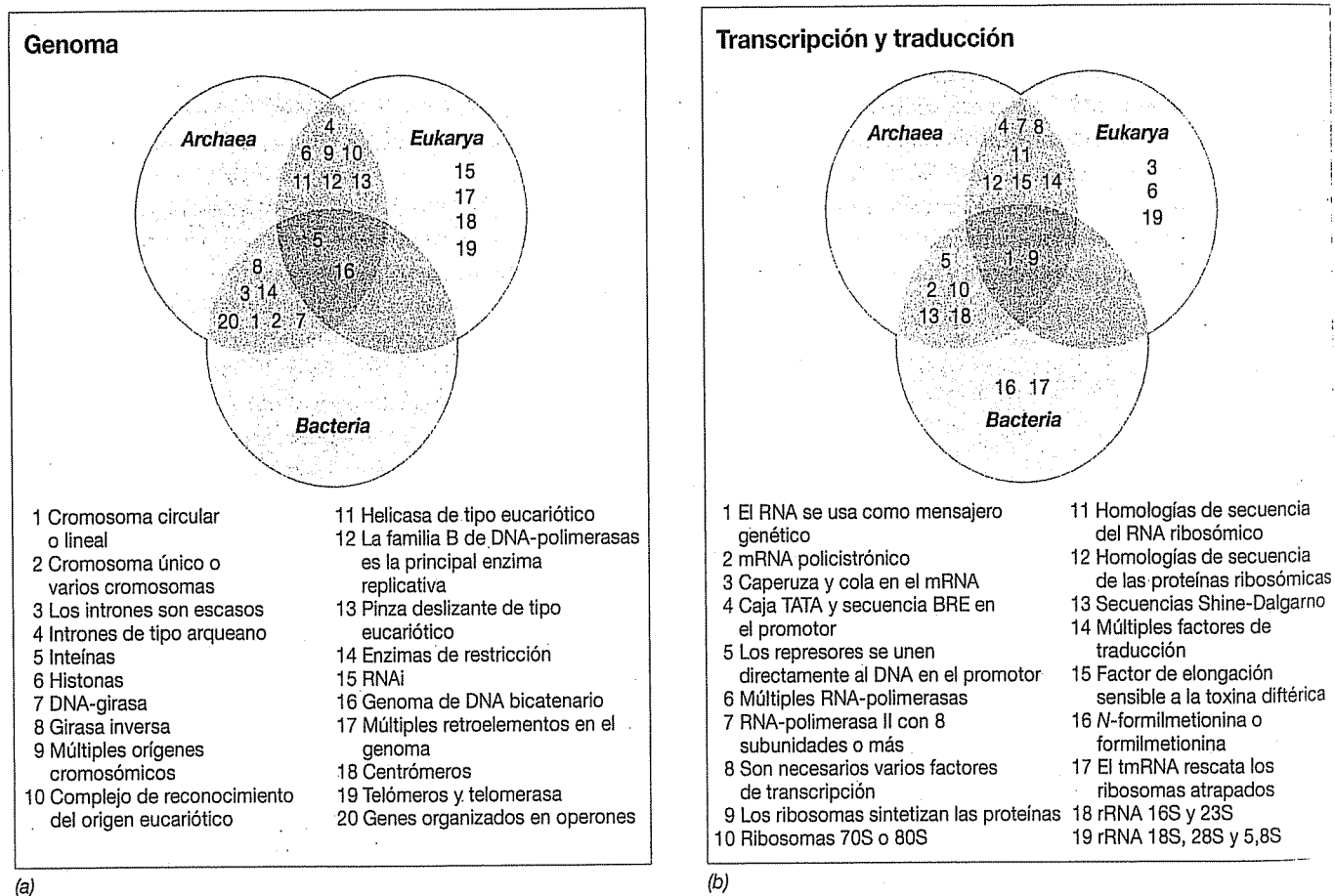
### Formación de la célula eucariota

El origen exacto de la célula eucariota sigue siendo una de las grandes preguntas sin resolver en evolución; no obstante, parece claro que la célula eucariota moderna es una quimera genética, una célula hecha de genes tanto de *Bacteria* como de *Archaea*. Existe un fuerte respaldo al origen endosimbiótico de



las mitocondrias y los cloroplastos, como acabamos de detallar, y a la transferencia de ciertos genes desde estos endosimbiontes hacia el núcleo de la célula. Las células eucariotas comparten algunas otras características tanto con las bacterias, como la presencia de lípidos de membrana unidos por enlaces

éster, como con las arqueas, como las características moleculares de la transcripción y la traducción. Además, *Bacteria* y *Archaea* comparten propiedades moleculares que no comparten los eucariotas (véase la Tabla 12.1 y la Figura 12.10). Estos rasgos de bacterias y arqueas sugieren que la endosimbiosis y la



**Figura 12.10 Características moleculares de los tres dominios.** Los diagramas de Venn muestran qué características son compartidas por los dominios y cuáles son exclusivas. (a) Características genómicas. (b) Características de transcripción y traducción.

transferencia de genes pudieron tener una función importante en los orígenes de *Eukarya*.

Se han propuesto dos hipótesis para explicar la formación de la célula eucariota (Figura 12.9). En una, los eucariotas surgieron inicialmente como una línea celular con núcleo que posteriormente adquirió mitocondrias y cloroplastos por endosimbiosis (Figura 12.9a). En esta hipótesis, la línea celular con núcleo habría surgido en un linaje de células que se escindió de *Archaea*; se piensa que el núcleo apareció en esta línea celular durante un experimento evolutivo con el aumento del tamaño de la célula y del genoma, probablemente en respuesta a los procesos óxicos que estaban transformando la geoquímica de la Tierra (Sección 12.2). No obstante, un problema importante de esta hipótesis es que no explica fácilmente por qué las bacterias y los eucariotas tienen membranas lipídicas similares, a diferencia de las membranas arqueanas (¿? Sección 2.7).

La segunda hipótesis, llamada *hipótesis del hidrógeno*, propone que la célula eucariota surgió de una asociación entre una especie bacteriana productora de  $H_2$ , el simbiote que con el tiempo daría lugar a la mitocondria, y una especie arqueana consumidora de  $H_2$ , el hospedador (Figura 12.9b). En esta hipótesis, el núcleo apareció una vez que los genes para la síntesis lipídica se transferieran del simbiote al hospedador. Esta transferencia hizo que la síntesis de lípidos con ácidos grasos la

llevara a cabo el hospedador; lípidos que podrían haber sido más adecuados para la formación de las membranas internas, como el sistema de membrana nuclear (¿? Sección 2.20). El aumento simultáneo de tamaño del genoma del hospedador llevó a encerrar el DNA en el interior de una membrana, de manera que la organización era mejor y la replicación y la expresión génica eran más eficaces.

En la sección siguiente trazaremos la ruta evolutiva de las células eucariotas y de las procariotas en detalle. Los análisis de la evolución molecular proporcionan un testimonio directo de la historia evolutiva de las células, que nos lleva al moderno «árbol de la vida».

### MINIRREVISIÓN

- ¿Qué pruebas respaldan la idea de que la mitocondria y el cloroplasto fueron anteriormente miembros independientes del dominio *Bacteria*?
- ¿Qué acontecimientos importantes en la evolución de la vida microbiana tuvieron que ocurrir antes del origen de la adquisición de los cloroplastos y las mitocondrias por parte de las células eucariotas?
- ¿En qué sentido los eucariotas modernos son una combinación de los atributos de las bacterias y las arqueas?

## II • Fósiles vivientes: el DNA como registro de la historia de la vida

Las secuencias de DNA proporcionan un registro de los sucesos evolutivos pasados y se pueden usar para determinar la **filogenia**, que es la historia evolutiva de los organismos. En las secciones siguientes exploraremos cómo se pueden usar las secuencias moleculares para construir **árboles filogenéticos**, que son diagramas que trazan la historia evolutiva. Analizaremos cómo el análisis filogenético molecular ha cambiado nuestra comprensión de la historia de la vida.

### 12.4 La filogenia molecular y el árbol de la vida

Los orígenes evolutivos de los microorganismos eran un misterio hasta que se descubrió que las secuencias moleculares sirven como registro de la historia evolutiva. En esta sección veremos cómo la secuencia de los genes del **RNA ribosómico (rRNA)**, que se encuentran en todas las células, revolucionó la comprensión de la evolución microbiana e hizo posible la construcción del primer **árbol universal de la vida**.

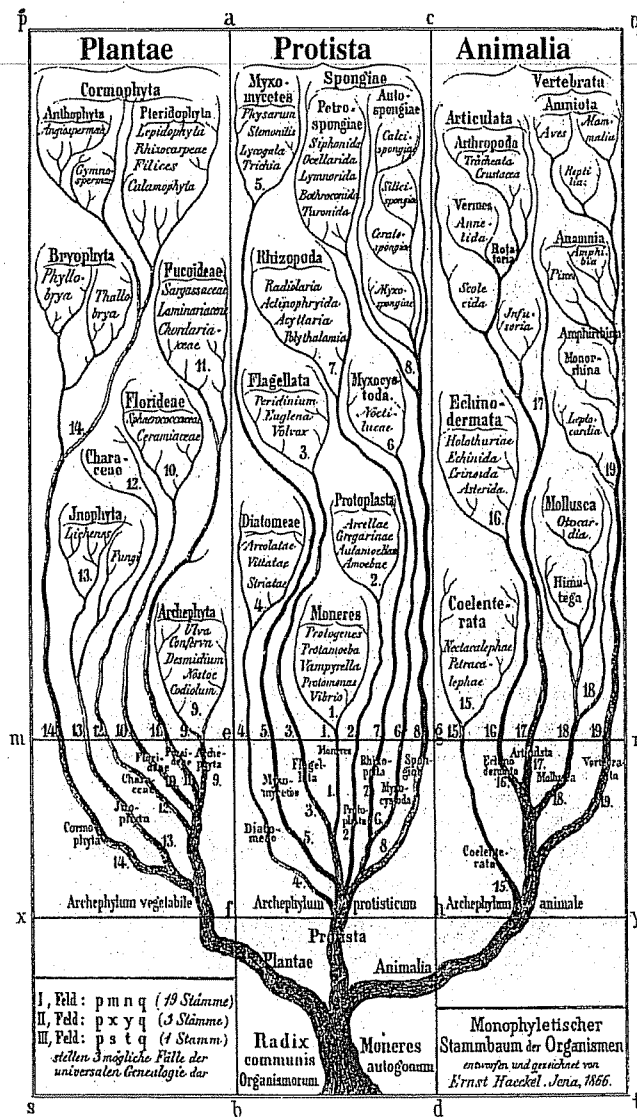
#### Los datos de las secuencias moleculares han revolucionado la filogenia microbiana

Tras la publicación, en 1859, del libro de Charles Darwin *El origen de las especies*, durante más de cien años la historia evolutiva se estudió principalmente con las herramientas de la paleontología, mediante el examen de fósiles, y las de la biología comparada, mediante la comparación de los rasgos de los

organismos vivos. Estos enfoques permitieron progresar mucho en la comprensión de la evolución de las plantas y los animales, pero resultaban inútiles para explicar la evolución de los microorganismos. La inmensa mayoría de microorganismos no dejan fósiles tras de sí, y sus rasgos morfológicos y fisiológicos proporcionan pocas pistas acerca de su historia evolutiva. Además, los microorganismos no comparten rasgos morfológicos con las plantas y los animales, de manera que resultaba imposible crear un marco evolutivo sólido que incluyera a los microorganismos.

El primer intento de representar la historia evolutiva de todas las células fue publicado por Ernst Haeckel en 1866 (Figura 12.11a). Haeckel sugirió, correctamente, que los organismos unicelulares, a los que llamó *Monera*, eran antepasados de otras formas de vida, pero su esquema, que incluía las plantas, los animales y los protistas, no intentó resolver las relaciones evolutivas entre microorganismos. La situación varió poco incluso en 1967, cuando Robert Whittaker propuso un esquema de clasificación en cinco reinos (Figura 12.11b). El esquema de Whittaker diferenciaba los hongos como un linaje distinto, pero seguía siendo del todo imposible resolver las relaciones evolutivas entre la mayoría de los microorganismos. Por tanto, la filogenia microbiana había progresado poco desde Haeckel.

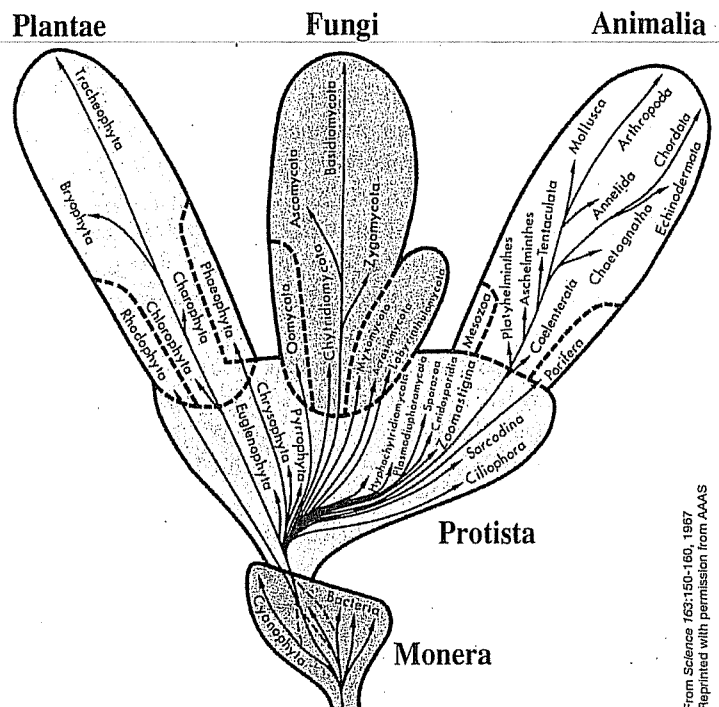
Todo cambió cuando se descubrió la estructura del DNA y se llegó a la conclusión de que la historia evolutiva está registrada en la secuencia del DNA. Carl Woese (1928-2012) se dio cuenta en la década de los setenta de que la secuencia de las moléculas del rRNA y sus genes se podían usar para inferir las



(a) Árbol de Haeckel

relaciones evolutivas entre organismos. Woese observó que los genes del rRNA son excelentes candidatos para el análisis filogenético porque (1) están distribuidos de manera universal, (2) son funcionalmente constantes, (3) están muy conservados (es decir, cambian muy lentamente), y (4) tienen la longitud adecuada para ofrecer una visión profunda de las relaciones evolutivas. Woese comparó las secuencias de las moléculas de rRNA de la subunidad pequeña (SSU rRNA, del inglés *small subunit rRNA*) (Figura 12.12) de muchos microorganismos, y observó que las secuencias de los procariotas metanógenos eran muy diferentes al de las bacterias. Para su sorpresa, descubrió que esas secuencias eran tan diferentes al de las bacterias como estas lo eran a las de los eucariotas. A este nuevo grupo de procariotas lo llamó *Archaea* (originalmente *Archaeobacteria*) y los identificó como el tercer **dominio** de la vida, junto con *Bacteria* y *Eukarya* (⇒ Sección 1.3 y Figura 12.13). Y lo que es más importante, Woese demostró que el análisis de las secuencias de genes de SSU rRNA se podía usar para poner de manifiesto relaciones evolutivas entre todas las células, de manera que se obtenía así la primera herramienta eficaz para la clasificación evolutiva de los microorganismos.

Desde 1977 se han generado y utilizado más de 2,3 millones de secuencias SSU rRNA para caracterizar la enorme



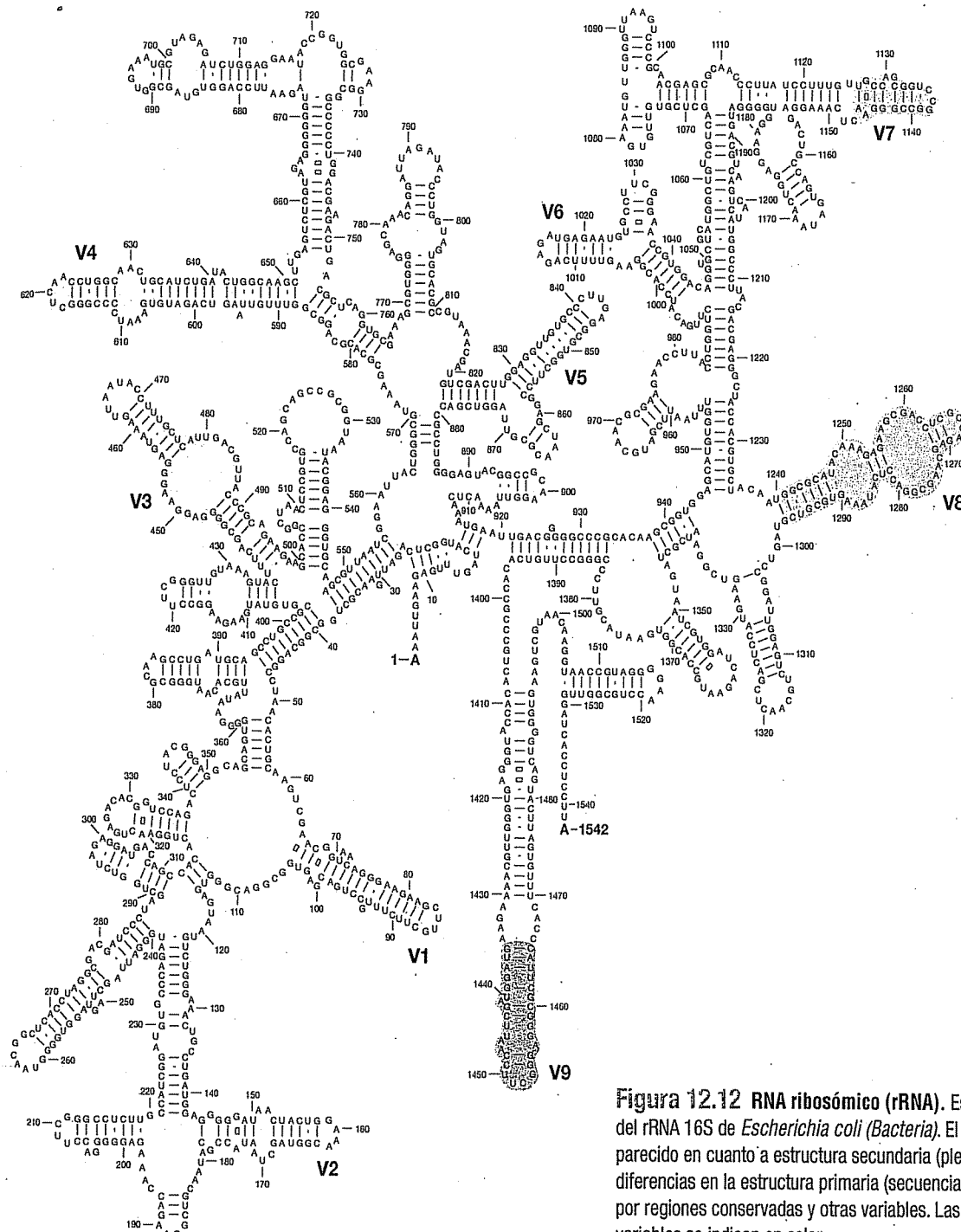
(b) Árbol de Whittaker

**Figura 12.11 Primeros intentos de representación del árbol universal de la vida.** (a) Árbol de la vida publicado en 1866 por Ernst Haeckel en *Generelle Morphologie der Organismen*. (b) Árbol de la vida publicado por Robert H. Whittaker en 1969. Los términos «Monera» y «Moneres» son denominaciones anticuadas para referirse a las células procariotas. Compárense estos árboles conceptuales con el árbol generado a partir de las secuencias de los genes SSU rRNA en la Figura 12.13.

diversidad del mundo microbiano. El Ribosomal Database Project (RDP; <http://rdp.cme.msu.edu>) contiene una colección de estas secuencias que aumenta continuamente y proporciona programas informáticos para su análisis y para la construcción de árboles filogenéticos, un tema que trataremos en la Sección 12.5.

### El árbol de la vida basado en los genes de las secuencias SSU rRNA

El árbol filogenético universal de la vida basado en las secuencias génicas SSU rRNA (Figura 12.13) es una genealogía de toda la vida en la Tierra. Representa la historia evolutiva de todas las células y pone de manifiesto claramente los tres dominios. La raíz de este árbol universal representa un punto en el tiempo en el que toda la vida existente ahora en la Tierra compartía un antepasado común, el último antepasado común universal, LUCA (Figura 12.13 y Sección 12.1). El análisis genómico ha demostrado que el concepto de tres dominios no solo está respaldado por las secuencias SSU rRNA, sino también por el análisis de la mayoría de los genes que codifican enzimas que intervienen en la transcripción, la traducción o la replicación del DNA. Aunque hay muchos ejemplos de **transferencia horizontal de genes** (⇒ Secciones 6.12 y 12.1) entre linajes dentro



**Figura 12.12 RNA ribosómico (rRNA).** Estructura primaria y secundaria del rRNA 16S de *Escherichia coli* (Bacteria). El rRNA 16S de *Archaea* es parecido en cuanto a estructura secundaria (plegamiento), pero tiene muchas diferencias en la estructura primaria (secuencia). La molécula está compuesta por regiones conservadas y otras variables. Las posiciones de las regiones variables se indican en color.

de dominios y entre dominios, sigue siendo patente que los tres dominios representan los principales linajes evolutivos celulares que existen en la Tierra.

La forma en que se establecieron los tres dominios sigue siendo un asunto controvertido. Hay muchos ejemplos de genes compartidos por bacterias, arqueas y eucariotas, o por dos de los tres dominios (Figura 12.10). Una hipótesis es que muy pronto en la historia de la vida, antes de que los dominios principales hubieran divergido, la transferencia horizontal de genes era muy frecuente, y muchos de los genes que codificaban las funciones de manejo de la información no habían aparecido todavía. La aparición de los genes que mejoraban la gestión de la información, como los que codifican las proteínas que participan en la transcripción y la traducción, habría supuesto un gran beneficio y se habrían

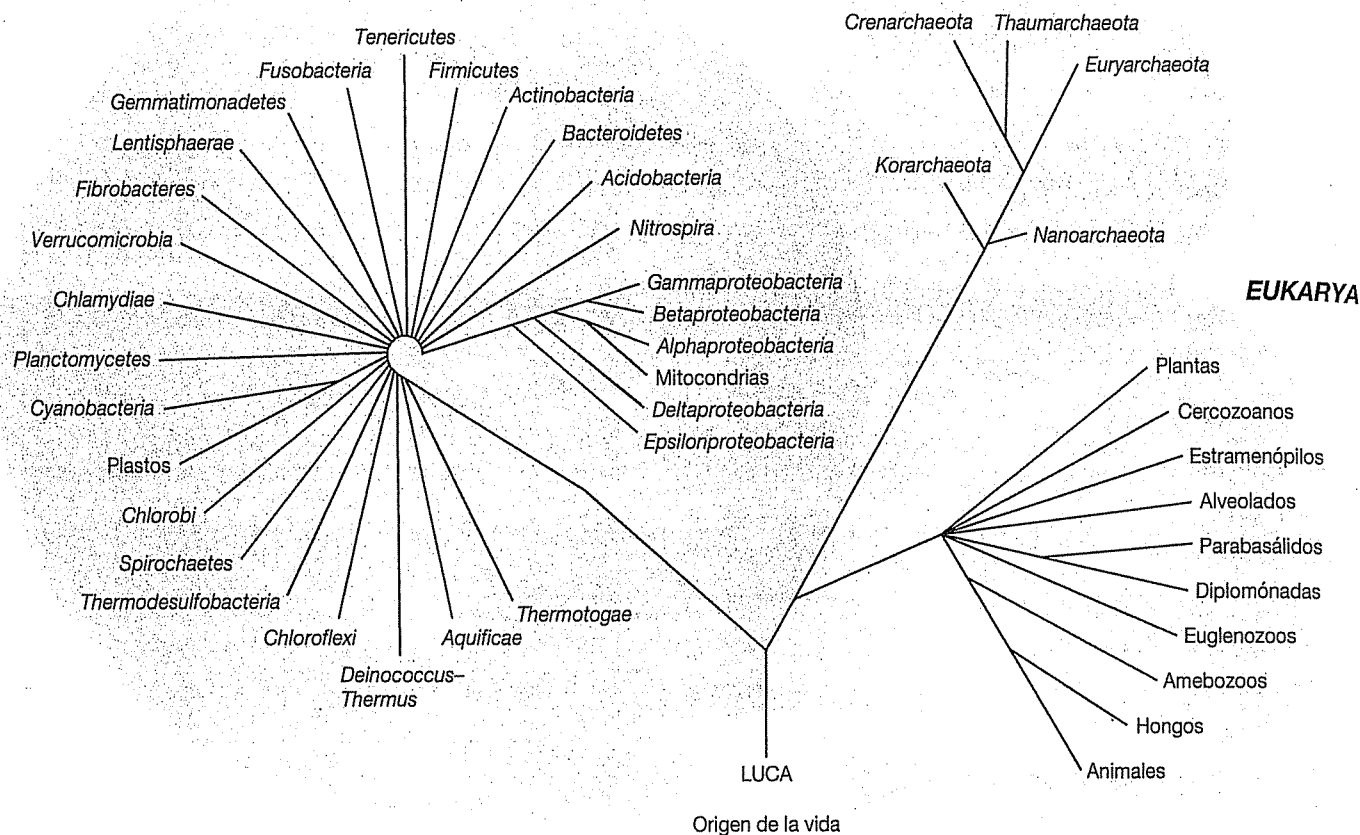
transferido rápidamente entre las primeras formas de vida (Figura 12.4).

Esta hipótesis también supone que con el tiempo se desarrollaron barreras a la transferencia horizontal de genes sin restricciones. Como resultado, la población previamente promiscua empezó poco a poco a organizarse en las líneas principales de origen evolutivo, *Bacteria* y *Archaea* (Figura 12.4 y Figura 12.13). Hace unos 2.800 millones de años se habría producido otra bifurcación, cuando *Archaea* y *Eukarya* se separaron como dominios distintos. Como cada grupo siguió evolucionando, ciertos rasgos se fueron fijando en cada uno de ellos y se originaron las diferencias genéticas (Figura 12.10) y las diferencias fisiológicas y estructurales (Tabla 12.1) que observamos hoy en día entre los tres dominios. Tras casi 4.000 millones de años de evolución microbiana, vemos el impresionante



## BACTERIA

## ARCHAEA



**Figura 12.13** Árbol filogenético universal determinado por análisis comparativo de secuencias SSU rRNA. Se muestran únicamente algunos organismos o linajes fundamentales de cada dominio. Hasta el momento se han identificado al menos 84 filos de *Bacteria*, si bien muchos de ellos aún no han sido cultivados. LUCA, último antepasado común universal.

resultado: tres dominios de vida celular que son evolutivamente distintos y, aun así, comparten ciertos rasgos indicativos de su origen común a partir de un antepasado celular universal.

### Bacteria

Hasta el momento se han descubierto al menos 84 linajes (llamados **filos**) pertenecientes al dominio *Bacteria*; en el árbol universal de la Figura 12.13 solo se muestran algunos que son fundamentales. Las bacterias se tratan con detalle en los Capítulos 14 y 15. Muchos linajes de *Bacteria* se conocen únicamente a partir de las secuencias génicas SSU rRNA recuperadas de muestras ambientales (*filotipos*, véase Sección 18.5). Solo 32 de los filos comprenden especies descritas a partir de cepas cultivadas, y más del 90 % de las cepas cultivadas pertenecen a uno solo de cuatro filos, *Actinobacteria*, *Firmicutes*, *Proteobacteria* y *Bacteroidetes*. Si bien es difícil de determinar la edad exacta de estos filos, es probable que muchos de ellos se establecieron aproximadamente en la época en que se separaron *Bacteria* y *Archaea*.

Aunque las especies de algunos de estos filos se caracterizan por rasgos fenotípicos exclusivos, como la morfología de las espiroquetas o la fisiología de las cianobacterias, la mayoría de los filos bacterianos comprenden una gran diversidad

de especies y presentan una diversidad fisiológica enorme. Las *Proteobacteria* ilustran bien este concepto; porque incluyen organismos con una variada gama de rasgos fisiológicos que comprenden: respiración aerobia, fermentación, nitrificación, fijación de nitrógeno, desnitrificación, reducción de sulfato, oxidación de azufre y de sulfuro, fototrofia, desasimilación reductora y oxidadora de metales, oxidación de metano y otros muchos (Capítulos 13 y 14).

Las especies de *Proteobacteria* también cuentan con una amplia gama de estrategias ecológicas y se pueden encontrar en todos los ambientes de la Tierra excepto en los más calientes y los más salados. Cabe recordar que mientras la mayoría de los filos de plantas y animales se originaron durante los últimos 400 millones de años, los filos bacterianos tienen una antigüedad de miles de millones de años, y este tiempo les ha permitido una dilatada experimentación y diversificación.

### Archaea

El dominio *Archaea* está formado por siete filos principales, de los cuales solo cinco contienen especies descritas a partir de cepas cultivadas. La mayoría de las especies descritas pertenecen a los filos *Crenarchaeota* y *Euryarchaeota*, mientras que solo se ha descrito un pequeño grupo de especies

Tabla 12.1 Principales características estructurales y fisiológicas de Bacteria, Archaea y Eukarya<sup>a</sup>

| Característica                                                                     | Bacteria           | Archaea            | Eukarya              |
|------------------------------------------------------------------------------------|--------------------|--------------------|----------------------|
| <b>Morfología</b>                                                                  |                    |                    |                      |
| Estructura celular procariótica                                                    | Sí                 | Sí                 | No                   |
| Pared celular                                                                      | Con peptidoglicano | Sin peptidoglicano | Sin peptidoglicano   |
| Lípidos de membrana                                                                | Enlaces éster      | Enlaces éter       | Enlaces éster        |
| Núcleo rodeado por membrana                                                        | Ausente            | Ausente            | Presente             |
| Mecanismo flagelar                                                                 | Rotación           | Rotación           | A tirones            |
| Sensibilidad a cloranfenicol, estreptomicina, kanamicina y penicilina              | Sí                 | No                 | No                   |
| <b>Estructuras fisiológicas/especiales</b>                                         |                    |                    |                      |
| Desasimilación reductora de $S^0$ o $SO_4^{2-}$ a $H_2S$ , o $Fe^{3+}$ a $Fe^{2+}$ | Sí                 | Sí                 | No                   |
| Nitrificación (oxidación de amoníaco)                                              | Sí                 | Sí                 | No                   |
| Fotosíntesis clorofilica                                                           | Sí                 | No                 | Sí (en cloroplastos) |
| Desnitrificación                                                                   | Sí                 | Sí                 | No                   |
| Fijación de nitrógeno                                                              | Sí                 | Sí                 | No                   |
| Metabolismo energético basado en rodopsina                                         | Sí                 | Sí                 | No                   |
| Quimiolitotrofia ( $Fe^{2+}$ , $NH_3$ , $S^0$ , $H_2$ )                            | Sí                 | Sí                 | No                   |
| Endósporas                                                                         | Sí                 | No                 | No                   |
| Vesículas de gas                                                                   | Sí                 | Sí                 | No                   |
| Gránulos de almacenamiento de poli- $\beta$ -hidroxialcanoatos                     | Sí                 | Sí                 | No                   |
| Crecimiento por encima de 70 °C                                                    | Sí                 | Sí                 | No                   |
| Crecimiento por encima de 100 °C                                                   | No                 | Sí                 | No                   |

<sup>a</sup>Obsérvese que para muchas características solo presentan la propiedad algunos representantes concretos de un dominio.

de los filos *Nanoarchaeota*, *Korarchaeota* y *Thaumarchaeota* (Figura 12.13). Analizaremos con detalle las arqueas en el Capítulo 16. En una de las ramificaciones cercanas a la raíz del árbol universal están las especies hipertermófilas de *Crenarchaeota*, tales como *Pyrolobus* (Figura 12.13), así como las especies termófilas de *Nanoarchaeota* y *Korarchaeota*. Les sigue el filo *Euryarchaeota*, que comprende las arqueas metanógenas y los halófilos y acidófilos extremos tales como *Thermoplasma* (Figura 12.13). El filo *Thaumarchaeota* se observó por primera vez en el fondo oceánico en la década de 1990, pero más adelante se ha encontrado en suelos y en sistemas marinos de todo el mundo. En las primeras especies de *Thaumarchaeota* se demostró que podían oxidar el amoníaco. Se han aislado varias especies diferentes, y todas comparten este rasgo fisiológico (↗ Sección 16.6). Al igual que sucede con *Bacteria*, muchos linajes de *Archaea* se conocen solo por sus genes SSU rRNA recuperados del ambiente, y todavía queda mucho espacio para el descubrimiento de nuevos linajes en el futuro.

### Eukarya

Los árboles filogenéticos de *Eukarya* se construyeron a partir de análisis comparativos de secuencias del gen del rRNA 18S, que es el equivalente eucariota del gen del rRNA 16S en *Bacteria* y *Archaea*. Como ya hemos visto (Sección 12.3), los principales orgánulos eucarióticos se originaron claramente por endosimbiosis

en el dominio *Bacteria*, con los antepasados de las mitocondrias procedentes de las proteobacterias y los de los cloroplastos procedentes de las cianobacterias (Figura 12.13). No obstante, algunos eucariotas microbianos carecen de mitocondrias (↗ Sección 2.21). En el Capítulo 17, cuando analicemos en detalle los eucariotas microbianos, veremos que la filogenia de los eucariotas más antiguos es difícil de determinar. Los árboles filogenéticos multigénicos (Sección 12.9) indican que los primeros linajes eucarióticos aparecieron durante una explosión de radiación evolutiva hace unos 600 millones de años, que originó la mayoría de los linajes de los eucariotas microbianos (↗ Figura 17.3). Es probable que esta explosión en la evolución eucariótica se desencadenara por el inicio de las condiciones óxicas en la Tierra y el consiguiente desarrollo de la capa de ozono (Sección 12.2). Dicha capa habría expandido, en gran medida, el número de hábitats superficiales disponibles para su colonización.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Qué tipo de pruebas respaldan el concepto de los tres dominios de la vida?
- ¿De qué manera el árbol universal de la Figura 12.13 defiende la hipótesis de la endosimbiosis (Figura 12.9)?
- Aporte tres razones por las que los genes SSU rRNA son adecuados para realizar análisis filogenéticos.

## 12.5 Filogenia molecular: el sentido de las secuencias moleculares

Todas las células contienen DNA como material genético, y el DNA pasa de padres a hijos. Con el tiempo, las mutaciones hereditarias se acumulan en las secuencias de DNA. Estas mutaciones se producen de manera natural y son una causa importante de las variaciones al azar sobre las que actúa la selección, como Darwin describió en su teoría de la evolución. Por tanto, la diferencia en secuencias nucleotídicas entre dos organismos será función del número de mutaciones acumuladas desde que compartieron un antepasado común. Por consiguiente, las diferencias en las secuencias de DNA se pueden utilizar para inferir relaciones evolutivas. En esta sección aprenderemos cómo se usan las secuencias de DNA en los análisis filogenéticos de la vida microbiana.

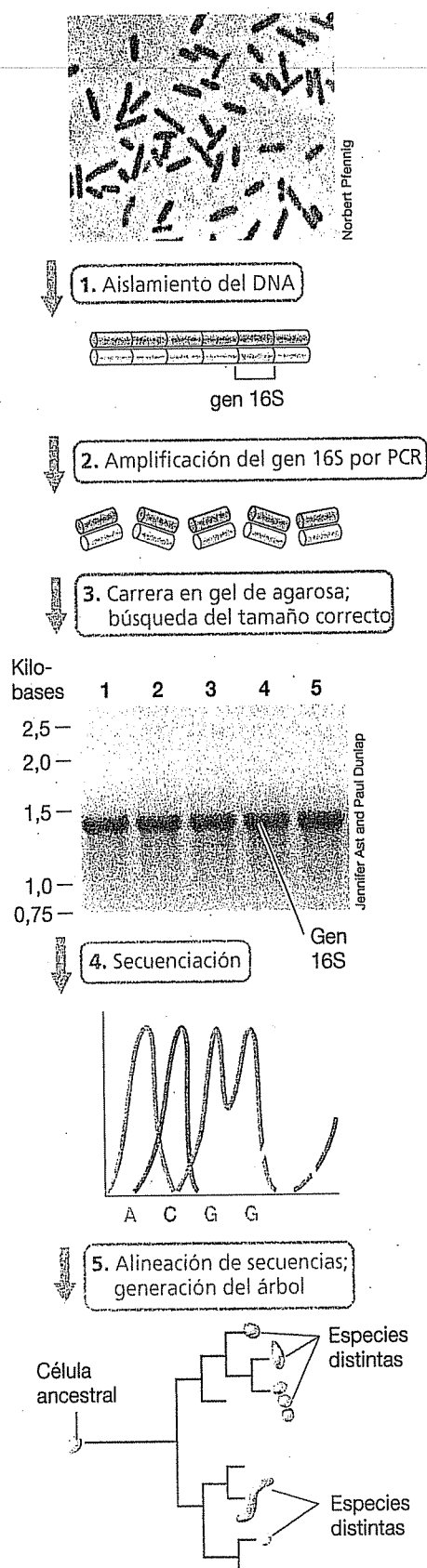
### Obtención de las secuencias de DNA

Si bien los análisis de filogenia microbiana se basan en gran medida en los análisis de secuencias génicas de SSU rRNA, los avances en la tecnología de secuenciación del DNA (véase Sección 6.2) han convertido la secuenciación genómica en una herramienta estándar en los análisis de filogenia microbiana. La obtención de una secuencia génica a partir de un microorganismo es relativamente sencilla si se cultiva dicho microorganismo aislado en el laboratorio. En este caso, el DNA genómico se aísla y se secuencia directamente o se usa para amplificar uno o más genes específicos mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR, véase Sección 11.3).

Los cebadores de la PCR se pueden diseñar para unirse específicamente a cualquier región de DNA de cualquier organismo. Existen cebadores específicos para muchos genes altamente conservados, como el gen SSU rRNA (Figura 12.12). Los cebadores para este gen pueden tener distintos niveles de especificidad filogenética para unirse a especies, géneros y filos distintos, y existen incluso cebadores «universales», que amplifican el gen SSU rRNA de cualquier organismo. Los productos de la PCR se visualizan mediante electroforesis en gel de agarosa, se escinden del gel, se extraen, se purifican de la agarosa y se secuencian, a menudo usando los mismos oligonucleótidos como cebadores para las reacciones de secuenciación. Estos pasos están resumidos en la Figura 12.14. Otra posibilidad es amplificar genes SSU rRNA del DNA que se ha extraído directamente de una muestra ambiental o secuenciar directamente este DNA ambiental usando un enfoque metagenómico (véase Secciones 6.10 y 18.7). Estos últimos métodos se usan mucho para caracterizar microorganismos que son difíciles de cultivar en el laboratorio. Una vez que se han obtenido las secuencias, se deben alinear y analizar, aspectos que trataremos a continuación.

### Alineación de secuencias

La filogenia solo se puede inferir de genes con **homología**, es decir, genes que han sido heredados de un antepasado común. Así pues, la homología es un rasgo binario; las secuencias son homólogas o no lo son. El concepto de homología se suele confundir con el de semejanza de secuencia, pero este último es un rasgo continuo definido como el porcentaje de posiciones de los nucleótidos compartidos entre dos secuencias. La semejanza de secuencias se usa para inferir la homología, pero se puede calcular un valor de semejanza entre dos secuencias cualesquiera,



**Figura 12.14 Amplificación por PCR del gen del rRNA 16S.** Tras aislar el DNA, se usan los cebadores complementarios de los extremos del rRNA 16S (véase la Figura 12.12) para amplificar, mediante PCR, el gen del rRNA 16S a partir del DNA genómico de cinco cepas bacterianas desconocidas diferentes; los productos se corren en un gel de agarosa (foto). Las bandas de DNA amplificado tienen una longitud aproximada de 1.465 nucleótidos. A la izquierda se indican las posiciones de los marcadores del tamaño del DNA en kilobases. Tras la escisión de los productos de la PCR del gel y su purificación, se secuencian y se analizan para identificar las bacterias.

independientemente de su función o de su parentesco evolutivo. Por tanto, los términos semejanza y homología no son intercambiables. Los genes que tienen homología pueden ser **ortólogos**, si se han originado a partir de un solo gen ancestral en un antepasado común, o **parálogos**, si están relacionados como resultado de una duplicación génica (véase Sección 6.11). Los análisis filogenéticos se centran normalmente en el análisis de genes ortólogos que tienen funciones similares.

Los análisis filogenéticos calculan cambios evolutivos a partir del número de diferencias de secuencia a través de un conjunto de posiciones homólogas de nucleótidos. Algunas mutaciones introducen inserciones o deleciones de nucleótidos, que hacen que las secuencias génicas difieran en cuanto a su longitud, de manera que se hace necesario *alinear* las posiciones de los nucleótidos antes de realizar el análisis filogenético de las secuencias génicas. El objetivo de la **alineación de secuencias** es añadir huecos a las secuencias moleculares con el fin de establecer homología posicional, es decir, asegurarse de que cada posición de la secuencia se heredó de un antepasado común de todos los organismos en estudio (Figura 12.15). Para poder llevar a cabo un análisis filogenético es fundamental realizar una alineación correcta, porque la asignación de los errores y de los huecos causados por deleciones es, en efecto, una hipótesis explícita de cómo han divergido las secuencias a partir de la secuencia ancestral común.

## Árboles filogenéticos

Un árbol filogenético es un diagrama en el que se representa la historia evolutiva de un organismo, y guarda cierta semejanza con un árbol genealógico. La mayoría de los microorganismos no dejan restos fósiles, de modo que sus antepasados nos son desconocidos, pero las relaciones ancestrales se pueden deducir

### Secuencias antes de la alineación

```

1  GGA CCT AAA TTT ATA CCC
2  GGA AAA GGG CCC AAA CGC
3  GGA GGG CCT TTT ATA CCC

```

### Secuencias después de la alineación

```

1  GGA --- --- CCT AAA TTT ATA CCC
2  GGA AAA GGG CCC --- --- AAA CGC
3  GGA --- GGG CCT --- TTT ATA CCC

```

(a)

### Diferencias de secuencias

|   | 1  | 2  | 3 |
|---|----|----|---|
| 1 | -  | -  | - |
| 2 | 11 | -  | - |
| 3 | 6  | 11 | - |

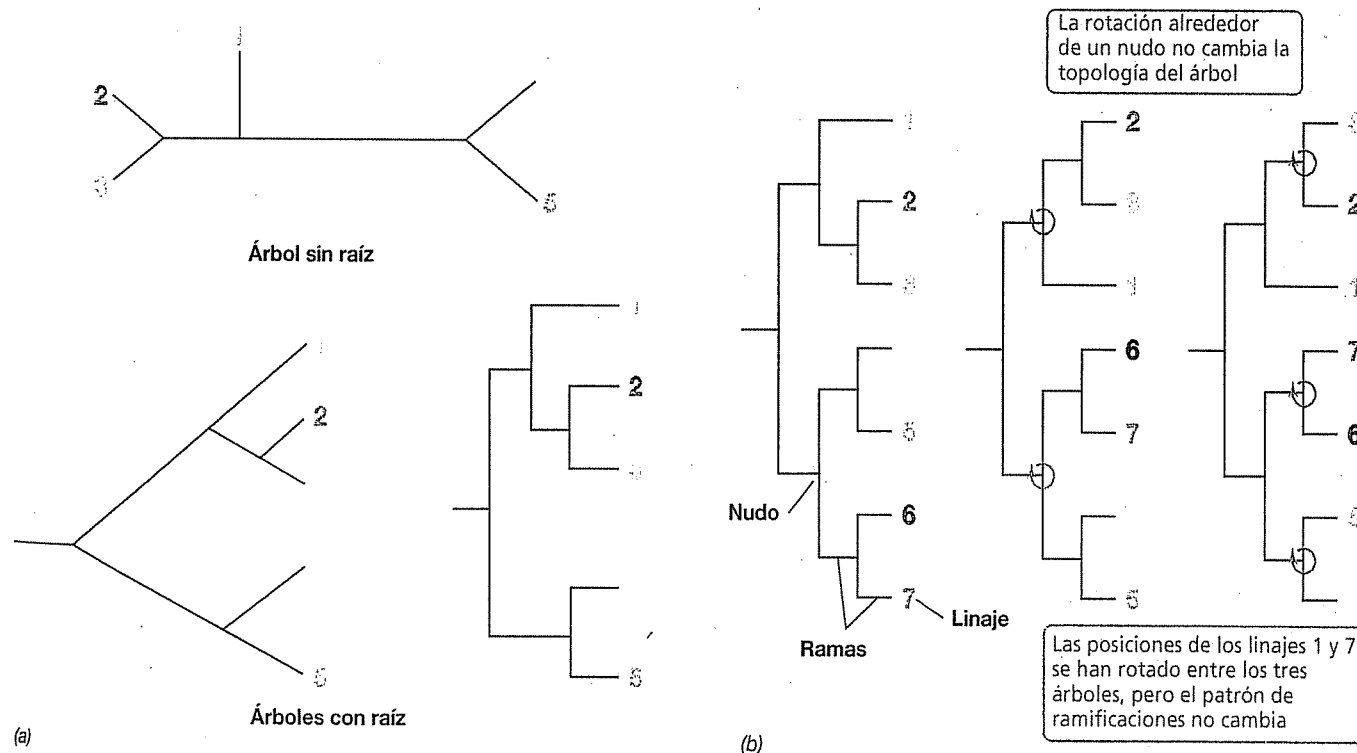
|   | 1 | 2 | 3 |
|---|---|---|---|
| 1 | - | - | - |
| 2 | 3 | - | - |
| 3 | 0 | 3 | - |

(b)

**Figura 12.15 Alineación de secuencias de DNA.** (a) Secuencias de una región hipotética de un gen en tres especies antes y después de su alineación. Una alineación de secuencias debería mostrar las posiciones homólogas en columnas verticales, lo que se consigue añadiendo huecos, indicados por guiones, para maximizar la semejanza local de secuencias entre las especies que se alinean. (b) Las matrices de distancia muestran el número de diferencias entre secuencias que se infieren para cada par de especies antes y después de la alineación.

a partir de las secuencias de DNA de los organismos que existen hoy en día. Los organismos que comparten un antepasado común probablemente compartirán algunas características, y los árboles filogenéticos nos permiten establecer hipótesis sobre las características de un organismo. También son muy útiles en taxonomía y en la identificación de especies, como veremos más adelante en este capítulo (Sección 12.9).

Un árbol filogenético se compone de *nudos* y *ramas* (Figura 12.16). Los extremos de las ramas representan las especies



**Figura 12.16 Árboles filogenéticos y su interpretación.** (a) Ejemplos de árboles filogenéticos con raíz y sin raíz. Los extremos de las ramas son especies (o cepas) y los nudos son antepasados. Las relaciones ancestrales se ponen de manifiesto por el orden de ramificación en los árboles con raíz. (b) Tres versiones equivalentes del mismo árbol filogenético. La única diferencia entre los árboles es que sus nudos se han hecho girar en los puntos indicados por las flechas rojas. La posición vertical de las especies es diferente entre los árboles, pero el patrón genealógico (los nudos que comparte cada especie) no cambia.

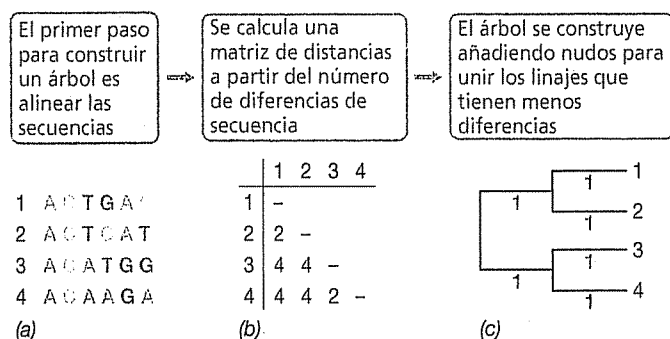
que existen en la actualidad. Los árboles filogenéticos se pueden construir *con raíz* o *sin raíz*. Los que tienen raíz muestran la posición del antepasado de todos los organismos que se están examinando. Los árboles sin raíz representan las relaciones relativas entre los organismos en estudio, pero no proporcionan ningún dato sobre el nudo más antiguo del árbol. Los nudos representan una etapa anterior de la evolución, en la que un antepasado se ramificó en dos linajes nuevos. La longitud de la rama representa el número de cambios que se han producido a lo largo de dicha rama. En un árbol filogenético, únicamente la posición de los nudos y la longitud de las ramas son informativas; la rotación alrededor de los nudos no tiene ningún efecto en la topología del árbol (Figura 12.16b).

## Construcción del árbol

Solamente existe un árbol filogenético correcto que represente con precisión la historia evolutiva de un grupo de secuencias génicas, pero deducir el árbol verdadero a partir de los datos de las secuencias puede ser una tarea ardua. La complejidad del problema se pone de manifiesto al considerar el número total de árboles que se pueden representar con un conjunto de secuencias al azar. Por ejemplo, para cuatro secuencias arbitrarias existen solo tres árboles posibles; pero si se duplica a ocho el número de secuencias, obtenemos 10.395 árboles posibles. Esta complejidad sigue creciendo exponencialmente, de manera que para representar cien secuencias arbitrarias podemos dibujar  $2 \times 10^{182}$  árboles diferentes.

El análisis filogenético usa los datos de las secuencias moleculares para tratar de identificar el árbol correcto que represente exactamente la historia evolutiva de un conjunto de secuencias.

Para deducir los árboles filogenéticos a partir de datos de secuencias moleculares hay diversos métodos disponibles. La estructura de un árbol filogenético se suele deducir aplicando un *algoritmo* o algún conjunto de *criterios de optimalidad*. Un algoritmo es una serie programada de pasos diseñados para construir un solo árbol (Figura 12.17). Los algoritmos utilizados para construir árboles filogenéticos son el *método de agrupamiento de pares con la media aritmética no ponderada* (UPGMA, del



**Figura 12.17 Construcción de árboles filogenéticos.** El número de diferencias nucleotídicas entre secuencias génicas se puede usar para construir un árbol filogenético. En la alineación de secuencias (a) podemos contar el número de diferencias entre cada par de secuencias para construir una matriz de distancias. (b) La matriz de distancias se puede usar para construir un árbol (c) en el que las longitudes acumulativas de las ramas horizontales (marcadas con un «1» en rojo) entre dos especies cualesquiera del árbol sean proporcionales al número de diferencias nucleotídicas entre dichas especies.

inglés *unweighted pair group method with arithmetic mean*) y el *método de unión de vecinos* (o *neighbor joining*). Por otro lado, los métodos filogenéticos que utilizan criterios de optimalidad son la *parsimonia*, la *máxima verosimilitud* y los análisis *bayesianos*. Estos últimos métodos evalúan muchos árboles posibles y seleccionan el que tiene la mejor puntuación de optimalidad, es decir, seleccionan el árbol que mejor se ajusta a los datos de la secuencia considerando un modelo discreto de evolución molecular. La puntuación de optimalidad se calcula a partir de los modelos evolutivos que describen cómo cambian las secuencias moleculares con el tiempo. Por ejemplo, los modelos evolutivos pueden explicar la variación en las tasas de sustitución y las frecuencias de bases entre posiciones de secuencia.

## Limitaciones de los árboles filogenéticos

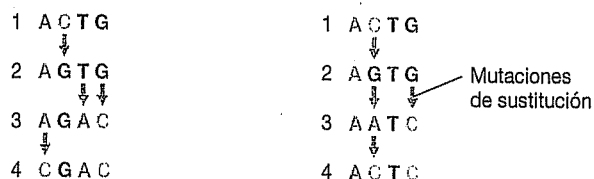
La filogenia molecular proporciona una visión muy clara de la historia evolutiva, pero es importante tener en cuenta las limitaciones para construir e interpretar árboles filogenéticos. Por ejemplo, puede resultar difícil elegir el árbol verdadero basándose en los datos disponibles de secuencias si varios árboles diferentes se ajustan igual de bien a los datos. El *bootstrapping*, un método estadístico en el que la información es remuestreada al azar, es un enfoque que se utiliza para tratar la incertidumbre en los árboles filogenéticos. Los valores de muestreos repetidos al azar indican el porcentaje del tiempo que un nudo determinado de un árbol filogenético es confirmado por los datos de secuencia. Valores altos indican que un nudo del árbol probablemente sea correcto, mientras que valores bajos indican que, con los datos de que se dispone, la colocación de un nudo puede no ser exacta.

La **homoplasia**, también conocida como *evolución convergente*, se produce cuando varios organismos comparten una característica que no ha sido heredada de un antepasado común. Un ejemplo de ello es el desarrollo de alas en los insectos y en las aves, que se originaron por separado y no indican que los insectos y las aves compartan un antepasado alado. La homoplasia también se da en secuencias moleculares, cuando se producen posiciones de secuencia similares a partir de mutaciones retrógradas y no por herencia de un antepasado común. Por tanto, el problema de la homoplasia en la filogenia molecular aumenta proporcionalmente al tiempo evolutivo (Figura 12.18).

La prevalencia de la transferencia horizontal de genes (véase Sección 6.12) también crea complicaciones cuando consideramos la historia evolutiva de los microorganismos. Cuando se usa la secuencia de un gen para deducir la filogenia de un organismo, se debe suponer que el gen se hereda *verticalmente* de una generación a la siguiente a lo largo de toda la historia evolutiva del organismo. El intercambio *horizontal* de genes entre organismos no emparentados viola esta suposición (Figura 12.19). Por tanto, es importante tener en cuenta la diferencia entre una *filogenia génica*, que representa la historia evolutiva de un gen individual, y una *filogenia del organismo*, que representa la historia evolutiva de la célula. En general, las secuencias SSU rRNA parecen transferirse horizontalmente a frecuencias muy bajas, y las filogenias de los genes del rRNA coinciden en gran medida con las de la mayoría de los genes que codifican funciones genéticas informacionales en la célula. Así pues, se considera en general que las secuencias de los genes SSU rRNA proporcionan un registro de la filogenia del



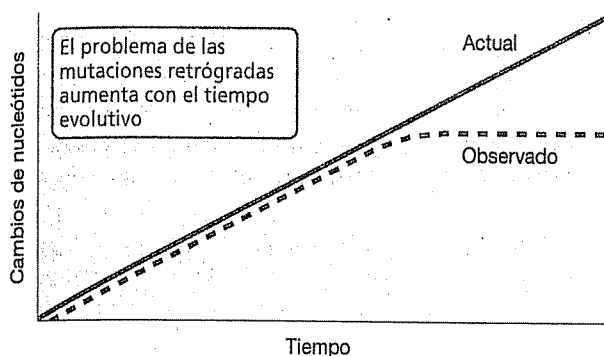
Una mutación retrógrada puede borrar información evolutiva y causar diferencias de secuencia que dan valores de distancia menores que los reales



Se observan cuatro diferencias entre las secuencias 1 y 4

Solo se observa una diferencia entre las secuencias 1 y 4

(a)



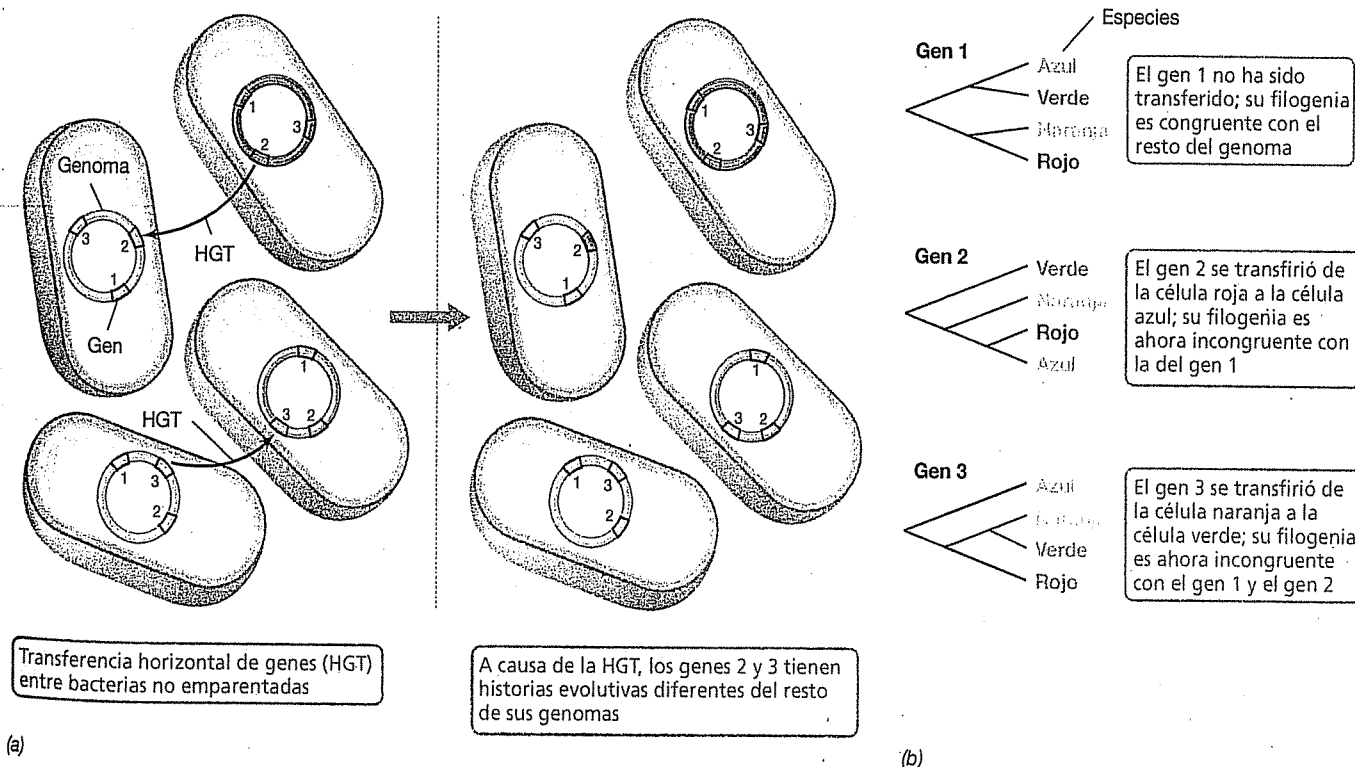
(b)

**Figura 12.18 El problema de la homoplasia debida a mutaciones retrógradas.** Las mutaciones retrógradas pueden dificultar el recuento del número real de mutaciones que se han producido desde que un par de secuencias compartieron un antepasado común. (a) Observamos dos series de mutaciones durante la evolución de una secuencia génica. A la izquierda, el número de mutaciones es igual al número observado entre las especies 1 y 4. Sin embargo, si hay una mutación retrógrada (derecha), el número de mutaciones observadas entre las especies 1 y 4 puede ser menor que el que realmente se ha producido. (b) La probabilidad de mutaciones retrógradas aumenta a medida que se van acumulando mutaciones con el tiempo.

organismo. No obstante, muchos genes de los genomas microbianos se han adquirido por transferencia horizontal en algún momento de su historia evolutiva, y este proceso tiene importantes implicaciones en la evolución microbiana, como veremos en la sección siguiente.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Cómo se obtienen las secuencias de DNA para un análisis filogenético?
- ¿Qué representa un árbol filogenético?
- ¿Por qué la alineación de secuencias es un paso fundamental en el análisis filogenético?



**Figura 12.19 Transferencia horizontal de genes.** La transferencia horizontal de un gen hará que tenga una historia evolutiva diferente de la del resto del genoma. (a) Los genes se transfieren de manera horizontal entre microorganismos sin parentesco cercano. Se han usado colores para unir los microorganismos con su material genético. (b) Como consecuencia de los casos de transferencia horizontal de la parte a, observamos ahora árboles filogenéticos diferentes para el gen 1, el gen 2 y el gen 3. Solo el árbol del gen 1, que no ha sido transferido, sigue siendo congruente con la filogenia del organismo.

### III • Evolución microbiana

Si bien muchos de los principios básicos de la evolución se conservan en todos los dominios de la vida, algunos aspectos de la evolución microbiana son raros en plantas y animales. Por ejemplo, las bacterias y las arqueas son, en general, haploides y asexuales, poseen diversos mecanismos de transferencia horizontal de genes que ocasionan el intercambio asimétrico de material genético que no coincide con la reproducción, y sus genomas pueden ser notablemente heterogéneos y muy dinámicos. En esta sección analizaremos los procesos que causan la diversificación de los linajes microbianos y cómo estas fuerzas afectan a la evolución de los genomas microbianos.

#### 12.6 El proceso evolutivo

En su forma más simple, la evolución es un cambio en las frecuencias de los alelos en un conjunto de organismos a lo largo del tiempo. Los **alelos** son versiones alternativas de un gen determinado. Los alelos nuevos surgen a causa de mutaciones y recombinaciones, y los cambios en las frecuencias alélicas se producen a través de una serie de cambios que incluyen la selección y la deriva genética. ¿Cómo dan lugar estos mecanismos sencillos al origen y la divergencia de las especies microbianas?

#### Orígenes de la diversidad genética

Las **mutaciones** son cambios al azar en la secuencia del DNA que se acumulan a lo largo del tiempo en todas las secuencias de DNA; son una fuente fundamental de la variación natural que impulsa el proceso evolutivo. La mayoría de las mutaciones son neutras o deletéreas, pero algunas pueden resultar beneficiosas. Las mutaciones pueden ser de diversos tipos: *sustituciones*, *deleciones*, *inserciones* y *duplicaciones* (Capítulo 10). Las duplicaciones producen una copia redundante de un gen que se puede modificar por otra mutación posterior sin perder la función codificada por el gen original. Por tanto, las duplicaciones permiten la diversificación de las funciones génicas.

La **recombinación** es un proceso por el cual se rompen segmentos de DNA y se vuelven a unir para crear combinaciones nuevas del material genético (↗ Sección 10.5). La recombinación puede causar la reordenación de material genético ya presente en un genoma, y además es necesaria para la integración en el genoma de DNA adquirido por transferencia horizontal. La recombinación se puede clasificar a grandes rasgos en *homóloga* y *no homóloga*. La recombinación homóloga requiere segmentos cortos de secuencias de DNA muy parecidas flanqueando la región de DNA que se transferirá (↗ Sección 10.5). En cambio, la recombinación no homóloga está mediada por varios mecanismos (↗ Sección 10.5) que tienen en común no necesitar un alto nivel de semejanza de secuencia para iniciar la integración satisfactoria de DNA.

#### Selección y deriva genética

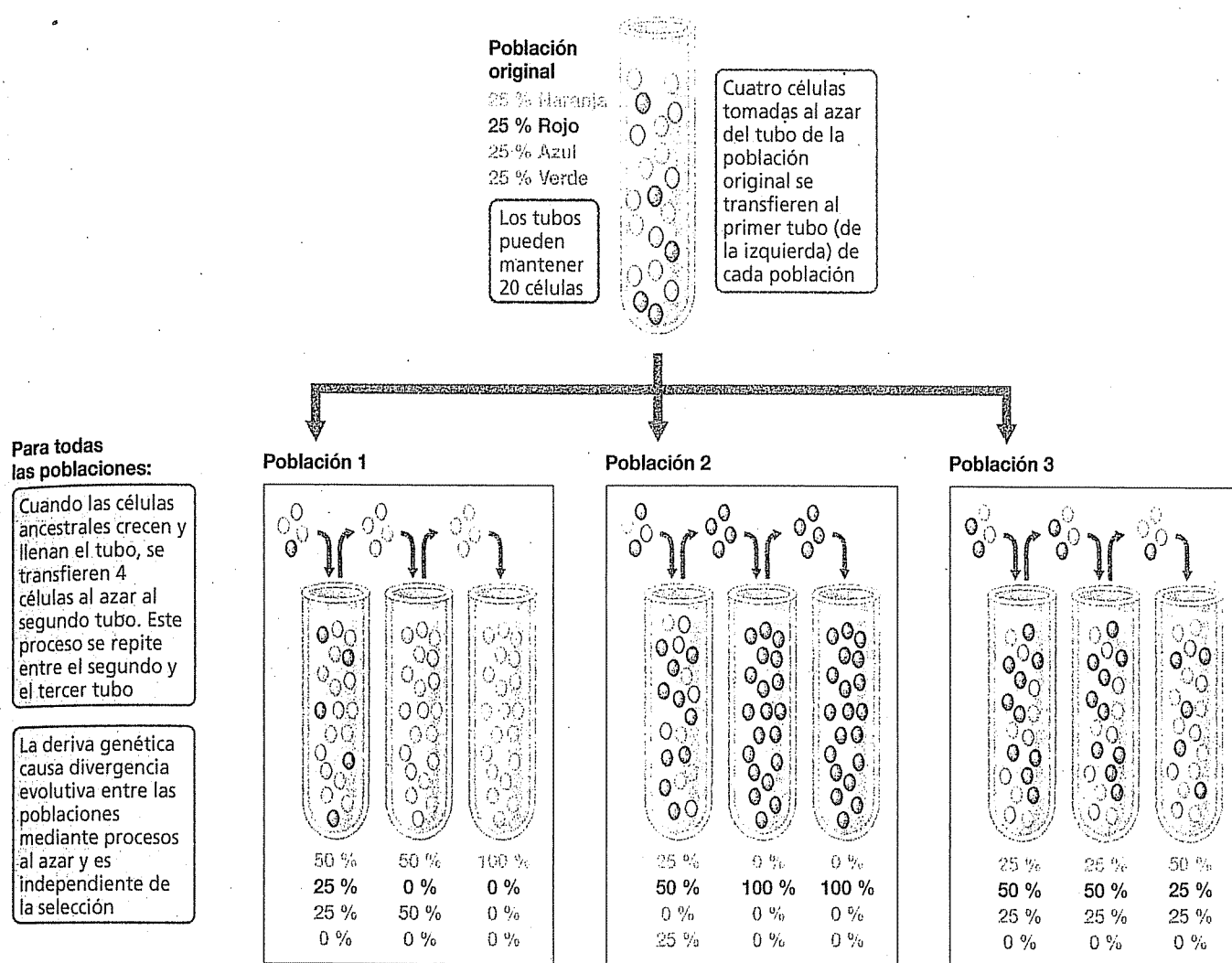
Cuando la mutación y la recombinación causan variaciones en las secuencias génicas se producen nuevos alelos. La evolución ocurre cuando cambia la frecuencia de diferentes alelos en una población a lo largo de muchas generaciones. En biología evolutiva se han descrito muchos mecanismos diferentes que pueden dirigir este proceso evolutivo, pero los mecanismos principales son las fuerzas de la selección y la deriva genética.

La **selección** se define sobre la base de la **aptitud**, la capacidad de un organismo para producir progenie y contribuir a la conformación genética de futuras generaciones. La mayoría de las mutaciones son *neutras* respecto a la aptitud, y no tienen ningún efecto en la célula a causa de la degeneración del código genético (↗ Sección 4.11). Generalmente, estas mutaciones se acumulan en el DNA a lo largo del tiempo. Algunas mutaciones son *deletéreas*; disminuyen la aptitud de un organismo alterando la función de sus genes. Las mutaciones deletéreas suelen eliminarse de las poblaciones con el tiempo por selección natural. Algunas mutaciones pueden ser *beneficiosas* al aumentar la aptitud de un organismo, y están favorecidas por la selección natural, de modo que, con el tiempo, aumentan su frecuencia en una población. Un ejemplo de mutación beneficiosa sería una que induzca resistencia a los antibióticos en una bacteria patógena que esté infectando a una persona sometida a terapia antibiótica. Es importante recordar que todas las mutaciones se producen al azar; la naturaleza selectiva del entorno no *causa* mutaciones adaptativas; simplemente *selecciona* para el crecimiento y la reproducción a aquellos organismos que han sufrido mutaciones que suponen una ventaja en términos de aptitud.

Aunque Darwin propuso la selección natural como el mecanismo por el cual cambian las frecuencias génicas a lo largo del tiempo, los cambios evolutivos se pueden producir mediante mecanismos distintos a la selección. Un ejemplo significativo es la **deriva genética** (Figura 12.20), un proceso al azar que puede hacer que las frecuencias génicas cambien con el tiempo, de manera que haya evolución en ausencia de selección natural. La deriva genética se produce porque algunos miembros de una población tendrán más descendencia que otros, simplemente por azar; con el tiempo estos acontecimientos fortuitos pueden provocar cambios evolutivos en ausencia de selección. La deriva genética tiene más fuerza en poblaciones pequeñas y en las que experimentan frecuentes «cuellos de botella». Estos últimos se producen cuando la población sufre una reducción drástica seguida de un nuevo crecimiento a partir de las células remanentes. Por ejemplo, la deriva genética puede ser muy importante en la evolución de los patógenos, ya que cada nueva infección está causada por un pequeño número de células que colonizan un nuevo hospedador. Por tanto, las poblaciones patógenas pueden cambiar rápidamente como resultado de la deriva genética al azar como se ilustra en la Figura 12.20.

#### Los microorganismos pueden desarrollar nuevas características rápidamente

Un cambio en el ambiente o la introducción de células en un ambiente nuevo puede provocar cambios evolutivos rápidos en las poblaciones microbianas. Los microorganismos forman normalmente grandes poblaciones y se reproducen con rapidez, de modo que, en algunas especies, se puede obtener una nueva generación en solo veinte minutos; así pues, los procesos evolutivos en las poblaciones microbianas se pueden observar a menudo en el laboratorio a escalas de tiempo relativamente cortas. La variación hereditaria ya presente en una población proporciona la materia prima sobre la que actúa la selección



**Figura 12.20 Deriva genética.** La deriva genética es un proceso al azar que puede causar cambios en las frecuencias génicas de una población a lo largo del tiempo y producir evolución sin selección natural. En este ejemplo, tenemos una población original con cuatro genotipos bacterianos diferentes (indicados por colores distintos) cada uno con una misma frecuencia. Se transfieren cuatro células al azar a cada uno de tres tubos nuevos y se dejan crecer las células hasta que llenen los tubos. No hay diferencias de aptitud (*fitness*) entre las células, de manera que crecen todas por igual. A continuación se toman células al azar y se transfieren en dos rondas sucesivas. Después de solo tres rondas de transferencia se observan notables diferencias en la frecuencia genotípica entre las poblaciones.

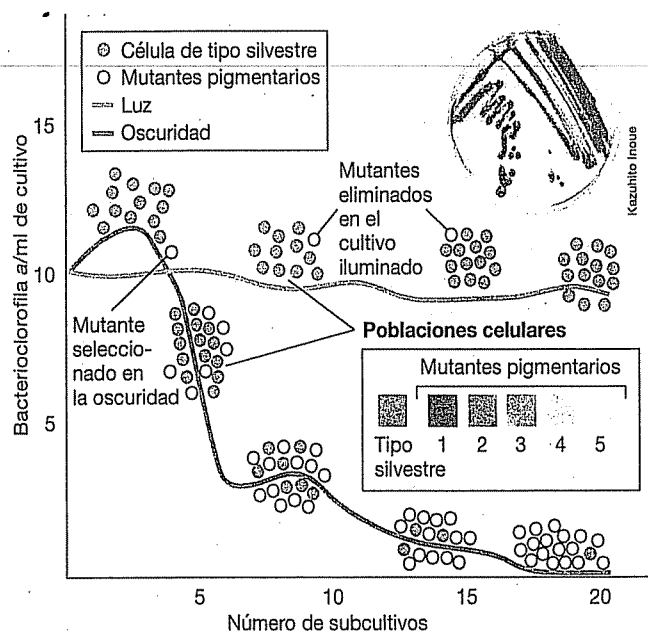
natural a partir de dicho cambio en el ambiente selectivo. Aquí estudiaremos dos ejemplos de cambio evolutivo rápido en las bacterias; uno sobre la pérdida rápida de una característica en *Rhodobacter*, y otro sobre la adquisición de una característica nueva en *Escherichia coli*.

*Rhodobacter* es una bacteria roja fotótrofa que realiza fotosíntesis anoxigénica (↔ Sección 13.3) en ambientes anóxicos iluminados. Cuando se cultiva anaerobiamente a la luz o en la oscuridad, sus células sintetizan bacterioclorofila y carotenoides. Es la ausencia de oxígeno, y no la presencia de luz, lo que activa la síntesis de pigmentos en las bacterias rojas. En presencia de luz, estos pigmentos participan en las reacciones fotosintéticas que llevan a la síntesis de ATP, pero en la oscuridad no proporcionan ningún beneficio a la célula.

De vez en cuando, las mutaciones al azar generan células de *Rhodobacter* que producen cantidades reducidas de fotopigmentos o que no los producen en absoluto. En la naturaleza, la capacidad para llevar a cabo la fotosíntesis es una característica adaptativa de gran valor, de manera que los mutantes no fotosintéticos [en el original pone «*photosynthetic mutants*»; pero significa «mutantes de los fotosintéticos que han perdido

la capacidad de fotosíntesis»; por tanto, se corrige como antecede, «no fotosintéticos»] se pierden y predominan las células de tipo silvestre. No obstante, al contrario que en condiciones naturales, no hay selección contra las células de *Rhodobacter* que tienen una capacidad reducida de fotosíntesis si se cultivan en el laboratorio en oscuridad permanente. Los mutantes que producen cantidades menores de fotopigmentos surgen en los cultivos oscuros al igual que lo hacen en los cultivos fotótrofos, pero en la oscuridad estos mutantes son seleccionados y rápidamente copan la población (Figura 12.21).

En la oscuridad los fotopigmentos son inútiles, y los mutantes conservan su energía evitando el coste metabólico de sintetizarlos. Por tanto, los mutantes no fotosintéticos pueden ser más competitivos que las células de tipo silvestre que producen la dotación completa de fotopigmentos. Aunque estos mutantes tengan una capacidad fotótrofa reducida, o en algunos casos la hayan perdido completamente, la capacidad de crecer fotótrofamente (véase el inserto en la Figura 12.21), en oscuridad permanente se convierten rápidamente en los organismos más aptos de la población y, por tanto, disfrutan de mayor éxito reproductivo. Las mutaciones que afectan a la fotosíntesis se producen



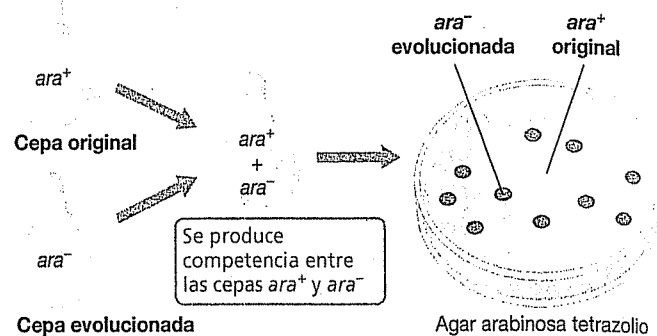
**Figura 12.21** Supervivencia del más apto y selección natural en una población de bacterias rojas fotótrofas. El subcultivo en serie de la bacteria roja *Rhodobacter capsulatus* en la oscuridad selecciona rápidamente los mutantes no fotótrofos que resultan superiores y crecen más rápidamente que las células que siguen sintetizando bacterioclorigrafía y carotenoides. Foto: placa de cultivo con colonias de células fotótrofas de *R. capsulatus*. En la parte inferior, el pigmento de las colonias de tipo silvestre y los de cinco mutantes (1-5) obtenidos durante el subcultivo seriado en la oscuridad. Las células de tipo silvestre son de color marrón rojizo debido a su dotación de pigmentos carotenoides. El color de las colonias mutantes refleja la ausencia (o síntesis reducida) de uno o más carotenoides. La cepa mutante 5 carece de bacterioclorigrafía y no puede crecer fotótroficamente. Las cepas mutantes de la 1 a la 4 pueden seguir creciendo fotótroficamente pero a menor velocidad que las de tipo silvestre. Datos adaptados de Madigan, M. T., et al. 1982. *J. Bacteriol.* 150: 1422-1429.

con la misma frecuencia en presencia de luz que en oscuridad, pero con luz la selección de la fototrofia es tan fuerte que estos mutantes se eliminan rápidamente de la población.

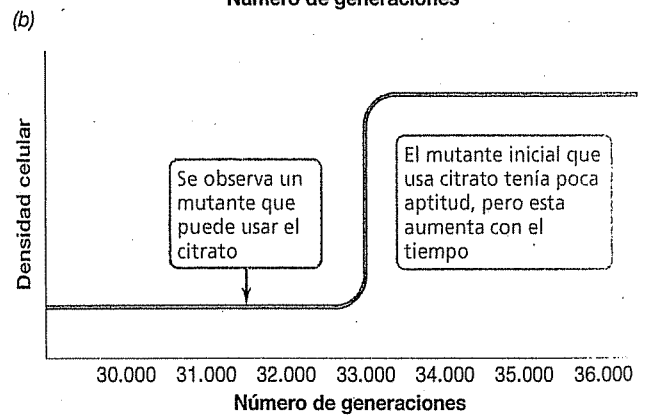
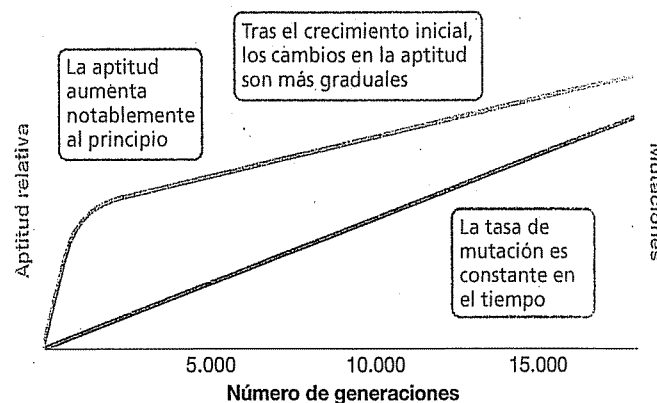
La evolución experimental es un campo de estudio en expansión alentado por el rápido crecimiento de las poblaciones bacterianas y la capacidad de conservar indefinidamente las bacterias por congelación. Esto último permite mantener un «registro fósil» vivo de organismos ancestrales que se pueden descongelar más tarde y compararlos con cepas evolucionadas. Por ejemplo, el experimento de evolución a largo plazo con *Escherichia coli* (LTEE, del inglés *Escherichia coli long-term evolution experiment*), que está en marcha desde 1988, ha seguido la evolución de 12 líneas paralelas de *E. coli* a lo largo de más de 50.000 generaciones. Los cultivos del LTEE con *E. coli* se han hecho crecer en condiciones aerobias en un medio mínimo con glucosa como única fuente de carbono y energía. *Escherichia coli* [después de punto y seguido, no se abrevia el género] se propaga normalmente en un medio rico que contiene un exceso de todos los nutrientes que las células necesitan para crecer, de modo que el medio mínimo de glucosa usado en el LTEE representa un nuevo ambiente adaptativo en el que *E. coli* debe evolucionar con el tiempo.

En el LTEE, tanto el ancestro como las líneas evolucionadas se sometieron a ingeniería genética para introducirles un marcador neutro que hiciera las colonias rojas o blancas. El marcador permitió medir la aptitud de las cepas evolucionadas respecto

del ancestro al competir entre sí (Figura 12.22a). La secuenciación genómica durante el experimento mostró que, con el tiempo, las mutaciones se acumulaban al azar en las líneas evolucionadas. No obstante, la aptitud relativa de dichas líneas en medio mínimo de glucosa aumentó drásticamente a lo largo de las primeras quinientas generaciones como resultado de la selección de las mutaciones beneficiosas en este nuevo ambiente (Figura 12.22b). La



(a) Cepas evolucionadas y originales en agar arabinosa tetrazolio.



(c) Densidad celular y número de generaciones.

**Figura 12.22** Evolución de *E. coli* a largo plazo. (a) En el experimento de evolución a largo plazo (LTEE, del inglés *long-term evolution experiment*) con *E. coli*, las líneas ancestral y derivadas se diferencian en una mutación que afecta a su capacidad para usar arabinosa, lo que nos permite distinguirlas por el color de la colonia cuando se cultivan en agar arabinosa tetrazolio. (b) Los experimentos de competencia entre la cepa ancestral y las evolucionadas muestran que la aptitud relativa en un medio mínimo de glucosa aumenta notablemente para las líneas evolucionadas. (c) Una de las doce líneas LTEE desarrolló la capacidad para usar citrato aerobiamente. Las células que crecen en un medio mínimo de glucosa normalmente lo hacen con poca densidad celular, pero la capacidad para usar tanto glucosa como citrato permitió a la línea de células mutantes alcanzar una densidad celular significativamente más alta. La aptitud relativa es una medida de la velocidad de crecimiento de la cepa evolucionada respecto de la cepa ancestral.

aptitud de las líneas evolucionadas siguió creciendo, si bien a una velocidad reducida, como resultado de la selección ulterior en el transcurso del experimento. Cabe destacar que, tras 31.500 generaciones, una de las líneas evolucionadas adquirió la capacidad de usar citrato como fuente de energía (Figura 12.22c). El citrato estaba presente como tampón de pH en los medios usados en este experimento, y no se consideraba una fuente de carbono potencial para *E. coli*, ya que la imposibilidad para crecer de forma aeróbica con citrato es un rasgo diagnóstico de *E. coli*. Sin embargo, la acumulación al azar de mutaciones en esta línea evolucionada modificó los genes preexistentes de tal manera que hizo posible el desarrollo de una nueva característica adaptativa. Las cepas divergentes pueden ahora explotar un nuevo recurso del que la población ancestral no podía disponer. Como estas células pueden usar ahora tanto citrato como glucosa, crecen a una densidad celular mucho mayor que su ancestro (Figura 12.22c). El hecho de que solamente una de las doce líneas paralelas haya desarrollado la capacidad para crecer con citrato demuestra la naturaleza fortuita de la evolución.

Las transiciones observadas en estos experimentos nos recuerdan la rapidez con que las presiones evolutivas pueden desplazar incluso propiedades importantes (como las estrategias metabólicas) de una población de células microbianas. En el caso de *Rhodobacter*, una mutación que es deletérea en la cepa de tipo silvestre proporciona una ventaja selectiva cuando el organismo se cultiva en el laboratorio en un ambiente de oscuridad continua. En estas nuevas condiciones, la evolución causa la pérdida de la maquinaria metabólica innecesaria de *Rhodobacter*. En el caso de *E. coli*, la acumulación de mutaciones al azar permite la acumulación de diversidad genética en una población. A lo largo de miles de generaciones, la población probó miles de millones de mutaciones diferentes y alguna combinación rara de ellas, por azar, aportó a las células la capacidad de usar el citrato como recurso. La variación natural causada por la mutación fortuita generó una nueva característica, la capacidad para usar citrato, y como resultó que el ambiente en el que las células crecían contenía ese compuesto, esta mutación proporcionó una ventaja selectiva a aquellas células. Sin citrato, estas mutaciones se seguirían produciendo a la misma velocidad. No obstante, sin un beneficio selectivo, las células que pudieran usar citrato probablemente desaparecerían de la población con el tiempo.

### La especiación de los microorganismos puede ser un proceso largo

Las especies pueden poseer una gran variedad de individuos con características diferentes. Como se ha tratado en este mismo capítulo, los microorganismos pueden desarrollar características nuevas a una velocidad notable y, como consecuencia, las especies microbianas pueden ser genética y fenotípicamente diversas.

Los cambios en la secuencia se pueden usar a modo de **reloj molecular** para calcular el tiempo que hace que dos linajes se separaron. Las premisas principales del método del reloj molecular son que los cambios en los nucleótidos se acumulan en una secuencia de manera proporcional al tiempo, que dichos cambios suelen ser neutros y no interfieren con la función de los genes, y que son al azar. Los cálculos del reloj molecular son más fiables cuando se pueden calibrar con datos del registro geológico. El método del reloj molecular se ha usado para calcular cuándo divergieron organismos con un parentesco muy lejano, como los dominios *Archaea* y *Eukarya* (unos 2.800 millones

de años, Figura 1.4b). Estos datos se han combinado con datos del registro geológico obtenidos con isótopos estables (↗ Sección 18.9) y marcadores biológicos específicos para determinar aproximadamente cuándo pueden haber surgido los diferentes modelos metabólicos en las bacterias (Secciones 12.1, 12.2; Figura 12.1). Los cálculos del reloj molecular se han calibrado en escalas de tiempo más recientes usando simbiontes bacterianos obligados de insectos (↗ Sección 22.9) ya que el insecto hospedador proporciona un registro fósil adecuado para datar los episodios evolutivos. A partir de estos cálculos es posible determinar que dos cepas bien caracterizadas de *E. coli*, la cepa inocua K-12 y la cepa patógena alimentaria O157:H7, se separaron hace 4,5 millones de años. De la misma manera, se calcula que dos bacterias muy próximas, *E. coli* y *Salmonella enterica* serovar Typhimurium, que difieren en un 2,8 % en sus genes rRNA 16S, compartieron el último ancestro hace entre 120 y 140 millones de años. Por tanto, si bien en los microorganismos pueden aparecer nuevos rasgos rápidamente, la mayoría de las especies microbianas son antiguas, y la especiación microbiana parece ser un proceso muy largo.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Cuáles son los diferentes procesos que dan lugar a la variación genética?
- ¿Qué diferencia hay entre selección y deriva genética, y cómo favorecen el cambio evolutivo?
- En el experimento de la Figura 12.21, ¿por qué pierde sus pigmentos la población celular en la oscuridad?

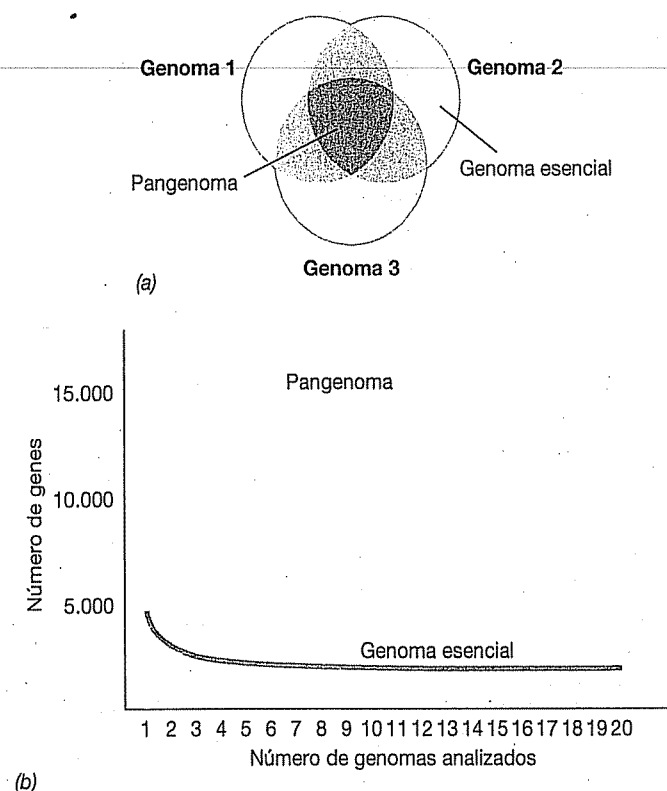
## 12.7 Evolución de los genomas microbianos

La naturaleza dinámica de los genomas microbianos se puso de manifiesto de manera espectacular cuando se secuenciaron los primeros genomas de múltiples cepas de una sola especie. La secuenciación del genoma de la cepa K-12 de *Escherichia coli* y de dos cepas patógenas mostró que solo el 39 % de sus genes era compartido por los tres genomas (Figura 12.23). El tamaño de los tres genomas variaba en más de un millón de pares de bases de longitud, y cada uno de ellos contenía una dotación exclusiva y variada de genes adquiridos por transferencia horizontal. Actualmente se han examinado ya de este modo los genomas de muchas especies microbianas, y se ha visto que los genes de los genomas microbianos se pueden clasificar en dos tipos: el **genoma esencial**, que son los genes compartidos por todos los miembros de una especie, y el **pangenoma**, que es el genoma esencial más otros genes que no son compartidos por todos los miembros de una especie y que a menudo se adquieren por transferencia horizontal (Figura 12.19). En el Capítulo 6 introdujimos este concepto, y a continuación analizaremos las fuerzas que rigen estos patrones de la evolución genómica.

### Naturaleza dinámica del genoma de *Escherichia coli*

Se han secuenciado más de veinte genomas de diferentes cepas de *E. coli*, lo que ha proporcionado nuevos datos de la naturaleza del genoma esencial y del pangenoma. Los genomas de *E. coli* tienen, de media, 4.721 genes; hay cepas con tan solo 4.068 y otras con 5.379 genes en total. El genoma esencial está formado solamente





**Figura 12.23** Concepto de genoma esencial y pangenoma. Los genomas microbianos son dinámicos y heterogéneos. Los tres primeros genomas secuenciados de diferentes cepas de *E. coli* solamente tenían el 39 % de sus genes en común. Se considera genoma esencial al conjunto de genes compartidos por todos los miembros de una especie (la zona verde oscuro en el apartado (a)), mientras que el pangenoma es el genoma esencial más el conjunto de genes exclusivos de una cepa o que se encuentran solamente en un subgrupo de cepas (en verde claro en el apartado (a)). El tamaño del genoma esencial y el pangenoma puede variar entre especies. En *E. coli*, el genoma esencial contiene aproximadamente 1.976 genes. (b) El tamaño del pangenoma en *E. coli* no es fijo, ya que cada cepa tiene un complemento exclusivo de genes adquiridos por transferencia horizontal. Datos adaptados de Touchon, M., et al. 2009. *PLoS Genetics* 5: (1) e1000344.

por 1.976 genes, presentes en todas las cepas, lo que significa menos de la mitad de los genes presentes en el genoma medio de *E. coli*. El tamaño del genoma esencial es de esperar que disminuya a medida que aumenta la distancia evolutiva de las cepas. Llevando esta predicción al extremo, solo de 50 a 250 genes estarían presentes en todas las especies de *Bacteria* y *Archaea*.

El número de genes observados que son exclusivos de un genoma siguió creciendo con cada genoma nuevo de *E. coli* secuenciado, de manera que hay un total de 17.838 genes exclusivos en los veinte genomas (Figura 12.23b). Si restamos la contribución del genoma esencial, nos quedan 15.862 genes no compartidos por todas las cepas. Un gran número de estos genes han sido claramente incorporados por transferencia horizontal, y no por el método vertical de herencia. El análisis genómico indica que la presencia de genoma esencial y pangenoma es una característica general de los genomas microbianos, si bien la cantidad relativa de genes presentes en cada grupo puede variar entre especies. El gran cambio de tamaño y contenido del genoma entre cepas de una misma especie indica que los genomas microbianos son muy dinámicos; es decir, los genomas pueden contraerse o ampliarse de manera relativamente rápida a lo largo del

tiempo. La existencia de un pangenoma sugiere que las bacterias y las arqueas están constantemente recogiendo información genética de su ambiente mediante transferencia horizontal.

La naturaleza dinámica de los genomas microbianos es una manifestación de los mecanismos evolutivos que ya hemos descrito (Sección 12.6). Las variaciones entre genomas surgen a causa de las fuerzas de mutación y recombinación, y la dinámica evolutiva de los genomas está dirigida por la selección y la deriva genética. Además, las pruebas que demuestran la transferencia horizontal son numerosas en los genomas microbianos. Los modelos del intercambio genético parecen estar dirigidos por la distancia filogenética, con frecuencias de intercambio genético entre genomas que disminuyen a medida que aumenta la distancia filogenética. En el genoma esencial de *E. coli*, la transferencia horizontal tiene lugar en su mayor parte entre cepas próximas, y se produce por sustitución de segmentos de DNA homólogos de entre cincuenta y quinientos pares de bases. Aunque muchos procesos de transferencia horizontal se deben a sustituciones homólogas, las inserciones resultantes de las recombinaciones no homólogas también son habituales en los genomas microbianos. El análisis comparativo de los genomas de *E. coli* indica que las inserciones tienen una longitud media de cuatro genes, pero en algunos casos pueden tener diez o más genes.

### Deleciones de genes en los genomas microbianos

Las deleciones tienen una función importante en la dinámica de los genomas microbianos (véase Explorando el mundo microbiano, «La hipótesis de la reina negra»). En los genomas microbianos, las deleciones ocurren con una frecuencia mucho mayor que las inserciones, y esta tendencia hacia las deleciones es la fuerza que mantiene el tamaño reducido de los genomas microbianos. La selección es la fuerza principal que contrarresta el efecto de las deleciones al conservar aquellos genes que proporcionan a la célula un beneficio de aptitud. El material no esencial y no funcional se elimina a lo largo del tiempo evolutivo, razón por la cual los genomas microbianos están fuertemente compactados y contienen relativamente pocas secuencias no codificantes. Cabe esperar que la mayor parte de los genes adquiridos por transferencia horizontal, como en general la mayoría de las mutaciones, sean neutros o deletéreos para la célula. Por tanto, es probable que se vayan adquiriendo nuevos genes del ambiente y aquellos que no aportan un beneficio de aptitud sean eliminados del genoma con el tiempo a causa de la implacable acumulación de deleciones. Además, la deriva genética (Figura 12.20) puede impulsar los procesos de acumulación rápida de deleciones cuando la población es pequeña o cuando las poblaciones atraviesan un cuello de botella. Se cree que las deleciones son la causa de los genomas extremadamente pequeños encontrados en muchos simbioses y patógenos intracelulares estrictos (↗ Secciones 6.4 y 22.9).

### MINIRREVISIÓN

- ¿Qué diferencia hay entre el genoma esencial y el pangenoma de una especie determinada?
- ¿Qué tipo de recombinación podría tener más impacto en el genoma esencial?
- ¿Qué efecto tienen las deleciones en la evolución de los genomas microbianos?

# EXPLORANDO EL MUNDO MICROBIANO

## La hipótesis de la reina negra

Se suele pensar, equivocadamente, que la evolución hace que, con el tiempo, los organismos aumentan de manera inevitable su complejidad. En realidad, la evolución es una cuestión de tira y afloja. Los cambios en la aptitud dependen completamente del ambiente, y en algunos ambientes la aptitud puede mejorar perdiendo genes específicos, más que adquiriéndolos.

La hipótesis de la reina negra<sup>1</sup> plantea un mecanismo y una explicación para esta pérdida de funciones cuyo resultado final es el desarrollo de la dependencia mutua en las comunidades microbianas. El término *reina negra* se refiere al juego de cartas llamado Corazones de la baraja francesa, en el que hay dos estrategias ganadoras. Una de ellas es evitar quedarse con la reina de picas. En esta estrategia, cada jugador trata de perder tantas bazas como sea posible para no verse forzado a llevarse la reina negra. La segunda estrategia ganadora es ganar todas las bazas quedándose todos los triunfos, incluida la reina negra. La hipótesis de la reina negra recoge estas estrategias del juego de naipes al proponer que algunos organismos optimizan la aptitud (es decir, «ganan») mediante la pérdida selectiva de genes específicos, mientras otros lo hacen quedándose los todos.

La hipótesis de la reina negra propone que algunos genes microbianos codifican

productos extracelulares, como metabolitos o enzimas, que pueden ser utilizados por todos los miembros de la comunidad o por la mayoría. Si un organismo permanece en la comunidad, la selección se relajará con aquellos genes que codifiquen la síntesis de productos que ya son aportados por otros miembros de dicha comunidad. La presencia de estos productos compartidos convierte a los genes con funciones similares en no esenciales para algunos miembros de la comunidad (Figura 1). La tendencia de las mutaciones hacia las delecciones puede hacer que estos genes se pierdan del genoma (Sección 12.7).

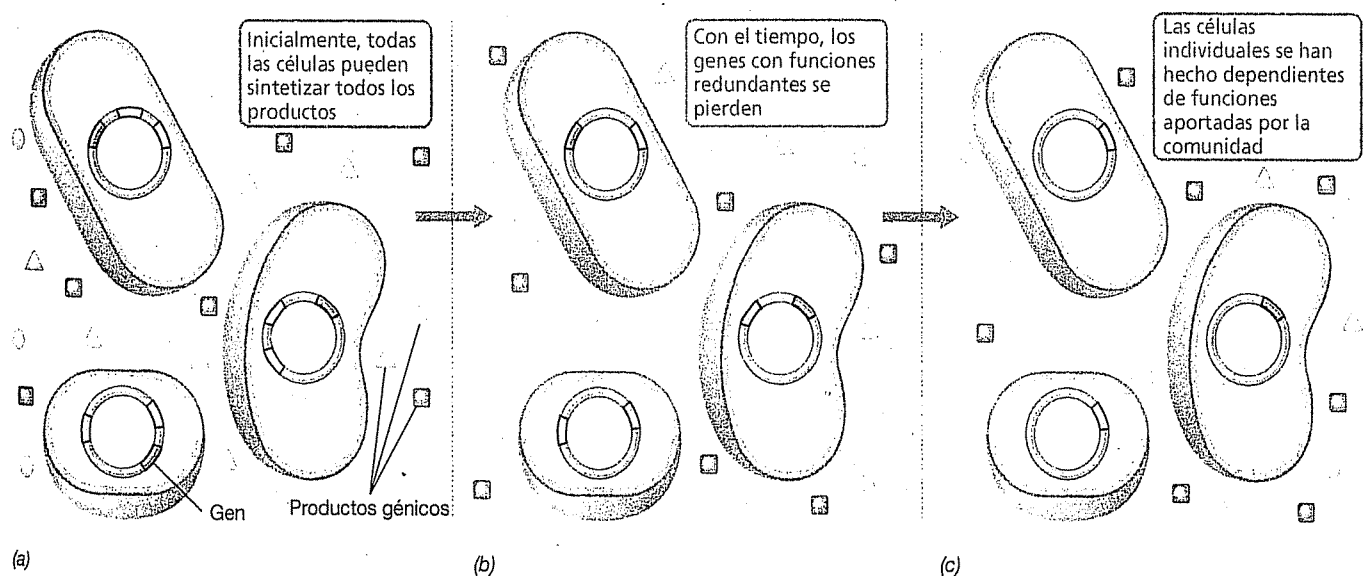
La aptitud de los organismos que pierden funciones y desarrollan dependencias aumentará en la comunidad, ya que estos organismos dejan de asumir los costos de producción y serán competitivos siempre y cuando permanezcan en la comunidad, pero puede que sean incapaces de crecer si se separan de la comunidad en la que han coevolucionado. De esta forma, en las comunidades microbianas se van acumulando las dependencias mutuas a lo largo del tiempo. La hipótesis de la reina negra también explica la observación nada trivial de que algunos microorganismos solo pueden crecer en el laboratorio si están en cocultivo con una o más especies de su ambiente.

A diferencia de la estrategia de pérdida de genes, los organismos que conservan

todas las funciones esenciales (los que ganan todas las bazas en la analogía del juego de corazones) soportan los costos de mantener todas las funciones génicas, lo que los deja en situación de desventaja respecto a competidores mutuamente dependientes cuando compiten en la comunidad nativa. Sin embargo, las células que mantienen su capacidad para crecer independientemente siguen teniendo una estrategia ganadora porque, a diferencia de sus competidores mutuamente dependientes, ellas conservan la opción de dispersarse a nuevos hábitats y crecer fuera de la comunidad nativa.

Por último, además de describir cómo pueden producirse las interdependencias en las comunidades microbianas, la hipótesis de la reina negra también nos recuerda que, en realidad, dichas comunidades están muy interconectadas. En capítulos posteriores veremos que existen varias herramientas moleculares para desentrañar esta complejidad y descubrir la diversidad de la comunidad y su potencial genético y metabólico.

<sup>1</sup>Morris J. J., R. E. Lenski y E. R. Zinser 2012. The Black Queen Hypothesis: Evolution of dependencies through adaptive gene loss. *mBio* 3: e00036-12.



**Figura 1** La hipótesis de la reina negra y la evolución de la dependencia en las comunidades microbianas. (a) Tres especies de una comunidad tienen cada una tres genes diferentes que sintetizan productos extracelulares que benefician a la comunidad en su conjunto (cada gen y su producto se muestran del mismo color). (b) Con el tiempo, las mutaciones al azar hacen que se pierdan funciones de los genomas. (c) Siempre que algunos miembros de la comunidad sigan sintetizando cada producto, no habrá costo de aptitud cuando una de las especies pierda un gen individual. Con el tiempo, las tres especies se convierten en mutuamente dependientes.

## IV • Sistemática microbiana

La **sistemática** es el estudio de la diversidad de los organismos y sus relaciones; enlaza la filogenia con la **taxonomía**, la ciencia que caracteriza, nombra y clasifica a los organismos siguiendo criterios definidos. La taxonomía bacteriana se ha centrado tradicionalmente en aspectos prácticos de identificación y descripción, actividades que están basadas en gran medida en la comparación de propiedades visibles (fenotípicas). En la actualidad, el uso cada vez mayor de la información genética, especialmente de los datos de las secuencias de DNA, permite que cada vez más la taxonomía refleje también las relaciones filogenéticas.

La taxonomía bacteriana ha cambiado mucho en las últimas décadas, al adoptar una combinación de métodos para la identificación de las bacterias y para la descripción de nuevas especies. Este *enfoque polifásico* de la taxonomía utiliza tres clases de métodos — *fenotípico*, *genotípico* y *filogenético* — para la identificación y la descripción de las bacterias. El análisis fenotípico examina las características morfológicas, metabólicas, fisiológicas y químicas de la célula; el análisis genotípico, por otra parte, tiene en cuenta las características del genoma. Estos dos tipos de análisis categorizan a los organismos en función de sus semejanzas, y se ven complementados por el análisis filogenético, que trata de situar a los organismos dentro de un marco evolutivo utilizando datos de las secuencias moleculares (Secciones 12.4 y 12.5).

### 12.8 El concepto de especie en microbiología

En la actualidad no existe un concepto aceptado universalmente de **especie** para los microorganismos; en microbiología se alude a ello como el «problema del concepto de especie». La especie es la unidad fundamental de diversidad biológica, y la forma de distinguir y clasificar las especies en microbiología influye, en gran medida, en nuestra capacidad para explicar la diversidad del mundo microbiano. La sistemática microbiana combina datos fenotípicos y genotípicos, además de filogenéticos basados en las secuencias, en un marco de normas y directrices, para describir e identificar microorganismos en un ámbito taxonómico, pero la cuestión de qué constituye realmente una especie sigue siendo problemática.

#### Definición actual de especie microbiana

Desde un punto de vista taxonómico, todos los miembros de una especie deberían ser genética y fenotípicamente coherentes, y sus características deberían ser distintas de las descritas para otras especies. Además, una especie debería ser **monofilética**, es decir, las cepas que la componen deberían compartir un antepasado reciente que excluya otras especies. Durante la mayor parte de la historia de la microbiología fue imposible resolver las relaciones filogenéticas, de modo que las descripciones de las especies no tenían en cuenta la historia evolutiva de un microorganismo. El reconocimiento de que las secuencias moleculares son un registro de la historia evolutiva supuso una crisis en la sistemática microbiana, ya que fue necesario reconciliar las descripciones más clásicas de las especies con los datos

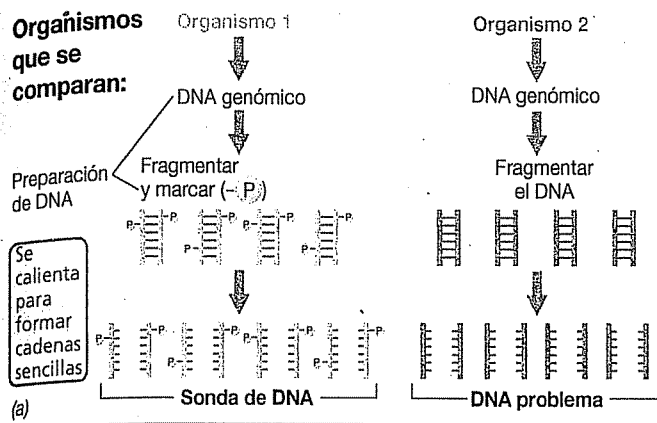
obtenidos a partir de los análisis filogenéticos. Además, el descubrimiento de que los genomas microbianos son muy heterogéneos y contienen muchos genes adquiridos por transferencia horizontal supone un desafío a cualquier definición de especie microbiana.

El concepto que prevalece para describir las especies microbianas es un *concepto filogenético de especie*. El concepto de especie filogenética define una especie microbiana de manera pragmática como un grupo de cepas que comparten ciertos rasgos diagnósticos y que son coherentes genéticamente y tienen un antepasado común reciente exclusivo del grupo. Este concepto de especie requiere que una mayoría de los genes de la especie tengan filogenias congruentes y tengan un antepasado común reciente. No está basado en un modelo evolutivo de especiación, de manera que las especies así descritas no reflejan necesariamente unidades significativas en términos de procesos ecológicos o evolutivos. El concepto filogenético de especie se desarrolló para facilitar la taxonomía, y la justificación de especie que se deriva de él está basada en gran medida en el juicio experto de los taxónomos.

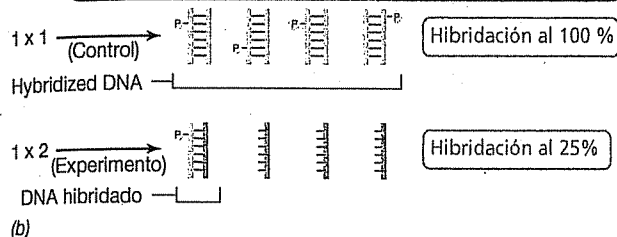
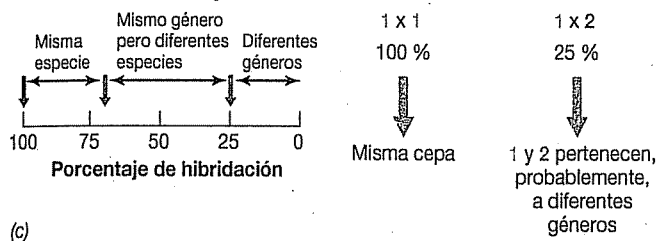
Bajo el concepto de especie filogenética para *Bacteria* y *Archaea*, se define la especie desde el punto de vista operativo como un grupo de cepas que tienen un alto grado de semejanza en muchas características y un antepasado común para sus genes de rRNA 16S. La caracterización de las especies hace uso de un enfoque polifásico que tiene en cuenta toda una serie de características diferentes para realizar evaluaciones taxonómicas. Entre las características que se consideran más importantes para identificar una especie se encuentran la semejanza genómica basada en la hibridación del DNA y la comparación de las secuencias de SSU rRNA.

El grado de **hibridación DNA-DNA** entre los genomas de dos organismos (Figura 12.24) proporciona una medida de su semejanza genómica. En la Sección 11.2 tratábamos de la hibridación de ácidos nucleicos. En un experimento de hibridación, la *sonda de DNA* obtenida de un organismo se marca con un marcador fluorescente o radiactivo, se corta en fragmentos pequeños y se calienta para separar las dos cadenas de DNA. A continuación la sonda se añade al *DNA problema* de un segundo organismo, también monocatenario y fragmentado, y la mezcla se enfría para permitir que ambas cadenas se unan. La semejanza genómica entre los dos organismos se calcula como porcentaje de sonda que se hibrida al problema respecto a un control (que es la sonda de DNA hibridada al DNA del mismo organismo).

Un valor de hibridación genómica del 70 % o menos y una diferencia del 3 % o más entre secuencias del gen de rRNA 16S (Secciones 12.3 y 12.4) de dos organismos se considera una prueba de que son especies distintas. Los datos experimentales sugieren que estos criterios son válidos, fiables y consistentes para identificar nuevas especies microbianas con fines taxonómicos (Figura 12.25). Teniendo en cuenta el concepto de especie filogenética, se han reconocido formalmente unas 10.000 especies de bacterias y arqueas. Los criterios que se deberían seguir para definir un género, el siguiente taxón superior (véase la Tabla 12.3), son más cuestión de interpretación, pero normalmente los géneros diferentes tienen más del 5 % de disparidad

**Experimento de hibridación:**

Se mezcla el DNA sobre una membrana de nailon y se añade sonda de DNA en exceso:

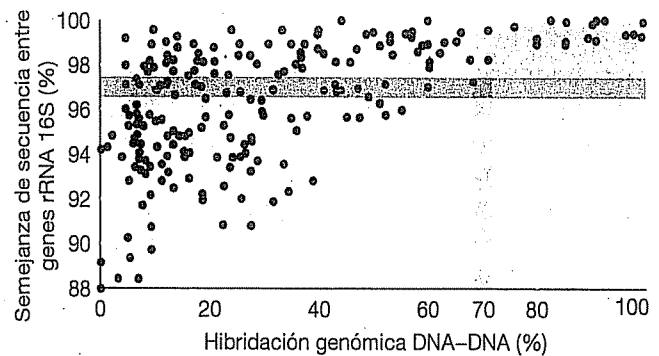
**Resultados e interpretación:****Figura 12.24 La hibridación genómica como herramienta taxonómica.**

(a) Se aísla el DNA genómico de los organismos que se va a comparar y después se fragmenta y se desnaturaliza. Se prepara una sonda de DNA del organismo 1 fragmentando, desnaturalizando y marcando el DNA (aquí se muestra como fosfato radiactivo). (b) El DNA problema de cada genoma, fragmentado y monocatenario, se inmoviliza sobre una membrana y se hibrida con la sonda de DNA marcada del organismo 1. Se mide la radiactividad del DNA hibridado. (c) La radiactividad del control (DNA del organismo 1 hibridado consigo mismo) se toma como valor de hibridación 100 %.

en sus secuencias génicas de rRNA 16S. No existen criterios consensuados para definir rangos taxonómicos por encima del género.

**¿Cuántas especies microbianas hay?**

El mundo microbiano que observamos hoy es el resultado de casi 4.000 millones de años de evolución (Figura 12.13). Los taxónomos microbianos coinciden en que actualmente no se puede hacer un cálculo firme del número de especies, en parte por la incertidumbre en la definición de especie. No obstante, también están de acuerdo en que en el análisis final este número será muy alto. Debido a la dificultad para visualizar y caracterizar microorganismos, solo se han nombrado unas 10.000 especies de bacterias y arqueas mediante el concepto taxonómico de especie. Por ahora es imposible calcular con exactitud el número total de especies bacterianas y arqueanas de la Tierra, pero es incuestionable que su diversidad es más alta que la de



**Figura 12.25 Relación entre la semejanza de secuencia de genes rRNA 16S y la hibridación genómica DNA-DNA entre pares de organismos.** Se comparan pares de organismos considerando la semejanza entre sus rRNA 16S y los valores de hibridación genómica. Los puntos de la región superior derecha representan pares de cepas que comparten más del 97 % de la secuencia del rRNA 16S y tienen valores de hibridación genómica por encima del 70 %; por tanto, es probable que sean miembros de la misma especie. Datos adaptados de Rosselló-Mora, R. y R. Amann. 2001. *FEMS Microbiol. Revs.* 25: 39-67, y Stackebrandt, E. y J. Ebers. 2006. *Microbiology Today*. 11: 153-155.

todas las especies vegetales y animales juntas, y la cantidad de especies totales es probable que sea de varios órdenes de magnitud mayor que las 10.000 ya caracterizadas.

Cada ambiente de la Tierra contiene una comunidad variada de microorganismos. Los análisis de las secuencias de los genes de rRNA 16S indican que pueden coexistir tantas como 10.000 especies diferentes en un solo gramo de suelo. Casi todas las plantas y animales tienen cierto número de microorganismos asociados exclusivos, ya sea como patógenos o como comensales en su superficie o en sus estructuras internas. Por tanto, los microorganismos no solo son las formas de vida más antiguas en nuestro planeta, sino también las más diversas.

**MINIRREVISIÓN**

- ¿Qué diferencia hay entre taxonomía y filogenia?
- Describa algunos criterios fundamentales del concepto filogenético de especie utilizados para determinar si dos cepas pertenecen a la misma especie.
- ¿A cuántas especies de bacterias y arqueas se les ha dado un nombre? ¿Cuántas es probable que existan?

**12.9 Métodos taxonómicos en sistemática**

Para identificar y nombrar especies de bacterias y arqueas de acuerdo con el concepto de especie taxonómica aceptado actualmente, se usa un *estudio polifásico*, es decir, un estudio que hace uso de muchos métodos diferentes combinados. En esta sección describiremos los métodos habituales para caracterizar especies microbianas, y principalmente procariotas.

**Análisis de secuencias génicas**

Como ya hemos visto, las secuencias génicas se determinan normalmente a partir de fragmentos de DNA amplificados por PCR, y las secuencias se analizan mediante análisis

filogenéticos (Sección 12.5). No obstante, las secuencias de los genes de rRNA de las subunidades pequeñas del ribosoma están muy conservadas y, si bien ofrecen una valiosa información filogenética, no siempre resultan útiles para distinguir especies estrechamente emparentadas. Por otra parte, otros genes muy conservados como *recA*, que codifica una proteína recombinasa, y *gyrB*, que codifica una girasa del DNA, pueden ser útiles para distinguir bacterias a nivel de especie. Las secuencias de DNA de los genes que codifican proteínas acumulan mutaciones con más rapidez que los genes del rRNA; por esta razón, las secuencias de estos genes pueden distinguir especies bacterianas que no se pueden resolver simplemente por análisis de secuencias de genes de rRNA (Figura 12.26).

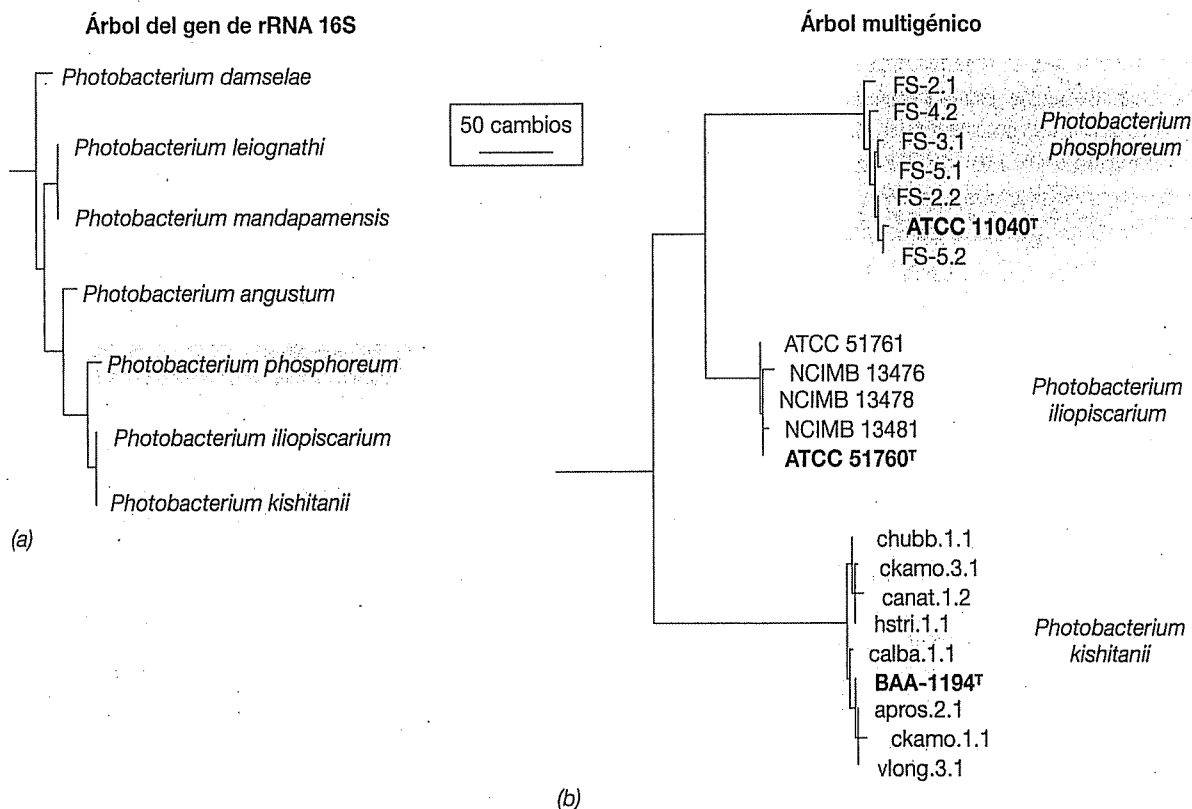
### Análisis de secuencias multilocus

El análisis multilocus de secuencias (MLST, del inglés *multilocus sequence typing*) es un método en el que se secuencian varios genes constitutivos diferentes de varios organismos emparentados, y las secuencias se usan colectivamente para distinguir a los organismos. Los genes constitutivos codifican funciones esenciales de las células y siempre están localizados en el cromosoma, no en plásmidos. Para cada gen se amplifica y se secuencia un fragmento de aproximadamente 450 pares de bases. A los alelos de cada gen (variantes que difieren en un nucleótido como mínimo) se les asigna un número. A continuación, a la cepa que se está estudiando se le asigna un perfil alélico, o tipificación de secuencia multilocus, que consiste en una serie de números que representan su combinación particular de

alelos (Figura 12.27). En el MLST, las cepas con secuencia idéntica para un gen determinado tienen el mismo número alélico para dicho gen, y dos cepas con secuencias iguales para todos los genes tienen el mismo perfil alélico (y, según este método, se considerarían idénticas). El grado de parentesco entre los perfiles alélicos se expresa en un dendrograma de distancias genéticas que varían de 0 (cuando las cepas son idénticas) a 1 (si las cepas están emparentadas lejanamente, o no lo están).

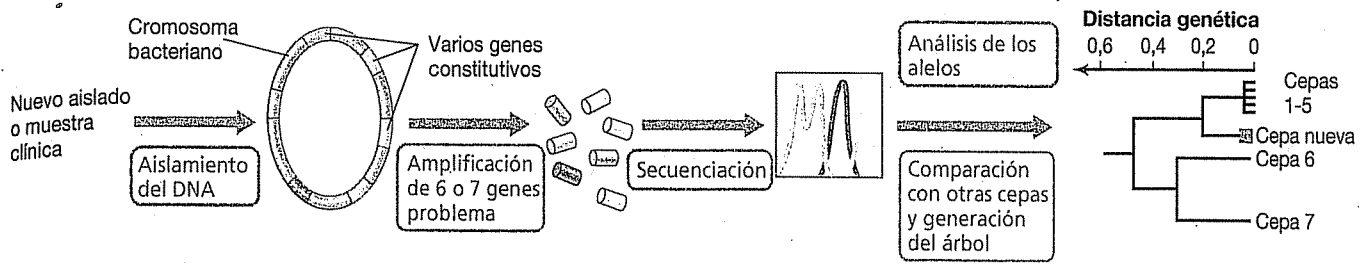
El MLST tiene el suficiente poder de resolución para distinguir incluso entre cepas muy estrechamente emparentadas de una especie determinada. En la práctica, las cepas se pueden discriminar por el cambio en un solo nucleótido en uno solo de los genes analizados. No obstante, esta técnica no resulta útil para comparar organismos por encima del nivel de especie; su resolución es demasiado sensible para aportar información que tenga sentido para agrupar taxones de orden superior como géneros o familias.

El MLST ha encontrado su mayor uso en microbiología clínica, donde se ha usado para diferenciar cepas de diversos patógenos. Esto es importante, porque algunas cepas de una misma especie —por ejemplo la K-12 de *Escherichia coli*— pueden ser inocuas, mientras otras como la cepa O157:H7, pueden causar infecciones graves e incluso mortales (↗ Sección 31.12). El MLST también se usa mucho en estudios epidemiológicos para trazar una cepa virulenta de una bacteria patógena cuando se desplaza por una población, y en estudios ambientales para definir la distribución geográfica de las cepas.



**Figura 12.26 Análisis filogenético multigénico.** Se muestra una filogenia para especies del género *Photobacterium*. (a) Árbol génico de rRNA 16S en el que se observan las especies poco resueltas. (b) Análisis multigénico basado en el análisis combinado del gen rRNA 16S y los genes *gyrB* y *luxABFE* en 21 aislados de tres especies de *Photobacterium*. El análisis multigénico separa claramente las cepas en tres especies filogenéticas distintas, *P. phosphoreum*, *P. iliopiscarium* y *P. kishitanii*. La escala muestra la longitud de rama igual a un total de 50 nucleótidos. La cepa tipo de cada especie está destacada en negrita. (Todas las abreviaciones son parte de designaciones de cepas.) Análisis filogenéticos cortesía de Tory Hendy y Paul V. Dunlap, Universidad de Michigan.



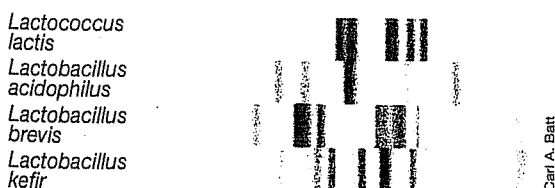


**Figura 12.27 Análisis multilocus de secuencia.** Se muestran los pasos del MLST para generar un fenograma de semejanza. Las cepas de la 1 a la 5 son prácticamente idénticas, mientras que las cepas 6 y 7 son diferentes entre sí y diferentes de las cepas 1 a 5.

## Huella genómica

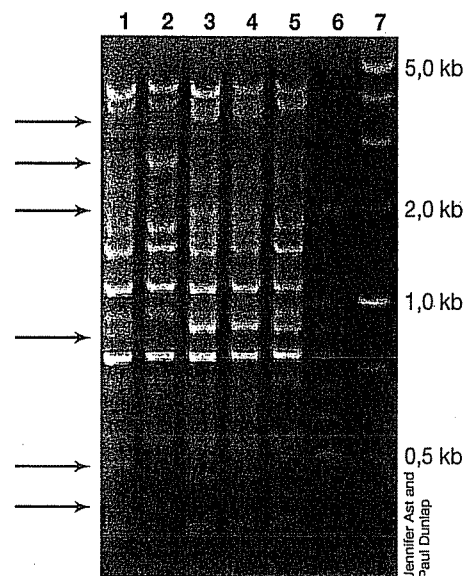
La obtención de la huella genómica es un método rápido para evaluar polimorfismos entre cepas. Las huellas genómicas suelen ser fragmentos de DNA generados a partir de genes individuales o genomas completos. A menudo la secuenciación de los genes es posible gracias a la amplificación de fragmentos génicos por PCR. Es habitual caracterizar secuencias de genes SSU rRNA, pero se pueden usar diversos genes para la clasificación de especies.

El **ribotipado** es un método de obtención de huella genómica basado en la localización de los genes SSU rRNA en fragmentos del genoma. En este método, se digiere el DNA genómico de un organismo mediante enzimas de restricción (→ Sección 11.1) y los fragmentos se separan por electroforesis en gel, se transfieren a una membrana de nailon y se marcan con una sonda de SSU rRNA (Figura 12.28). Las especies microbianas diferentes pueden tener distinto número de operones rRNA, desde uno hasta quince, y el número de operones de rRNA presente en un genoma microbiano es una característica conservada en todas las cepas de una especie. Además, los cambios en la secuencia genómica entre cepas pueden hacer que las endonucleasas corten en puntos diferentes, con la consiguiente variación en la longitud de los segmentos de restricción que se observan. Por tanto, el tamaño y el número de bandas detectadas generan un patrón específico, una especie de huella genómica llamada **ribotipo**, y este patrón se puede comparar con patrones de organismos de referencia en una base de datos. El ribotipo de un organismo concreto puede ser exclusivo y diagnóstico, lo que permite una rápida identificación de especies diferentes e incluso de cepas diferentes de una misma especie. Por ello, el ribotipo tiene muchas aplicaciones en el diagnóstico clínico y en análisis microbianos de alimentos, agua y bebidas.



**Figura 12.28 Ribotipado.** Ribotipo de cuatro bacterias del ácido láctico diferentes. Se tomó DNA de una cepa de cada bacteria, se digirió en fragmentos mediante enzimas de restricción, se separaron los fragmentos mediante electroforesis en gel y se les aplicó una sonda del gen rRNA 16S. Las variaciones en la posición y la intensidad de las bandas son importantes para la identificación.

Otros métodos de obtención de la huella genómica que se usan de manera habitual son la *PCR de secuencias palindrómicas extragénicas repetitivas* (*rep-PCR*, del inglés *repetitive extragenic palindromic PCR*) y el *polimorfismo de la longitud de fragmentos amplificados* (*AFLP*, de inglés *amplified fragment length polymorphism*). El método *rep-PCR* se basa en la presencia de elementos repetitivos de DNA muy conservados intercalados al azar en el cromosoma bacteriano. El número y la posición de estos elementos difieren entre las cepas de una especie. Los cebadores oligonucleotídicos diseñados para ser complementarios de estos elementos permiten la amplificación por PCR de fragmentos genómicos que se encuentran entre los elementos repetidos. Estos productos de PCR se pueden visualizar mediante electroforesis en gel que muestra un patrón de bandas que se puede usar como huella genómica (Figura 12.29). El AFLP se basa en la digestión del DNA genómico con una o dos enzimas de restricción y la amplificación selectiva por PCR de los fragmentos resultantes, que después se separan mediante electroforesis en gel de agarosa. Se generan patrones de bandas específicos de cada cepa, parecidos a los generados por



**Figura 12.29 Huella de DNA con rep-PCR.** Se amplificaron por PCR los DNA genómicos de cinco cepas (1 a 5) de una sola especie de bacterias usando cebadores específicos llamados *rep* (secuencias palindrómicas extragénicas repetitivas); los productos de la PCR se separaron en un gel de agarosa en función de su tamaño para generar huellas de DNA. Las flechas indican algunas de las bandas diferentes. Las carreras 6 y 7 son marcadores de 100 bp y 1 kbp, respectivamente, usados para calcular el tamaño de los fragmentos de DNA.

rep-PCR u otros métodos de obtención de huella, en los que el gran número de bandas produce un alto grado de discriminación entre cepas de una misma especie.

### Análisis multigénicos y de genomas completos

El uso de múltiples genes y de genomas completos para identificar y describir bacterias es cada vez más habitual, a medida que la capacidad para secuenciar DNA aumenta y los costos bajan (↔ Sección 6.2). Actualmente se puede realizar una vasta gama de análisis de secuencia en genomas microbianos enteros, que generan nuevos datos sobre fisiología y evolución microbiana. Estos análisis han proporcionado importantes datos sobre el gran papel que la transferencia horizontal de genes ha desempeñado en la evolución microbiana y en la naturaleza notablemente dinámica de los genomas microbianos (Sección 12.7). Los ortólogos compartidos, es decir, los genes que son homólogos y comparten la misma función (Sección 12.5) se pueden alinear y examinar usando métodos filogenéticos y se puede determinar la identidad nucleotídica media de estos genes. El análisis comparativo del contenido génico (presencia o ausencia de genes) y la *sintenia* (el orden de los genes en el genoma), así como el contenido en GC del genoma aportan datos adicionales sobre las relaciones entre cepas. Las secuencias de genomas completos también pueden utilizarse para la reconstrucción metabólica y la caracterización de rutas genéticas. Se han desarrollado diversos métodos de genómica comparativa y de genómica de poblaciones (Capítulo 6) para su uso en el análisis taxonómico.

### Análisis fenotípico

Las características observables —el **fenotipo**— de una bacteria nos dan muchos datos que se pueden usar para diferenciar especies. Normalmente, bien para describir una nueva especie o para identificar una bacteria, se determinan varios de esos datos para el organismo de interés. Después, se comparan los resultados con fenotipos de organismos conocidos, ya sea examinándolos paralelamente a los organismos desconocidos, o a partir de información publicada. Las características específicas utilizadas dependen de la clase de organismo, y la elección de características que se analizan puede ser consecuencia del propósito del investigador, o de que se tenga ya un conocimiento considerable del grupo bacteriano al que es probable que pertenezca el nuevo organismo. Por ejemplo, en casos aplicados, como la microbiología de diagnóstico clínico, donde la identificación puede ser un fin en sí misma y el tiempo es vital, se suele usar un subconjunto bien definido de características que discrimina rápidamente entre varias posibilidades. En la Tabla 12.2 se enumeran las categorías generales y se dan ejemplos de algunas características fenotípicas utilizadas en las identificaciones y las descripciones de las especies; a continuación analizaremos estos rasgos.

Los tipos y las proporciones de ácidos grasos presentes en los lípidos de la membrana citoplasmática y los lípidos de la membrana externa de las bacterias gramnegativas son características fenotípicas utilizadas con frecuencia en análisis taxonómicos. La técnica para identificar estos ácidos grasos se llama de manera informal **FAME**, a partir del nombre en inglés para éster metílico de ácidos grasos (*fatty acid methyl ester*), y su uso está muy extendido en los laboratorios clínicos, de salud pública y de inspección alimentaria y de aguas, en los que rutinariamente hay que identificar patógenos. La composición de ácidos grasos de

**Tabla 12.2** Algunas características fenotípicas de valor taxonómico

| Categoría                        | Características                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |
|----------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Morfología                       | Morfología de las colonias; reacción de Gram; tamaño y forma de las células; tipo de flagelación; presencia de esporas, cuerpos de inclusión (PHB <sup>a</sup> , gránulos de o polifosfato o glicógeno, vesículas de gas, magnetosomas); cápsulas, capas S o capas de mucosa; tallos o pedúnculos; formación de cuerpos fructíferos |
| Motilidad                        | Sin motilidad; motilidad por deslizamiento; motilidad natatoria (flagelar); motilidad en enjambre; motilidad por vesículas de gas                                                                                                                                                                                                   |
| Metabolismo                      | Mecanismo de conservación de energía (fototrofia, quimioorganotrofia, quimiolitotrofia), utilización de compuestos individuales de carbono, nitrógeno o azufre; fermentación de azúcares; fijación de nitrógeno; necesidad de factores de crecimiento                                                                               |
| Fisiología                       | Márgenes de temperatura, pH y sales para el crecimiento; respuesta al oxígeno (aerobios, facultativos, anaerobios); presencia de catalasa o de oxidasa, producción de enzimas extracelulares                                                                                                                                        |
| Química de los lípidos celulares | Ácidos grasos <sup>b</sup> ; lípidos polares; quinonas respiratorias                                                                                                                                                                                                                                                                |
| Química de la pared celular      | Presencia o ausencia de peptidoglicano; composición de aminoácidos de los entrecruzamientos; presencia o ausencia de puentes de entrecruzamiento                                                                                                                                                                                    |
| Otras características            | Pigmentos; luminiscencia; sensibilidad a antibióticos; serotipo; producción de compuestos exclusivos, como antibióticos                                                                                                                                                                                                             |

<sup>a</sup>PHB, ácido poli-β-hidroxibutírico (↔ Sección 2.14)

<sup>b</sup>Figura 12.30

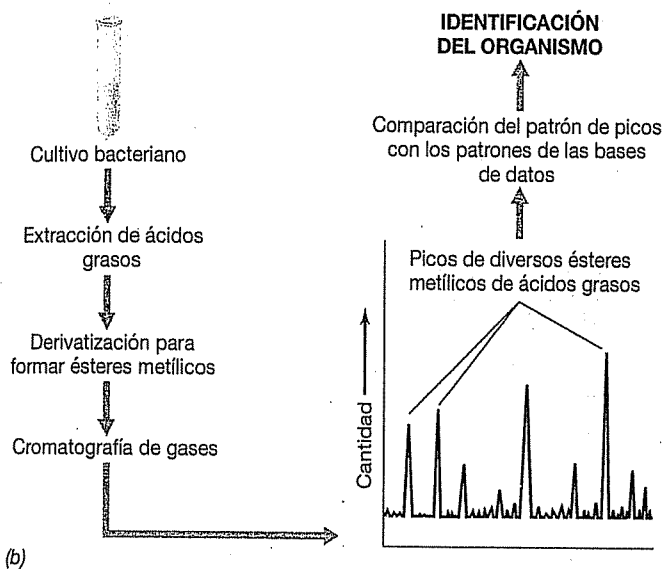
las bacterias varía de una especie a otra en cuanto a longitud de cadena y en la presencia o ausencia de dobles enlaces, anillos, cadenas ramificadas o grupos hidroxilo (Figura 12.30). Para los análisis, los ácidos grasos extraídos del hidrolizado de células de un cultivo en condiciones estándar se volatilizan y se analizan por cromatografía de gases. A continuación se compara el cromatograma que muestra los tipos y las cantidades de ácidos grasos de la bacteria en cuestión, con una base de datos de perfiles de ácidos grasos de miles de bacterias de referencia cultivadas en las mismas condiciones.

El perfil de ácidos grasos de un organismo, así como otros muchos rasgos fenotípicos, puede variar en función de la temperatura, la fase de crecimiento (exponencial o estacionaria) y el medio de cultivo. Por tanto, para que los resultados sean válidos, es necesario cultivar el organismo problema en un medio específico y a una temperatura específica. Obviamente, para muchos organismos esto es imposible, lo cual limita la aplicabilidad del análisis FAME. Además, el grado de variación de los perfiles FAME entre cepas de una especie, una consideración necesaria en estudios para discriminar entre especies, aún no está bien documentado.

Clases de ácidos grasos en *Bacteria*

| Clase/ejemplo                                                   | Estructura del ejemplo                                                                                      |
|-----------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| I. <b>Saturados:</b><br>ácido tetradecanoico                    | $\text{HO}-\text{C}(=\text{O})-(\text{CH}_2)_{12}-\text{CH}_3$                                              |
| II. <b>Insaturados:</b><br>ácido omega-7-cis-hexadecanoico      | $\text{HO}-\text{C}(=\text{O})-(\text{CH}_2)_6-\text{C}=\text{C}-(\text{CH}_2)_6-\text{CH}_3$               |
| III. <b>Ciclopropano:</b><br>ácido cis-7,8-metilenhexadecanoico | $\text{HO}-\text{C}(=\text{O})-(\text{CH}_2)_7-\text{C}(\text{CH}_2)_2-\text{C}(\text{CH}_2)_5-\text{CH}_3$ |
| IV. <b>Ramificados:</b><br>ácido 13-metiltetradecanoico         | $\text{HO}-\text{C}(=\text{O})-(\text{CH}_2)_{11}-\text{C}(\text{CH}_3)_2-\text{CH}_3$                      |
| V. <b>Hidroxi:</b><br>ácido 3-hidroxitetradecanoico             | $\text{HO}-\text{C}(=\text{O})-\text{CH}_2-\text{C}(\text{OH})-(\text{CH}_2)_{10}-\text{CH}_3$              |

(a)



(b)

## Figura 12.30 Análisis de ésteres metílicos de ácidos grasos (FAME)

en la identificación bacteriana. (a) Clases de ácidos grasos en *Bacteria*.

De cada clase se da un solo ejemplo, pero en realidad se conocen más de doscientos ácidos grasos de origen bacteriano distintos estructuralmente.

Un éster metílico contiene un grupo metilo ( $\text{CH}_3$ ) en lugar del protón del grupo carboxílico ( $\text{COOH}$ ) del ácido graso. (b) Procedimiento. Cada pico del cromatograma es debido a un éster metílico de ácido graso concreto, y la altura del pico es proporcional a su cantidad.

## 12.10 Clasificación y nomenclatura

Terminamos nuestro tratamiento de la evolución y la sistemática microbianas con una breve descripción de la ciencia de la *taxonomía*, mediante la cual se clasifican y nombran las especies de *Bacteria* y de *Archaea*. También hablaremos de las colecciones de cultivos, que son almacenes de depósito científico de cultivos microbianos vivos; describiremos algunos recursos taxonómicos fundamentales disponibles para la microbiología, y citaremos el procedimiento para nombrar especies microbianas nuevas. La descripción formal de una nueva especie microbiana y el depósito de los cultivos en una colección de cultivos constituyen una base importante para la sistemática procariótica.

## Taxonomía y descripción de especies nuevas

La *clasificación* es la organización de los organismos en grupos cada vez más inclusivos según la semejanza fenotípica o las relaciones evolutivas. Una especie está constituida por una o varias cepas, y las especies similares se agrupan en géneros. Los géneros similares se agrupan en familias, las familias en órdenes, los órdenes en clases hasta llegar al dominio, el taxón de nivel más alto basado en un conjunto de información fenotípica y genotípica. Este esquema jerárquico se ilustra en la Tabla 12.3.

La *nomenclatura* es la forma de nombrar a los organismos, y sigue el **sistema binomial** de nomenclatura diseñado por el médico y botánico sueco Carl Linneo (1707-1778) y utilizado en todos los ámbitos de la biología; los organismos se nombran mediante el nombre del género y el adjetivo de la especie. Los nombres son en latín o en derivaciones de griego latinizado; a menudo son descriptivos de alguna propiedad fundamental del organismo y se escriben en cursiva. Al clasificar los organismos en grupos y nombrarlos, ordenamos el mundo microbiano natural y hacemos posible la comunicación eficaz de todos los aspectos de organismos particulares como el comportamiento, la ecología, la fisiología, la patogenia o las relaciones evolutivas. La creación de nombres nuevos debe seguir las reglas descritas en el *Código Internacional de Nomenclatura de las Bacterias*. Dicho código representa el marco formal mediante el cual las bacterias y las arqueas se deben nombrar oficialmente y los procedimientos por los cuales se pueden cambiar los nombres existentes, por ejemplo cuando nuevos datos justifican la reordenación taxonómica.

Cuando se aísla de la naturaleza un microorganismo nuevo y se piensa que es único, se debe tomar una decisión acerca de si es lo bastante diferente de otros procariotas como para ser descrito como un nuevo taxón. Para conseguir la validación formal de la categoría taxonómica como nuevo género o especie, se debe publicar una descripción detallada de las características y los rasgos distintivos del organismo, junto con el nombre propuesto y, como se ha indicado, hay que depositar cultivos viables del organismo en al menos dos colecciones de cultivos internacionales (Tabla 12.4). El manuscrito con la descripción y el nombre de un nuevo taxón es sometido a la revisión de expertos (*peer review*) antes de su publicación. Uno de los principales vehículos para la descripción de nuevos taxones es la revista *International Journal of Systematic and Evolutionary Biology* (*IJSEM*), la publicación oficial de registro para la taxonomía y la clasificación de bacterias, arqueas y eucariotas microbianos. En cada número, *IJSEM* publica también una lista

## MINIRREVISIÓN

- ¿Qué clase de genes se usan en los análisis MLST?
- ¿En qué se diferencia el ribotipado de la rep-PCR?
- ¿Qué es un análisis FAME?

Tabla 12.3 Jerarquía taxonómica para la bacteria roja *Allochromatium warmingii*

| Taxón   | Nombre              | Propiedades                                                                                                                                                                                                             | Confirmado por                                                                                                                                                                            |
|---------|---------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Dominio | Bacteria            | Células bacterianas; secuencias de genes de rRNA típicas de Bacteria                                                                                                                                                    | Microscopía; análisis de secuencia del gen de rRNA 16S; presencia de biomarcadores exclusivos, como el peptidoglicano                                                                     |
| Filo    | Proteobacteria      | Secuencia génica de rRNA típica de Proteobacteria                                                                                                                                                                       | Análisis de secuencia génica del rRNA 16S                                                                                                                                                 |
| Clase   | Gammaproteobacteria | Bacterias gramnegativas; secuencia de rRNA típica de Gammaproteobacteria                                                                                                                                                | Tinción de Gram; microscopía                                                                                                                                                              |
| Orden   | Chromatiales        | Bacterias rojas fotótrofas                                                                                                                                                                                              | Pigmentos característicos (véase Figuras 13.2, 13.3 y 13.9)                                                                                                                               |
| Familia | Chromatiaceae       | Bacterias rojas del azufre                                                                                                                                                                                              | Capacidad para oxidar $H_2S$ y almacenar $S^0$ en las células; observación microscópica de $S^0$ (véase la foto); secuencia génica del rRNA 16S                                           |
| Género  | Allochromatium      | Bacterias rojas del azufre en forma de bacilo; menos del 95 % de identidad de secuencia génica 16S con todos los otros géneros                                                                                          | Microscopía (véase la foto)                                                                                                                                                               |
| Especie | Warmingii           | Células de 3,5-4,0 $\mu m \times$ 5-11 $\mu m$ ; almacenamiento de azufre principalmente en los polos de la célula (véase la foto); menos de 97 % de identidad de secuencia génica del 16S con todas las otras especies | Tamaño de las células medido microscópicamente con un micrómetro; observación de la posición polar de los glóbulos de $S^0$ en las células (véase la foto); secuencia del gen de rRNA 16S |



aprobada de los últimos nombres validados. Al conceder la validación de nuevos nombres propuestos, la publicación en *IJSEM* allana el camino para su inclusión en las fuentes de referencia taxonómicas (véase más adelante). Dos sitios web proporcionan el listado de los nombres bacterianos válidos y aprobados:

List of Prokaryotic Names with Standing in Nomenclature (<http://www.bacterio.net>), y Bacterial Nomenclature Up-to-Date (<http://www.dsmz.de>).

El Comité Internacional de Sistemática de los Procariotas (ICSP, del inglés *International Committee on the Systematics*

Tabla 12.4 Algunas colecciones nacionales de cultivos microbianos

| Colección | Nombre                                                                   | Ubicación                    | Dirección web                                                                                                                                                                                                                               |
|-----------|--------------------------------------------------------------------------|------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| ATCC      | American Type Culture Collection                                         | Manassas (Virginia, EE. UU.) | <a href="http://www.atcc.org">http://www.atcc.org</a>                                                                                                                                                                                       |
| BCCM/LMG  | Belgium Coordinated Collection of Microorganisms                         | Gante (Bélgica)              | <a href="http://bccm.belspo.be">http://bccm.belspo.be</a>                                                                                                                                                                                   |
| CIP       | Collection de l'Institut Pasteur                                         | París (Francia)              | <a href="http://www.pasteur.fr">http://www.pasteur.fr</a>                                                                                                                                                                                   |
| CECT      | Colección Española de Cultivos Tipo (Sociedad Española de Microbiología) | Valencia (España)            | <a href="http://www.cect.org">http://www.cect.org</a>                                                                                                                                                                                       |
| DSMZ      | Deutsche Sammlung von Mikroorganismen und Zellkulturen                   | Braunschweig (Alemania)      | <a href="http://www.dsmz.de">http://www.dsmz.de</a>                                                                                                                                                                                         |
| JCM       | Japan Collection of Microorganisms                                       | Saitama (Japón)              | <a href="http://jcm.brc.riken.jp">http://jcm.brc.riken.jp</a>                                                                                                                                                                               |
| NCCB      | Netherlands Culture Collection of Bacteria                               | Utrecht (Países Bajos)       | <a href="http://www.cbs.knaw.nl/index.php/the-netherlands-culture-collection-of-bacteria-nccb-formerly-lmd-and-phabagen">http://www.cbs.knaw.nl/index.php/the-netherlands-culture-collection-of-bacteria-nccb-formerly-lmd-and-phabagen</a> |
| NCIMB     | National Collection of Industrial, Marine and Food Bacteria              | Aberdeen (Escocia)           | <a href="http://www.ncimb.com">http://www.ncimb.com</a>                                                                                                                                                                                     |

of *Prokaryotes*) supervisa la nomenclatura y la taxonomía de las bacterias y las arqueas, así como también la publicación del *IJSEM* y del *International Code of Nomenclature of Bacteria* y ofrece directrices a los diversos subcomités que se reúnen para establecer y revisar las normas para la descripción de nuevas especies en los diferentes grupos de procariotas.

### El Manual de Bergey y The Prokaryotes

Puesto que la taxonomía es, en gran medida, una materia de valoración científica, no existe una clasificación «oficial» de las bacterias y las arqueas. No obstante, el sistema de clasificación que goza de más aceptación por los microbiólogos es el *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology* (*Manual de bacteriología sistemática de Bergey*), un gran tratamiento taxonómico de las bacterias y las arqueas (véase, en el Apéndice 2, una lista de los taxones de orden superior de la edición más reciente del *Manual de Bergey*). El *Manual de Bergey*, muy utilizado, ha estado al servicio de la comunidad de microbiólogos desde 1923, y es un compendio de información sobre todos los procariotas reconocidos. Cada capítulo, escrito por expertos, contiene tablas, figuras y otra información sistemática útil para la identificación.

Una segunda gran fuente de referencia que describe la fisiología, la ecología, la filogenia, el enriquecimiento, el aislamiento y el cultivo de bacterias y arqueas es *The Prokaryotes* (*Los procariotas*). Esta obra está disponible en línea por suscripción a través de bibliotecas universitarias. En conjunto, el *Manual de Bergey* y *The Prokaryotes* ofrecen a los microbiólogos los conceptos y los detalles de la biología de las bacterias y las arqueas que conocemos hoy en día; son recursos fundamentales para los microbiólogos que caracterizan nuevos organismos aislados.

### Colecciones de cultivos

Las colecciones nacionales de cultivos microbianos (Tabla 12.4) son una base importante para la sistemática microbiana. Estas colecciones permanentes catalogan y almacenan

microorganismos y proporcionan cultivos mediante pedido (por una tarifa) a los investigadores académicos, clínicos o industriales. Las colecciones desempeñan una función importante en la protección de la diversidad microbiana, al igual que los museos con la conservación de especímenes de plantas y animales para su estudio futuro. No obstante, a diferencia de los museos, que mantienen colecciones de especímenes muertos conservados químicamente, disecados o deshidratados, las colecciones de cultivos microbianos almacenan microorganismos como *cultivos viables*, normalmente congelados o liofilizados. Estos métodos de almacenamiento mantienen las células en estado vivo indefinidamente e impiden los cambios genéticos que podrían producirse si los organismos se subcultivaran continuamente.

Una función fundamental y relacionada de las colecciones de cultivos es la de ser depósitos de *cepas tipo*. Cuando se describe una nueva especie de bacteria en una revista científica, se designa una cepa como el tipo del taxón utilizado para la nomenclatura, para la comparación taxonómica en un futuro con otras cepas de esa especie (véase la Figura 12.26). El depósito de esta cepa tipo en las colecciones nacionales de cultivos de al menos dos países —de manera que la cepa esté a disposición pública— es un requisito para la validación del nombre de la nueva especie. Algunas de las grandes colecciones nacionales de cultivos se enumeran en la Tabla 12.4. Sus sitios web contienen bases de datos accesibles de las cepas de que disponen, con información sobre el origen ambiental de las cepas y su descripción.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Qué funciones desempeñan las colecciones de cultivos en la sistemática microbiana?
- ¿Qué es el *IJSEM* y qué función taxonómica realiza?
- ¿Por qué en taxonomía microbiana se utilizan más los cultivos de células viables que los especímenes conservados?

## IDEAS PRINCIPALES

**12.1** • La Tierra tiene una edad de unos 4.500 millones de años, y el primer rastro de vida microbiana se puede encontrar en microfósiles de células procariotas presentes en rocas de hace 3.860 millones de años.

**12.2** • En rocas de 3.500 millones de años o más jóvenes son abundantes unas formaciones microbianas llamadas estromatolitos, que presentan una gran diversificación microbiana. La evolución de la fotosíntesis oxigénica causó la acumulación de  $O_2$  hace unos 2.400 millones de años, lo que originó las formaciones de hierro en bandas, la capa de ozono y una atmósfera oxigenada, que establecieron las condiciones para la diversificación rápida de los tipos metabólicos y la aparición de la pluricelularidad.

**12.3** • La célula eucariota se desarrolló a partir de procesos endosimbióticos. La célula eucariota moderna es una quimera con genes y características de las bacterias y de las arqueas. Los análisis de secuencia de los SSU rRNA indican que los antepasados de las mitocondrias se encuentran en el filo *Proteobacteria*, y los de los cloroplastos en el filo *Cyanobacteria*.

**12.4** • Los genes de RNA ribosómico se han utilizado para construir un árbol de la vida universal, y este árbol nos ha revelado que la vida en la Tierra evolucionó en tres direcciones principales que formaron los dominios *Bacteria*, *Archaea* y *Eukarya*. Los principales filos de *Bacteria* y *Archaea* divergieron hace miles de millones de años, y los filos de *Eukarya* mejor caracterizados lo



hicieron en los últimos 600 millones de años. El árbol universal de la vida muestra que los dominios *Bacteria* y *Archaea* se escindieron el uno del otro hace eones, y que *Eukarya* se escindió de *Archaea* más tarde en la historia de la vida.

**12.5** • Las secuencias moleculares acumulan mutaciones al azar a lo largo del tiempo, y se utiliza el análisis filogenético molecular para determinar la historia evolutiva de la vida. Un árbol filogenético es un diagrama en el que se representa la historia evolutiva de un grupo de genes o de organismos.

**12.6** • La evolución se define como un cambio en las frecuencias alélicas a lo largo del tiempo. Los alelos nuevos se forman mediante los procesos de mutación y recombinación. Las mutaciones se producen al azar, y la mayoría de ellas son neutras o deletéreas, pero algunas resultan beneficiosas. La selección natural y la deriva genética son dos mecanismos que hacen que las frecuencias alélicas cambien con el tiempo.

**12.7** • Los genomas microbianos son dinámicos, y su tamaño y contenido de genes pueden variar considerablemente entre cepas de una misma especie. Se define el genoma esencial como el conjunto de todos los genes compartidos por una especie, mientras que el pangenoma es el genoma esencial más los genes cuya presencia varía entre las cepas de una especie.

**12.8** • Actualmente las especies de *Bacteria* y *Archaea* se definen operativamente a partir de los rasgos genéticos y fenotípicos compartidos. La naturaleza dinámica de los genomas microbianos y la abundancia de genes adquiridos por transferencia horizontal han planteado dudas acerca de la naturaleza de las especies microbianas. Se han propuesto muchos mecanismos para describir la formación de las especies, pero no existe consenso acerca de cuáles son las fuerzas ecológicas y evolutivas que mejor pueden explicar el origen de las especies microbianas.

**12.9** • La sistemática es el estudio de la diversidad y las relaciones de los organismos vivos. La taxonomía polifásica se basa en la información fenotípica, genotípica y filogenética. Las especies bacterianas se pueden distinguir genotípicamente mediante técnicas de hibridación DNA-DNA, huella de DNA, MLST o por análisis multigénico o del genoma completo. Algunos rasgos fenotípicos útiles en taxonomía son la morfología, la motilidad, el metabolismo y la química celular, especialmente los análisis de lípidos.

**12.10** • En microbiología, la nomenclatura sigue el sistema binomial que se utiliza en toda la biología. Para el reconocimiento formal de una nueva especie procariota se debe depositar una muestra del organismo en colecciones de cultivo y publicar el nombre y la descripción de la nueva especie. El *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology* y *The Prokaryotes* son las principales recopilaciones taxonómicas de bacterias y arqueas.

## MasteringMicrobiology®

Revise lo que sabe y descubra lo que ha aprendido con MasteringMicrobiology. Acceda a material de estudio, revisiones de los capítulos, animaciones y tutoriales de microbiología práctica en el Área de Estudio y asegúrese de que ha asimilado todo el contenido de este capítulo.

## GLOSARIO DE TÉRMINOS

**Alelo:** variante de secuencia de un gen determinado.

**Alineación de secuencias:** inserción de huecos en un conjunto de secuencias moleculares organizadas en filas de modo que las posiciones homólogas estén dispuestas en columnas verticales. La alineación es necesaria antes del análisis filogenético porque las delecciones y las mutaciones de inserción causan variaciones en la longitud de las secuencias moleculares.

**Análisis multilocus de secuencia (MLST):** herramienta taxonómica para clasificar organismos a partir de las variaciones de secuencia génica en varios genes constitutivos.

**Aptitud (*fitness*):** capacidad de un organismo para sobrevivir y reproducirse en comparación con los organismos competidores.

**Árbol filogenético:** esquema que representa la historia evolutiva de un organismo; está formado por nudos y ramas.

**Árbol universal de la vida:** árbol filogenético que muestra las posiciones de representantes de todos los dominios de la vida celular.

**Archaea:** procariotas relacionados filogenéticamente diferentes de *Bacteria*.

**Bacteria:** procariotas relacionados filogenéticamente diferentes de *Archaea*.

**Deriva genética:** proceso que ocasiona un cambio en las frecuencias alélicas de una población como resultado de cambios al azar en el número de descendientes de cada individuo a lo largo del tiempo.

**Dominio:** en sentido taxonómico, el nivel más alto de la clasificación biológica.

**Especie:** en microbiología, colección de cepas que comparten las mismas propiedades principales y se diferencian de otras colecciones de cepas en una o más propiedades significativas; filogenéticamente se definen como un grupo monofilético exclusivo según su secuencia de DNA.

**Estromatolito:** tapete microbiano laminado formado normalmente por

capas de bacterias filamentosas y otros microorganismos, que pueden llegar a fosilizarse.

**Eukarya:** todos los eucariotas: algas, protistas, hongos, hongos mucilaginosos, plantas y animales.

**Evolución:** cambio en las frecuencias alélicas a lo largo del tiempo, con nuevos alelos que surgen por mutación y recombinación.

**FAME:** éster metílico de ácido graso; técnica para identificar microorganismos por sus ácidos grasos.

**Fenotipo:** características físicas y químicas de un organismo que se pueden observar o medir.

**Filo:** el principal linaje de las células en cada uno de los tres dominios de la vida.

**Filogenia:** historia evolutiva.

**Formación de hierro en bandas:** rocas sedimentarias antiguas ricas en óxido de hierro que contienen zonas de hierro oxidado ( $\text{Fe}^{3+}$ ) formado mediante la oxidación de  $\text{Fe}^{2+}$  por el  $\text{O}_2$  producido por las cianobacterias.

**Genoma esencial:** genes que se encuentran en el genoma de todas las cepas de una especie.

**Hibridación DNA-DNA:** determinación experimental de la semejanza genómica mediante la medición del grado de hibridación del DNA de un organismo con el de otro.

**Hipótesis endosimbiótica:** idea según la cual una bacteria quimioorganótrofa y una cianobacteria se incorporaron de manera estable a otro tipo de célula y dieron lugar, respectivamente, a las

mitocondrias y los cloroplastos de los eucariotas actuales.

**Homología:** propiedad de dos elementos que comparten un mismo antepasado.

**Homoplasia:** propiedad por la cual dos organismos tienen una misma característica como resultado de una mutación retrógrada o de evolución convergente.

**Monofilético:** en filogenia, grupo que descende de un antepasado común.

**Mutación:** cambio hereditario en la secuencia del DNA.

**Ortólogo:** gen de un organismo que es similar al gen de otro organismo porque proceden de un antepasado común (véase también *parálogo*).

**Pangenoma:** totalidad de genes presentes en las diferentes cepas de una especie.

**Parálogo:** gen cuya semejanza con uno o más genes del mismo organismo es el resultado de la duplicación génica (véase también *ortólogo*).

**Recombinación:** reordenación de fragmentos de DNA que ocasiona una nueva combinación de la secuencia.

**Reloj molecular:** secuencia de DNA, por ejemplo un gen que codifique un rRNA, que se puede usar como medida comparativa de la divergencia evolutiva a lo largo del tiempo.

**Ribotipado:** método para identificar los microorganismos a partir del análisis de fragmentos de DNA generados por digestión con enzimas de restricción de los genes que codifican su RNA ribosómico.

**RNA ribosómico (rRNA):** moléculas de RNA que se encuentran en las

subunidades grandes y pequeñas del ribosoma.

**rRNA 16S:** polinucleótido grande (~1.500 bases) que forma parte de la subunidad pequeña del ribosoma de las bacterias y de las arqueas y de cuya secuencia génica se puede obtener información evolutiva; su equivalente eucariótico es el rRNA 18S.

**rRNA de la subunidad pequeña (SSU rRNA):** RNA ribosómico 16S que se encuentra en la subunidad ribosómica 30S de bacterias y arqueas, y su equivalente ortólogo en eucariotas, el rRNA 18S de la subunidad 40S.

**Selección:** en un contexto evolutivo, proceso que ocasiona un cambio en la frecuencia de alelos en una población cuando los individuos que se encuentran favorecidos en un ambiente determinado son capaces de producir más descendencia y hacer una contribución mayor al contenido génico de generaciones futuras.

**Sistema binomial:** sistema diseñado por el naturalista sueco Carl Linneo para nombrar los organismos vivos, según el cual un organismo tiene un nombre correspondiente al género y un adjetivo correspondiente a la especie.

**Sistemática:** estudio de la diversidad de organismos y sus relaciones; incluye la taxonomía y la filogenia.

**Taxonomía:** ciencia de la identificación, la clasificación y la nomenclatura.

**Transferencia horizontal de genes:** transferencia asimétrica y unidireccional de DNA de una célula a otra.

## PREGUNTAS DE REPASO

1. ¿Qué edad tiene el planeta Tierra? ¿Cuándo se formaron los océanos? ¿Qué edad tiene el microfósil más antiguo conocido? (Sección 12.1)
2. ¿Qué es un estromatolito y cuándo pudieron surgir en la historia de la Tierra? (Sección 12.2)
3. ¿Por qué fue tan importante la aparición de las cianobacterias en la evolución posterior de la vida en la Tierra? ¿Qué componente del registro geológico se usa para datar la aparición de las cianobacterias? (Sección 12.2)
4. ¿En qué consiste la hipótesis endosimbiótica sobre el origen de las mitocondrias y los cloroplastos? ¿Qué datos respaldan esta hipótesis? (Sección 12.3)
5. ¿Qué prueba respalda la clasificación de la vida en tres dominios? (Sección 12.4)
6. ¿Qué propiedades fisiológicas y bioquímicas importantes comparten las arqueas con los eucariotas? ¿Y con las bacterias? (Sección 12.4)
7. ¿Por qué los genes SSU rRNA son una buena elección para los estudios filogenéticos? ¿Cuáles son sus limitaciones? (Sección 12.4)
8. ¿Por qué es necesario alinear las secuencias antes de construir el árbol filogenético? (Sección 12.5)
9. ¿Qué es la homoplasia y por qué causa problemas en los análisis filogenéticos moleculares? (Sección 12.5)
10. ¿Qué diferencia hay entre un árbol de genes y un árbol de organismos? (Sección 12.5)
11. Describa los pasos para determinar una filogenia de SSU de tres bacterias aisladas de la naturaleza. (Secciones 12.4 y 12.5)

12. ¿Qué es la evolución? ¿Qué procesos dan lugar a la variación genética? ¿Qué procesos pueden hacer que las frecuencias alélicas varíen con el tiempo? (Sección 12.6)
13. ¿Qué es la aptitud (*fitness*)? ¿En qué medida la aptitud depende del ambiente en el que viven los organismos? (Sección 12.6)
14. Cite algunos procesos que influyen en el contenido del pangenoma. (Sección 12.7)
15. Compare el efecto de la recombinación homóloga y la no homóloga en la evolución del genoma esencial y del pangenoma. (Sección 12.7)
16. ¿En qué consiste el «problema del concepto de especie» y por qué es difícil de resolver? (Sección 12.8)
17. ¿Cuántas especies bacterianas existen? ¿Por qué no conocemos este número de una manera más precisa? (Sección 12.8)
18. ¿Qué propiedades fenotípicas y genotípicas importantes se utilizan en taxonomía bacteriana para clasificar organismos? (Secciones 12.8 y 12.9)
19. ¿Qué se mide en un análisis FAME? (Sección 12.9)
20. ¿En qué se diferencia un análisis de la secuencia de genes de rRNA 16S del análisis multilocus de secuencias como herramienta de identificación? (Sección 12.9)
21. ¿Qué funciones desempeñan las colecciones de cultivos microbianos en la sistemática microbiana? (Sección 12.10)

## EJERCICIOS PRÁCTICOS

1. Compare las condiciones físicas y químicas de la Tierra en el momento en que surgió la vida con las condiciones actuales. Desde un punto de vista fisiológico, dé al menos dos razones de por qué los *animales* no podrían haber existido en la Tierra primigenia. ¿De qué maneras el metabolismo microbiano alteró la biosfera terrestre? ¿En qué sería diferente la vida en la Tierra si no se hubiera desarrollado la fotosíntesis oxigénica?
2. Construya el árbol filogenético que mejor representa las relaciones evolutivas para estas secuencias:

Taxón 1: GTTCCCTTA

Taxón 2: GTTCGGTAT

Taxón 3: GAAAAACCCTAT

Taxón 4: CTTCCCTTT

Taxón 5: GTAAAACCCGAT

3. Imagine que dispone de varias cepas bacterianas de diversos países del mundo y que se piensa que todas las cepas causan la misma enfermedad gastrointestinal y son genéticamente idénticas. Al llevar a cabo un análisis de la huella del DNA descubre que existen cuatro tipos de cepas diferentes. ¿Qué métodos podría usar para comprobar si las cepas diferentes son en realidad miembros de la misma especie?
4. Imagine que ha descubierto una nueva forma de vida microbiana, que parece representar un cuarto dominio. ¿Cómo podría caracterizar el nuevo organismo y determinar si en realidad es evolutivamente distinto de *Bacteria*, *Archaea* y *Eukarya*?

# 13 • Diversidad metabólica de los microorganismos

microbiología actual

## Descifrando el metabolismo microbiano

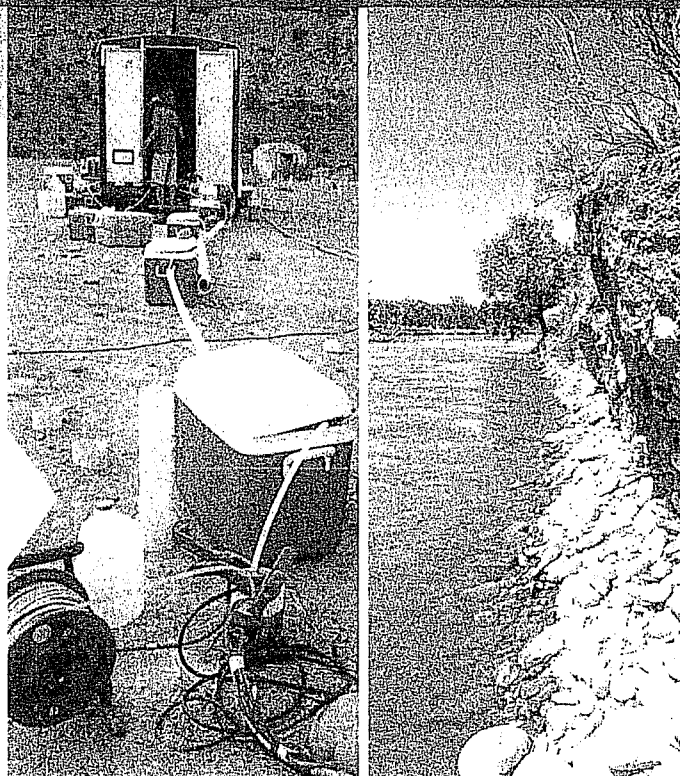
Una vez que se consigue tener una bacteria en un cultivo de laboratorio, lo más inmediato suele ser determinar su modo de vida; es decir, sus capacidades metabólicas. Pero, ¿qué pasa con los organismos que todavía no se han podido cultivar?, ¿podemos llegar a entender también cómo funcionan? Sí, podemos; pero más que su *metabolismo*, hay que estudiar sus *genes*.

Para estudiar los procesos metabólicos microbianos en un acuífero anóxico cerca del río Colorado (foto de la derecha), unos ecólogos microbianos aislaron el DNA total de la comunidad microbiana del acuífero directamente en el sitio (foto de la izquierda) y, a partir del DNA, reconstruyeron y secuenciaron unos cincuenta genomas.<sup>1</sup> Mediante los análisis de las secuencias los investigadores desentrañaron los diferentes tipos de metabolismo de la comunidad microbiana del acuífero y examinaron otros aspectos importantes de la biología de dicha comunidad. Para su sorpresa, encontraron que la principal estrategia catabólica utilizada no era la respiración anaerobia, sino la fermentación y el metabolismo del hidrógeno. Además, algunos tipos de metabolismo que se creían exclusivos de las arqueas también se detectaron en las bacterias del acuífero.

Muchas de las bacterias sin cultivar del acuífero ya habían sido detectadas en estudios de diversidad en otros ambientes anóxicos. No obstante, como el enfoque del estudio en el acuífero relacionaba la filogenia con el metabolismo, se pusieron de manifiesto las capacidades metabólicas de estos organismos sin cultivar. En realidad, examinado los esquemas genéticos de la comunidad microbiana fue posible reconstruir rutas metabólicas enteras. Estos resultados facilitarán seguramente el diseño de los experimentos con cultivos de enriquecimiento para hacer crecer las bacterias del acuífero.

Uno de los objetivos de la ecología microbiana es trasladar microorganismos de interés al cultivo de laboratorio. Mientras tanto, se pueden seguir estudiando las propiedades de los organismos sin cultivar mediante la metagenómica. Una vez que se conocen la diversidad y los perfiles metabólicos de una comunidad microbiana, empieza a ser posible predecir cómo funciona el ecosistema y cómo se puede ver alterado por la contaminación u otro tipo de perturbaciones.

<sup>1</sup>Wrighton, K. C., et al. 2012. Fermentation, hydrogen, and sulfur metabolism in multiple uncultivated bacterial phyla. *Science* 337: 1661-1665.



- I Fototrofia 404
- II Quimioolitotrofia 417
- III Fermentaciones 426
- IV Respiración anaerobia 435
- V Metabolismo de los hidrocarburos 450

Uno de los grandes temas de la microbiología es la enorme diversidad *filogenética* de la vida microbiana en la Tierra. En el capítulo anterior ya hicimos una primera incursión en ella, y en los cuatro siguientes exploraremos la diversidad microbiana en detalle. En este capítulo nos centraremos en la diversidad

*metabólica* de los microorganismos, con especial hincapié en los procesos y los mecanismos subyacentes a esta diversidad. Después, volveremos a ocuparnos de los propios microorganismos y desvelaremos la envergadura filogenética del mundo microbiano en el contexto de la diversidad metabólica.

## 1 • Fototrofia

La fototrofia —el uso de la energía lumínica— está muy extendida en el mundo microbiano. En esta unidad examinaremos las propiedades y las estrategias de fijación de la energía de los microorganismos fotótrofos y veremos cómo sobreviven con un estilo de vida basado en el uso del  $\text{CO}_2$  como única fuente de carbono.

### 13.1 Fotosíntesis y clorofilas

El proceso biológico más importante en la Tierra es la **fotosíntesis**, la conversión de energía lumínica en energía química. Los organismos que llevan a cabo la fotosíntesis se llaman **fotótrofos**. Dichos organismos son también **autótrofos**, capaces de crecer con  $\text{CO}_2$  como única fuente de carbono. La energía de la luz se utiliza en la reducción de  $\text{CO}_2$  a compuestos orgánicos (*fotoautotrofia*). Algunos fotótrofos también pueden usar compuestos orgánicos como fuente de carbono: su forma de vida se llama *fotoheterotrofia*.

Para la fotosíntesis son necesarios pigmentos fotosensibles, los principales son las *clorofilas*, que se encuentran en las plantas, algas y cianobacterias, y las *bacterioclorofilas*, presentes en las bacterias rojas y verdes. Las cianobacterias y las bacterias rojas y verdes son todas procariotas fotótrofos. El proceso de conversión fotosintética de la energía empieza con la absorción de la energía lumínica por parte de las clorofilas y las bacterioclorofilas, y el resultado neto es la obtención de energía química, el ATP.

En la fotoautotrofia, dos grupos distintos de reacciones operan en paralelo: (1) la producción de ATP y (2) la reducción de  $\text{CO}_2$  a material celular. La energía para el crecimiento autótrofo procede del ATP, y los electrones para la reducción del  $\text{CO}_2$  vienen del NADH (o NADPH). Este último se origina a partir de la reducción de  $\text{NAD(P}^+)$  por donadores de electrones presentes en el ambiente. En las bacterias rojas y verdes, el donador puede ser un compuesto de azufre reducido como el sulfuro de hidrógeno ( $\text{H}_2\text{S}$ ) o el hidrógeno molecular ( $\text{H}_2$ ). En cambio, las plantas verdes, las algas y las cianobacterias toman sus electrones del agua ( $\text{H}_2\text{O}$ ).

La oxidación del agua libera oxígeno molecular ( $\text{O}_2$ ) como producto secundario; en consecuencia, el proceso fotosintético de las cianobacterias recibe el nombre de **fotosíntesis oxigénica**. Sin embargo, las bacterias rojas y verdes *no* producen oxígeno, y por tanto el proceso se llama **fotosíntesis anoxigénica** (Figura 13.1). El oxígeno producido por las cianobacterias hace miles de millones de años convirtió el mundo anóxico que era la Tierra en un mundo óxico, y preparó el terreno para una explosión de diversidad microbiana eucariota que, con el tiempo, dio lugar a las plantas y los animales.

### Clorofila y bacterioclorofila

La *clorofila* y la *bacterioclorofila* están relacionadas con los tetrapirroles, que son la estructura madre de los citocromos. Pero, a diferencia de los citocromos, que contienen *hierro*, las clorofilas contienen *magnesio* en el centro del anillo. Las

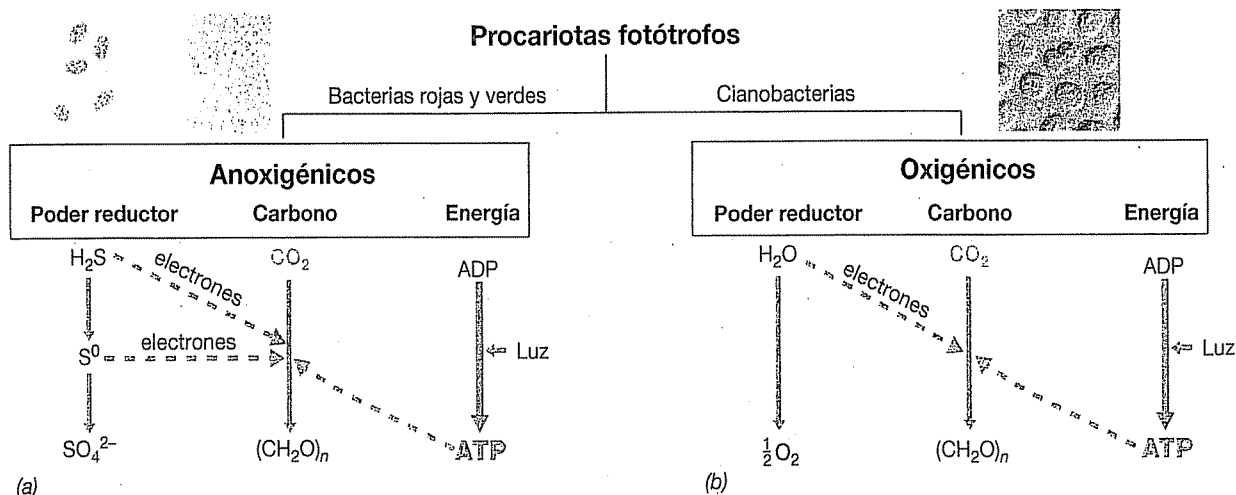


Figura 13.1 **Patrones fotosintéticos.** Síntesis de energía y poder reductor en fotótrofos (a) anoxigénicos y (b) oxigénicos. Obsérvese que los fotótrofos oxigénicos producen  $\text{O}_2$ , mientras que los fotótrofos anoxigénicos, no. Insertos: Izquierda, micrografías ópticas de células de una bacteria roja del azufre (*Chromatium*, células de  $5\ \mu\text{m}$  de diámetro) y una bacteria verde del azufre (*Chlorobium*, células de  $0,9\ \mu\text{m}$  de diámetro). Obsérvense los glóbulos de azufre dentro o fuera de las células producidos por la oxidación de  $\text{H}_2\text{S}$ . Derecha, micrografía de contraste por interferencia de células de una cianobacteria cocoidal.



clorofilas también contienen sustituyentes específicos en el anillo tetrapirrólico y un alcohol hidrófobo que ayuda a anclar la clorofila a las membranas fotosintéticas. En la Figura 13.2a se ve la estructura de la clorofila *a*, que es la clorofila principal de los fotótrofos oxigénicos. La clorofila *a* es verde porque absorbe luz roja y azul y transmite luz verde; su espectro de absorción presenta una fuerte absorbancia cerca de los 680 nm y los 430 nm (Figura 13.2b). Se conocen varias clorofilas, que se distinguen por sus espectros de absorción particulares. Las cianobacterias contienen clorofila *a* (unas pocas especies tienen clorofila *d*), mientras que sus parientes los proclorófitos producen clorofilas *a* y *b*.

Las bacterias fotótrofas rojas y verdes producen una o más bacterioclorofilas (Figura 13.3). La bacterioclorofila *a* (Figura 13.2), presente en la mayoría de las bacterias rojas (véase Secciones 14.4 y 14.5), tiene su rango de absorción máximo entre 800 nm y 925 nm (diferentes bacterias rojas sintetizan fotocomplejos ligeramente diferentes, y los máximos de absorción de la bacterioclorofila *a* en un organismo determinado dependen, en cierta medida, de la disposición de las proteínas de los fotocomplejos en la membrana fotosintética; véase la Figura 13.4). Otras bacterioclorofilas, distribuidas en distintas líneas filogenéticas, absorben en otras regiones del espectro visible e infrarrojo (Figura 13.3).

La existencia de diferentes formas de clorofila o bacterioclorofila que absorben luz de diferentes longitudes de onda permite a los fotótrofos aprovechar mejor la energía disponible en el espectro electromagnético. La utilización de diversos pigmentos con propiedades de absorción distintas permite que fotótrofos diferentes puedan coexistir en el mismo hábitat, absorbiendo cada uno las longitudes de onda que otros no pueden absorber. Por tanto, la diversidad de pigmentos tiene una importancia ecológica para la coexistencia satisfactoria de diferentes fotótrofos en un mismo hábitat.

### Centros de reacción y pigmentos antena

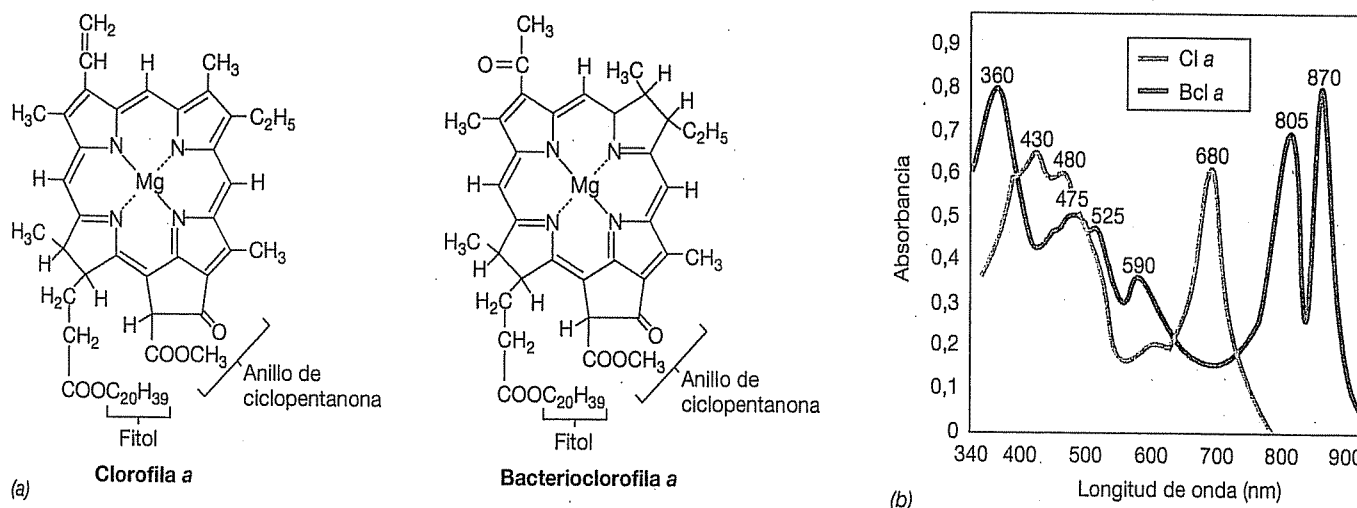
En los fotótrofos oxigénicos y los fotótrofos rojos anoxigénicos, las moléculas de clorofila/bacterioclorofila no existen de forma

libre en la célula, sino que están unidas a proteínas que, a su vez, están alojadas en membranas formando *fotocomplejos* constituidos por entre cincuenta y trescientas moléculas de clorofila/bacterioclorofila. Solo un pequeño número de estas moléculas de pigmento, llamadas **centros de reacción** (Figura 13.4), participan directamente en reacciones que conducen a la síntesis de ATP. Las clorofilas/bacterioclorofilas de los centros de reacción están rodeadas por un número mayor de clorofilas/bacterioclorofilas que captan la luz. Estos llamados **pigmentos antena** (o *pigmentos captadores de luz*) absorben la luz y canalizan parte de la energía hacia el centro de reacción (Figura 13.4). A las bajas intensidades de luz que se suelen encontrar en la naturaleza, esta disposición para concentrar la energía permite a los centros de reacción recibir energía lumínica que de otro modo se perdería.

### Membranas fotosintéticas, cloroplastos y clorosomas

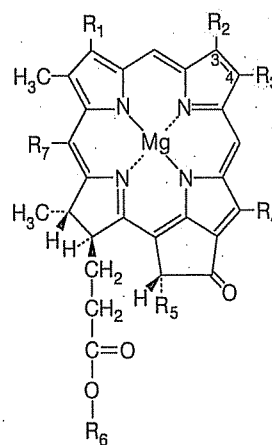
Los pigmentos clorofílicos y todos los demás componentes del aparato de captación de luz se encuentran en sistemas membranosos celulares. La ubicación de estas membranas fotosintéticas es diferente en procariotas y eucariotas. En los eucariotas fotótrofos la fotosíntesis tiene lugar en orgánulos intracelulares, los *cloroplastos*, donde las clorofilas están unidas a membranas de aspecto laminado (Figura 13.5). Estos sistemas fotosintéticos membranosos se llaman **tilacoides**, y se apilan formando *grana* (plural de grano, en latín). Los tilacoides se disponen de manera que el cloroplasto queda dividido en dos regiones, el espacio matricial que rodea los tilacoides, llamado *estroma*, y el espacio interior dentro de la formación de los tilacoides. Esta disposición permite la generación de una fuerza protonmotriz impulsada por la luz que se utiliza para sintetizar ATP (Sección 13.4).

Los procariotas fotótrofos carecen de cloroplastos. En las bacterias rojas los pigmentos fotosintéticos están integrados en sistemas de membranas internas que se forman por invaginación de la membrana citoplasmática. En las bacterias rojas las disposiciones normales son vesículas de membrana



**Figura 13.2 Estructuras y espectros de la clorofila *a* y la bacterioclorofila *a*.** (a) Las dos moléculas son idénticas excepto en los fragmentos marcados en amarillo y verde. (b) Espectro de absorción (línea verde) de células del alga verde *Chlamydomonas*. Los picos a 680 nm y a 430 nm son debidos a la clorofila *a*, y el pico a 480 nm a los carotenoides. Espectro de absorción (línea roja) de las células de la bacteria roja fotótrofa *Rhodospseudomonas palustris*. Los picos a 870 nm, 805 nm, 590 nm y 360 nm son debidos a la bacterioclorofila *a*, y los picos a 525 nm y 475 nm a los carotenoides.

| Pigmento/Absorción máxima (in vivo)                                        | R <sub>1</sub>                                                              | R <sub>2</sub>                             | R <sub>3</sub>                                                                  | R <sub>4</sub>                            | R <sub>5</sub>                                  | R <sub>6</sub>    | R <sub>7</sub> |
|----------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------|-------------------------------------------------|-------------------|----------------|
| <b>Bcl a</b><br>(bacterias rojas)/<br>805, 830-890 nm                      | $\text{—C—CH}_3$<br>$\parallel$<br>$\text{O}$                               | $\text{—CH}_3^a$                           | $\text{—CH}_2\text{—CH}_3$                                                      | $\text{—CH}_3$                            | $\text{—C—O—CH}_3$<br>$\parallel$<br>$\text{O}$ | P/Gg <sup>b</sup> | $\text{—H}$    |
| <b>Bcl b</b><br>(bacterias rojas)/<br>835-850,<br>1.020-1.040 nm           | $\text{—C—CH}_3$<br>$\parallel$<br>$\text{O}$                               | $\text{—CH}_3^c$                           | $\text{=C—CH}_3$<br>$\parallel$<br>$\text{H}$                                   | $\text{—CH}_3$                            | $\text{—C—O—CH}_3$<br>$\parallel$<br>$\text{O}$ | P                 | $\text{—H}$    |
| <b>Bcl c</b><br>(bacterias verdes<br>no del azufre)/<br>745-755 nm         | $\text{H}$<br>$\parallel$<br>$\text{—C—CH}_3$<br>$\parallel$<br>$\text{OH}$ | $\text{—CH}_3$                             | $\text{—C}_2\text{H}_5$<br>$\text{—C}_3\text{H}_7^d$<br>$\text{—C}_4\text{H}_9$ | $\text{—C}_2\text{H}_5$<br>$\text{—CH}_3$ | $\text{—H}$                                     | F                 | $\text{—CH}_3$ |
| <b>Bcl c<sub>s</sub></b><br>(bacterias verdes<br>no del azufre)/<br>740 nm | $\text{H}$<br>$\parallel$<br>$\text{—C—CH}_3$<br>$\parallel$<br>$\text{OH}$ | $\text{—CH}_3$                             | $\text{—C}_2\text{H}_5$                                                         | $\text{—CH}_3$                            | $\text{—H}$                                     | S                 | $\text{—CH}_3$ |
| <b>Bcl d</b><br>(bacterias verdes<br>del azufre)/<br>705-740 nm            | $\text{H}$<br>$\parallel$<br>$\text{—C—CH}_3$<br>$\parallel$<br>$\text{OH}$ | $\text{—CH}_3$                             | $\text{—C}_2\text{H}_5$<br>$\text{—C}_3\text{H}_7$<br>$\text{—C}_4\text{H}_9$   | $\text{—C}_2\text{H}_5$<br>$\text{—CH}_3$ | $\text{—H}$                                     | F                 | $\text{—H}$    |
| <b>Bcl e</b><br>(bacterias verdes<br>del azufre)/<br>719-726 nm            | $\text{H}$<br>$\parallel$<br>$\text{—C—CH}_3$<br>$\parallel$<br>$\text{OH}$ | $\text{—C—H}$<br>$\parallel$<br>$\text{O}$ | $\text{—C}_2\text{H}_5$<br>$\text{—C}_3\text{H}_7$<br>$\text{—C}_4\text{H}_9$   | $\text{—C}_2\text{H}_5$                   | $\text{—H}$                                     | F                 | $\text{—CH}_3$ |
| <b>Bcl g</b><br>(heliobacterias/<br>670, 788 nm)                           | $\text{H}$<br>$\parallel$<br>$\text{—C=CH}_2$                               | $\text{—CH}_3^a$                           | $\text{—C}_2\text{H}_5$                                                         | $\text{—CH}_3$                            | $\text{—C—O—CH}_3$<br>$\parallel$<br>$\text{O}$ | F                 | $\text{—H}$    |



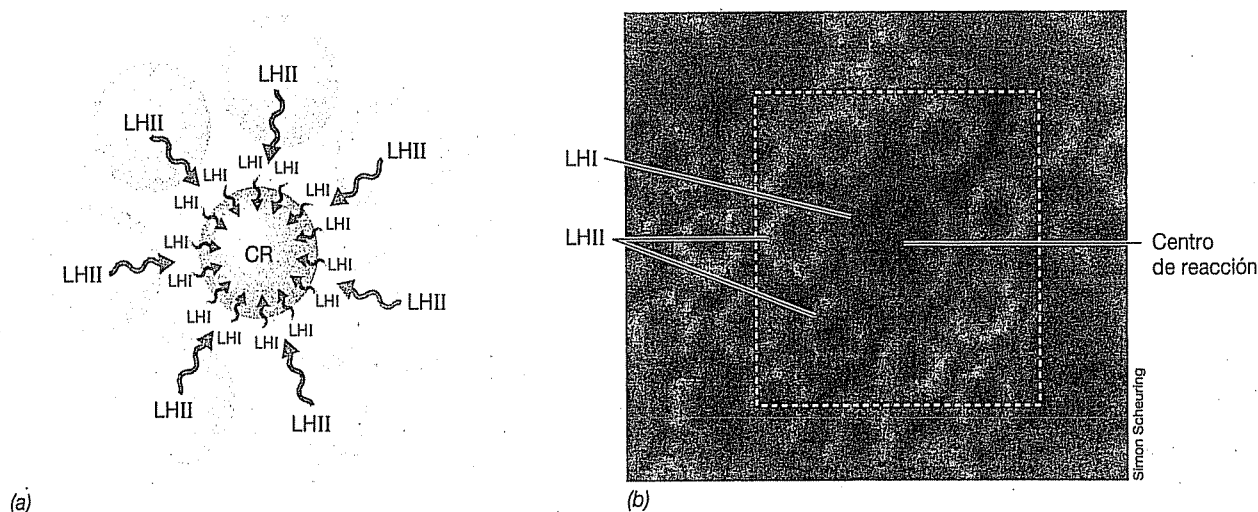
<sup>a</sup>No hay doble enlace entre C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub>; los átomos de H adicionales están en las posiciones C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub>.

<sup>b</sup>P, éster de fitilo (C<sub>20</sub>H<sub>39</sub>O—); F, éster de farnesilo (C<sub>15</sub>H<sub>25</sub>O—); Gg, éster de geranilgeranilo (C<sub>10</sub>H<sub>17</sub>O—); S, alcohol estearílico (C<sub>18</sub>H<sub>37</sub>O—).

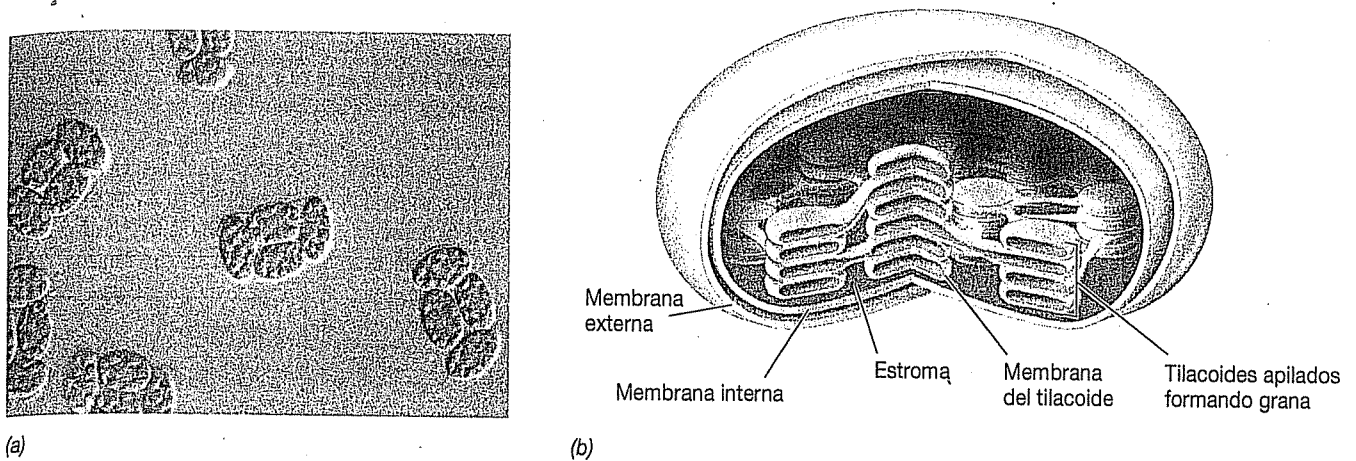
<sup>c</sup>No hay doble enlace entre C<sub>3</sub> y C<sub>4</sub>; en la posición C<sub>3</sub> hay un átomo de H adicional.

<sup>d</sup>Las bacterioclorofilas c, d y e son mezclas isoméricas con los diferentes sustituyentes en R<sub>3</sub>, como se muestra.

**Figura 13.3 Estructura de todas las bacterioclorofilas (Bcl) conocidas.** Se enumeran los diferentes sustituyentes presentes en las posiciones R<sub>1</sub> a R<sub>7</sub> en la estructura de la derecha. Las propiedades de absorción se pueden determinar suspendiendo células intactas de un fotótrofo en un líquido viscoso como sacarosa al 60 % (esto reduce la dispersión de la luz y suaviza los espectros) y obteniendo los espectros de absorción como el que se muestra en la Figura 13.2b. Los máximos de absorción in vivo son los picos de absorción de importancia fisiológica. El espectro de las bacterioclorofilas extraídas de las células y disueltas en disolventes orgánicos suele ser bastante diferente.



**Figura 13.4 Disposición de las clorofilas/bacterioclorofilas que captan la luz y los centros de reacción en una membrana fotosintética.** (a) La energía lumínica absorbida por moléculas que captan la luz (verde claro, LH) se transfiere a los centros de reacción (verde oscuro, RC), donde empiezan las reacciones fotosintéticas de transporte de electrones. Las moléculas de pigmento están ancladas a la membrana mediante proteínas específicas de unión a pigmentos. Compárese esta figura con las Figuras 13.11 y 13.12b. (b) Micrografía de fuerza atómica de fotocomplejos de la bacteria roja *Phaeospirillum molischianum*. Este organismo tiene dos tipos de complejos de captación de luz, LHI y LHII. Los complejos LHII transfieren la energía a los complejos LHI, y estos al centro de reacción (véase la Figura 13.12b).



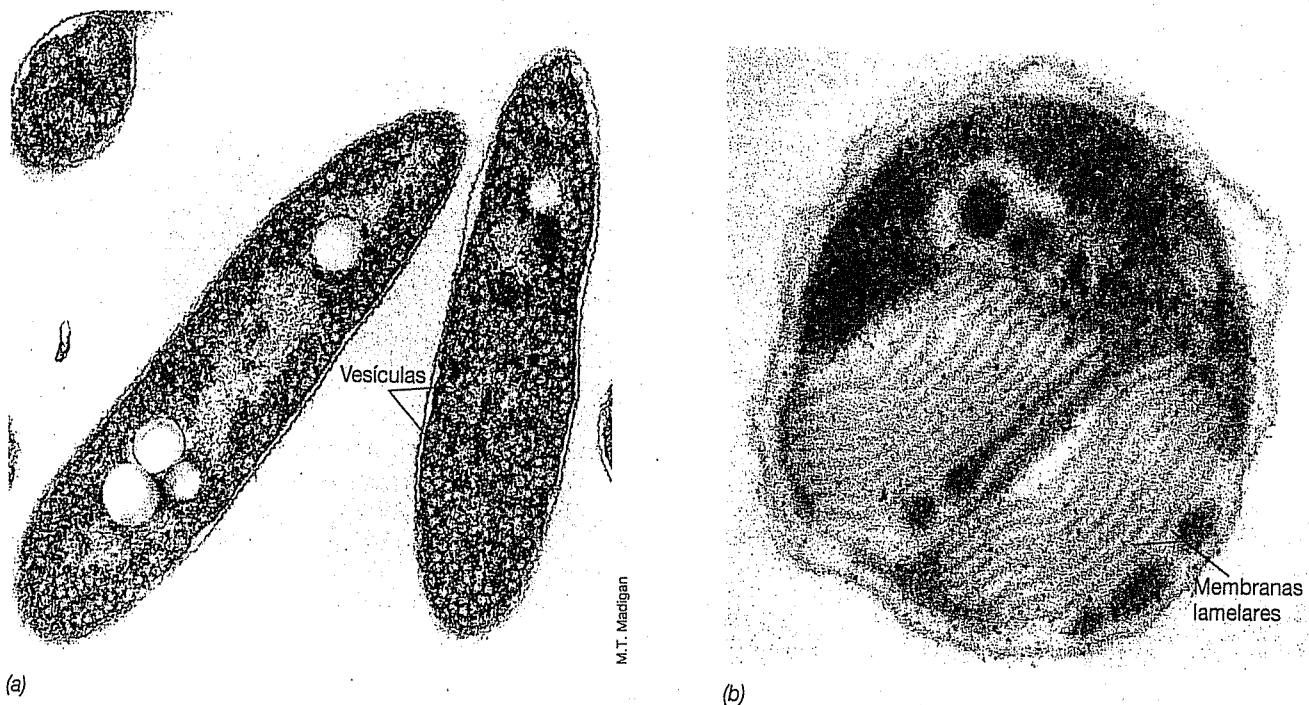
**Figura 13.5 El cloroplasto.** (a) Micrografía de células del alga verde *Makinoella*. Cada una de las cuatro células de un grupo contiene varios cloroplastos. (b) Detalles de la estructura de un cloroplasto donde se ve que los pliegues de las membranas de los tilacoides definen un espacio interior llamado estroma y forman las pilas de membrana llamadas grana.

llamadas *cromatóforos*, o membranas apiladas formando *lamelas* (Figura 13.6). En las cianobacterias los pigmentos fotosintéticos están en membranas lamelares (véase la Figura 13.10) que también se llaman *tilacoides*, por su parecido con los tilacoides de los cloroplastos de las algas (Figura 13.5).

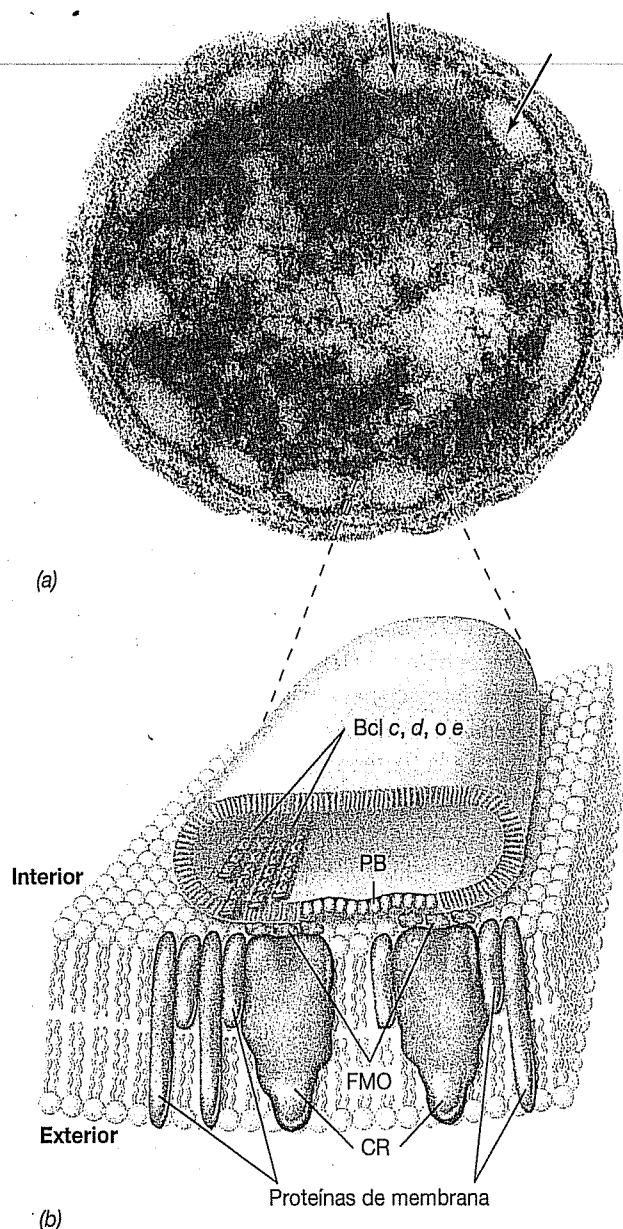
La estructura más eficaz para capturar la luz de baja intensidad es el **clorosoma** (Figura 13.7). Los clorosomas están presentes en las bacterias verdes anoxigénicas del azufre (*Chlorobium*, Figura 13.1 y ⚡ Sección 14.6) y en las bacterias verdes no del azufre (*Chloroflexus*, ⚡ Sección 14.7). Los clorosomas funcionan como sistemas antena gigantes, pero, a diferencia de las antenas de las bacterias rojas o de las cianobacterias, las moléculas de bacterioclorofila del clorosoma no están unidas a proteínas.

Los clorosomas contienen bacterioclorofila *c, d o e* (Figura 13.3) dispuesta en densas formaciones a lo largo del eje longitudinal de la estructura. La energía lumínica absorbida por estos pigmentos antena se transfiere a la bacterioclorofila *a*, que está en el centro de reacción, en la membrana citoplasmática, a través de una pequeña proteína llamada *proteína FMO* (Figura 13.7).

Las bacterias verdes pueden crecer a las intensidades lumínicas más bajas de todos los fotótrofos conocidos, y a menudo se encuentran en las aguas más profundas de lagos, mares interiores y otros hábitats acuáticos anóxicos en los que los niveles de luz son demasiado bajos para permitir el crecimiento de otros fotótrofos. Las bacterias verdes no del azufre son componentes importantes de los tapetes microbianos, que son biofilms densos que se forman en las fuentes hidrotermales y en ambientes



**Figura 13.6 Membranas de los fotótrofos anoxigénicos.** (a) Sección de cromatóforos en una célula de la bacteria roja *Rhodospirillum rubrum* en la que se ven las membranas fotosintéticas vesiculares. Las vesículas se forman por invaginación de la membrana citoplasmática y están conectadas con ella. Una célula tiene una anchura aproximada de 1  $\mu\text{m}$ . (b) Membranas lamelares en la bacteria roja *Ectothiorhodospira*. La célula tiene una anchura aproximada de 1,5  $\mu\text{m}$ . Estas membranas también se forman por invaginación de la membrana citoplasmática y están conectadas con ella, pero en lugar de formar vesículas forman estructuras apiladas.



Niels-Ulrik Frigaard

**Figura 13.7 El clorosoma de las bacterias verdes del azufre y de las verdes no del azufre.** (a) Micrografía electrónica de transmisión de una sección transversal de una célula de la bacteria verde del azufre *Chlorobaculum tepidum*. Las flechas indican los clorosomas. (b) Modelo de la estructura de un clorosoma. El clorosoma (verde) se asienta sobre la superficie interior de la membrana citoplasmática. Las moléculas de bacterioclorofila antena (Bcl) están dispuestas en formaciones tubulares en el interior del clorosoma, y la energía se transfiere de estas a la Bcl a del centro de reacción (CR) en la membrana citoplasmática, a través de una proteína llamada FMO. Las proteínas de la placa base (PB) actúan como conectores entre el clorosoma y la membrana citoplasmática.

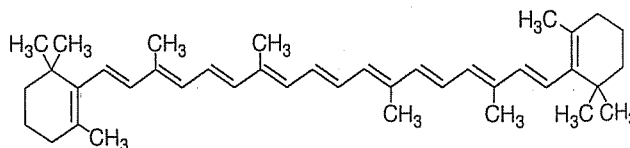
## Carotenoides

Los pigmentos accesorios más abundantes en los fotótrofos son los **carotenoides**. Se trata de pigmentos hidrófobos integrados firmemente en la membrana fotosintética. En la Figura 13.8 se muestra la estructura de un carotenoide común, el  $\beta$ -caroteno. Los carotenoides son normalmente amarillos, rojos, marrones o verdes y absorben luz en la región azul del espectro (Figura 13.2). En la Figura 13.9 se muestran los carotenoides principales de los fotótrofos anoxigénicos. Como suelen enmascarar el color de las bacterioclorofilas, los carotenoides son los responsables de los colores brillantes, rojo, morado, rosa, verde, amarillo o marrón, que se observan en diferentes especies de fotótrofos anoxigénicos (↔ Figura 14.12).

Los carotenoides están estrechamente asociados con la clorofila o la bacterioclorofila en los complejos fotosintéticos, y parte de la energía que absorben se puede transferir al centro de reacción. No obstante, los carotenoides actúan principalmente como agentes fotoprotectores. La luz brillante puede ser perjudicial para las células porque puede catalizar reacciones de fotooxidación que pueden generar formas tóxicas de oxígeno como el singulete de oxígeno ( $^1\text{O}_2$ ). Al igual que el superóxido y otras formas de oxígeno tóxico (↔ Sección 5.16), el singulete de oxígeno puede oxidar espontáneamente los fotocomplejos, que dejan de ser funcionales. Los carotenoides extinguen las especies tóxicas de oxígeno absorbiendo gran parte de esta luz perjudicial y evitan así estas peligrosas fotooxidaciones. Esta fotoprotección que proporcionan los carotenoides es una gran ventaja, porque los organismos fotótrofos tienen que vivir expuestos a la luz debido a su propia naturaleza.

## Ficobiliproteínas y ficobilisomas

Las cianobacterias y los cloroplastos de las algas rojas (que son descendientes de las cianobacterias, ↔ Sección 17.1) contienen pigmentos llamados **ficobiliproteínas**, que son los principales sistemas de captación de la luz de estos fotótrofos. Las ficobiliproteínas están formadas por tetrapirroles lineales de color rojo o azul verdoso, llamados *bilinas*, unidos a proteínas,



**Figura 13.8 Estructura del  $\beta$ -caroteno, un carotenoide típico.** El sistema de dobles enlaces conjugados está resaltado en naranja.

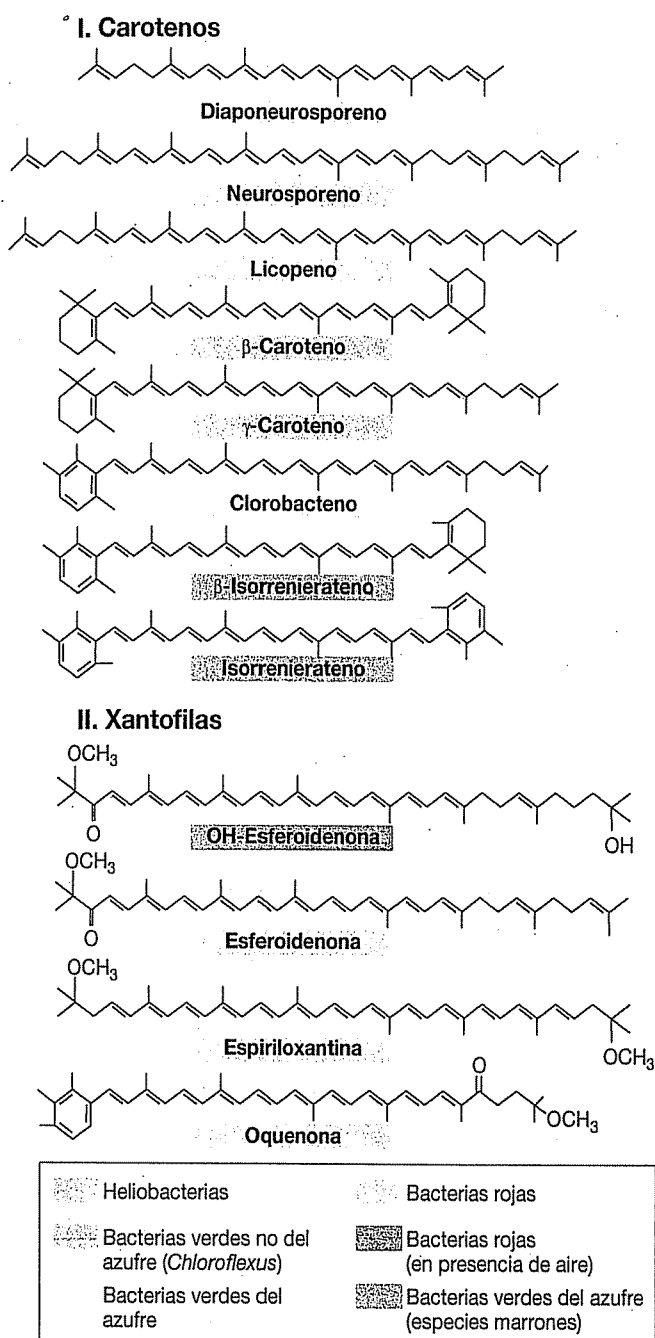
muy salinos (↔ Sección 19.5). En los tapetes microbianos se da un acusado gradiente de luz, de manera que incluso a pocos milímetros de la superficie del tapete el nivel de luz se aproxima a la oscuridad. Por tanto, los clorosomas permiten a las bacterias verdes no del azufre crecer fototrofamente con las mínimas intensidades lumínicas disponibles.

## MINIRREVISIÓN

- ¿Cuál es la diferencia fundamental entre un fotótrofo oxigénico y uno anoxigénico?
- ¿Qué diferencia hay entre las cantidades relativas de moléculas de clorofila/bacterioclorofila en las antenas y en los centros de reacción en un complejo fotosintético, y por qué?
- ¿Por qué las bacterias verdes fotótrofas pueden crecer a intensidades de luz a las que no crecen las bacterias rojas?

## 13.2 Carotenoides y ficobilinas

La clorofila/bacterioclorofila es necesaria para la fotosíntesis, pero los organismos fotótrofos también tienen otros pigmentos, en concreto los **carotenoides** y las **ficobilinas**.



**Figura 13.9 Estructura de algunos carotenoides habituales encontrados en los fotótrofos anoxigénicos.** Los carotenos son carotenoides hidrocarbonados y las xantofilas son carotenoides oxigenados. Compárese la estructura del  $\beta$ -caroteno de la Figura 13.8 con la que se muestra aquí. Para simplificar, los grupos metilo están representados solo por el enlace.

y dan a las cianobacterias y a las algas rojas su color característico (Figura 13.10). La ficobiliproteína roja, llamada *ficoeritrina*, absorbe principalmente longitudes de onda alrededor de los 550 nm, mientras que la ficobiliproteína azul, o *ficocianina* (Figura 13.10b) absorbe principalmente longitudes de onda de 620 nm. Una tercera ficobiliproteína, la *aloficocianina*, absorbe las de aproximadamente 650 nm.

Las ficobiliproteínas se ensamblan formando agregados llamados **ficobilisomas** que se unen a los tilacoides de las cianobacterias (Figura 13.10c). Los ficobilisomas se disponen de manera que las moléculas de aloficocianina están en contacto directo con la membrana fotosintética. La aloficocianina está

rodeada de ficocianina o ficoeritrina (o de ambas, según el organismo). La ficocianina y la ficoeritrina absorben luz de longitud de onda más corta (y, por tanto, de mayor energía) y transfieren parte de la energía a la aloficocianina, que está situada más cerca de la clorofila del centro de reacción y le transfiere dicha energía (Figura 13.10b). Así, de manera similar a como funcionan las bacterioclorofilas antena en los fotótrofos anoxigénicos (Figura 13.4), la transferencia de energía se produce «cuesta abajo», de los ficobilisomas al centro de reacción. Los ficobilisomas facilitan la transferencia de energía a los centros de reacción de las cianobacterias, lo que permite a estas crecer a intensidades lumínicas menores de las que, de otra manera, necesitarían.

### MINIRREVISIÓN

- ¿En qué fotótrofos se encuentran los carotenoides? ¿Y las ficobiliproteínas?
- Compare la estructura de una ficobilina con la de una clorofila.
- La ficocianina es azul verdosa. ¿De qué color es la luz que absorbe?

## 13.3 Fotosíntesis anoxigénica

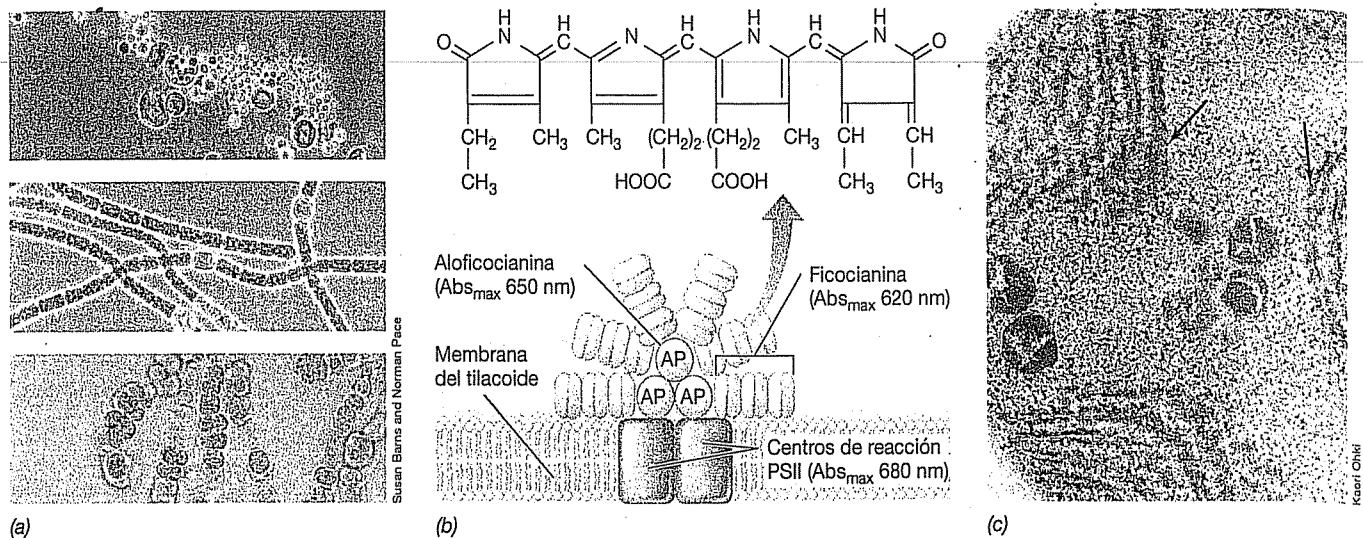
En las reacciones fotosintéticas luminosas, los electrones atraviesan una cadena de transporte de electrones situada en una membrana fotosintética en orden creciente, del potencial de reducción ( $E_0'$ ) más electronegativo al más electropositivo. Esto genera una fuerza protonmotriz que impulsa la síntesis de ATP. Las partes fundamentales en este proceso son los centros de reacción fotosintéticos y las membranas fotosintéticas (Sección 13.1).

Los centros de reacción de las bacterias rojas contienen tres polipéptidos designados como L, M y H. Estas proteínas, junto con una molécula de citocromo *c*, están firmemente embebidas en la membrana fotosintética (Figura 13.6) y la atraviesan varias veces (Figura 13.11). Los polipéptidos L, M y H unen dos moléculas de bacterioclorofila *a* llamadas el *par especial*, dos moléculas más de bacterioclorofila *a* que actúan en el flujo fotosintético de electrones, dos moléculas de bacteriofeofitina (bacterioclorofila *a* sin el átomo de magnesio), dos moléculas de quinona (↗ Sección 3.10) y un carotenoide (Figura 13.11). Todos los componentes del centro de reacción están integrados de manera que pueden interaccionar en reacciones de transferencia de electrones muy rápidas en las primeras etapas de la conversión de energía fotosintética.

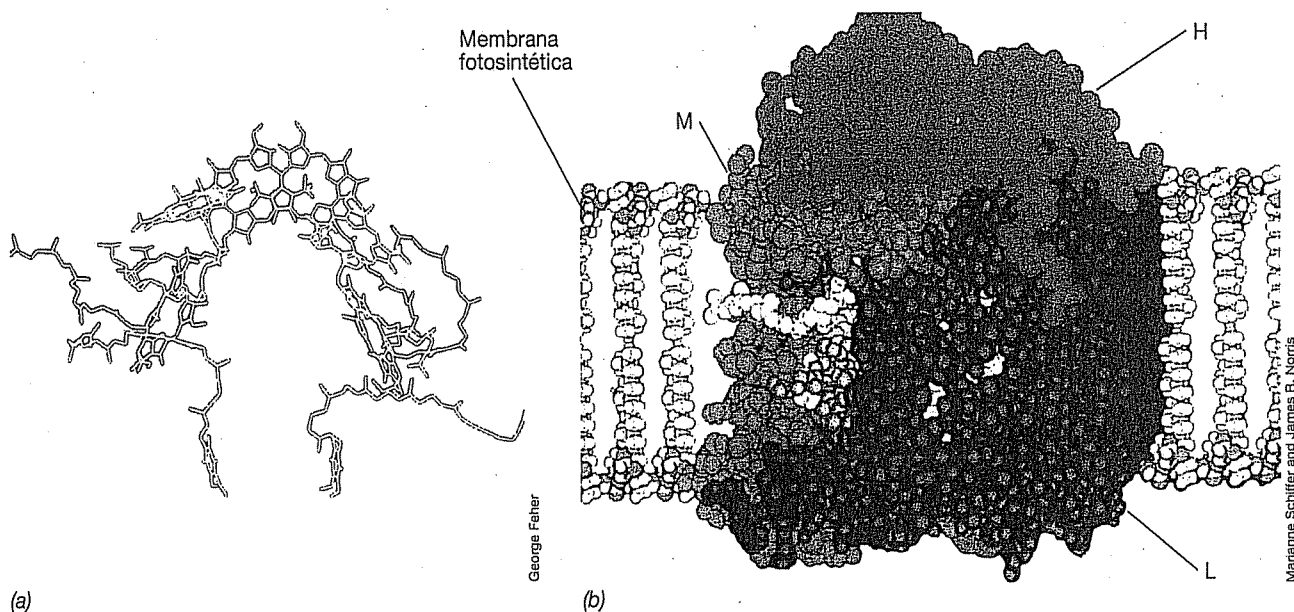
### Flujo de electrones en las bacterias rojas

Las reacciones luminosas de la fotosíntesis empiezan cuando la energía lumínica absorbida por los sistemas antena se transfiere al par especial de moléculas de bacterioclorofila *a* (Figura 13.11a). La luz excita el par especial y lo convierte de donador de electrones relativamente débil a uno muy fuerte (con  $E_0'$  muy electronegativo, ↗ Sección 3.6). Una vez que se ha generado este donador fuerte, los pasos restantes del flujo fotosintético de electrones son muy parecidos a los que hemos visto anteriormente en la respiración (↗ Sección 3.10 y Figura 3.20), es decir, los electrones fluyen a través de la membrana, de los portadores con potencial de reducción bajo a los





**Figura 13.10 Ficobiliproteínas y ficobilisomas.** (a) Micrográficas ópticas de células de las cianobacterias (de arriba abajo) *Dermocarpa*, *Anabaena* y *Fischerella* en las que se ve el típico color azul verdoso de las células debido a las ficobiliproteínas. (b) Estructura de la ficocianina (arriba) y de un ficobilisoma. La ficocianina absorbe a energías más altas (longitudes de onda más cortas) que la aloficocianina. La clorofila *a* absorbe a longitudes de onda más cortas (energías más bajas) que la aloficocianina. Por tanto, el flujo de energía es ficocianina → aloficocianina → clorofila *a* del PSII. (c) Micrografía electrónica de una sección fina de la cianobacteria *Synechocystis*. Obsérvense los ficobilisomas (flechas) como bolitas teñidas de color oscuro y unidas a las membranas lamelares.



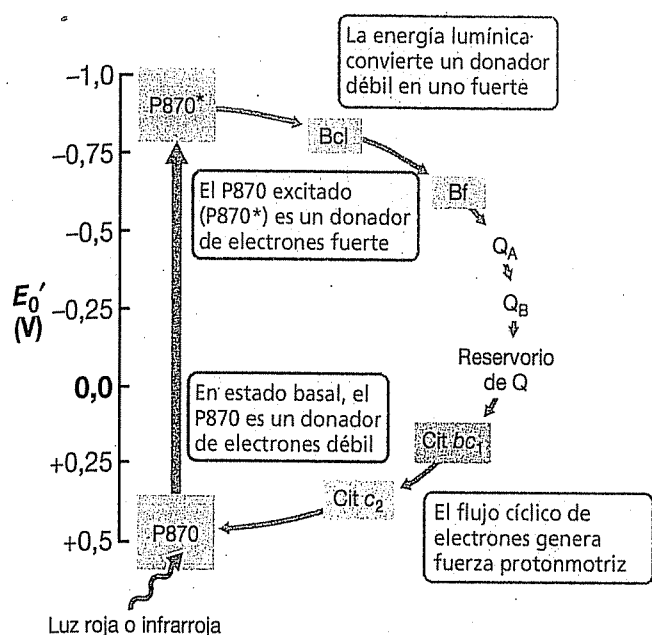
**Figura 13.11 Estructura del centro de reacción de una bacteria roja fotótrofa.** (a) Disposición de las moléculas de pigmento en el centro de reacción. El «par especial» de moléculas de bacterioclorofila se superponen y se muestran en naranja en la parte superior; las quinonas son de color amarillo oscuro y están en la zona inferior de la figura. Las bacterioclorofilas accesorias están coloreadas de amarillo claro cerca del par especial, y las moléculas de bacteriopheofitina se muestran en azul. (b) Modelo molecular de la estructura proteica del centro de reacción. Los pigmentos descritos en la parte a están unidos a la membrana mediante la proteína H (azul), la proteína M (roja) y la proteína L (verde). El complejo pigmento-proteína del centro de reacción está integrado en la bicapa lipídica.

de potencial de reducción alto, y en el proceso se genera fuerza protonmotriz (Figura 13.12).

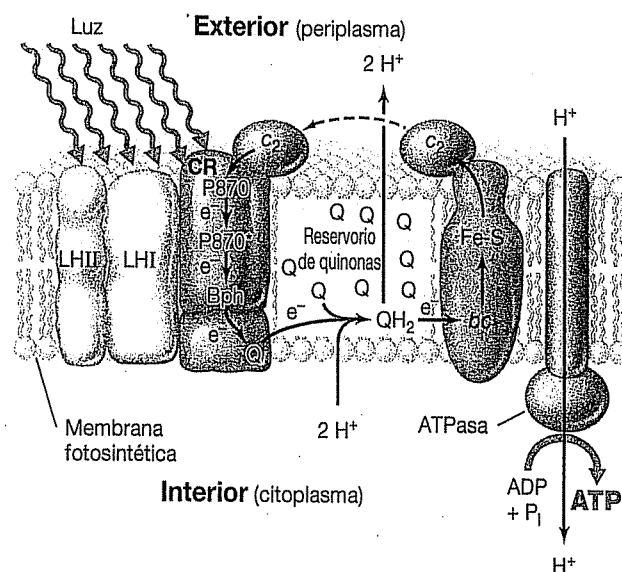
Antes de la excitación, el centro de reacción de las bacterias rojas, llamado P870, tiene un  $E_0'$  aproximado de +0,5 V; tras la excitación el potencial es de -1,0 V, aproximadamente (Figura 13.12a). Un electrón excitado de P870 reduce una molécula de bacterioclorofila *a* del centro de reacción (Figuras 13.11a y 13.12a). Esta transición tiene lugar con una rapidez portentosa, en solamente tres billonésimas de segundo ( $3 \times 10^{-12}$ ). Una vez reducida, la bacterioclorofila *a* reduce la bacteriopheofitina *a*, y esta reduce las moléculas de quinona de la membrana. Estas

transiciones también son muy rápidas, ocurren en menos de una millonésima de segundo (Figura 13.12). Desde la quinona, los electrones se transportan más lentamente (en cuestión de milisegundos) a través de una serie de ferrosulfoproteínas y citocromos (Figura 13.12) y finalmente vuelven al centro de reacción.

En la Figura 13.12b se muestra el flujo de electrones en el contexto real de la membrana fotosintética. Entre las proteínas fundamentales para el transporte de electrones hay muchas que también participan en el flujo respiratorio de electrones (véase Figura 3.20), en concreto el citocromo  $bc_1$  y el citocromo  $c_2$  (Figura 13.12). El citocromo  $c_2$  es un citocromo periplasmático



(a) Flujo de electrones en la fotosíntesis anoxigénica



(b) Disposición de los complejos proteínicos en el centro de reacción de la bacteria roja.

**Figura 13.12 Flujo de electrones en la fotosíntesis anoxigénica de una bacteria roja.** (a) Esquema de las reacciones luminosas. Se produce una sola reacción luminosa. Bf, bacteriofeofitina;  $Q_A$ ,  $Q_B$ , quinonas intermedias; reservorio de Q, reservorio de quinonas en la membrana; Cit, citocromo. (b) Disposición de los complejos proteínicos en el centro de reacción de la bacteria roja, que produce la fuerza protonmotriz (fotofosforilación) gracias a la acción de la ATPasa. LH, complejos de bacterioclorofila captadores de luz; CR, centro de reacción; Bf, bacteriofeofitina; Q, quinona; Fe-S, ferrosulfoproteína;  $bc_1$ , complejo del citocromo  $bc_1$ ;  $c_2$ , citocromo  $c_2$ . Véase una descripción de la función ATPasa en la Sección 3.11.

(recordemos que el periplasma es la región entre la membrana citoplasmática y la membrana externa en las bacterias gram-negativas, véase Sección 2.11) que actúa como lanzadera de electrones entre el complejo  $bc_1$  unido a la membrana y el centro de reacción (Figura 13.12b). El flujo de electrones se completa cuando el citocromo  $c_2$  dona un electrón al par especial de bacterioclorofilas y las devuelve a su potencial de reducción basal original. Entonces el centro de reacción puede absorber nueva energía luminosa y repetir el proceso.

El ATP se sintetiza durante el flujo fotosintético de electrones mediante la actividad de la ATPasa, que acopla la fuerza protonmotriz a la síntesis de ATP (véase Sección 3.11). Este mecanismo de síntesis de ATP recibe el nombre de **fotofosforilación**, específicamente *fotofosforilación cíclica*, porque los electrones se mueven en un ciclo cerrado. A diferencia de la respiración, donde existe un consumo neto de electrones, en la fotofosforilación cíclica no hay entrada o consumo neto de electrones; los electrones simplemente viajan por un circuito cerrado, y regresan al lugar de donde partieron (Figura 13.12).

### Generación de poder reductor

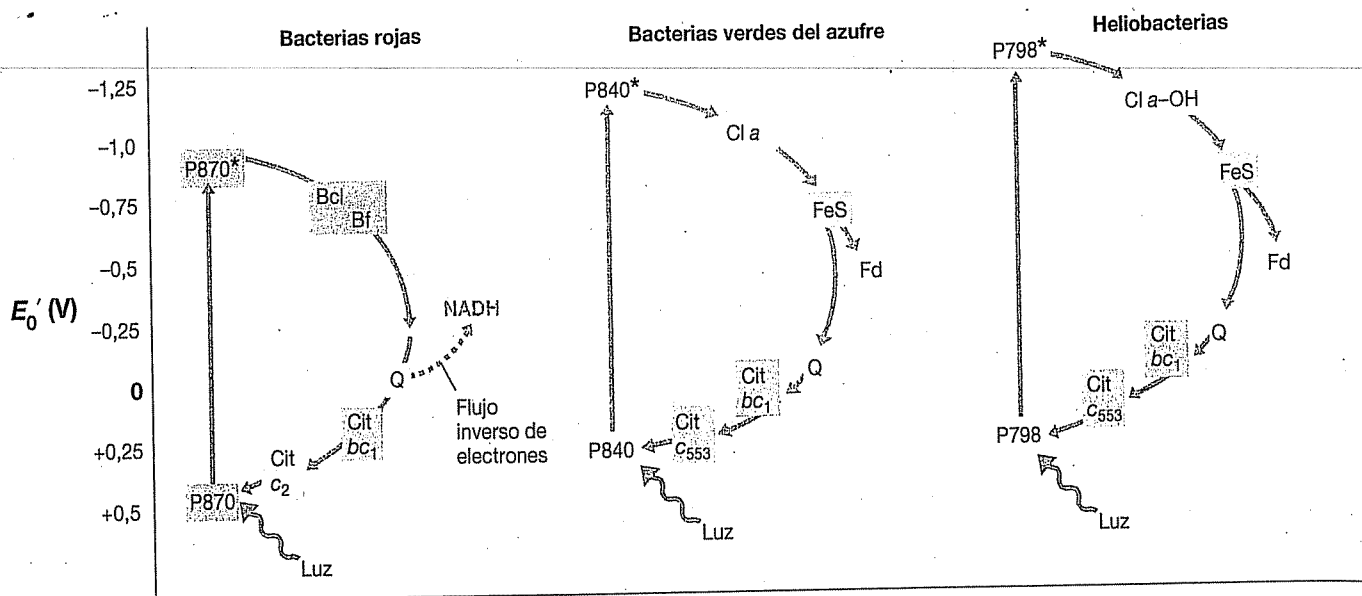
Para que una bacteria roja crezca como un organismo fotoautótrofo (Sección 13.1), no es suficiente con la formación de ATP. También es necesario poder reductor (NADH) para reducir el  $CO_2$  a material celular. El poder reductor de las bacterias rojas puede proceder de muchas fuentes, en particular de compuestos de azufre reducidos como el sulfuro de hidrógeno. Cuando el sulfuro de hidrógeno es el donador de electrones en las bacterias rojas del azufre, los glóbulos de azufre elemental ( $S^0$ ) se almacenan en el interior de la célula (Figura 13.1). Cuando se forma  $S^0$ , los electrones terminan en el «reservorio

de quinonas» (Figura 13.12). No obstante, el potencial de reducción de las quinonas (aproximadamente 0 V) no es lo bastante electronegativo para reducir el  $NAD^+$  ( $-0,32$  V), de manera que los electrones del reservorio de quinonas deben volver atrás (en contra del gradiente electroquímico) para reducir  $NAD^+$  a NADH (véase la Figura 13.13). Este proceso, llamado **transporte inverso de electrones**, necesita energía y está impulsado por la energía de la fuerza protonmotriz. Veremos más adelante que el flujo inverso de electrones también es el mecanismo por el que los quimiolitótrofos obtienen poder reductor para la fijación de  $CO_2$ ; en muchos de estos casos, los electrones proceden de donadores de electrones con potenciales de reducción bastante positivos (Secciones 13.6 a 13.10).

### Flujo fotosintético de electrones en otros fotótrofos anoxigénicos

Hasta aquí nos hemos centrado en el flujo de electrones en las bacterias rojas. Aunque en otros fotótrofos anoxigénicos la fotofosforilación está impulsada por reacciones análogas asociadas a membrana, existen diferencias significativas en los detalles. El centro de reacción de las bacterias verdes no del azufre y el de las bacterias rojas son estructuralmente bastante parecidos, pero se diferencian de los centros de reacción de las bacterias verdes del azufre y las heliobacterias, y esto se refleja en diferencias en el flujo cíclico de electrones.

En la Figura 13.13 se comparan los flujos fotosintéticos de electrones en las bacterias rojas y verdes y en las heliobacterias. obsérvese que en las bacterias verdes del azufre y en las heliobacterias el estado excitado de las bacterioclorofilas del centro de reacción es significativamente más electronegativo que en las bacterias rojas, y que la clorofila  $a$  (bacterias verdes) o una



**Figura 13.13 Comparación del flujo de electrones en las bacterias rojas, las bacterias verdes del azufre y las heliobacterias.** En las bacterias rojas el flujo inverso de electrones es necesario para producir NADH porque el aceptor primario (una quinona, Q) tiene un potencial más positivo que el par  $\text{NAD}^+/\text{NADH}$ . En las bacterias verdes y las heliobacterias, la ferredoxina (Fd), cuyo  $E_0'$  es más negativo que el del NADH, es producida por reacciones reguladas por la luz para cubrir necesidades de poder reductor. Bcl, bacterioclorofila; Bf, bacteriofeofitina. P870 y P840 son centros de reacción de las bacterias rojas y verdes, respectivamente, y están formados por Bcl a. El centro de reacción de las heliobacterias (P798) contiene Bcl g, y el centro de reacción de *Chloroflexus* es del tipo del de las bacterias rojas. Obsérvese que las formas de clorofila a están presentes en los centros de reacción de las bacterias verdes y las heliobacterias.

forma estructuralmente modificada de clorofila a (hidroxiclorigorofila a) (heliobacterias) está presente en el centro de reacción. Así, a diferencia de las bacterias rojas, donde el primer aceptor estable (una quinona) tiene un potencial de reducción aproximado de 0 V (Figura 13.12a), los aceptores en las bacterias verdes y las heliobacterias son ferrosulfoproteínas que tienen un potencial de reducción mucho más electronegativo que el NADH, de modo que no es necesario el flujo inverso de electrones en las bacterias verdes del azufre ni en las heliobacterias. En las bacterias verdes del azufre el donador de electrones directo para la fijación de  $\text{CO}_2$  (Sección 13.5) es una proteína llamada *ferredoxina* ( $E_0' = -0,4 \text{ V}$ ). Cuando el sulfuro de hidrógeno es la fuente de poder reductor en las bacterias verdes o rojas del azufre, se producen glóbulos de  $\text{S}^0$  a partir de la oxidación del sulfuro de hidrógeno. En las bacterias verdes, los glóbulos se quedan fuera de la célula, pero en las bacterias rojas del azufre permanecen en el interior (Figura 13.1). En ambos casos, con el tiempo el  $\text{S}^0$  desaparece, a medida que se va oxidando a sulfato ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) para generar más poder reductor para la fijación de  $\text{CO}_2$ .

#### MINIRREVISIÓN

- ¿Qué paralelismos existen entre los procesos de fotofosforilación y fosforilación oxidativa?
- ¿Qué es el flujo inverso de electrones y por qué es necesario? ¿Qué fotótrofos lo necesitan?
- Explique qué significa que la clorofila a no se encuentra solo en los fotótrofos oxigénicos.

### 13.4 Fotosíntesis oxigénica

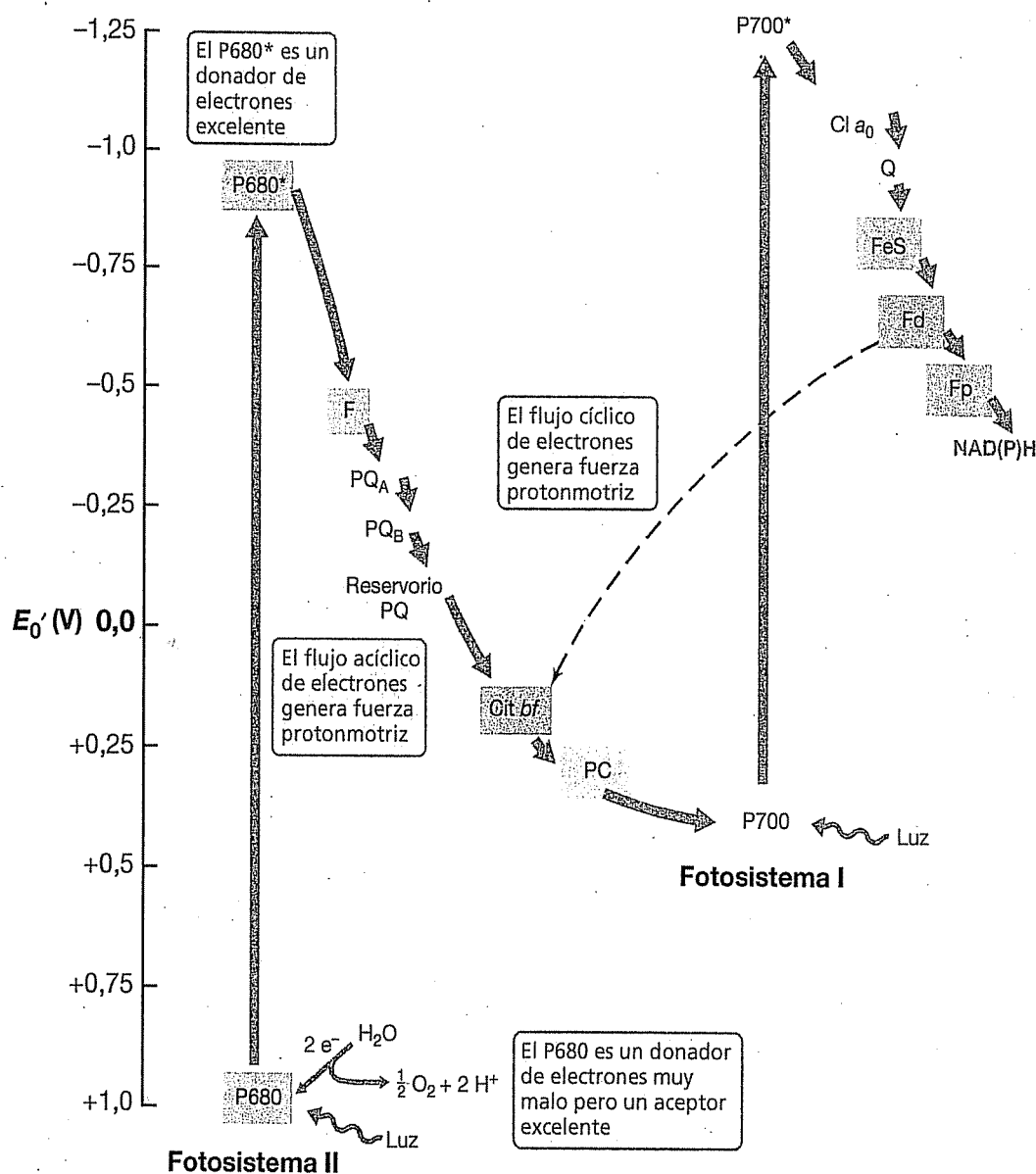
A diferencia del flujo fotosintético de electrones de los fotótrofos *anoxigénicos*, en los fotótrofos *oxigénicos* los electrones fluyen a través de dos fotosistemas distintos llamados

*fotosistema I (PSI o P700)* y *fotosistema II (PSII o P680)*. Al igual que en la fotosíntesis anoxigénica, las reacciones luminosas en la fotosíntesis oxigénica se producen en fotocomplejos embebidos en membranas. En las células eucariotas, las membranas están en el cloroplasto (Figura 13.5), mientras que en las cianobacterias están apiladas en el citoplasma (Figura 13.10c).

#### Flujo de electrones y síntesis de ATP en la fotosíntesis oxigénica

El PSI y el PSII interactúan, como se ve en la Figura 13.14, siguiendo el «esquema Z» de la fotosíntesis, llamado así porque la ruta recuerda a la letra Z tumbada. El potencial de reducción de la molécula de clorofila a del P680 en el PSII es muy electropositivo, incluso más que el del par  $\text{O}_2/\text{H}_2\text{O}$ . Esto es necesario para que se pueda dar el primer paso del flujo de electrones, que es la escisión del agua en oxígeno y electrones (Figura 13.14). La energía lumínica convierte el P680 en un reductor fuerte que reduce la feofitina a (clorofila a sin el átomo de magnesio), que es una molécula con un potencial de reducción aproximado de  $-0,5 \text{ V}$ . A continuación el  $\text{H}_2\text{O}$  dona un electrón a la molécula oxidada de P680 y lo devuelve a su poder de reducción basal. El electrón viaja desde la feofitina a través de varios transportadores de membrana de potencial de reducción positivo creciente que son quinonas, citocromos y una proteína que contiene cobre llamada *plastocianina*; esta última dona el electrón al centro de reacción PSI. El electrón es aceptado por el P700 del PSI, que previamente ha absorbido energía lumínica y ha donado un electrón que, con el tiempo, provocará la reducción de  $\text{NADP}^+$ . Los electrones viajan a través de varios intermediarios en PSI y terminan con la reducción de  $\text{NADP}^+$  a NADPH (Figura 13.14).

Además de la síntesis neta de NADPH, tienen lugar otros procesos importantes mientras los electrones fluyen del PSII al PSI. Las reacciones de transporte electrónico generan una



**Figura 13.14** Flujo de electrones en la fotosíntesis oxigénica, el esquema «Z». Los electrones fluyen a través de dos fotosistemas, PSI y PSII. F, feofitina; Q, quinona; Cl, clorofila; Cit, citocromo; PC, plastocianina; FeS, ferrosulfoproteína no hémica; Fd, ferredoxina; Fp, flavoproteína; P680 y P700 son las clorofilas de los centros de reacción de PSII y PSI, respectivamente. Compárese con la Figura 13.12.

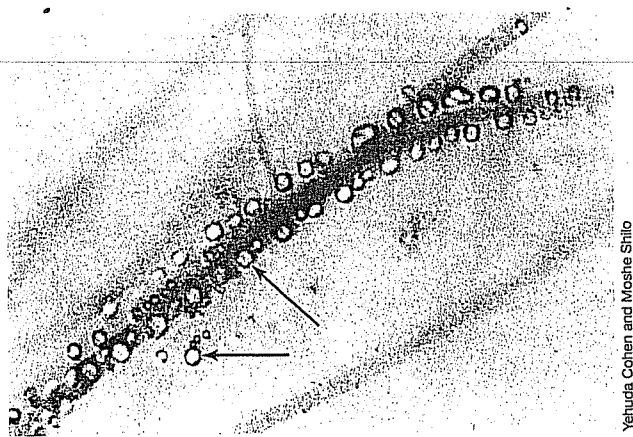
fuerza protonmotriz que utiliza la ATPasa para producir ATP. Este mecanismo de síntesis de ATP recibe el nombre de *fotofosforilación no cíclica*, porque los electrones no completan el ciclo para reducir el P680 oxidado, sino que se usan en la reducción de  $NADP^+$ . No obstante, cuando hay mucho poder de reducción, los fotótrofos oxigénicos también pueden producir ATP mediante *fotofosforilación cíclica*. Esto ocurre cuando, en lugar de reducir  $NADP^+$ , los electrones del PSI que normalmente reducirían la ferredoxina vuelven a la cadena de transporte de electrones que conecta el PSII con el PSI. De esta manera, estos electrones también generan una fuerza protonmotriz que favorece la síntesis de más ATP (línea de puntos en la Figura 13.14).

### Fotosíntesis anoxigénica en los fotótrofos oxigénicos

Los fotosistemas I y II funcionan normalmente en tándem en la fotosíntesis oxigénica. No obstante, si se bloquea la actividad

del PSII, algunos fotótrofos oxigénicos pueden llevar a cabo la fotosíntesis usando solamente el PSI. En estas condiciones, se produce la fotofosforilación cíclica, pero no la no cíclica (Figura 13.14), y el poder reductor para la reducción de  $CO_2$  se obtiene de fuentes diferentes al agua. En resumen, se trata de fotosíntesis anoxigénica que se produce en fotótrofos oxigénicos.

En estas condiciones, muchas cianobacterias pueden utilizar sulfuro de hidrógeno ( $H_2S$ ) como donador de electrones y muchas algas verdes pueden utilizar hidrógeno elemental. Cuando se usa sulfuro de hidrógeno, este se oxida a azufre elemental ( $S^0$ ), y en el exterior de las células de las cianobacterias se depositan gránulos de azufre semejantes a los producidos por las bacterias verdes del azufre (Figura 13.1). En la Figura 13.15 se muestra un ejemplo de esto con la cianobacteria filamentososa *Oscillatoria limnetica*. Este organismo vive en lagos salinos anóxicos donde oxida el sulfuro y lleva a cabo la fotosíntesis anoxigénica junto con las bacterias verdes y rojas.



Yehuda Cohen and Moshe Shilo

**Figura 13.15** Oxidación de  $H_2S$  por *Oscillatoria limnetica*. Obsérvense los glóbulos de azufre elemental (flechas), que son el producto de oxidación del sulfuro de hidrógeno, formados en el exterior de las células. *Oscillatoria limnetica* realiza fotosíntesis oxigénica, pero en presencia de sulfuro de hidrógeno las células reversion al proceso anoxigénico.

Desde un punto de vista evolutivo, la presencia de fotofosforilación cíclica tanto en los fotótrofos oxigénicos como en los anoxigénicos es una de las muchas señales de su estrecha relación. Se pueden encontrar más pruebas de relaciones evolutivas entre fotótrofos en el hecho de que la estructura de los centros de reacción fotosintéticos de las bacterias rojas y las bacterias verdes no del azufre recuerda la del PSII, mientras que la estructura de los centros de reacción de las bacterias verdes del azufre y las heliobacterias se parece a la del PSI. Puesto que hay pruebas claras de que las bacterias rojas y verdes precedieron a las cianobacterias al menos en quinientos millones de años (⇒ Sección 12.2), está claro que la fotosíntesis anoxigénica fue la primera forma de fotosíntesis en la Tierra. Los inventos evolutivos fundamentales de las cianobacterias fueron conectar las dos formas de centros de reacción (como PSI y PSII) y desarrollar la capacidad para usar agua como donador de electrones para la fotosíntesis.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Cuál es la diferencia entre el flujo de electrones cíclico y el acíclico en la fotosíntesis oxigénica?
- ¿Cuál es la función fundamental de la energía lumínica en la etapa inicial de las reacciones fotosintéticas luminosas?
- ¿Qué pruebas hay de que la fotosíntesis anoxigénica y la oxigénica son procesos relacionados?

## 13.5 Rutas autotrofas

La **autotrofia** es el proceso por el cual una forma de carbono de poca energía y muy oxidada —el  $CO_2$ — es reducida y asimilada como material celular. Muchos microorganismos son autótrofos, incluidos prácticamente todos los fotótrofos y quimiolitótrofos. Aquí nos centraremos en la autotrofia de los fotótrofos, donde se encuentra la mayor diversidad metabólica.

### El ciclo de Calvin

Se conocen varias rutas autótrofas, pero el **ciclo de Calvin** es la más frecuente en la naturaleza. El ciclo de Calvin está presente

en las bacterias rojas, las cianobacterias, las algas, las plantas verdes, la mayoría de las bacterias quimiolitótrofas y algunas arqueas. Este ciclo necesita  $CO_2$  y una molécula aceptora de  $CO_2$ , NAD(P)H, ATP y dos enzimas clave, la **ribulosa-carboxilasa difosfato** y la **fosforribulocinasa**.

El primer paso del ciclo de Calvin está catalizado por la enzima ribulosa-carboxilasa difosfato, o **rubisco**. La rubisco cataliza la formación de dos moléculas de ácido 3-fosfoglicérico (PGA, del inglés *3-phosphoglyceric acid*) a partir de ribulosa difosfato y  $CO_2$ , como se muestra en la Figura 13.16. A continuación el PGA es fosforilado y reducido a un intermediario fundamental en la glicólisis, el gliceraldehído 3-fosfato. A partir de este se puede formar glucosa mediante inversión de las primeras etapas de la glicólisis (⇒ Figura 3.14).

En lugar de centrarnos en la incorporación de una sola molécula de  $CO_2$ , lo más fácil es considerar las reacciones del ciclo de Calvin en función de la incorporación de 6 moléculas de  $CO_2$ , que son las necesarias para formar una hexosa ( $C_6H_{12}O_6$ ). Para que la rubisco incorpore 6 moléculas de  $CO_2$  son necesarias 6 moléculas de ribulosa difosfato (en total, 30 carbonos); la carboxilación de estas produce 12 moléculas de PGA (en total, 36 átomos de carbono), (Figura 13.17) las cuales, después, forman los esqueletos de carbono para la síntesis de 6 moléculas de ribulosa difosfato (en total, 30 carbonos) más una hexosa (6 carbonos) para la biosíntesis celular. A esto le siguen una serie de redistribuciones bioquímicas entre varios azúcares que tienen como resultado 6 moléculas de ribulosa 5-fosfato (30 carbonos). La etapa final del ciclo de Calvin es la fosforilación de cada una de estas moléculas por la enzima fosforribulocinasa (Figuras 13.16b y 13.17) para regenerar 6 moléculas de aceptor, la ribulosa difosfato. En total, para sintetizar una glucosa a partir de 6  $CO_2$  en el ciclo de Calvin son necesarios 12 NADPH y 18 ATP.

### Carboxisomas

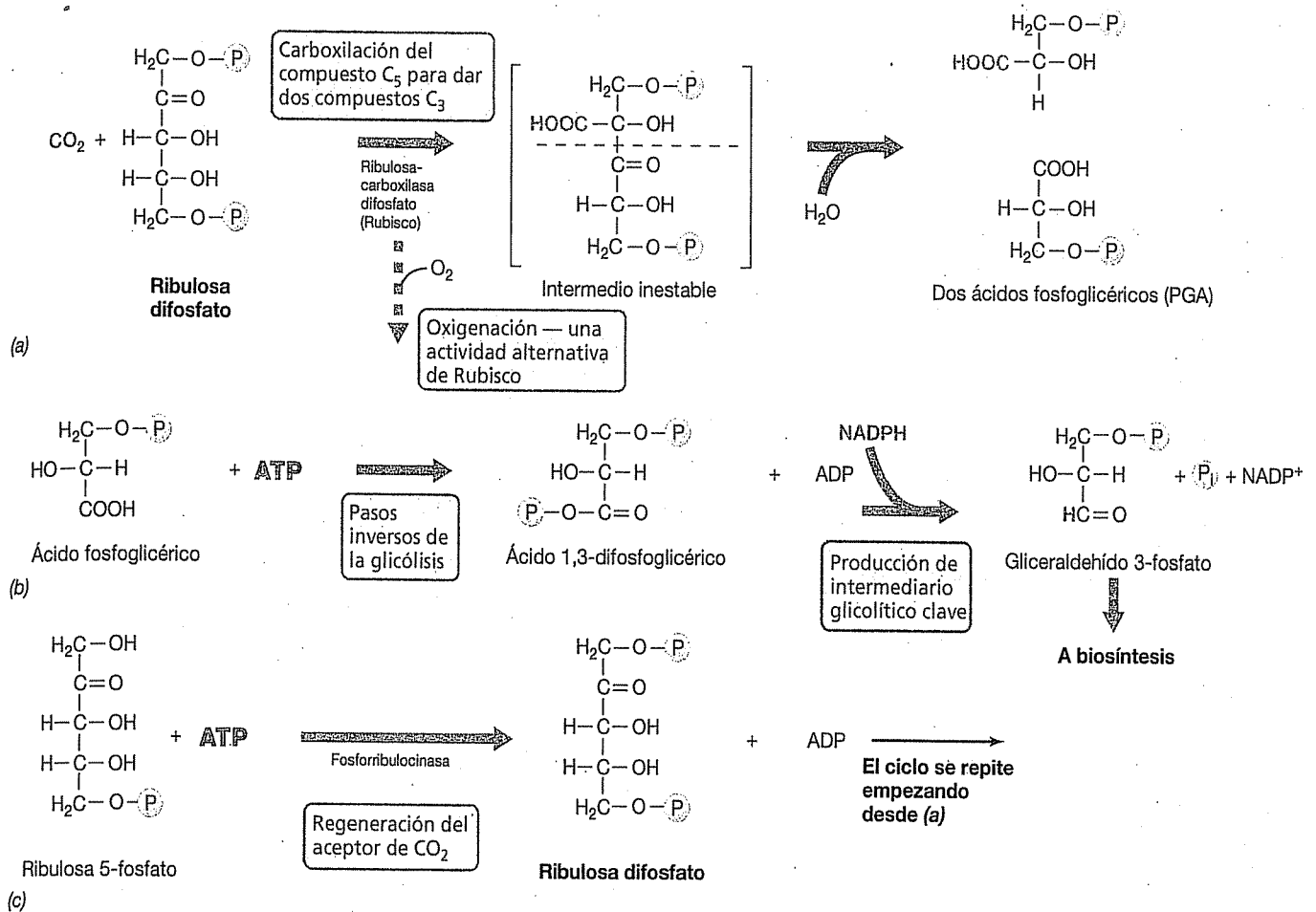
Diversos autótrofos que utilizan el ciclo de Calvin producen inclusiones celulares poliédricas llamadas **carboxisomas**. Estas inclusiones, con un diámetro de unos 100 nm, están rodeadas por una membrana proteica fina y consisten en una formación cristalina constituida por unas 250 moléculas de rubisco (Figura 13.18) por cada carboxisoma.

Los carboxisomas son una forma de concentrar  $CO_2$  en la célula y que esté rápidamente disponible para la rubisco. El carbono inorgánico incorporado a la célula en forma de bicarbonato ( $HCO_3^-$ ) entra en el carboxisoma como  $CO_2$  gracias a la actividad de una segunda enzima del carboxisoma, la **anhidrasa carbónica**. El  $CO_2$  (y no el  $HCO_3^-$ ) es el sustrato real de la rubisco, y una vez dentro del carboxisoma, es atrapado y queda listo para su incorporación en la primera etapa del ciclo de Calvin. El carboxisoma también actúa restringiendo el acceso de la rubisco al  $O_2$ , un sustrato alternativo para esta enzima, lo que asegura que la rubisco carboxile la ribulosa difosfato (Figura 13.16a), en lugar de oxigenarlo. Si la ribulosa 1,5-difosfato se oxigena, se necesita más energía y poder de reducción para incorporarla a la ruta metabólica central que si es carboxilada.

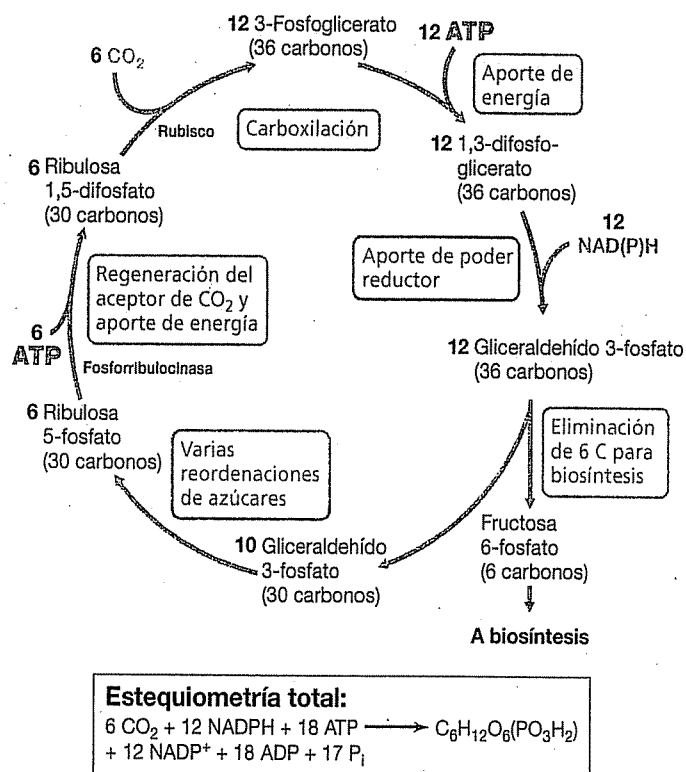
### Autotrofia en las bacterias verdes

A pesar de ser autótrofos, el ciclo de Calvin no funciona en las bacterias verdes del azufre, ni en las verdes no del azufre. Estos

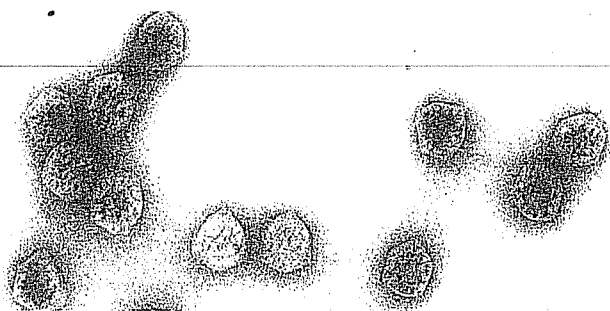




**Figura 13.16 Reacciones fundamentales del ciclo de Calvin.** (a) Reacción de la enzima ribulosa-carboxilasa difosfato. (b) Etapas de la conversión de ácido 3-fosfoglicérico (PGA) a gliceraldehído 3-fosfato. Obsérvese que son necesarios ATP y NADPH. (c) Conversión de la ribulosa 5-fosfato a la molécula aceptora de CO<sub>2</sub>, ribulosa 1,5-difosfato, por la enzima fosforribulocinasa.



**Figura 13.17 El ciclo de Calvin.** Se muestra la producción de una molécula de hexosa a partir de CO<sub>2</sub>. Por cada seis moléculas de CO<sub>2</sub> incorporadas se produce una de fructosa 6-fosfato. En los fotótrofos, el ATP procede de la fotofosforilación y el NAD(P)H de la luz o del flujo inverso de electrones.



Jessup M. Shively

**Figura 13.18 Enzimas cristalinas del ciclo de Calvin: carboxisomas.**

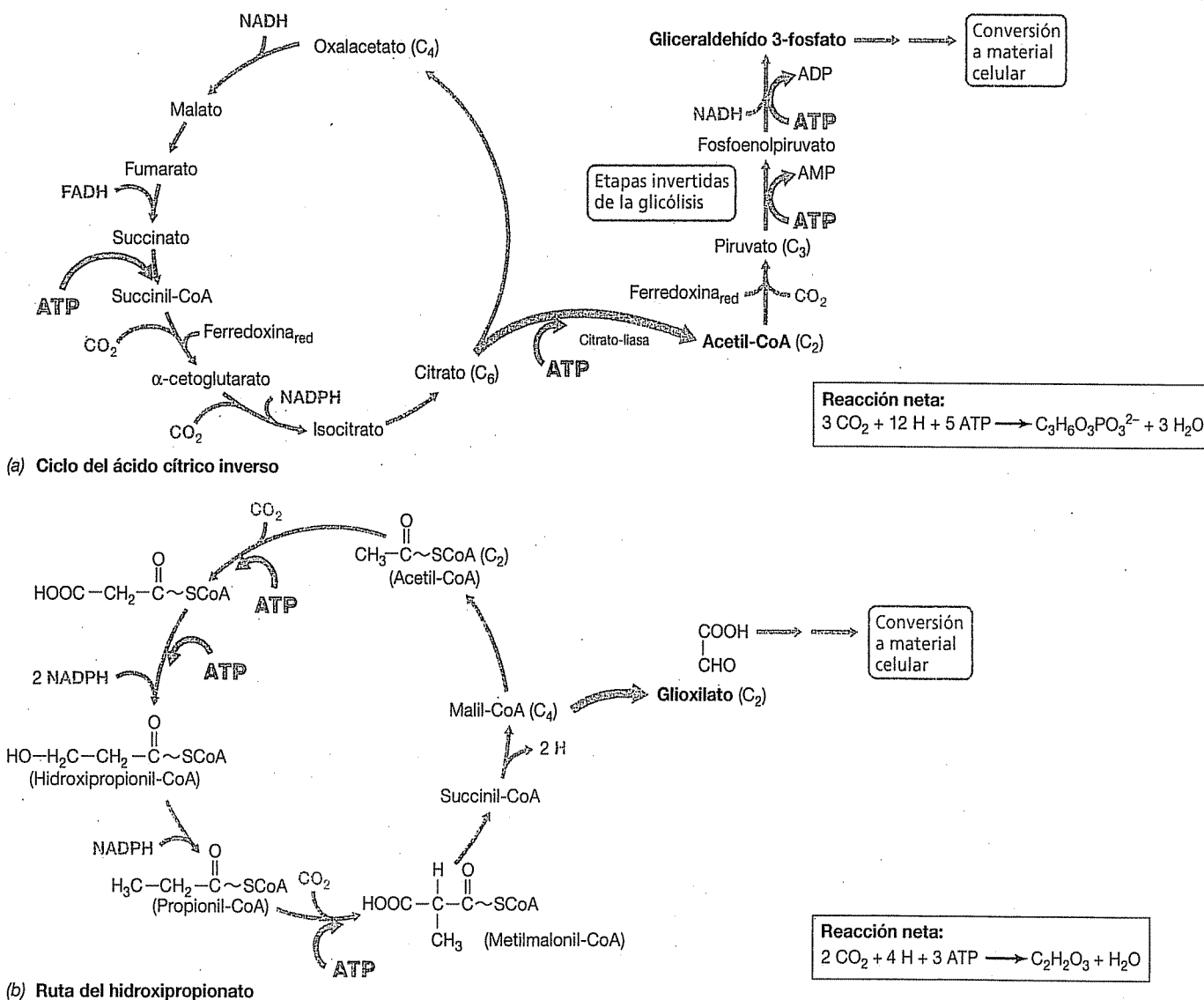
Micrografía electrónica de carboxisomas purificados del quimiolitótrofo oxidador de azufre *Halothiobacillus neapolitanus*. Las estructuras tienen un diámetro de unos 100 nm. Los carboxisomas están presentes en una gran variedad de procariotas autótrofos aerobios estrictos.

organismos, en cambio, cuentan con dos nuevas rutas autótrofas, una en cada grupo. Las bacterias verdes del azufre como *Chlorobium* (Figura 13.1) fijan  $\text{CO}_2$  mediante los pasos inversos

del ciclo del ácido cítrico, una ruta llamada **ciclo del ácido cítrico inverso** (Figura 13.19a). Esta ruta requiere la actividad de dos enzimas unidas a ferredoxina que catalizan la fijación reductora de  $\text{CO}_2$ ; la ferredoxina se produce en las reacciones luminosas de las bacterias verdes del azufre (Figura 13.13).

La ferredoxina es un donador de electrones con un potencial de reducción muy electronegativo, de unos  $-0,4$  V. Las dos reacciones con ferredoxina catalizan (1) la carboxilación de succinil-CoA a  $\alpha$ -cetoglutarato, y (2) la carboxilación de acetil-CoA a piruvato (Figura 13.19a). La mayoría de las reacciones restantes del ciclo del ácido cítrico inverso son catalizadas por enzimas que trabajan en sentido inverso al ciclo oxidativo normal. Una excepción es la *citrato-lias*a, una enzima dependiente de ATP que corta el citrato en acetil-CoA y oxalacetato (Figura 13.19a). En el sentido oxidativo del ciclo, el citrato es producido por la enzima *citrato-sintasa* (↔ Figura 3.22).

El ciclo del ácido cítrico inverso opera también en algunos autótrofos no fotótrofos. Por ejemplo, los hipertermófilos *Thermoproteus* y *Sulfolobus* (Archaea; Sección ↔ 16.10) y *Aquifex*



**Figura 13.19 Rutas autótrofas exclusivas de las bacterias verdes fotótrofas.** (a) El ciclo del ácido cítrico inverso es el mecanismo de fijación de  $\text{CO}_2$  de las bacterias verdes del azufre. Ferredoxina<sub>red</sub> indica las reacciones de carboxilación que necesitan ferredoxina reducida (2 H cada una). Empezando desde el oxalacetato, en cada vuelta del ciclo se incorporan tres moléculas de  $\text{CO}_2$  y se produce piruvato. (b) La ruta del hidroxipropionato es la ruta autótrófica de la bacteria verde no del azufre *Chloroflexus*. El acetil-CoA se carboxila dos veces para producir metilmalonil-CoA. Este producto intermedio es reorganizado para dar una nueva molécula de acetil-CoA aceptora y una molécula de glioxilato, que se convierte en material celular.

(*Bacteria*; ↗ Sección 15.19) usan el ciclo del ácido cítrico inverso, al igual que algunas bacterias quimiolitótrofas como *Thiomicrospira*. Por tanto, esta ruta inicialmente descubierta en las bacterias verdes del azufre y que se creía exclusiva de estos fotótrofos, probablemente esté distribuida entre varios grupos de procariotas autótrofos.

### Autotrofia en *Chloroflexus*

El fotótrofo verde no del azufre *Chloroflexus* (↗ Sección 14.7) crece autotrofiamente con hidrógeno o sulfuro de hidrógeno como donadores de electrones. Sin embargo, ni el ciclo de Calvin ni el ciclo del ácido cítrico inverso funcionan en este organismo. En cambio, dos moléculas de  $\text{CO}_2$  se reducen a glioxilato en la **ruta del hidroxipropionato**. Esta ruta tiene este nombre porque el hidroxipropionato, un compuesto de tres átomos de carbono, es un intermediario fundamental (Figura 13.19b).

Entre las bacterias fotótrofas, la ruta del hidroxipropionato se ha encontrado en *Chloroflexus*, del que se piensa que fue uno de los primeros fotótrofos de la Tierra. Esto sugiere que la ruta del hidroxipropionato podría haber sido uno de los primeros

mecanismos, si no *el primero*, de autotrofia en los fotótrofos anoxigénicos. Además de *Chloroflexus*, la ruta del hidroxipropionato funciona en varias arqueas hipertermófilas como *Metallosphaera*, *Acidianus* y *Sulfolobus*, que son todos quimiolitótrofos que se encuentran cerca de la base del árbol filogenético de *Archaea* (Capítulo 16). Así pues, las raíces evolutivas de la ruta del hidroxipropionato pueden ser muy profundas, y es posible que esta ruta fuera el primer intento de autotrofia de la naturaleza.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Qué reacciones cataliza la enzima rubisco?
- ¿Cuánto NADPH y ATP es necesario para sintetizar una hexosa mediante el ciclo de Calvin?
- ¿Qué es un carboxisoma y cuál es su función?
- Compare la autotrofia de los siguientes fotótrofos: cianobacterias, bacterias rojas y verdes del azufre, y *Chloroflexus*.

## II • Quimiolitotrofia

Volvemos ahora nuestra atención desde los fotótrofos a los quimiolitótrofos para analizar las estrategias, los problemas y las ventajas de un estilo de vida dependiente de compuestos inorgánicos como fuentes de energía. Desde un punto de vista evolutivo, la quimiolitotrofia puede haber sido la primera forma de fijación de la energía que se desarrolló en la Tierra, ya que está extendida entre linajes que se encuentran cerca de la base de los árboles filogenéticos tanto de *Bacteria* como de *Archaea* (Figuras 1.6b, 12.13 y 16.1).

### 13.6 Compuestos inorgánicos como donadores de electrones

Los organismos que obtienen la energía de la oxidación de los compuestos inorgánicos se llaman **quimiolitótrofos**. La mayoría de las bacterias quimiolitótrofas son también autótrofas. Como ya hemos apuntado con los fotótrofos, para crecer con  $\text{CO}_2$  como única fuente de carbono, un organismo necesita (1) ATP y (2) poder reductor. Algunos quimiolitótrofos crecen como **mixótrofos**, lo que significa que si bien pueden obtener energía de la oxidación de un compuesto inorgánico, necesitan compuestos orgánicos como fuente de carbono (es decir, que *no* son autótrofos).

#### Donadores inorgánicos y generación de ATP

Los quimiolitótrofos pueden utilizar muchas fuentes naturales de donadores inorgánicos de electrones, tanto geológicas como biológicas y antropogénicas (es decir, resultantes de la actividad humana). La actividad volcánica es una fuente importante de compuestos de azufre reducido, principalmente sulfuro de hidrógeno ( $\text{H}_2\text{S}$ ) y azufre fundamental ( $\text{S}^0$ ). La agricultura y la minería añaden donadores inorgánicos de electrones al ambiente, sobre todo compuestos de nitrógeno y hierro reducidos, al igual que lo hacen la combustión de combustibles fósiles y los residuos industriales. Las fuentes biológicas también son

muchas, especialmente en lo que respecta a sulfuro de hidrógeno, hidrógeno, hierro ferroso y amoníaco. El éxito ecológico y la diversidad metabólica de los quimiolitótrofos son una buena señal de la diversidad y la abundancia de las fuentes inorgánicas de donadores de electrones en la naturaleza. No obstante, la energía obtenida de la oxidación de estos donadores varía considerablemente (Tabla 13.1).

En términos generales, la generación de ATP en los quimiolitótrofos es similar a la de los quimioorganótrofos respiradores excepto en que el donador de electrones es *inorgánico* en lugar de *orgánico*. Al igual que ocurre con la oxidación de los compuestos orgánicos, los electrones procedentes de donadores inorgánicos entran en las cadenas de transporte electrónico y generan una fuerza protonmotriz. A continuación, las ATPasas activan la síntesis de ATP (↗ Sección 3.11). El poder reductor de los quimiolitótrofos se obtiene de dos maneras: directamente del compuesto inorgánico (si tiene un potencial de reducción suficientemente negativo, como el  $\text{H}_2$ ) o a partir de las reacciones de transporte inverso de electrones (como se vio en la Sección 13.3 para las bacterias rojas fotótrofas), si el donador inorgánico de electrones es más electropositivo que el NADH. Como veremos, la mayoría de los quimiolitótrofos necesitan el transporte inverso de electrones, ya que sus donadores de electrones son electroquímicamente negativos.

#### Energética de la quimiolitotrofia

Una revisión de los potenciales de reducción de la Tabla 13.1 pone de manifiesto que la oxidación de una serie de donadores inorgánicos de electrones puede proporcionar energía suficiente para la síntesis de ATP.

Recordemos del Capítulo 3 que cuanto más lejos están dos semirreacciones en términos del potencial de reducción de sus pares redox, mayor es la cantidad de energía liberada (↗ Figura 3.9). Por ejemplo, la diferencia en el potencial de

Tabla 13.1 Producción de energía en la oxidación de varios donadores inorgánicos de electrones<sup>a</sup>

| Donador de electrones       | Reacción quimiolitótrófica                                                                                         | Grupo de quimiolitótrofos | $E_0'$ del par (V) | $\Delta G^{0'}$ (kJ/reacción) | Número de electrones/reacción | $\Delta G^{0'}$ (kJ/2 e <sup>-</sup> ) |
|-----------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------|--------------------|-------------------------------|-------------------------------|----------------------------------------|
| Fosfito <sup>b</sup>        | $4 \text{ HPO}_3^{2-} + \text{SO}_4^{2-} + \text{H}^+ \rightarrow 4 \text{ HPO}_4^{2-} + \text{HS}^-$              | Bacterias del fosfito     | -0,69              | -364                          | 8                             | -91                                    |
| Hidrógeno <sup>b</sup>      | $\text{H}_2 + \frac{1}{2} \text{O}_2 \rightarrow \text{H}_2\text{O}$                                               | Bacterias del hidrógeno   | -0,42              | -237,2                        | 2                             | -237,2                                 |
| Sulfuro <sup>b</sup>        | $\text{HS}^- + \text{H}^+ + \frac{1}{2} \text{O}_2 \rightarrow \text{S}^0 + \text{H}_2\text{O}$                    | Bacterias del azufre      | -0,27              | -209,4                        | 2                             | -209,4                                 |
| Azufre <sup>b</sup>         | $\text{NH}_4 + 1\frac{1}{2} \text{O}_2 \rightarrow \text{NO}_2^- + 2 \text{H}^+ + \text{H}_2\text{O}$              | Bacterias del azufre      | -0,20              | -587,1                        | 6                             | -195,7                                 |
| Amonio <sup>c</sup>         | $\text{NO}_2^- + \frac{1}{2} \text{O}_2 \rightarrow \text{NO}_3^-$                                                 | Bacterias nitrificantes   | +0,34              | -274,7                        | 6                             | -91,6                                  |
| Nitrito <sup>b</sup>        | $\text{Fe}^{2+} + \text{H}^+ + \frac{1}{4} \text{O}_2 \rightarrow \text{Fe}^{3+} + \frac{1}{2} \text{H}_2\text{O}$ | Bacterias nitrificantes   | +0,43              | -74,1                         | 2                             | -74,1                                  |
| Hierro ferroso <sup>b</sup> |                                                                                                                    | Bacterias del hierro      | +0,77              | -32,9                         | 1                             | -65,8                                  |

<sup>a</sup>Datos calculados a partir de los valores  $E_0'$  del Apéndice 1; los valores para  $\text{Fe}^{2+}$  son a pH 2, y el resto a pH 7. A pH 7 el valor del par  $\text{Fe}^{3+}/\text{Fe}^{2+}$  es de unos +0,2 V.

<sup>b</sup>Excepto para el fosfito, todas las reacciones se muestran acopladas al  $\text{O}_2$  como aceptor de electrones. El único oxidador de fosfito conocido se acopla al sulfato  $\text{SO}_4^{2-}$  como aceptor de electrones. El hidrógeno y la mayoría de los compuestos de azufre se pueden oxidar anaerobiamente usando uno o más aceptores de electrones, y el hierro ferroso se puede oxidar a pH neutro con nitrato como aceptor de electrones. Para otras reacciones de los quimiolitótrofos con compuestos de azufre, véase la Tabla 13.2.

<sup>c</sup>El amonio también se puede oxidar con nitrito como aceptor de electrones (anamox, Sección 13.10).

reducción entre el par  $2 \text{H}^+/\text{H}_2$  y el par  $\frac{1}{2} \text{O}_2/\text{H}_2\text{O}$  es de 1,23 V, que es equivalente a una energía libre de -237 kJ/mol (en el Apéndice 1 se indica cómo se calculan los valores de energía libre). Por otra parte, la diferencia de potencial entre el par  $2 \text{H}^+/\text{H}_2$  y el par  $\text{NO}_3^-/\text{NO}_2^-$  es menor, 0,84 V, equivalente a una energía libre de -163 kJ/mol, que sigue siendo suficiente para la producción de ATP (el enlace fosfato de alta energía del ATP tiene una energía libre de -31,8 kJ/mol). Por tanto, en las reacciones quimiolitótróficas se pueden acoplar varios donadores y aceptores terminales inorgánicos de electrones (véase la Figura 13.39).

Los cálculos de energía hacen posible predecir los tipos de quimiolitótrofos que existen en la naturaleza. Como los organismos deben obedecer las leyes de la termodinámica, solo las reacciones exergónicas son potenciales reacciones de fijación de la energía, y en la Tabla 13.1 se enumeran todas las clases conocidas de quimiolitótrofos. En el Capítulo 20 examinaremos los aspectos ecológicos de la quimiolitotrofia, y veremos que las reacciones quimiolitótróficas forman el núcleo de la mayoría de los ciclos de nutrientes.

A partir de la Tabla 13.1 parece claro que, de los organismos enumerados, las bacterias del hidrógeno son las que obtienen más energía por cada dos electrones oxidados, y las bacterias del hierro son las que obtienen menos. Dicho de otro modo: las bacterias del hidrógeno oxidan un donador de electrones muy fuerte, mientras que las bacterias del hierro oxidan un donador muy débil. Estas diferencias entran en juego no solo en términos de cuánto ATP se puede producir por cada par de electrones oxidados, sino también en cuanto al costo energético de obtener NADH para el crecimiento autótrofo. Para las bacterias del hidrógeno, este costo puede ser cero, mientras que para

las bacterias del hierro el gasto es importante, como veremos en la Sección 13.9.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Con qué dos finalidades los quimiolitótrofos oxidan compuestos inorgánicos?
- ¿Por qué la oxidación de hidrógeno produce más energía con oxígeno como aceptor de electrones que con sulfato?

## 13.7 Oxidación del hidrógeno ( $\text{H}_2$ )

El hidrógeno ( $\text{H}_2$ ) es un producto habitual del metabolismo microbiano, especialmente de algunas fermentaciones (Secciones 13.12 a 13.15), y algunos quimiolitótrofos *aerobios* son capaces de usarlo como donador de electrones en el metabolismo energético; se trata de las clásicas «bacterias del hidrógeno». Además, se conocen muchas bacterias y arqueas *anaerobias* oxidadoras de hidrógeno que se diferencian en el aceptor de electrones que utilizan (por ejemplo nitrato, sulfato, hierro férrico,  $\text{CO}_2$ ); estos organismos se estudian en la Unidad IV de este capítulo. Aquí nos centraremos en las bacterias aerobias que oxidan hidrógeno, organismos que acoplan la oxidación de hidrógeno a la reducción de oxígeno para formar agua.

### Energética de la oxidación del hidrógeno

La síntesis de ATP durante la oxidación de hidrógeno por parte del oxígeno es el resultado de las reacciones de transporte electrónico que generan una fuerza protonmotriz. La reacción total



es muy exergónica y se puede acoplar a la síntesis de ATP. En esta reacción, catalizada por la enzima **hidrogenasa**, los electrones del hidrógeno son transferidos inicialmente a una quinona aceptora. Desde allí, los electrones viajan a través de una serie de citocromos para generar una fuerza protonmotriz y, finalmente, reducen el oxígeno a agua (Figura 13.20).

Algunas bacterias del hidrógeno sintetizan dos hidrogenasas distintas, una citoplasmática y la otra integrada en la membrana. Esta última participa en la obtención de energía, mientras que la hidrogenasa soluble tiene una función diferente. En lugar de unirse al hidrógeno para usarlo como donador de electrones en el metabolismo energético, la hidrogenasa citoplasmática se une al hidrógeno para catalizar la reducción de  $\text{NAD}^+$  a NADH (el potencial de reducción del hidrógeno es lo bastante electronegativo, de manera que las reacciones del flujo inverso de electrones sean innecesarias). El organismo *Ralstonia eutropha* se ha utilizado como modelo para estudiar la oxidación aerobia del hidrógeno por parte de especies que sintetizan dos hidrogenasas, y en la Sección 14.16 estudiaremos algunas de las propiedades de este organismo. Las especies con una sola hidrogenasa sintetizan solamente la enzima integrada en la membrana, que actúa tanto en la obtención de energía como en la autotrofia de la célula.

### Autotrofia en las bacterias del hidrógeno

Aunque la mayoría de las bacterias del hidrógeno pueden crecer también como quimioorganótrofos, cuando crecen de manera quimiolitótrofa fijan  $\text{CO}_2$  mediante el ciclo de Calvin (Sección 13.5). Sin embargo, cuando disponen de compuestos orgánicos fáciles de usar como la glucosa, las bacterias del hidrógeno reprimen la síntesis de las enzimas del ciclo de Calvin y de las hidrogenasas. Por tanto, estas bacterias son quimiolitótrofos

*facultativos*. Esto, obviamente, tiene un valor ecológico. En la naturaleza, los niveles de hidrógeno en ambientes óxicos son transitorios y bajos en el mejor de los casos, por dos motivos como mínimo: (1) la mayor parte del hidrógeno de producción biológica procede de fermentaciones, que son procesos anóxicos, y (2) el hidrógeno puede ser utilizado por varios procariotas anaerobios diferentes, de manera que se consume totalmente antes de alcanzar las regiones óxicas de un hábitat. Así pues, las bacterias aerobias del hidrógeno deben tener un metabolismo alternativo a la oxidación de  $\text{H}_2$ , y en la naturaleza probablemente alternan los estilos de vida quimioorganótrofo y quimiolitótrofo según se lo permitan los nutrientes presentes en su hábitat. Además, muchas bacterias aerobias del hidrógeno crecen mejor microaerobiamente y probablemente sean más competitivas como bacterias del hidrógeno en interfases óxicas-anóxicas en las que pueden tener un mayor y más continuo aporte de hidrógeno que en los hábitats completamente óxicos.

### MINIRREVISIÓN

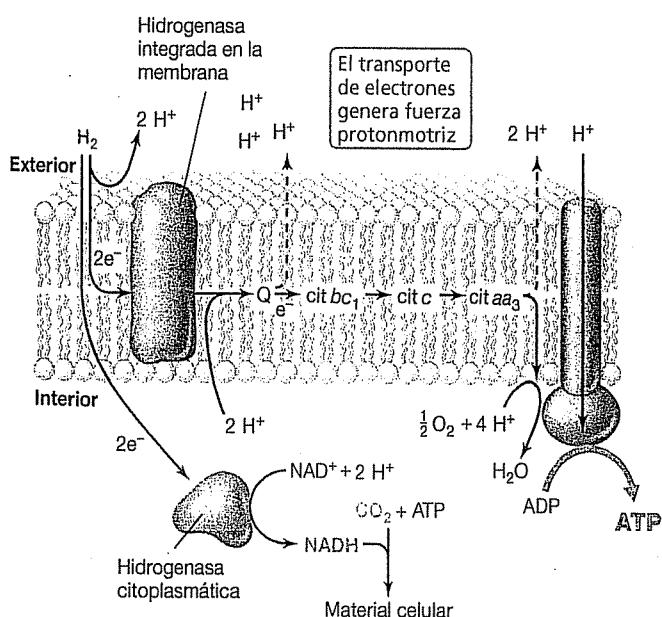
- ¿Qué enzima necesitan las bacterias del hidrógeno para crecer como quimiolitótrofos del hidrógeno?
- ¿Por qué no es necesario el flujo inverso de electrones en las bacterias del hidrógeno que tienen dos hidrogenasas?

## 13.8 Oxidación de compuestos reducidos del azufre

Muchos compuestos reducidos de azufre pueden ser donadores de electrones para las bacterias incoloras del azufre, llamadas *incoloras* para distinguirlas de las bacterias del azufre pigmentadas verdes y rojas, de las que ya hemos hablado en este capítulo (Figura 13.1 y Sección 13.3). Históricamente, el propio concepto de quimiolitotrofia surgió a finales del siglo XIX a partir de los estudios del microbiólogo ruso Sergei Winogradsky con las bacterias del azufre (↪ Sección 1.9). Este fue un concepto nuevo muy importante en microbiología en aquel momento y, a medida que nuestra comprensión de la diversidad procariótica ha mejorado, se ha hecho cada vez más patente que la quimiolitotrofia es un estilo de vida metabólico muy importante para muchas bacterias y arqueas.

### Energética de la oxidación del azufre

Los compuestos de azufre más utilizados como donadores de electrones son el sulfuro de hidrógeno ( $\text{H}_2\text{S}$ ), el azufre elemental ( $\text{S}^0$ ) y el tiosulfato ( $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ ); el sulfito ( $\text{SO}_3^{2-}$ ) también se puede oxidar (Tabla 13.1 y Tabla 13.2). En la mayoría de los casos, el producto final de la oxidación es el sulfato ( $\text{SO}_4^{2-}$ ). La oxidación del sulfuro se produce por etapas; el primer producto de oxidación es el azufre elemental ( $\text{S}^0$ ). Algunas bacterias que oxidan el sulfuro, como *Beggiatoa*, depositan este azufre elemental en el interior de la célula (Figura 13.21a), donde permanece como posible reserva de energía (electrones). Cuando se agota el suministro de sulfuro, se puede obtener más energía a partir de la oxidación del azufre a sulfato. Cuando el  $\text{S}^0$  está presente externamente, el organismo debe unirse a la partícula de azufre por que el azufre elemental es bastante insoluble (Figura 13.21b). Al adherirse a la partícula, el organismo puede tomar átomos de



**Figura 13.20 Bioenergética y actividad de las dos hidrogenasas de las bacterias aerobias del hidrógeno.** En *Ralstonia eutropha* hay dos hidrogenasas: la hidrogenasa unida a la membrana participa en la energética, mientras que la hidrogenasa citoplasmática produce NADH para el ciclo de Calvin. Algunas bacterias del hidrógeno tienen solo la hidrogenasa de membrana, y en estos organismos el poder reductor se sintetiza mediante el flujo inverso de electrones de Q hacia  $\text{NAD}^+$ , formando NADH. Cit, citocromo; Q, quinona.



**Tabla 13.2** Comparación de la energética de la oxidación de algunos compuestos de azufre reducidos habituales

| Reacción quimiolitótrofa | Electrones | Estequiometría <sup>a</sup>                                                                                   | Energética (kJ/electrón) <sup>a</sup>                                    |
|--------------------------|------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------|
| Sulfuro a sulfato        | 8          | $\text{H}_2\text{S} + 2 \text{O}_2 \rightarrow \text{SO}_4^{2-} + 2 \text{H}^+$                               | $\Delta G^{\circ} = -798,2 \text{ kJ/reacción } (-99,75 \text{ kJ/e}^-)$ |
| Sulfito a sulfato        | 2          | $\text{SO}_3^{2-} + \frac{1}{2} \text{O}_2 \rightarrow \text{SO}_4^{2-}$                                      | $\Delta G^{\circ} = -258 \text{ kJ/reacción } (-129 \text{ kJ/e}^-)$     |
| Tiosulfato a sulfato     | 8          | $\text{S}_2\text{O}_3^{2-} + \text{H}_2\text{O} + 2 \text{O}_2 \rightarrow 2 \text{SO}_4^{2-} + 2 \text{H}^+$ | $\Delta G^{\circ} = -818,3 \text{ kJ/reacción } (-102 \text{ kJ/e}^-)$   |

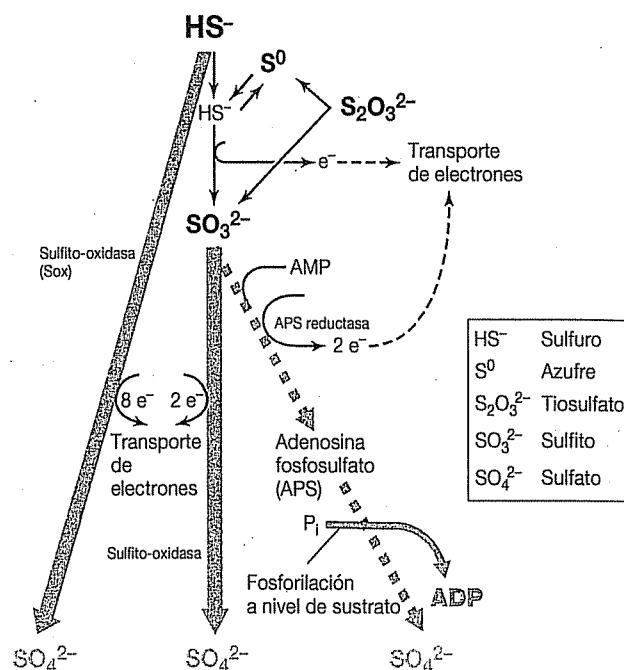
<sup>a</sup>Todas las reacciones están igualadas, tanto en masa como en carga. Véase el Apéndice 1 para saber cómo se hacen los cálculos. Para la reacción y la energética de la oxidación de sulfuro a azufre y de azufre a sulfato, véase la Tabla 13.1.

azufre para oxidarlos a sulfato. Esto ocurre gracias a proteínas de membrana o periplasmáticas que solubilizan el  $\text{S}^0$  al reducirlo a  $\text{HS}^-$ ; a continuación este es transportado a la célula y entra en el metabolismo quimiolitótrofo (véase la Figura 13.22).

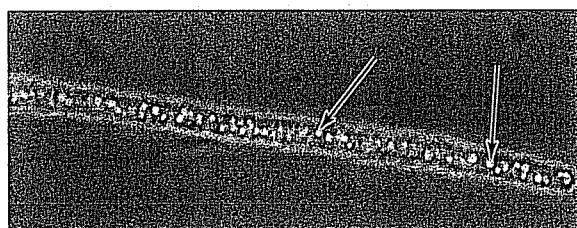
Un producto de la oxidación de los compuestos reducidos de azufre son los protones (Tablas 13.1 y 13.2). Por consiguiente, un resultado de la quimiolitotrofia del azufre es la acidificación del entorno. A causa de ello, muchas bacterias del azufre han desarrollado la tolerancia al ácido o incluso son acidófilas. *Acidithiobacillus thiooxidans*, por ejemplo, crece mejor a pH de entre 2 y 3.

### Bioquímica de la oxidación del azufre

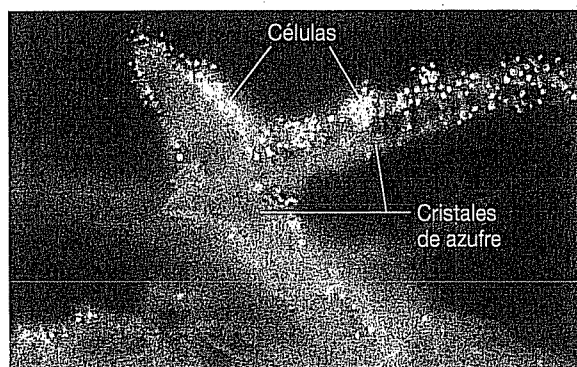
Las etapas bioquímicas de la oxidación de los compuestos de azufre se resumen en la Figura 13.22. Se conocen al menos tres rutas de oxidación de azufre. En dos de los sistemas, el sustrato inicial, sulfuro ( $\text{HS}^-$ ), tiosulfato ( $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ ) o azufre elemental ( $\text{S}^0$ ), es oxidado primero a sulfito ( $\text{SO}_3^{2-}$ ); empezando desde el sulfuro, esto libera seis electrones. A continuación, el sulfito es



(a)

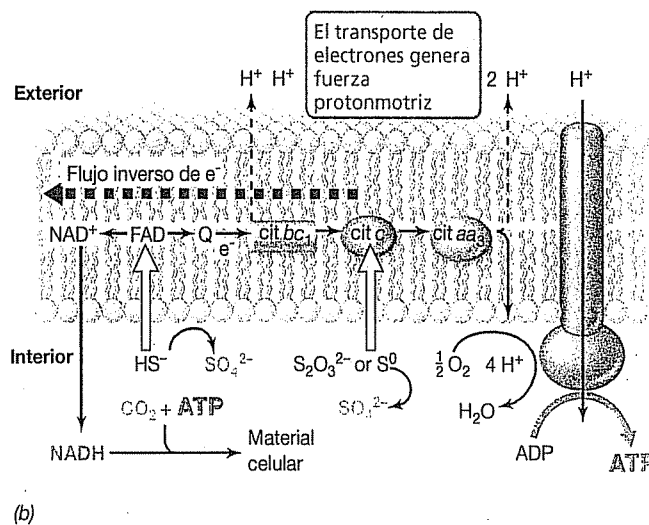


(a)



(b)

**Figura 13.21 Bacterias del azufre.** (a) Gránulos internos de azufre en *Beggiatoa* (flechas). (b) Unión de células de la arquea oxidadora del azufre *Sulfolobus acidocaldarius* a un cristal de azufre elemental. Las células se visualizan mediante microscopía de fluorescencia tras ser teñidas con naranja de acridina. El cristal de azufre no emite fluorescencia.



(b)

**Figura 13.22 Oxidación de compuestos reducidos de azufre por quimiolitótrofos del azufre.** (a) Etapas en la oxidación de diferentes compuestos reducidos del azufre. Se conocen tres rutas diferentes. (b) Los electrones de los compuestos de azufre entran en la cadena de transporte de electrones para generar fuerza protonmotriz; los electrones del tiosulfato y el azufre elemental entran a nivel del citocromo c. El NADH se genera por flujo inverso de electrones. cit, citocromo; FAD, flavoproteína; Q, quinona. Véase la estructura del APS en la Figura 13.42a.

oxidado a sulfato más dos electrones, y esto puede ocurrir de dos maneras. El sistema más extendido utiliza la enzima *sulfito-oxidasa*, que oxida el sulfito y transfiere los electrones directamente al citocromo *c*; durante las reacciones siguientes de transporte electrónico acopladas a la formación de fuerza protonmotriz se forma ATP (Figura 13.22b). Por otra parte, algunos quimiolitótrofos del azufre oxidan sulfito a sulfato a través de la actividad inversa de la *fosfosulfato de adenosina-reductasa*, una enzima esencial en el metabolismo de las bacterias reductoras de sulfato (Sección 13.18 y véase la Figura 13.42). Esta reacción, en el sentido de producción de sulfato por los quimiolitótrofos del azufre, genera un enlace fosfato de alta energía cuando el AMP se convierte a ADP (Figura 13.22a). Cuando el tiosulfato es el donador de electrones para los quimiolitótrofos del azufre (Tabla 13.22), primero se escinde en azufre elemental y sulfito, los cuales son finalmente oxidados a sulfato.

En *Paracoccus pantotrophus* y otras muchas bacterias del azufre existe un sistema de oxidación de sulfuro y tiosulfato funcionalmente diferente llamado *sistema Sox* que oxida compuestos reducidos de azufre directamente a sulfato, sin formación intermedia de sulfito (Figura 13.22a). El sistema Sox está formado por más de quince genes que codifican varios citocromos y otras proteínas necesarias para la oxidación directamente a sulfato de compuestos reducidos de azufre. Está presente en varios quimiolitótrofos del azufre, así como en algunas bacterias fotótrofas del azufre que oxidan sulfuro para obtener poder reductor para la fijación de  $\text{CO}_2$ , en lugar de energía. La presencia de este sistema bioquímico entre los procariotas que por diferentes motivos oxidan sulfuro es una clara señal de que los genes que codifican el sistema Sox fueron transferidos entre especies por transferencia horizontal (véase Sección 6.12 y Capítulo 10).

### Otros aspectos de la oxidación quimiolitótrofa del azufre

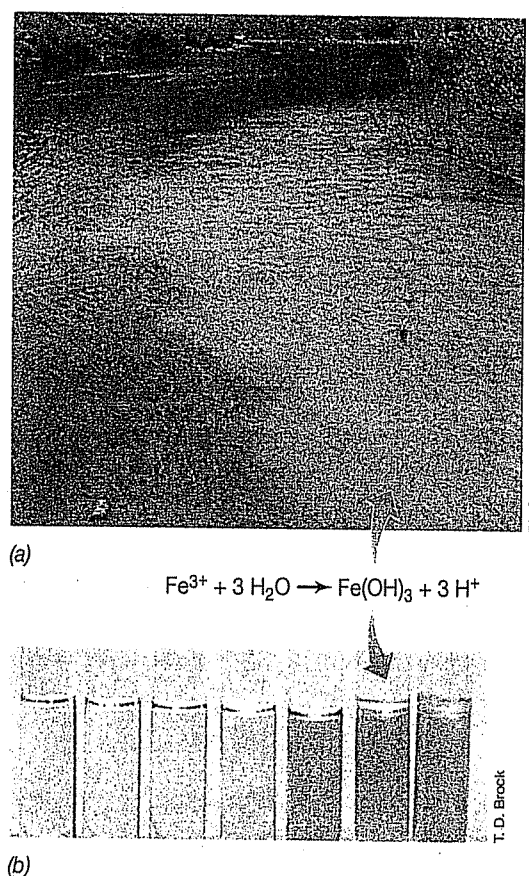
Los electrones de la oxidación de compuestos reducidos de azufre entran finalmente en la cadena de transporte de electrones, como se observa en la Figura 13.22b. Según sea el potencial de reducción del par donador de electrones, los electrones entran a nivel de la flavoproteína ( $E_0' = -0,2 \text{ V}$ ), la quinona ( $E_0' = 0 \text{ V}$ ) o el citocromo *c* ( $E_0' = +0,3 \text{ V}$ ) y son transportados por la cadena hasta el  $\text{O}_2$  para generar una fuerza protonmotriz que produce ATP mediante la ATPasa. Los electrones para la fijación autótrofa de  $\text{CO}_2$  proceden del flujo inverso de electrones (Sección 13.3), y producen NADH. La autotrofia está impulsada por reacciones del ciclo de Calvin o por alguna otra ruta autótrofa (Sección 13.5). Si bien los quimiolitótrofos del azufre son principalmente un grupo aerobio, algunas especies pueden crecer anaerobiamente usando nitrato como aceptor de electrones. Un ejemplo clásico es la bacteria del azufre *Thiobacillus denitrificans*, que reduce nitrato a nitrógeno molecular, gaseoso (proceso de desnitrificación; Sección 13.17).

## 13.9 Oxidación del hierro ( $\text{Fe}^{2+}$ )

La oxidación aerobia de hierro ferroso ( $\text{Fe}^{2+}$ ) a hierro férrico ( $\text{Fe}^{3+}$ ) sustenta el crecimiento de las «bacterias del hierro» quimiolitótrofas (véase Sección 14.15). A pH ácido, de esta reacción solo se obtiene una pequeña cantidad de energía (Tabla 13.1), por lo que las bacterias del hierro tienen que acoplar la oxidación de grandes cantidades para producir solo cantidades muy pequeñas de material celular. En ambientes acuáticos, el hierro férrico producido forma espontáneamente hidróxido férrico insoluble ( $\text{Fe}^{3+} + 3 \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{Fe}(\text{OH})_3 + 3 \text{H}^+$ ) y otros precipitados de hierro; y esto hace bajar el pH (Figura 13.23). Esta reacción química inevitable explica probablemente por qué muchas bacterias que oxidan el hierro han evolucionado para ser muy acidófilas.

### Bacterias oxidadoras de hierro

Las bacterias del hierro mejor conocidas, *Acidithiobacillus ferrooxidans* y *Leptospirillum ferrooxidans*, pueden crecer autotroficamente usando el hierro ferroso (Figura 13.23) como donador de electrones incluso a pH 1; el crecimiento es óptimo a pH entre 2 y 3. Estas bacterias son habituales en ambientes contaminados por ácido como las aguas de escorrentía de las minas de carbón (Figura 13.23a). *Ferroplasma*, una especie de



**Figura 13.23 Bacterias que oxidan el hierro.** (a) Drenaje ácido de una mina, que muestra la confluencia de un río normal y un arroyo de drenaje de una zona minera de carbón. A pH bajo, el  $\text{Fe}^{2+}$  no se oxida espontáneamente en el aire, pero *Acidithiobacillus ferrooxidans* lleva a cabo la oxidación; el  $\text{Fe}(\text{OH})_3$  y las sales férricas complejas precipitan. (b) Cultivos de *A. ferrooxidans*. Se muestra una serie de diluciones, desde el tubo de la izquierda, sin crecimiento, hasta el máximo crecimiento en el tubo de la derecha. El crecimiento se observa por la producción de  $\text{Fe}(\text{OH})_3$ .

### MINIRREVISIÓN

- ¿Cuántos electrones se obtienen de la oxidación de  $\text{H}_2\text{S}$  si el producto final es  $\text{S}^0$ ? ¿Y si es  $\text{SO}_4^{2-}$ ?
- ¿En qué se diferencia el sistema Sox de otros sistemas de oxidación de sulfuro en cuanto a los intermediarios?

arquea, es un oxidador de hierro extremadamente acidófilo y puede crecer a valores de pH por debajo de 0 (↗ Sección 16.3). Hablaremos del papel de todos estos organismos en la contaminación de las minas ácidas y en la oxidación de los minerales en las Secciones 20.5, 21.1 y 21.2.

A pH neutro, el  $\text{Fe}^{2+}$  se oxida espontáneamente a  $\text{Fe}^{3+}$ , de modo que las oportunidades para las bacterias del hierro se restringen a ubicaciones en las que el  $\text{Fe}^{2+}$  esté en transición de condiciones anóxicas a óxicas. Por ejemplo, las aguas subterráneas anóxicas contienen a menudo  $\text{Fe}^{2+}$ , y cuando se libera, como en los manantiales de aguas ferruginosas, el  $\text{Fe}^{2+}$  queda expuesto al  $\text{O}_2$ . En estas interfases, las bacterias del hierro oxidan el  $\text{Fe}^{2+}$  a  $\text{Fe}^{3+}$  antes de que se oxide espontáneamente. *Gallionella ferruginea*, *Sphaerotilus natans* y *Leptothrix discophora* son ejemplos de bacterias que viven en estas interfases; se suelen ver entremezcladas en los característicos depósitos de hierro férrico que forman (↗ Figuras 14.36 y 21.22).

### Energía procedente de la oxidación del hierro

La bioenergética de la oxidación de hierro ferroso por *Acidithiobacillus ferrooxidans* y otros oxidadores del hierro acidófilos tiene un interés considerable a causa del potencial de reducción tan electropositivo del par  $\text{Fe}^{3+}/\text{Fe}^{2+}$  a pH ácido ( $E'_0 = +0,77$  V a pH 2). La cadena respiratoria de *A. ferrooxidans* contiene citocromos de los tipos *c* y *aa<sub>3</sub>* y una proteína periplasmática con cobre llamada *rusticianina* (Figura 13.24). También hay una proteína que oxida hierro situada en la membrana externa de la célula.

Al ser tan alto el potencial de reducción del par  $\text{Fe}^{3+}/\text{Fe}^{2+}$ , los pasos del transporte de electrones hasta el oxígeno ( $\frac{1}{2} \text{O}_2/\text{H}_2\text{O}$ ,

$E'_0 = +0,82$  V) es evidente que no pueden ser muchos. La oxidación del hierro empieza en la membrana externa, donde los organismos están en contacto con  $\text{Fe}^{2+}$  soluble o con minerales de hierro ferroso insoluble. El  $\text{Fe}^{2+}$  es oxidado a  $\text{Fe}^{3+}$ , una transición de un solo electrón (Tabla 13.1) por un citocromo *c* de la membrana externa que transfiere electrones al periplasma, donde el aceptor de electrones es la rusticianina ( $E'_0 = +0,68$  V). Se piensa que esta reacción ligeramente desfavorable desde el punto de vista termodinámico está impulsada por el consumo inmediato de  $\text{Fe}^{3+}$  en la formación de  $\text{Fe}(\text{OH})_3$  (Figura 13.24). Después, la rusticianina reduce un citocromo *c* periplasmático que transfiere los electrones al citocromo *aa<sub>3</sub>*, y esta última proteína reduce el  $\text{O}_2$  a  $\text{H}_2\text{O}$ ; el ATP es sintetizado por la ATPasa de la forma habitual (Figura 13.24).

Resulta interesante conocer la naturaleza de la fuerza protonmotriz en *A. ferrooxidans*. En un ambiente fuertemente ácido existe ya un gran gradiente de protones a través de su membrana (el periplasma de la célula tiene un pH de entre 1 y 2, mientras que el del citoplasma está entre 5,5 y 6, Figura 13.24). Esta situación podría hacernos pensar que *A. ferrooxidans* puede producir ATP sin costo energético, pero no es el caso: el organismo no puede producir ATP de esta fuerza protonmotriz natural si no hay un donador de electrones, ya que los iones  $\text{H}^+$  que entran en el citoplasma a través de la ATPasa se deben consumir para mantener el pH interno dentro de límites aceptables. El consumo de protones se produce durante la reducción de  $\text{O}_2$  en la cadena de transporte electrónico, y esta reacción requiere electrones, que vienen de la oxidación de  $\text{Fe}^{2+}$  a  $\text{Fe}^{3+}$  (Figura 13.24).

La autotrofia en *A. ferrooxidans* está sustentada por el ciclo de Calvin (Sección 13.5), y a causa del gran potencial del donador de electrones es necesario consumir mucha energía en las reacciones del transporte inverso de electrones para obtener el poder reductor (NADH) requerido para la fijación de  $\text{CO}_2$ . El NADH se forma por reducción de  $\text{NAD}^+$  con electrones obtenidos del  $\text{Fe}^{2+}$  que son forzados a volver atrás hacia el citocromo *bc<sub>1</sub>*, y el reservorio de quinonas se forma a expensas de la fuerza protonmotriz (Figura 13.24).

El rendimiento energético relativamente escaso de la oxidación del hierro ferroso, unido a la gran demanda energética del ciclo de Calvin (Figura 13.17), implica que *A. ferrooxidans* debe oxidar grandes cantidades de  $\text{Fe}^{2+}$  para producir incluso una pequeña cantidad de material celular. Por tanto, en ambientes en los que las bacterias acidófilas que oxidan hierro crecen bien, su presencia no está marcada por la formación de grandes cantidades de células, sino por la presencia de las grandes cantidades de precipitados de hierro férrico que generan (Figura 13.23). En las Secciones 20.5, 21.1 y 21.2 estudiaremos la ecología de las bacterias del hierro.

### Oxidación del hierro ferroso en condiciones anóxicas

El hierro ferroso puede ser oxidado en condiciones *anóxicas* por algunas bacterias quimiolitótrofas y fotótrofas anoxigénicas (Figura 13.25). En estos casos, el  $\text{Fe}^{2+}$  se puede usar como donador de electrones en el metabolismo energético (quimiolitótrofos), como reductor para la fijación del  $\text{CO}_2$  (fotótrofos) o para ambas cosas. Un detalle importante que hay que tener en cuenta es que a pH neutro, donde estos organismos crecen mejor, el potencial de reducción del par  $\text{Fe}^{3+}/\text{Fe}^{2+}$  es

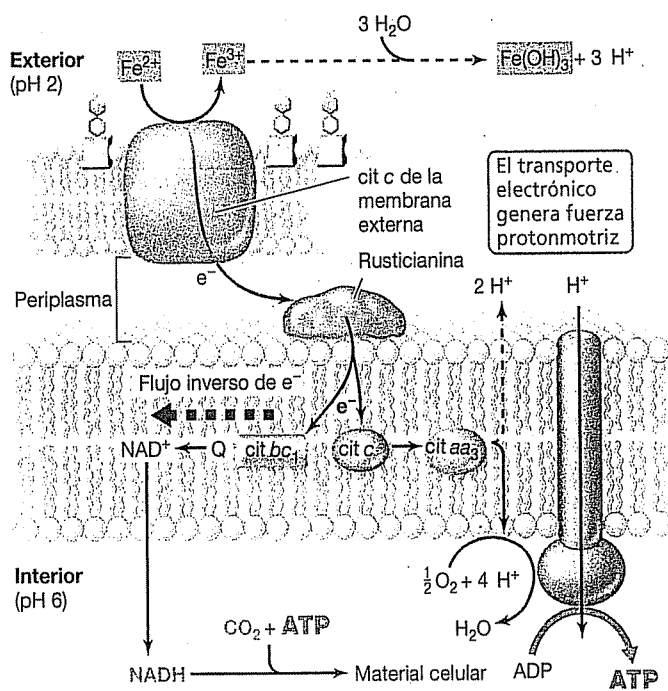
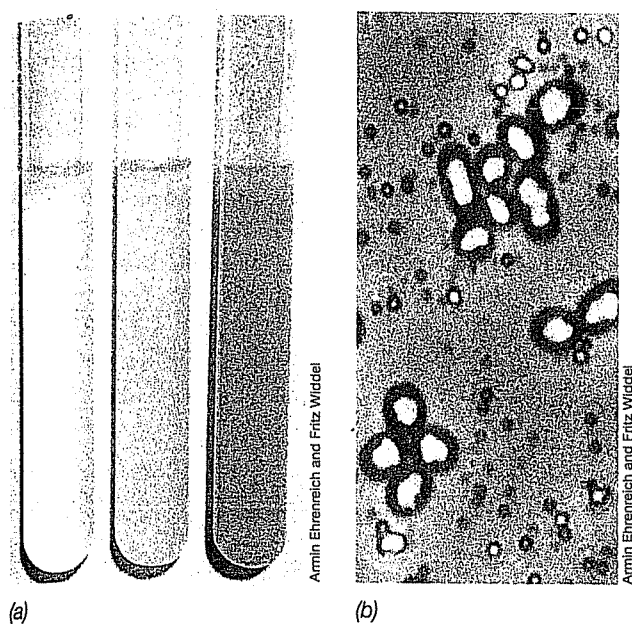


Figura 13.24 Flujo de electrones durante la oxidación de  $\text{Fe}^{2+}$  por el acidófilo *Acidithiobacillus ferrooxidans*. La rusticianina, una proteína periplasmática con cobre, recibe electrones del  $\text{Fe}^{2+}$  oxidado por un citocromo *c* situado en la membrana externa. Desde aquí, los electrones viajan por una corta cadena de transporte de electrones y finalmente reducen el oxígeno a agua. El poder reductor procede del flujo inverso de electrones. Obsérvese el acusado gradiente de pH a través de la membrana.



**Figura 13.25 Oxidación de  $\text{Fe}^{2+}$  por bacterias fotótrofas anoxigénicas.** (a) Oxidación en tubos de cultivo anóxicos. De izquierda a derecha: medio estéril, medio inoculado, medio en crecimiento en el que se observa  $\text{Fe}(\text{OH})_3$ . (b) Micrografía de contraste de fases de una bacteria roja que oxida  $\text{Fe}^{2+}$ . Las áreas refringentes y brillantes del interior de las células son vesículas de gas. Los gránulos que se ven fuera de las células son precipitados de hierro. Este organismo está relacionado filogenéticamente con la bacteria roja del azufre *Chromatium*.

significativamente más electronegativo que a pH ácido (+0,2 V frente a +0,77 V, respectivamente). Por tanto, los electrones del  $\text{Fe}^{2+}$  pueden reducir el citocromo *c* para iniciar las reacciones de transporte de electrones. Para los quimiolitótrofos, el aceptor de electrones es el nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ), y el producto final de esta respiración anaerobia puede ser el nitrito ( $\text{NO}_2^-$ ) o el nitrógeno molecular ( $\text{N}_2$ ). Para las bacterias rojas y verdes que oxidan el  $\text{Fe}^{2+}$ , el donador de electrones puede ser el  $\text{Fe}^{2+}$  soluble o bien el sulfuro de hierro ( $\text{FeS}$ ). En el caso del  $\text{FeS}$  se oxidan tanto el  $\text{Fe}^{2+}$  como el  $\text{S}^{2-}$ , el  $\text{Fe}^{2+}$  a  $\text{Fe}^{3+}$  (un electrón), y el  $\text{HS}^-$  a  $\text{SO}_4^{2-}$  (ocho electrones).

### MINIRREVISIÓN

- ¿Por qué la oxidación de  $\text{Fe}^{2+}$  a  $\text{Fe}^{3+}$  a pH ácido produce solamente una pequeña cantidad de energía?
- ¿Cuál es la función de la rusticianina y dónde se encuentra en la célula?
- ¿Cómo se puede oxidar el  $\text{Fe}^{2+}$  en condiciones anóxicas?

## 13.10 Nitrificación y anamox

Los compuestos inorgánicos de nitrógeno reducido, amoníaco ( $\text{NH}_3$ ) y nitrito ( $\text{NO}_2^-$ ), son oxidados en condiciones aerobias por las bacterias nitrificantes quimiolitótrofas en el proceso de **nitrificación** (↗ Sección 14.13). En condiciones anóxicas el amoníaco también es oxidado por un grupo muy especial de bacterias en el proceso llamado **anamox**.

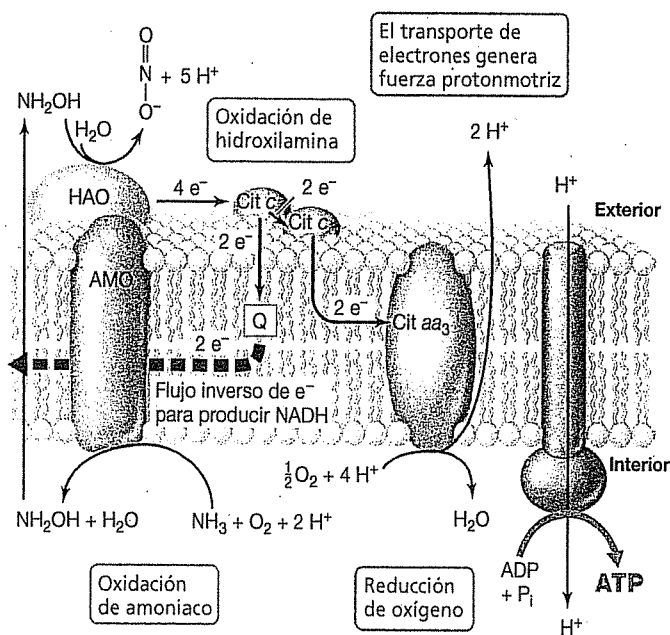
Las bacterias nitrificantes y las bacterias anamox están ampliamente distribuidas en suelos, agua, aguas residuales y en el mar. En condiciones óxicas, las bacterias y arqueas

nitrificantes oxidan el amoníaco, pero únicamente a nitrito, mientras un grupo distinto de bacterias oxida el nitrito a nitrato. La oxidación completa de amoníaco a nitrato, que es una transferencia de ocho electrones, se lleva, pues, a cabo gracias a la actividad cooperativa de dos grupos fisiológicos de organismos, los *oxidadores de amoníaco* y los *oxidadores de nitrito*.

### Bioenergética y enzimología de la oxidación de amoníaco y nitrito

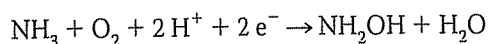
La bioenergética de la nitrificación se basa en los mismos principios que dirigen otras reacciones quimiolitótrofas: los electrones de sustratos inorgánicos reducidos (en este caso compuestos de nitrógeno reducidos) entran en una cadena de transporte de electrones, y las reacciones del transporte de electrones producen una fuerza protonmotriz que impulsa la síntesis de ATP. Los donadores de electrones para las bacterias nitrificantes no son especialmente fuertes. El potencial de reducción del par  $\text{NO}_2^-/\text{NH}_3$  (el primer paso en la oxidación del  $\text{NH}_3$ ) es +0,34 V, y el potencial de reducción del par  $\text{NO}_3^-/\text{NO}_2^-$  es todavía más positivo, unos +0,43 V. Por fuerza, estos potenciales de reducción obligan a las bacterias nitrificantes a donar electrones a aceptores de potencial bastante alto, y esto, obviamente, limita la cantidad de energía que se puede conservar.

Hay varias enzimas fundamentales que participan en la oxidación de compuestos de nitrógeno reducidos. En las bacterias que oxidan amoníaco, como *Nitrosomonas*, la oxidación es catalizada por la *amoníaco-monooxigenasa* (hablaremos de las monooxigenasas en la Sección 13.22), que produce hidroxilamina ( $\text{NH}_2\text{OH}$ ) y agua (Figura 13.26). Una segunda enzima importante, la *hidroxilamina-oxidoreductasa*, oxida la hidroxilamina a nitrito y libera cuatro electrones en el proceso. La amoníaco-monooxigenasa es una proteína integral de membrana, mientras que la hidroxilamina-oxidoreductasa es



**Figura 13.26 Oxidación de  $\text{NH}_3$  y flujo de electrones en las bacterias que oxidan amoníaco.** Los reactivos y los productos de esta serie de reacciones están resaltados. El citocromo *c* (cit *c*) del periplasma es una forma diferente del cit *c* de la membrana. AMO, amoníaco-monooxigenasa; HAO, hidroxilamina-oxidoreductasa; Q, ubiquinona.

periplasmática (Figura 13.26). En la reacción catalizada por la amoniaco-monooxigenasa



son necesarios dos protones y dos electrones para reducir un átomo de ( $\text{O}_2$ ) a  $\text{H}_2\text{O}$ . Estos electrones proceden de la oxidación de la hidroxilamina y son suministrados a la amoniaco-monooxigenasa desde la hidroxilamina-oxidoreductasa a través del citocromo *c* y la ubiquinona (Figura 13.26). Por tanto, por cada *cuatro* electrones generados en la oxidación de nitrato a nitrito, solo *dos* llegan realmente al citocromo *aa*<sub>3</sub>, que es la oxidasa terminal que interacciona con el oxígeno para formar agua (Figura 13.26).

Las bacterias que oxidan nitrito a nitrato, como *Nitrobacter*, catalizan la reacción mediante la enzima *nitrito-oxidoreductasa*, y los electrones recorren una cadena de transporte electrónico muy corta (a causa del alto potencial del par  $\text{NO}_3^-/\text{NO}_2^-$ ) hasta la oxidasa terminal (Figura 13.27). Los citocromos de tipo *a* y *c* están presentes en la cadena de transporte electrónico de los oxidadores de nitrito, y la actividad del citocromo *aa*<sub>3</sub> genera fuerza protonmotriz (Figura 13.27). Al igual que en el caso de las bacterias del hierro (Sección 13.9), la oxidación del nitrito libera solo pequeñas cantidades de energía, de modo que se obtiene muy poco material celular incluso aunque se oxiden grandes cantidades de nitrito.

### Arqueas oxidadoras de amoniaco

Desde un punto de vista filogenético, *Nitrosomonas* y *Nitrobacter* pertenecen al dominio *Bacteria*. Sin embargo, algunas *Archaea* también son oxidadoras de amoniaco. Por ejemplo, *Nitrosopumilus* es un quimiolitótrofo marino oxidador de amoniaco del filo arqueano *Thaumarchaeota* (¿? Sección 16.6 y página inicial del Capítulo 6). Los genes de *Nitrosopumilus* que codifican la amoniaco-monooxigenasa son parecidos a los de *Nitrosomonas*, y por tanto es probable que la bioquímica de la oxidación de amoniaco tenga un mecanismo común en ambos dominios. No obstante, hay una diferencia importante con las bacterias oxidadoras de amoniaco: las arqueas oxidadoras de

amoniaco pueden oxidar amoniaco a la insignificante concentración que se encuentra en mar abierto. Así, los nitrificantes arqueanos pueden dominar la nitrificación marina y también desempeñar un papel significativo en otros hábitats que tienen concentraciones bajas de amoniaco. A este respecto, la arquea nitrificante *Nitrososphaera*, que habita en el suelo en lugar de en el mar, puede ser el principal oxidador de amoniaco en los hábitats terrestres. Por el momento, se desconoce la existencia de ninguna arquea oxidadora de nitrito.

### Metabolismo del carbono y ecología de las bacterias nitrificantes

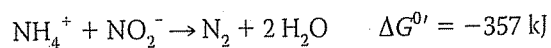
Al igual que los quimiolitótrofos oxidadores de azufre y de hierro, las bacterias nitrificantes aerobias utilizan el ciclo de Calvin para fijar  $\text{CO}_2$ . Las necesidades de ATP y poder reductor del ciclo de Calvin suponen obstáculos adicionales para un sistema de generación de energía cuyo rendimiento ya es relativamente escaso (el NADH para el ciclo de Calvin en los nitrificantes se forma por flujo inverso de electrones, Figuras 13.26 y 13.27). Las restricciones energéticas son particularmente fuertes para los oxidadores de nitrito y, quizás por este motivo, la mayoría de los oxidadores de nitrito tienen mecanismos alternativos de obtención de energía, ya que pueden crecer de manera quimioorganótrofa con glucosa y otros pocos sustratos orgánicos. Por otra parte, las especies de bacterias oxidantes de amoniaco son quimiolitótrofas estrictas o mixótrofas. La autotrofia de las arqueas oxidadoras de amoniaco está sustentada por una variante del ciclo del hidroxipropionato (Sección 13.5).

Los procariotas nitrificantes desempeñan funciones ecológicas fundamentales en el ciclo del nitrógeno al convertir el amoniaco en nitrato, un nutriente esencial para las plantas. Los nitrificantes también son importantes en el tratamiento de las aguas fecales y las aguas residuales al eliminar aminos tóxicos y amoniaco y liberar compuestos de nitrógeno menos tóxicos (¿? Sección 21.6). Los nitrificantes tienen una función similar en la columna de agua de los lagos, en las que el amoniaco que se produce en los sedimentos por descomposición de compuestos orgánicos nitrogenados es oxidado a nitrato, que es una fuente de nitrógeno más conveniente para las algas y las cianobacterias.

### Anamox

Aunque los procariotas oxidadores de amoniaco que acabamos de estudiar son *aerobios* estrictos, el amoniaco también se puede oxidar en condiciones anóxicas. Este proceso se llama *anamox* (del inglés, *anoxic ammonia oxidation*) y está catalizado por un grupo inusual de bacterias anaerobias estrictas.

El amoniaco se oxida en la reacción anamox usando el nitrito como aceptor de electrones para dar nitrógeno molecular:



Un organismo anamox importante, *Brocadia anammoxidans*, es una especie del filo *Planctomycetes* de *Bacteria* (¿? Sección 15.16). Los *Planctomycetes* son bacterias inusuales porque carecen de peptidoglicano y su citoplasma contiene compartimentos de varios tipos rodeados por membrana (Figura 15.16). En las células de *B. anammoxidans* este compartimento es el *anamoxosoma*, y la reacción anamox se produce en su interior

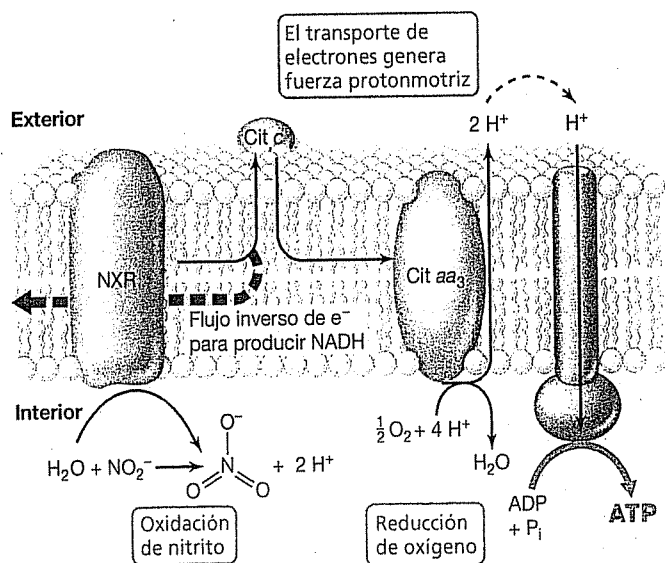
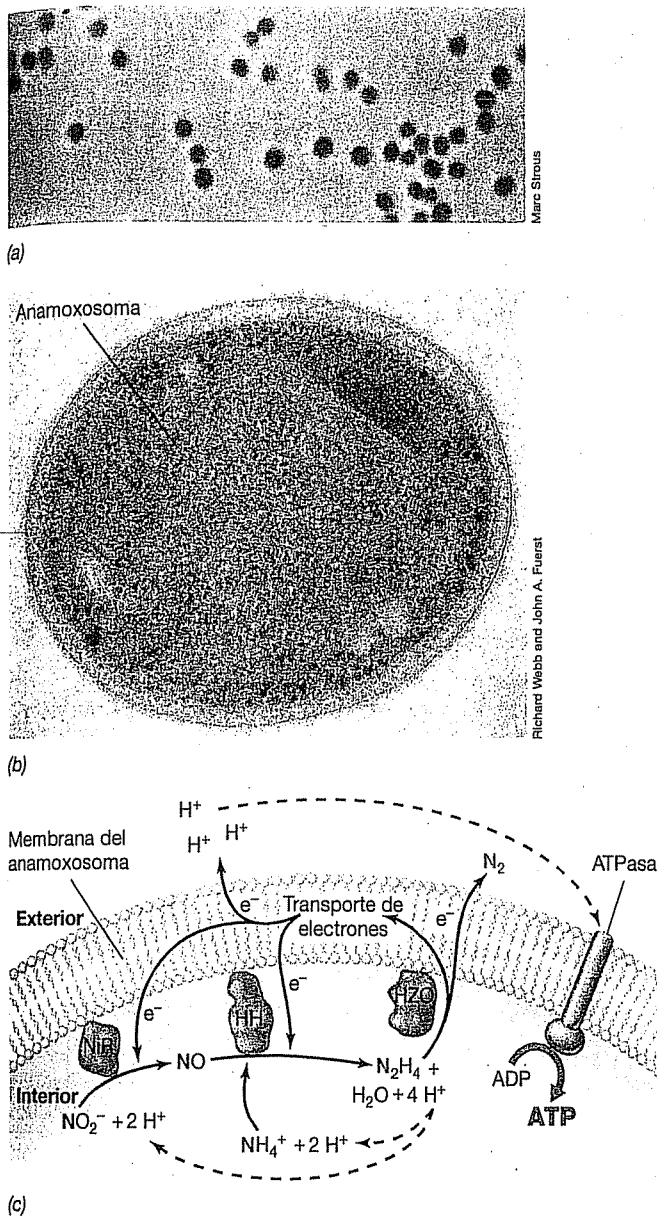


Figura 13.27 Oxidación de nitrito a nitrato por las bacterias nitrificantes. Los reactivos y los productos de esta serie de reacciones están resaltados para mostrar claramente la reacción. NXR, nitrito-oxidoreductasa.





**Figura 13.28 Anamox.** (a) Micrografía de contraste de fases de células de *Brocadia anammoxidans*. Una célula individual tiene un diámetro aproximado de 1  $\mu\text{m}$ . (b) Micrografía electrónica de transmisión de una célula; obsérvense los compartimentos rodeados de membrana con el gran anamoxosoma fibrilar. (c) Reacciones en el anamoxosoma. NiR, nitrito-reductasa; HH, hidrazina-hidrolasa; HZO, hidrazina-deshidrogenasa.

(Figura 13.28c). Además de *Brocadia*, se conocen otros géneros de bacterias anamox, como *Kuenenia*, *Anammoxoglobus*, *Jettenia* y *Scalindua*, todas ellas relacionadas con *Brocadia* y que también poseen anamoxosomas. Como los oxidadores de amoníaco aerobios, las bacterias anamox también son autótrofas, pero no fijan  $\text{CO}_2$  usando las rutas que utilizan los oxidadores de amoníaco aerobios, sino que lo fijan a través de la ruta de la acetil-CoA, una ruta autótrofa frecuente en algunas bacterias y arqueas autótrofas anaerobias estrictas.

El anamoxosoma es una estructura envuelta por una membrana unitaria (Figura 13.28b); por tanto, técnicamente es un orgánulo en el sentido eucariota del término. Los lípidos que forman la membrana del anamoxosoma no son los lípidos típicos de las bacterias, sino que consisten en ácidos grasos formados por múltiples anillos de ciclobutano ( $\text{C}_4$ ) unidos a glicerol

por enlaces éster y éter. Estos lípidos *escalera*, como son llamados, se agregan en la membrana y forman una estructura de membrana inusualmente densa que impide la difusión de sustancias del anamoxosoma hacia el citoplasma.

La fuerte membrana del anamoxosoma es necesaria para proteger la célula de compuestos intermedios tóxicos producidos durante las reacciones anamox, especialmente de la *hidrazina* ( $\text{N}_2\text{H}_4$ ), un reductor muy potente. En la reacción anamox primero el nitrito es reducido a óxido nítrico (NO) por la nitrito-reductasa y después el óxido nítrico reacciona con amonio ( $\text{NH}_4^+$ ) para dar hidrazina en presencia de la enzima hidrazina-hidrolasa (Figura 13.28c). La hidrazina es oxidada a nitrógeno molecular más electrones por acción de la hidrazina-deshidrogenasa. Algunos de los electrones generados en esta etapa entran en la cadena de transporte de electrones del anamoxosoma y las reacciones de dicho transporte generan fuerza protonmotriz; otros electrones vuelven al sistema para impulsar las primeras reacciones anamox (Figura 13.28c). Gracias a la fuerza protonmotriz, en la membrana del anamoxosoma se forma ATP por acción de ATPasas (Figura 13.28c).

### Ecología de la anamox

En la naturaleza, el nitrito para la reacción anamox procede, presumiblemente, de bacterias y arqueas aerobias oxidadoras de amoníaco. Estos organismos coexisten con las bacterias anamox en hábitats donde abunda el amoníaco, como aguas fecales y otras aguas residuales. Las partículas suspendidas que se forman en estos hábitats contienen zonas óxicas y otras anóxicas en las que los oxidadores del amoníaco con diferentes tipos de fisiología pueden coexistir en estrecha asociación. En cultivos mixtos de laboratorio, concentraciones altas de oxígeno inhiben la anamox y favorecen la nitrificación clásica, de manera que probablemente en la naturaleza la oxidación de amoníaco catalizada por las bacterias anamox esté regulada por la concentración de oxígeno en el hábitat.

Desde un punto de vista ambiental, la anamox es un proceso muy beneficioso en el tratamiento de las aguas residuales. La eliminación anóxica de amoníaco y aminas y la formación de nitrógeno molecular (Figura 13.28c) ayudan a reducir el aporte a los ríos y corrientes de nitrógeno fijado procedente de las instalaciones de tratamiento de aguas residuales, y mantienen así una calidad del agua mejor de lo que sería posible de otro modo. La actividad de los organismos anamox marinos es probablemente la causa de la fracción significativa (más del 50 %) de amoníaco que se sabe que desaparece de los sedimentos marinos, un proceso que previamente no tenía explicación. Como mínimo, algunos sedimentos ricos en amoníaco de lagos de agua dulce también experimentan anamox, de modo que parece que la anamox se puede producir en cualquier ambiente anóxico en el que coexistan amoníaco y nitrito.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Cuáles son los sustratos de la enzima amoníaco-monooxigenasa?
- ¿Por qué las reacciones anamox deben realizarse en una estructura especial en el interior de la célula?
- ¿Cuál es la fuente de carbono para los organismos nitrificantes y anamox?

## III • Fermentaciones

Hasta aquí hemos analizado la fototrofia y la quimiolitotrofia, que son estrategias para fijar energía que no requieren compuestos orgánicos como donadores de electrones. En las tres unidades siguientes nos centraremos en los compuestos orgánicos como donadores de electrones y las múltiples formas que tienen los quimioorganótrofos para fijar energía. Empezaremos con las fermentaciones, las formas principales de fijación anaerobia de la energía.

### 13.11 Consideraciones energéticas y redox

Muchos hábitats microbianos son *anóxicos* (sin oxígeno), y en estos ambientes la descomposición de la materia orgánica se produce de manera anaerobia. Si no hay sulfato ( $\text{SO}_4^{2-}$ ), nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ), hierro férrico ( $\text{Fe}^{3+}$ ), ni otros aceptores de electrones, los compuestos orgánicos se catabolizan por **fermentación**. Recordemos del Capítulo 3 que en las fermentaciones el equilibrio redox se consigue haciendo que el sustrato funcione a la vez como donador y como aceptor de electrones, y que el ATP se sintetiza por *fosforilación a nivel de sustrato*. Aquí retomamos de nuevo estas dos características esenciales de la fermentación (Figura 13.29).

#### Compuestos ricos en energía y fosforilación a nivel de sustrato

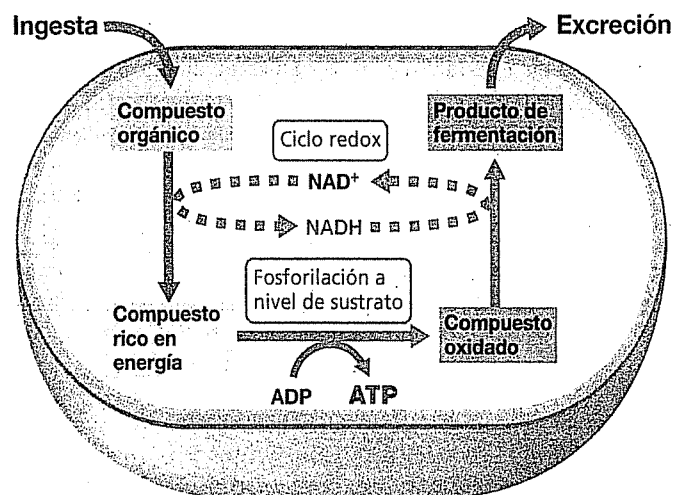
La energía se puede obtener mediante fosforilación a nivel de sustrato a partir de muchos compuestos diferentes. No obstante, para entender la fosforilación a nivel de sustrato es fundamental establecer el concepto de *compuestos ricos en energía*. Se trata de compuestos orgánicos que contienen un enlace fosfato rico en energía o una molécula de coenzima A. El enlace es «rico en energía» porque su hidrólisis es muy exergónica. En la Tabla 13.3 se enumeran algunos compuestos ricos en energía que se forman durante el metabolismo; la hidrólisis de la mayoría

**Tabla 13.3** Compuestos ricos en energía que se pueden acoplar a la fosforilación a nivel de sustrato<sup>a</sup>

| Compuesto                                                                          | Energía libre de hidrólisis, $\Delta G^0$ (kJ/mol) <sup>b</sup> |
|------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------|
| Acetil-CoA                                                                         | -35,7                                                           |
| Propionil-CoA                                                                      | -35,6                                                           |
| Butiril-CoA                                                                        | -35,6                                                           |
| Caproil-CoA                                                                        | -35,6                                                           |
| Succinil-CoA                                                                       | -35,1                                                           |
| Acetilfosfato                                                                      | -44,8                                                           |
| Butirilfosfato                                                                     | -44,8                                                           |
| 1,3-Difosfoglicerato                                                               | -51,9                                                           |
| Carbamilfosfato                                                                    | -39,3                                                           |
| Fosfoenolpiruvato                                                                  | -51,6                                                           |
| Adenosina fosfosulfato (APS)                                                       | -88                                                             |
| $\text{N}^{10}$ -Formiltetrahidrofolato                                            | -23,4                                                           |
| Energía de hidrólisis del ATP ( $\text{ATP} \rightarrow \text{ADP} + \text{P}_i$ ) | -31,8                                                           |

<sup>a</sup>Datos de Thauer, R. K., K. Jungermann y K. Decker. 1977. Energy conservation in chemotrophic anaerobic bacteria. *Bacteriol. Rev.* 41: 100-180.

<sup>b</sup>Los valores que se muestran de  $\Delta G^0$  son en condiciones estándar, que no son necesariamente las de las células. El costo energético de la síntesis de ATP, incluida la pérdida por calor, está más cerca de 60 kJ que de 32 kJ, y la energía de hidrólisis de los compuestos ricos en energía que se muestran aquí es, por tanto, posiblemente mayor. Pero para simplificar y a efectos comparativos, tomaremos los valores de esta tabla como la energía real liberada por reacción.



**Figura 13.29** Elementos esenciales de la fermentación. El producto de la fermentación es excretado de la célula, y solo una cantidad relativamente pequeña del compuesto orgánico original es utilizada para la biosíntesis.

de ellos libera suficiente energía libre para acoplarse a la síntesis de ATP ( $\Delta G^0 = -31,8$  kJ/mol). Si un organismo puede producir uno de estos compuestos durante el metabolismo fermentativo, probablemente podrá sintetizar ATP por fosforilación a nivel de sustrato.

#### Equilibrio redox y producción de hidrógeno y de acetato

En cualquier fermentación debe existir un equilibrio de masa y de carga. Es decir, el número total de átomos de cada tipo y de electrones en los productos de la reacción debe ser el mismo que en los reactivos (los sustratos). El equilibrio redox se consigue en las fermentaciones mediante la excreción de la célula de los *productos de fermentación*, sustancias reducidas como ácidos o alcoholes que son productos finales del catabolismo de las sustancias fermentables originales (Figura 13.29). En varias fermentaciones, el equilibrio redox es facilitado por la producción de hidrógeno molecular ( $\text{H}_2$ ). La producción de  $\text{H}_2$  está asociada a la actividad de la ferrosulfoproteína *ferredoxina*, un transportador de electrones de muy bajo potencial, y es catalizada por una *hidrogenasa*. El hidrógeno molecular también se puede producir a partir del ácido graso  $\text{C}_1$  formiato

(Figura 13.30). Aunque el fermentador excreta el hidrógeno porque no puede usarlo, se trata de un donador de electrones muy potente y varios procariotas respiradores pueden oxidarlo. De hecho, con su potencial de reducción tan electronegativo (que lo hace adecuado como donador de electrones para cualquier forma de respiración), el hidrógeno nunca se desaprovecha en los ecosistemas microbianos.

Muchas bacterias anaerobias producen acetato u otros ácidos grasos como productos de fermentaciones más o menos importantes. La producción de estas sustancias fija energía porque ofrece al organismo la oportunidad de sintetizar ATP mediante fosforilación a nivel de sustrato. El intermediario clave que se genera es el derivado con coenzima A de cada ácido graso, ya que se trata de compuestos ricos en energía (Tabla 13.3). Por ejemplo, la acetil-CoA se puede convertir en fosfato de acetilo

(Figura 13.30) y el grupo fosfato se puede transferir posteriormente a un ADP para producir ATP. La producción de ácidos grasos es habitual en las fermentaciones, y si el ácido graso es metabolizado a través de un intermediario con CoA, la síntesis de ATP por fosforilación a nivel de sustrato es una posibilidad.

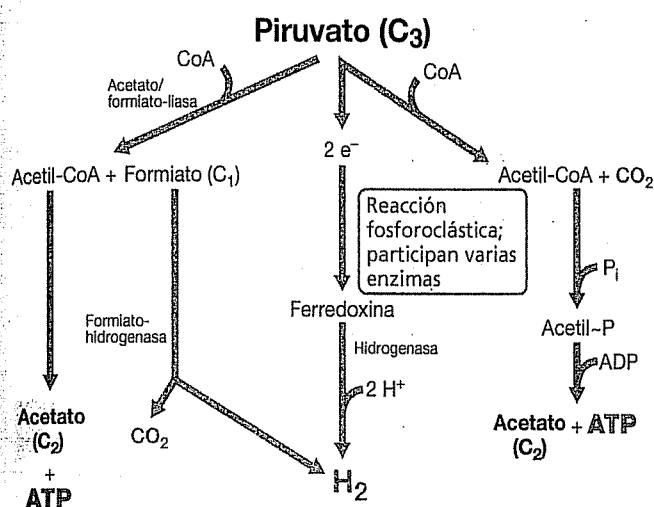
### MINIRREVISIÓN

- ¿Qué es la fosforilación a nivel de sustrato?
- ¿Por qué la formación de acetato en la fermentación es energéticamente beneficiosa para la célula?

## 13.12 Fermentaciones del ácido láctico y ácido-mixta

Las fermentaciones se clasifican bien por el sustrato fermentado, bien por los productos que se forman. En la Tabla 13.4 se recogen algunas de las fermentaciones más importantes clasificadas según los productos formados. Obsérvese que algunas de las categorías son amplias, como la alcohólica, la del ácido láctico, la del ácido propiónico, la de ácidos mixtos, la del ácido butírico y la acetogénica. Otras fermentaciones se clasifican por el sustrato que se fermenta y no por el producto; por ejemplo, fermentaciones de aminoácidos, purinas/pirimidinas, o succinato/oxalato. Algunos anaerobios incluso fermentan compuestos aromáticos y otros sustratos poco frecuentes (Tabla 13.5). Es obvio que se puede fermentar una gran variedad de compuestos orgánicos, y en algunos casos solamente un grupo restringido de anaerobios puede llevar a cabo la fermentación. Muchos de ellos son especialistas metabólicos, y han desarrollado la capacidad de fermentar un sustrato que no es catabolizado por otras bacterias.

Empezamos con dos fermentaciones muy frecuentes de azúcares en las que el ácido láctico es el único producto o el mayoritario.



**Figura 13.30 Producción de  $H_2$  y acetato a partir de piruvato.** Se conocen al menos dos mecanismos, uno que produce  $H_2$  directamente y el otro que produce formiato como intermediario. Cuando se produce acetato es posible sintetizar ATP (véase la Tabla 13.3).

**Tabla 13.4 Fermentaciones frecuentes, su energética y algunos de los organismos que las realizan**

| Tipo                            | Reacción                                                                                                                        | Rendimiento energético ( $\Delta G^0$ , kJ/mol) | Organismos                                                                                                              |
|---------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Alcohólica                      | Hexosa $\rightarrow$ 2 etanol + 2 $CO_2$                                                                                        | -239                                            | Levaduras, <i>Zymomonas</i>                                                                                             |
| Homoláctica                     | Hexosa $\rightarrow$ 2 lactato $^-$ + 2 $H^+$                                                                                   | -196                                            | <i>Streptococcus</i> , algunos <i>Lactobacillus</i>                                                                     |
| Heteroláctica                   | Hexosa $\rightarrow$ lactato $^-$ + etanol + $CO_2$ + $H^+$                                                                     | -216                                            | <i>Leuconostoc</i> , algunos <i>Lactobacillus</i>                                                                       |
| Del ácido propiónico            | 3 Lactato $^-$ $\rightarrow$ 2 propionato $^-$ + acetato $^-$ + $CO_2$ + $H_2O$                                                 | -170                                            | <i>Propionibacterium</i> , <i>Clostridium propionicum</i>                                                               |
| Ácido-mixta <sup>a, b</sup>     | Hexosa $\rightarrow$ etanol + 2,3-butanodiol + succinato $^{2-}$ + lactato $^-$ + acetato $^-$ + formiato $^-$ + $H_2$ + $CO_2$ | —                                               | Enterobacterias como <i>Escherichia</i> , <i>Salmonella</i> , <i>Shigella</i> , <i>Klebsiella</i> , <i>Enterobacter</i> |
| Del ácido butírico <sup>b</sup> | Hexosa $\rightarrow$ butirato $^-$ + 2 $H_2$ + 2 $CO_2$ + $H^+$                                                                 | -264                                            | <i>Clostridium butyricum</i>                                                                                            |
| Del butanol <sup>b</sup>        | 2 Hexosa $\rightarrow$ butanol + acetona + 5 $CO_2$ + 4 $H_2$                                                                   | -468                                            | <i>Clostridium acetobutylicum</i>                                                                                       |
| Del caproato/butirato           | 6 Etanol + 3 acetato $^-$ $\rightarrow$ 3 butirato $^-$ + caproato $^-$ + 2 $H_2$ + 4 $H_2O$ + $H^+$                            | -183                                            | <i>Clostridium kluyveri</i>                                                                                             |
| Acetogénica                     | Fructosa $\rightarrow$ 3 acetato $^-$ + 3 $H^+$                                                                                 | -276                                            | <i>Clostridium aceticum</i>                                                                                             |

<sup>a</sup>No todos los organismos producen todos los productos. En concreto, la producción de butanodiol está limitada a algunos tipos de enterobacterias. La reacción no está igualada.

<sup>b</sup>La estequiometría muestra los productos principales. Otros productos comprenden algo de acetato y una pequeña cantidad de etanol (solo en la fermentación del butanol).

**Tabla 13.5** Algunas fermentaciones bacterianas poco frecuentes

| Tipo                         | Reacción                                                                                                                                                               | Organismos                                                          |
|------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------|
| Acetileno                    | $2 \text{C}_2\text{H}_2 + 3 \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{etanol} + \text{acetato}^- + \text{H}^+$                                                              | <i>Pelobacter acetylenicus</i>                                      |
| Glicerol                     | $4 \text{Glicerol} + 2 \text{HCO}_3^- \rightarrow 7 \text{acetato}^- + 5 \text{H}^+ + 4 \text{H}_2\text{O}$                                                            | <i>Acetobacterium</i> spp.                                          |
| Resorcinol<br>(aromático)    | $2 \text{C}_6\text{H}_4(\text{OH})_2 + 6 \text{H}_2\text{O} \rightarrow 4 \text{acetato}^- + \text{butirato}^- + 5 \text{H}^+$                                         | <i>Clostridium</i> spp.                                             |
| Floroglucinol<br>(aromático) | $\text{C}_6\text{H}_6\text{O}_3 + 3 \text{H}_2\text{O} \rightarrow 3 \text{acetato}^- + 3 \text{H}^+$                                                                  | <i>Pelobacter massiliensis</i> , <i>Pelobacter acidigallici</i>     |
| Putrescina                   | $10 \text{C}_4\text{H}_{12}\text{N}_2 + 26 \text{H}_2\text{O} \rightarrow 6 \text{acetato}^- + 7 \text{butirato}^- + 20 \text{NH}_4^+ + 16 \text{H}_2 + 13 \text{H}^+$ | Anaerobios no formadores de endosporas grampositivos sin clasificar |
| Citrato                      | $\text{Citrato}^{3-} + 2 \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{formiato}^- + 2 \text{acetato}^- + \text{HCO}_3^- + \text{H}^+$                                          | <i>Bacteroides</i> spp.                                             |
| Aconitato                    | $\text{Aconitato}^{3-} + \text{H}^+ + 2 \text{H}_2\text{O} \rightarrow 2 \text{CO}_2 + 2 \text{acetato}^- + \text{H}_2$                                                | <i>Acidaminococcus fermentans</i>                                   |
| Glioxilato                   | $4 \text{Glioxilato}^- + 3 \text{H}^+ + 3 \text{H}_2\text{O} \rightarrow 6 \text{CO}_2 + 5 \text{H}_2 + \text{glicolato}^-$                                            | Bacteria gramnegativa sin clasificar                                |
| Benzoato                     | $2 \text{Benzoato}^- \rightarrow \text{ciclohexanocarboxilato}^- + 3 \text{acetato}^- + \text{HCO}_3^- + 3 \text{H}^+$                                                 | <i>Syntrophus aciditrophicus</i>                                    |

### Fermentación del ácido láctico

Las bacterias acidolácticas son bacterias grampositivas no formadoras de endosporas que producen ácido láctico como producto de fermentación único o mayoritario a partir de la fermentación de azúcares (↗ Sección 15.6). Se observan dos estructuras fermentativas. Una, llamada **homofermentativa**, produce un solo producto de fermentación, el ácido láctico. La otra, llamada **heterofermentativa**, genera otros productos además del lactato, principalmente etanol y  $\text{CO}_2$ .

En la Figura 13.31 se resumen las rutas para la fermentación de glucosa por parte de las bacterias acidolácticas homofermentadoras y heterofermentadoras. Las diferencias observadas se pueden reducir a la presencia o ausencia de *aldolasa*, una enzima clave de la glicólisis (Figura 3.14). Las bacterias acidolácticas homofermentadoras poseen aldolasa y producen dos moléculas de lactato a partir de glucosa mediante la ruta glicolítica (Figura 13.31a). Los heterofermentadores carecen de aldolasa, de manera que no pueden romper el difosfato de fructosa en fosfatos de triosa. En cambio, oxidan la glucosa 6-fosfato a 6-fosfogluconato y después lo descarboxilan a fosfato de pentosa. Este último compuesto es convertido a fosfato de triosa y fosfato de acetilo por la enzima *fosfoacetolasa* (Figura 13.31b). Los primeros pasos del catabolismo de las bacterias acidolácticas heterofermentadoras son los de la ruta de los fosfatos de pentosa (↗ Figura 3.26).

En los heterofermentadores, el fosfato de triosa es convertido en ácido láctico con producción de ATP (Figura 13.31b). Sin embargo, para conseguir el equilibrio redox, el fosfato de acetilo producido se usa como aceptor de electrones y es reducido por el NADH (generado durante la producción de fosfato de pentosa) a etanol. Esto se lleva a cabo sin síntesis de ATP, ya que el enlace rico en energía del CoA se pierde durante la formación de etanol. Por consiguiente, los heterofermentadores producen solamente una ATP/glucosa en lugar de las dos ATP/glucosa producidas por los homofermentadores. Además, como los heterofermentadores descarboxilan el 6-fosfogluconato, producen  $\text{CO}_2$  como producto de fermentación, cosa que no hacen los homofermentadores. Así pues, una manera fácil de diferenciar un homofermentador de un heterofermentador es observar si hay producción de  $\text{CO}_2$  en los cultivos de laboratorio.

### Ruta de Entner-Doudoroff

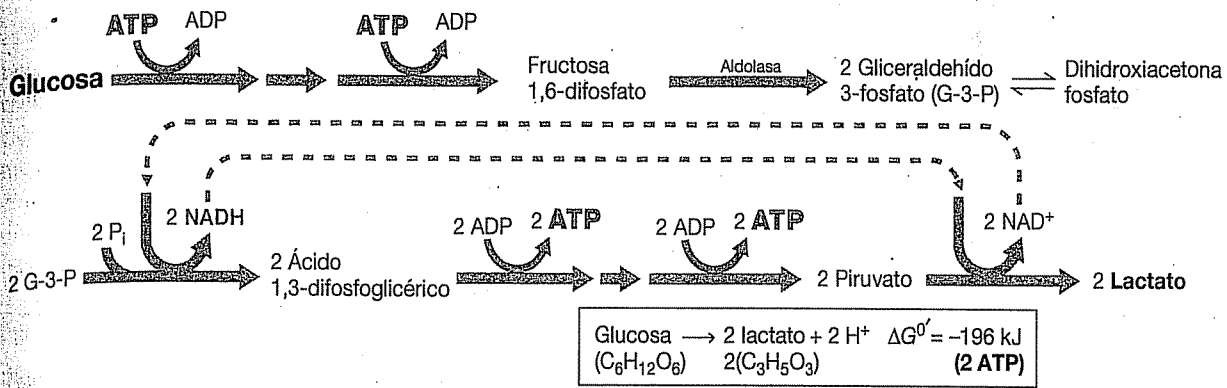
La *ruta de Entner-Doudoroff* es una variante de la ruta glicolítica y está muy difundida entre las bacterias, especialmente entre las especies del grupo de las pseudomónadas. En esta ruta, la glucosa 6-fosfato se oxida a ácido 6-fosfogluconico y NADPH; después, el ácido 6-fosfogluconico es deshidratado y escindido en piruvato y gliceraldehído 3-fosfato (G-3-P), un intermediario clave en la ruta glicolítica. A continuación, el G-3-P es catabolizado como en la glicólisis para generar NADH y dos ATP, y se usa como aceptor de electrones para ajustar las reacciones redox (Figura 13.31a).

Como el piruvato se forma directamente en la ruta de Entner-Doudoroff y no puede producir ATP como lo hace el G-3-P (Figura 13.31), esta ruta solo produce la mitad del ATP que la ruta glicolítica. Por tanto, los organismos que usan la ruta de Entner-Doudoroff comparten esta característica fisiológica con las bacterias acidolácticas heterofermentadoras (Figura 13.31b). *Zymomonas*, una pseudomónada fermentadora estricta, y *Pseudomonas*, una bacteria respiratoria estricta (↗ Sección 15.4) son dos de los principales géneros que utilizan la ruta de Entner-Doudoroff para catabolizar la glucosa.

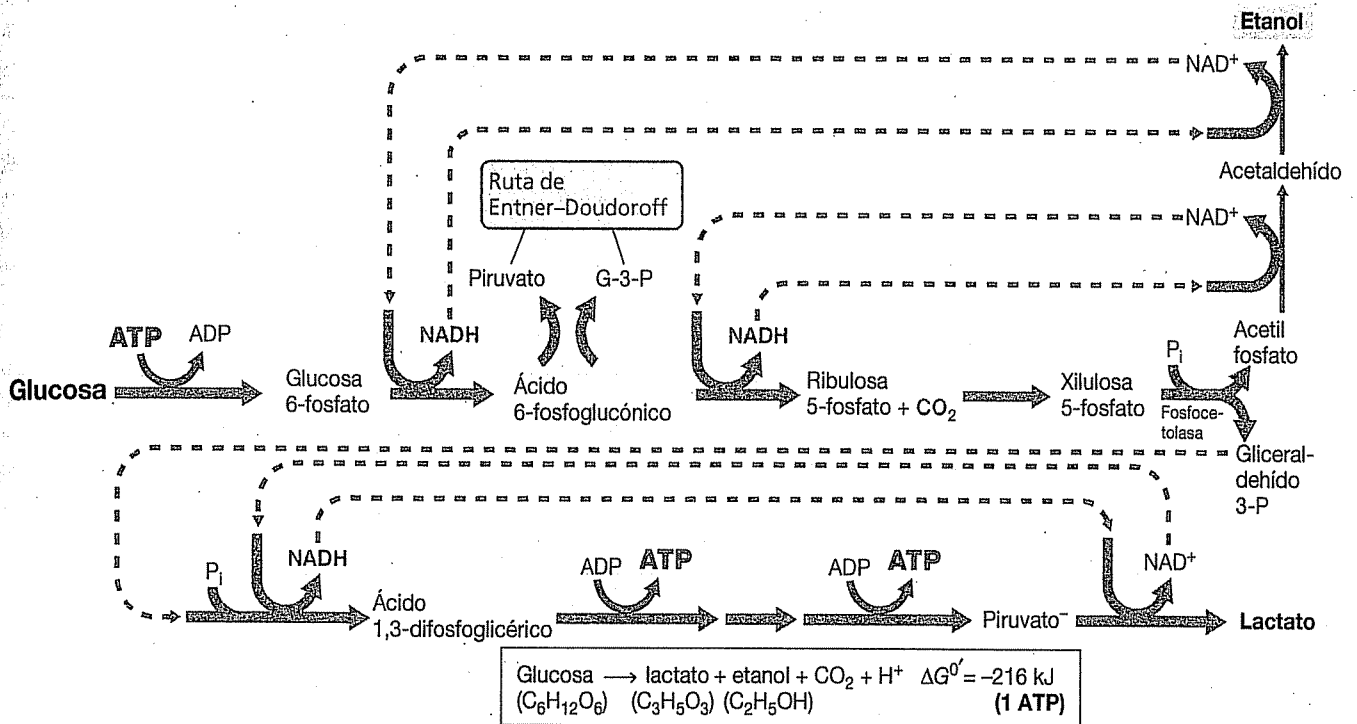
### Fermentaciones ácido-mixtas

En las *fermentaciones ácido-mixtas* (Tabla 13.4), características de las enterobacterias (↗ Sección 15.3), se forman tres ácidos —acético, láctico y succínico— a partir de la fermentación de la glucosa u otros azúcares que se puedan convertir en glucosa. También se suelen formar etanol,  $\text{CO}_2$  e hidrógeno como productos de la fermentación. La glicólisis es la ruta utilizada por los fermentadores ácido-mixtos, como *Escherichia coli*, y está esquematizada en la Figura 3.14.

Algunas enterobacterias generan productos ácidos en menor cantidad que *E. coli* y ajustan las cargas en su fermentación produciendo cantidades más grandes de productos neutros. Un producto neutro fundamental es el alcohol de cuatro carbonos *butanodiol*. En esta variante de la fermentación ácido-mixta, los productos principales son el butanodiol, el etanol, el  $\text{CO}_2$  y el hidrógeno (Figura 13.32). En la fermentación ácido-mixta de *E. coli* se producen cantidades iguales de  $\text{CO}_2$  y de hidrógeno, mientras que en la fermentación que produce butanodiol se



## (a) Homofermentadoras



## (b) Heterofermentadoras

Figura 13.31 Fermentación de la glucosa en bacterias acidolácticas (a) homofermentadoras y (b) heterofermentadoras. Obsérvese que en las reacciones de formación de etanol en los organismos heterofermentadores no se forma ATP.

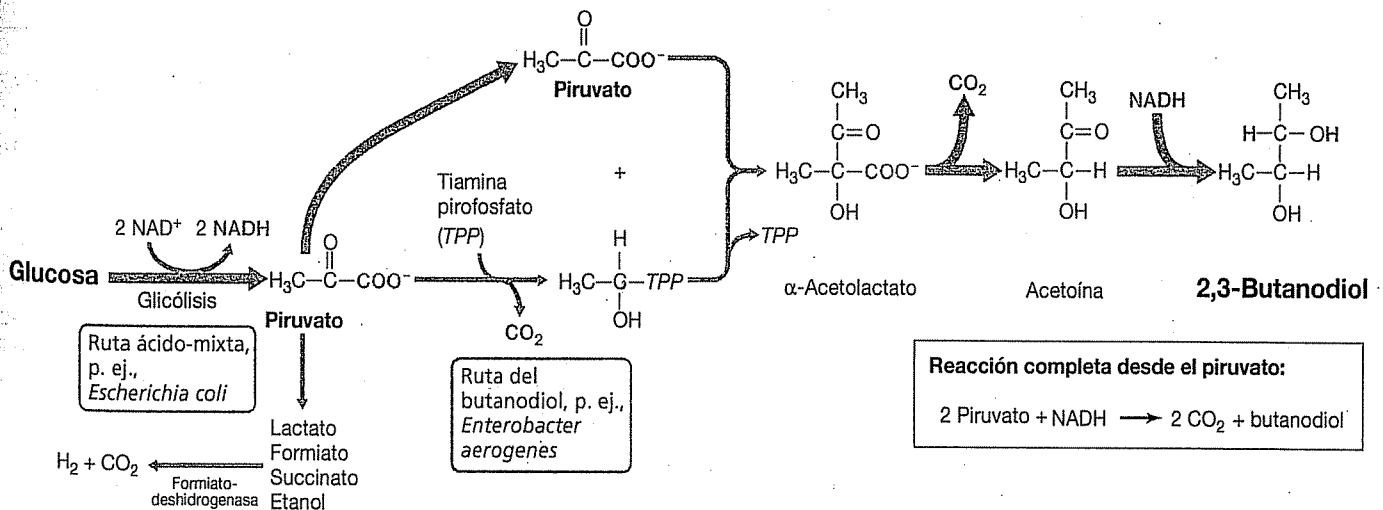
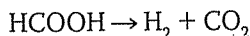


Figura 13.32 Producción de butanodiol en las fermentaciones ácido-mixtas. Obsérvese que solo se usa una molécula de NADH, pero dos de piruvato, para producir una molécula de butanodiol. Esto provoca un desequilibrio redox y la producción de más etanol por parte de los productores de butanodiol que de los fermentadores ácido-mixtos.



genera mucho más  $\text{CO}_2$  que hidrógeno, ya que los fermentadores ácido-mixtos producen  $\text{CO}_2$  solo a partir del ácido fórmico mediante la enzima *formiato-deshidrogenasa* (Figura 13.32):



Sin embargo, los productores de butanodiol, como *Enterobacter aerogenes*, producen  $\text{CO}_2$  e hidrógeno a partir del ácido fórmico, pero también generan dos moléculas adicionales de  $\text{CO}_2$  durante la formación de cada molécula de butanodiol (Figura 13.32). No obstante, como la producción de butanodiol consume solo la mitad del NADH generado en la glicólisis (Figura 13.32), estos organismos producen más etanol que los fermentadores que no generan butanodiol con el fin de conseguir el equilibrio redox.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Cómo podemos diferenciar el metabolismo homofermentativo del heterofermentativo en cultivos puros de bacterias acidolácticas?
- La producción de butanodiol conduce a una producción de etanol mucho mayor que la fermentación ácido-mixta de *Escherichia coli*. ¿Por qué?

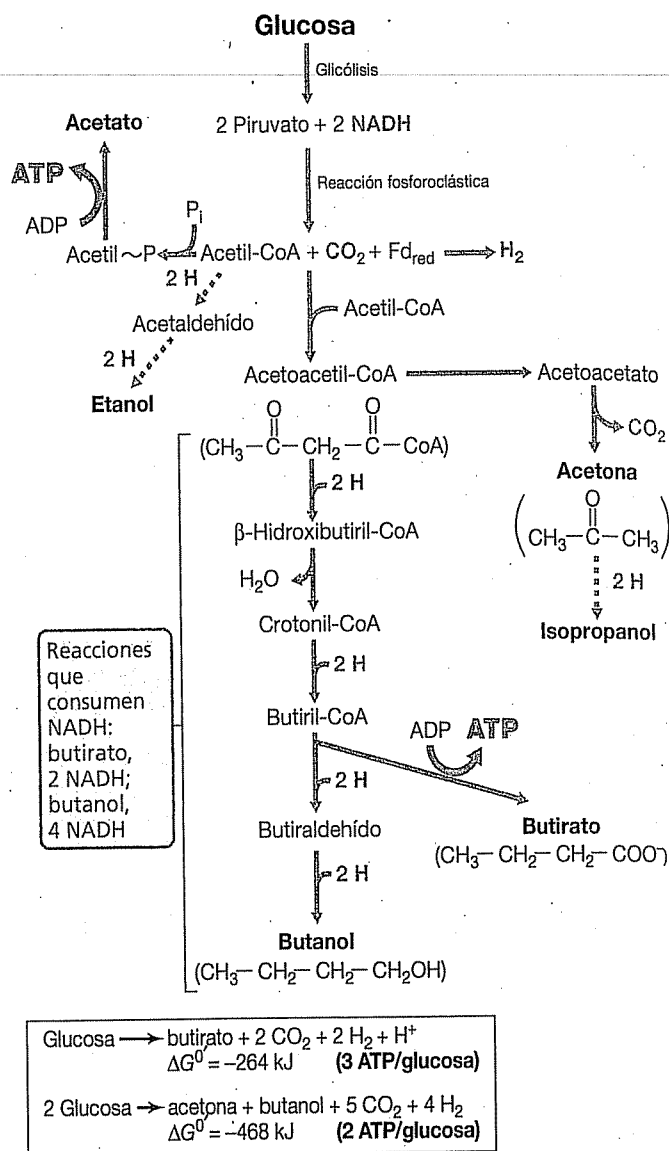
## 13.13 Fermentaciones de los clostridios *Clostridium* y del ácido propiónico

Las especies del género *Clostridium* son fermentadoras anaerobias estrictas (cfr Sección 15.7). Diferentes clostridios fermentan azúcares, aminoácidos, purinas y pirimidinas, y unos pocos compuestos más. En todos los casos la síntesis de ATP está vinculada a la fosforilación a nivel de sustrato, ya sea en la ruta glicolítica o a partir de la hidrólisis de un producto intermedio con CoA (Tabla 13.3). Empezaremos con los clostridios fermentadores de azúcares o *sacarolíticos*.

### Fermentación de azúcares por especies de *Clostridium*

Algunos clostridios fermentan azúcares y generan *ácido butírico* como producto principal de la fermentación. Algunas especies también producen las sustancias neutras acetona y butanol; *Clostridium acetobutylicum* es un ejemplo clásico de este tipo de bacterias. Los pasos bioquímicos en la formación de ácido butírico y productos neutros a partir de azúcares se detallan en la Figura 13.33.

En los clostridios sacarolíticos la glucosa se convierte en piruvato y NADH a través de la ruta glicolítica, y el piruvato se escinde para dar acetil-CoA,  $\text{CO}_2$  e hidrógeno (a través de la ferredoxina) en la reacción fosforolástica (Figura 13.30). La mayor parte de la acetil-CoA es reducida a butirato y otros productos de fermentación usando NADH procedente de las reacciones glicolíticas como donador de electrones. Los productos que se obtienen en realidad dependen de la duración y las condiciones de fermentación. Durante las primeras etapas de la fermentación butírica se producen butirato y una pequeña cantidad de acetato y etanol. Pero a medida que el pH baja, la producción de ácido disminuye y empiezan a aparecer el butanol



**Figura 13.33** La fermentación del ácido butírico y de acetona/butanol. Todos los productos de fermentación de la glucosa se muestran en negrita (las líneas de puntos indican productos menores). Obsérvese que la producción de acetato y butirato ocasiona la síntesis de ATP adicional por fosforilación a nivel de sustrato. En cambio, la formación de butanol y acetona reduce la producción de ATP porque se salta la etapa de butiril-CoA a butirato.

y la acetona. Si el pH del medio se mantiene neutro mediante adición de un tampón, encontraremos muy poca formación de acetona y butanol; en cambio, la producción de ácido butírico continuará y hay una razón para ello.

Cuando *C. acetobutylicum* sintetiza butirato se produce ATP extra (Figura 13.33 y Tabla 13.3) y el organismo seguirá generando butirato a menos que las condiciones se vuelvan excesivamente ácidas. No obstante, el organismo es sensible al ácido, y si el pH baja por debajo de 5, se desreprimen los genes que codifican enzimas que sintetizan productos neutros y la fermentación se desplaza hacia la producción de solventes. Es interesante señalar que la producción de butanol es en parte una consecuencia de la producción de acetona. Por cada molécula de acetona sintetizada dejan de reoxidarse dos NADH producidos durante la glicólisis a diferencia de lo que ocurriría si se produjera butirato. Para conseguir el equilibrio redox la célula utiliza entonces el butirato como aceptor de electrones y el butanol

es el producto final de la fermentación (Figura 13.33). El butirato previamente excretado también se puede reincorporar a la célula, que lo reduce a butanol y lo excreta de nuevo. La formación de productos neutros ayuda a *C. acetobutylicum* a mantener el ambiente a un pH no demasiado ácido, pero esto tiene un costo energético. Al producir butanol la célula pierde la oportunidad de convertir el butiril-CoA a butirato y obtener ATP (Figura 13.3 y Tabla 13.3).

### Fermentación de aminoácidos por las especies de *Clostridium* y la reacción de Stickland

Algunas especies de *Clostridium* fermentan aminoácidos. Se trata de los clostridios *proteolíticos*, organismos que degradan proteínas liberadas de organismos muertos. Algunos de ellos, como el patógeno animal *Clostridium tetani* (causante del tétanos) son estrictamente proteolíticos, mientras que otras especies son tanto proteolíticas como sacarolíticas.

Según las especies, algunos clostridios proteolíticos fermentan aminoácidos individuales, normalmente glutamato, glicina, alanina, cisteína, histidina, serina o treonina. La bioquímica que subyace a estas fermentaciones es bastante compleja, pero la estrategia metabólica es sencilla. En prácticamente todos los casos los aminoácidos son catabolizados de manera que al final se obtiene un acil-CoA derivado de ácido graso, generalmente acetilo ( $C_2$ ), butirilo ( $C_4$ ) o caproilo ( $C_6$ ). A partir de ellos se produce ATP mediante fosforilación a nivel de sustrato (Tabla 13.3). Otros productos típicos de la fermentación aminoacídica son el amoníaco ( $NH_3$ ) y el  $CO_2$ .

Algunos clostridios fermentan solamente un *par* de aminoácidos. En esta situación un aminoácido funciona como donador de electrones y se oxida, y el otro como aceptor y se reduce.

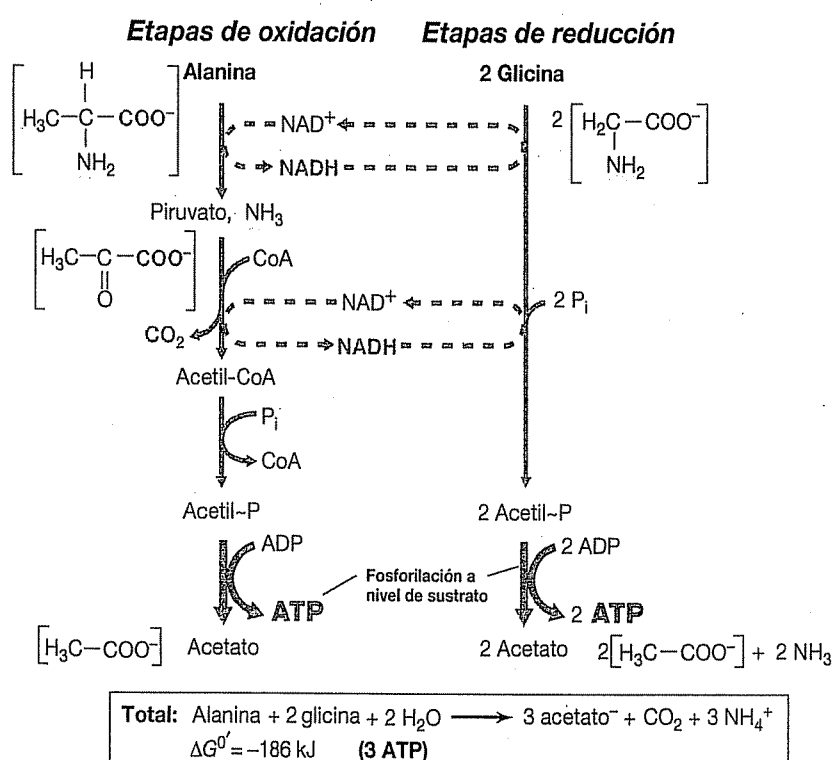
Esta fermentación aminoacídica *acoplada* se llama **reacción de Stickland**, por el científico que la descubrió. Por ejemplo, *Clostridium sporogenes* fermenta glicina y alanina, y en esta reacción la alanina es el donador de electrones y la glicina el aceptor (Figura 13.34). Los productos de la reacción de Stickland son invariablemente amoníaco,  $CO_2$  y un ácido carboxílico con un carbono menos que el aminoácido oxidado (Figura 13.34).

Muchos de los productos de la fermentación aminoacídica por clostridios son sustancias con un olor fétido, y el olor que procede de la putrefacción es principalmente el resultado de la actividad clostridial. Además de ácidos grasos, otros compuestos olorosos que se producen son el sulfuro de hidrógeno ( $H_2S$ ), el metilmercaptano ( $CH_3SH$ , derivado de aminoácidos sulfurados), la cadaverina (a partir de la lisina), la putrescina (a partir de la ornitina) y el amoníaco ( $NH_3$ ). Las purinas y las pirimidinas, liberadas por la degradación de los ácidos nucleicos, dan lugar esencialmente a los mismos productos de fermentación, y producen ATP por fosforilación a nivel de sustrato a partir de la hidrólisis de los acil-CoA derivados de ácidos grasos (Tabla 13.3) producidos en sus respectivas rutas fermentativas.

### Fermentación de *Clostridium kluyveri*

Hay otra especie de *Clostridium* que también fermenta una mezcla de sustratos en la que uno es el donador y el otro el aceptor, como en la reacción de Stickland. Si embargo, este organismo, *C. kluyveri*, no fermenta aminoácidos, sino *etanol* y *acetato*. En esta fermentación, el etanol es el donador de electrones y el acetato el aceptor. La reacción total se muestra en la Figura 13.34.

La producción de ATP en la fermentación que produce caproato/butirato es baja: 1 ATP por cada 6 moléculas de



| Aminoácidos que participan en fermentaciones acopladas (reacción de Stickland) |                        |
|--------------------------------------------------------------------------------|------------------------|
| Aminoácidos oxidados:                                                          | Aminoácidos reducidos: |
| Alanina                                                                        | Glicina                |
| Leucina                                                                        | Prolina                |
| Isoleucina                                                                     | Hydroxiprolina         |
| Valina                                                                         | Triptófano             |
| Histidina                                                                      | Arginina               |

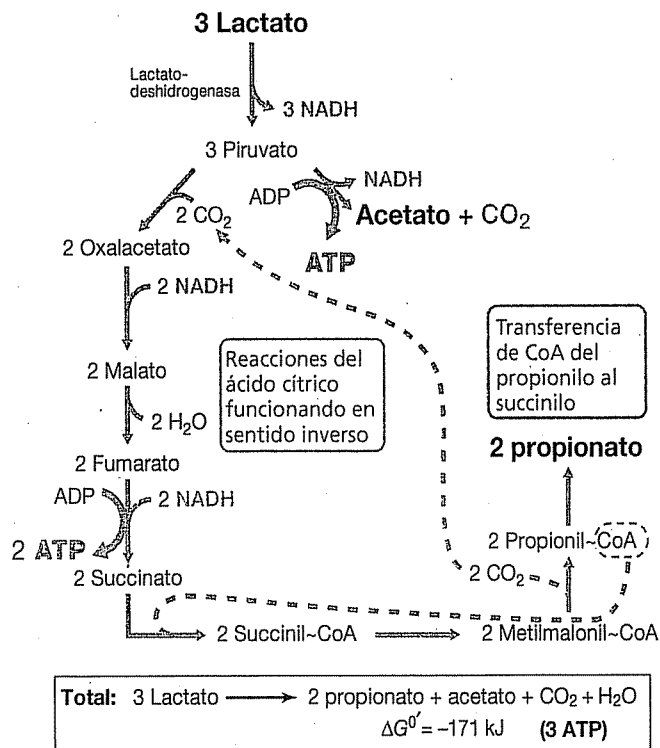
**Figura 13.34 La reacción de Stickland.** En este ejemplo se muestra el cocatabolismo de los aminoácidos alanina y glicina. Las estructuras de los sustratos clave, los productos intermedios y los productos se muestran entre corchetes para que se pueda seguir la química de la reacción. Obsérvese que en esta reacción la alanina es el donador de electrones y la glicina el aceptor.

etanol fermentadas. No obstante, *C. kluyveri* presenta una ventaja selectiva respecto a todos los otros fermentadores gracias a su capacidad, aparentemente única, de oxidar un producto muy reducido de la fermentación de otros anaerobios (etanol) y de acoplarlo a la reducción de otro producto de fermentación habitual (acetato) para dar ácidos grasos de cadena más larga; en esta reacción se consume NADH (véase la Figura 13.33). La molécula de ATP producida por cada 6 moléculas de etanol oxidadas procede de la fosforilación a nivel de sustrato durante la conversión del acil-CoA derivado de ácido graso que se forma durante la fermentación. La fermentación de *C. kluyveri* es un ejemplo de **fermentación secundaria**, que es fundamentalmente la fermentación de un producto de fermentación. Veremos otro ejemplo a continuación.

### Fermentación del ácido propiónico

La bacteria grampositiva *Propionibacterium* y algunas bacterias relacionadas generan **ácido propiónico** como producto principal de fermentación a partir de la glucosa o del lactato. El lactato, un producto de fermentación de las bacterias acidolácticas, es probablemente el principal sustrato de las bacterias del ácido propiónico en la naturaleza, donde estos dos grupos viven estrechamente asociados. *Propionibacterium* es un agente importante en la maduración del queso suizo (emmental), que obtiene su exclusivo sabor amargo y como de nueces de los ácidos propiónico y acético producidos en la fermentación, y sus agujeros característicos (los «ojos» del queso) de las burbujas de  $\text{CO}_2$  generadas en el proceso.

En la Figura 13.35 se muestran las reacciones que conducen del lactato al propionato. Cuando la glucosa es el sustrato inicial,



**Figura 13.35 Fermentación del ácido propiónico por *Propionibacterium*.** Los productos aparecen en negrita. Los cuatro NADH producidos en la oxidación de tres lactatos son reoxidados en la reducción del oxalacetato y el fumarato, y el grupo CoA del propionil-CoA se intercambia con el succinato durante la formación del propionato.

primero se cataboliza a piruvato en la ruta glicolítica. Después, el piruvato, producido a partir de la glucosa o de la oxidación del lactato, se convierte en acetato más  $\text{CO}_2$ , o se carboxila para formar metilmalonil-CoA; este último se convierte en oxalacetato y, finalmente, en propionil-CoA (Figura 13.35). El propionil-CoA reacciona con el succinato en un paso catalizado por la enzima CoA-transferasa para producir succinil-CoA y propionato. Esto supone una oportunidad perdida para la producción de ATP a partir del propionil-CoA (Tabla 13.3), pero evita el costo energético de activar el succinato con ATP para formar succinil-CoA. A continuación, el succinil-CoA es isomerizado a metilmalonil-CoA y se completa el ciclo; se forma propionato y se regenera  $\text{CO}_2$  (Figura 13.35).

El NADH es oxidado en los pasos entre el oxalacetato y el succinato. La reducción de fumarato a succinato (Figura 13.35) está vinculada a las reacciones de transporte de electrones y a la formación de fuerza protonmotriz; esto produce una molécula de ATP por fosforilación oxidativa (Sección 13.21). La ruta del propionato también convierte parte del lactato a acetato más  $\text{CO}_2$ , lo que permite la síntesis de ATP adicional por fosforilación a nivel de sustrato (Figura 13.35). Así, en la fermentación del propionato se produce fosforilación a nivel de sustrato *más* fosforilación oxidativa.

El propionato también se forma en la fermentación de succinato por parte de la bacteria *Propionigenium*, pero mediante un mecanismo completamente diferente del descrito aquí para *Propionibacterium*. *Propionigenium*, que estudiaremos a continuación, no está relacionada ni filogenética ni ecológicamente con *Propionibacterium*, pero algunos aspectos de su metabolismo energético tienen un interés considerable desde el punto de vista de la diversidad metabólica y de los límites energéticos de la vida.

### MINIRREVISIÓN

- Compare los mecanismos de conservación de energía de *Clostridium acetobutylicum* y *Propionibacterium*.
- ¿Qué clase de sustancias fermentan los clostridios sacarolíticos? ¿Y los clostridios proteolíticos?
- ¿Cuáles son los sustratos de la fermentación de *Clostridium kluyveri*? En la naturaleza, ¿de dónde proceden esos sustratos?

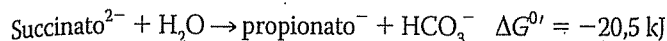
### 13.14 Fermentaciones sin fosforilación a nivel de sustrato

Algunas fermentaciones no producen la energía suficiente para sintetizar ATP por fosforilación a nivel de sustrato (es decir, producen menos de  $-32 \text{ kJ}$ , Tabla 13.3), y sin embargo sustentan el crecimiento anaerobio sin aceptores de electrones adicionales. En estos casos, el catabolismo del compuesto está vinculado a las bombas de iones que establecen una fuerza protonmotriz o una fuerza sodiomotriz a través de la membrana citoplasmática. Dos ejemplos de esto son la fermentación de succinato por *Propionigenium modestum* y la fermentación de oxalato por *Oxalobacter formigenes*.

#### *Propionigenium modestum*

*Propionigenium modestum* se aisló por primera vez en cultivos de enriquecimiento anóxicos que carecían de aceptores de

electrones y a los que se suministraba succinato como donador de electrones. *Propionigenium* habita en sedimentos marinos y de agua dulce y también se puede aislar de la cavidad bucal humana. El organismo es un pequeño bacilo gramnegativo y, filogenéticamente, es una especie de *Fusobacteria* (↔ Sección 15.21). Durante los estudios sobre la fisiología de *P. modestum* se observó que necesita cloruro de sodio (NaCl) para crecer y catabolizar el succinato en condiciones estrictamente anóxicas:



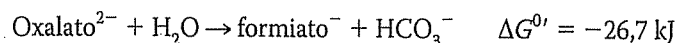
Esta descarboxilación libera una cantidad de energía libre que resulta insuficiente para la síntesis de ATP mediante fosforilación a nivel de sustrato (Tabla 13.3), pero que basta para bombear un ion sodio ( $\text{Na}^+$ ) del citoplasma al periplasma a través de la membrana citoplasmática. La obtención de energía en *Propionigenium* está, pues, unida a la fuerza sodiomotriz resultante; en la membrana de este organismo que usa la fuerza sodiomotriz para sintetizar ATP existe una ATPasa transportadora de sodio (en lugar de transportadora de protones) (Figura 13.36a).

En una reacción de descarboxilación relacionada, la bacteria *Malonomonas* descarboxila el malonato, que es un ácido dicarboxílico  $\text{C}_3$ , para dar acetato y  $\text{CO}_2$ . Al igual que en el caso de *Propionigenium*, el metabolismo energético de *Malonomonas* está unido al  $\text{Na}^+$  y a una ATPasa impulsada por sodio. Pero la energía libre disponible de la fermentación del malonato por parte de *Malonomonas* (-17,4 kJ) es todavía menor que la de la fermentación del succinato por parte de *P. modestum*. *Sporomusa*, una bacteria formadora de endosporas que es también un acetógeno (Sección 13.19) también es capaz de fermentar el malonato, como unas pocas bacterias más.

### *Oxalobacter formigenes*

*Oxalobacter formigenes* es una bacteria presente en el intestino de los animales, incluidos los humanos. Cataboliza el ácido

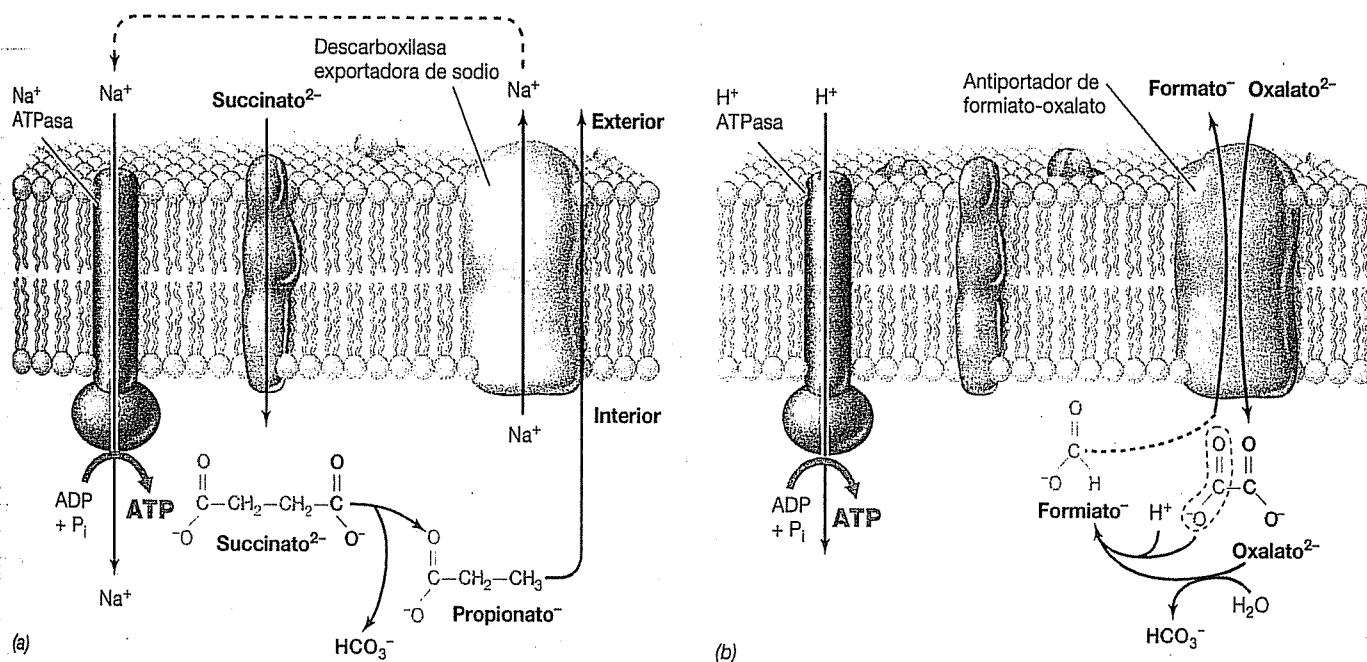
dicarboxílico  $\text{C}_2$  oxalato para dar formiato y  $\text{CO}_2$ . La degradación del oxalato por parte de *O. formigenes* se considera importante en el colon de los humanos para prevenir la acumulación de oxalato, una sustancia que puede formar piedras de oxalato de calcio en los riñones. *O. formigenes* es una bacteria gramnegativa anaerobia estricta que lleva a cabo la reacción siguiente:



Al igual que sucede con el catabolismo del succinato por parte de *P. modestum*, esta reacción no proporciona suficiente energía para impulsar la síntesis de ATP por fosforilación a nivel de sustrato (Tabla 13.3). Sin embargo, la reacción sustenta el crecimiento del organismo porque la descarboxilación del oxalato es exergónica y produce formiato, que es excretado por la célula, ya que el consumo interno de protones durante la oxidación del oxalato y la producción de formiato es, en efecto, una bomba de protones; una molécula divalente (oxalato) entra en la célula al mismo tiempo que se excreta una molécula monovalente (formiato). El intercambio continuado de oxalato por formiato establece una fuerza protonmotriz que está acoplada a la síntesis de ATP a través de la ATPasa transportadora de protones de la membrana (Figura 13.36b).

### Qué podemos aprender de las fermentaciones descarboxilativas

El aspecto exclusivo de todas estas fermentaciones «descarboxilativas» es que el ATP se sintetiza sin fosforilación a nivel de sustrato ni fosforilación oxidativa impulsada por reacciones de transporte electrónico. En cambio, la síntesis de ATP está impulsada por bombas de iones acopladas a la pequeña cantidad de energía liberada en la reacción de descarboxilación. Los organismos como *Propionigenium*, *Malonomonas* y *Oxalobacter* ofrecen por tanto una importante lección de bioenergética microbiana: la síntesis de ATP a partir de reacciones que liberan



**Figura 13.36 Fermentaciones exclusivas de succinato y oxalato.** (a) Fermentación de succinato por *Propionigenium modestum*. La exportación de sodio está vinculada a la energía liberada por la descarboxilación del succinato, y una ATPasa transportadora de sodio produce ATP. (b) Fermentación de oxalato por *Oxalobacter formigenes*. La importación de oxalato y la exportación de formiato por un antiportador formiato-oxalato (↔ Figura 2.21) consume protones citoplasmáticos. La síntesis de ATP está vinculada a una ATPasa impulsada por protones. Todos los sustratos y productos aparecen en negrita.

menos de  $-32$  kJ sigue siendo posible si la reacción está acoplada a una bomba de iones.

Un requisito mínimo para una reacción de fijación de energía es que genere la energía libre necesaria para bombear al menos un ion. Este requisito energético se calcula en aproximadamente  $-12$  kJ. Las reacciones que liberan energía libre por debajo de este valor en teoría no podrían impulsar las bombas de iones y, por tanto, no serían posibles reacciones de conservación de la energía. Sin embargo, como veremos en la sección siguiente, se conocen bacterias que reducen aún más este límite y cuya energética, por consiguiente, todavía no se conoce completamente. Son las bacterias sintróficas, bacterias que viven en el margen energético de la existencia.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Por qué *Propionigenium modestum* necesita sodio para crecer?
- ¿En qué beneficia el organismo *Oxalobacter* a nuestra salud?
- ¿Cómo puede sustentar el crecimiento una fermentación que libera energía libre insuficiente para sintetizar ATP?

## 13.15 Sintrofismo

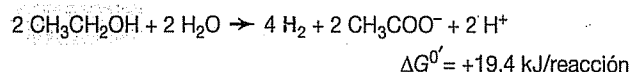
En microbiología existen muchos ejemplos de **sintrofismo**, una situación en la cual dos organismos diferentes cooperan para degradar una sustancia que ninguno de los dos puede degradar por sí solo. La mayoría de las reacciones sintróficas son fermentaciones secundarias en las que los organismos fermentan los productos de fermentación de otros anaerobios. En el Capítulo 20 veremos que la sintrofia suele ser una etapa clave en el catabolismo anóxico que lleva a la formación de metano ( $\text{CH}_4$ ) en la naturaleza. En este apartado estudiaremos la microbiología y los aspectos energéticos de la sintrofia. La Tabla 13.6 recoge algunos de los grupos más importantes de organismos sintróficos y los compuestos que degradan. Muchos compuestos orgánicos se pueden degradar sintróficamente, incluso hidrocarburos aromáticos y alifáticos. Pero los principales compuestos de interés en ambientes sintróficos son los ácidos grasos y los alcoholes.

### Consumo de $\text{H}_2$ en el sintrofismo: el enlace metabólico

El núcleo de las reacciones sintróficas es la *transferencia interespecífica de  $\text{H}_2$* , es decir, la *producción* de  $\text{H}_2$  por uno de los miembros de la relación sintrófica, unida al *consumo* de  $\text{H}_2$  por

el otro miembro. El consumidor de  $\text{H}_2$  puede ser cualquiera de entre una serie de organismos fisiológicamente distintos: bacterias desnitrificantes, bacterias reductoras de hierro férrico, bacterias reductoras de sulfato, acetógenos o metanógenos, grupos que trataremos en la siguiente unidad de este capítulo. Tomemos la fermentación de etanol a acetato y  $\text{H}_2$  por el organismo sintrófico *Pelotomaculum*, acoplada a la producción de metano (Figura 13.37). Como se puede ver, el organismo sintrófico lleva a cabo una reacción cuyo cambio de energía libre estándar ( $\Delta G^{\circ}$ ) es positivo, de manera que, en un cultivo puro, no crecerá. No obstante, el  $\text{H}_2$  producido por *Pelotomaculum* puede ser utilizado como donador de electrones por un metanógeno para producir metano, una reacción exérgica. Si sumamos las dos reacciones, la reacción total es exérgica (Figura 13.37), y si *Pelotomaculum* y un metanógeno se cultivan juntos (en cocultivo), ambos organismos crecen estupendamente.

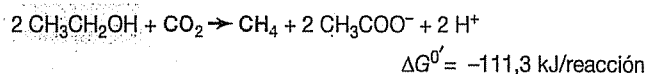
#### Fermentación de etanol:



#### Metanogénesis:



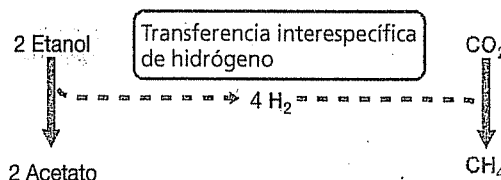
#### Reacción acoplada:



(a) Reacciones

#### Fermentador de etanol

#### Metanógeno



(b) Transferencia sintrófica de  $\text{H}_2$

**Figura 13.37 Sintrofia: transferencia interespecífica de  $\text{H}_2$ .** Se muestra la fermentación de etanol a metano y acetato por asociación sintrófica de un organismo sintrófico oxidador de etanol y un organismo asociado consumidor de  $\text{H}_2$  (en este caso, un metanógeno). (a) Reacciones que intervienen. Los dos organismos comparten la energía liberada en la reacción acoplada. (b) Naturaleza de la transferencia sintrófica de  $\text{H}_2$ .

**Tabla 13.6 Propiedades de las principales bacterias sintróficas<sup>a</sup>**

| Género                 | Número de especies conocidas | Filogenia <sup>b</sup>     | Sustratos fermentados en cocultivo <sup>c</sup>                                         |
|------------------------|------------------------------|----------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------|
| <i>Syntrophobacter</i> | 4                            | <i>Deltaproteobacteria</i> | Propionato ( $\text{C}_3$ ), lactato; algunos alcoholes                                 |
| <i>Syntrophomonas</i>  | 9                            | <i>Firmicutes</i>          | Ácidos grasos $\text{C}_4$ - $\text{C}_{18}$ saturados/insaturados; algunos alcoholes   |
| <i>Pelotomaculum</i>   | 2                            | <i>Firmicutes</i>          | Propionato, lactato; algunos alcoholes; algunos compuestos aromáticos                   |
| <i>Syntrophus</i>      | 3                            | <i>Deltaproteobacteria</i> | Benzoato y varios compuestos aromáticos relacionados; algunos ácidos grasos y alcoholes |

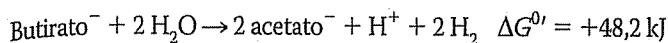
<sup>a</sup>Todos los organismos sintróficos son anaerobios estrictos.

<sup>b</sup>Véanse los Capítulos 14 y 15.

<sup>c</sup>No todas las especies pueden usar las sustancias mencionadas.



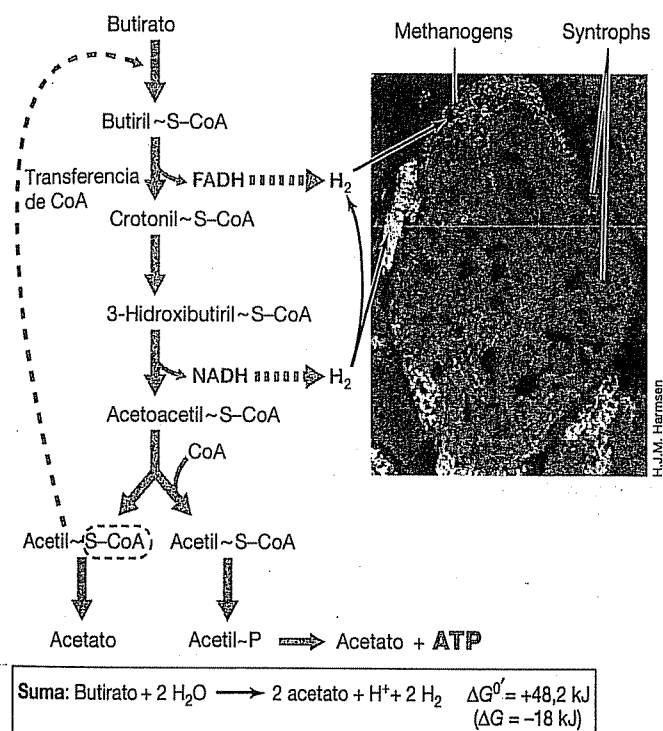
Un segundo ejemplo de simbiosis es la oxidación de un ácido graso como el butirato a acetato y  $H_2$  por la bacteria oxidadora de ácidos grasos *Syntrophomonas* (Figura 13.38):



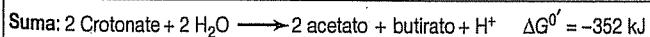
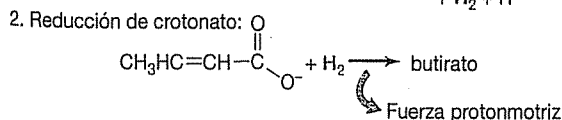
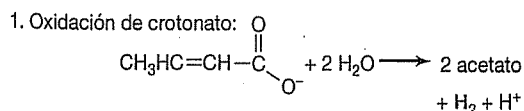
El cambio de energía libre de esta reacción es todavía más desfavorable que el de la oxidación de etanol (Figura 13.37) y, obviamente, en cultivo puro *Syntrophomonas* no crecerá con butirato. Sin embargo, igual que con la fermentación del etanol por *Pelotomaculum*, si el  $H_2$  producido por *Syntrophomonas* es consumido por otro organismo, *Syntrophomonas* crecerá con butirato en cocultivo con este otro organismo. Veamos cómo se produce esto.

### Energética de la transferencia de $H_2$

En una relación simbiótica, la captación de  $H_2$  por otro organismo desplaza el equilibrio de toda la reacción y la hace ir en



#### (a) Cultivo simbiótico



#### (b) Cultivo puro

**Figura 13.38** Energética del crecimiento de *Syntrophomonas* en cultivo simbiótico y en cultivo puro. (a) En un cultivo simbiótico, el crecimiento requiere la presencia de un organismo consumidor de  $H_2$ , como un metanógeno. La producción de  $H_2$  está impulsada por el flujo inverso de electrones, porque los valores de  $E_0'$  de los pares  $FADH$  y  $NADH$  son más electropositivos que los del par  $2 H^+/H_2$ . (b) En el cultivo puro, la captación de energía está vinculada a la respiración anaerobia con la reducción de crotonato a butirato. Foto: micrografía de células de una bacteria simbiótica degradadora de ácidos grasos (rojo) asociada con un metanógeno (amarillo-verde).

sentido de la formación de producto; esto puede afectar en gran medida a la energética de la reacción. La revisión de los principios de la energía libre que se recogen en el Apéndice 1 nos recuerda que la concentración de reactivos y productos en una reacción puede tener un gran efecto en la energética. Normalmente no es el caso en la mayoría de los productos de fermentación, porque no son consumidos a concentraciones extremadamente bajas. Por el contrario, el  $H_2$  se puede consumir a niveles prácticamente indetectables, y a estas concentraciones mínimas la energética de las reacciones se puede ver notablemente afectada.

Por comodidad, se calcula el  $\Delta G^{0'}$  de una reacción en condiciones estándar —concentración 1 molar de productos y reactivos (↔ Sección 3.4)—. En cambio, el término relacionado  $\Delta G$  se calcula a partir de las concentraciones reales de los productos y los reactivos (en el Apéndice 1 se explica cómo calcular  $\Delta G$ ). A concentraciones muy bajas de  $H_2$ , la energética de la oxidación de etanol o ácidos grasos a acetato y  $H_2$ , que son reacciones endergónicas en condiciones estándar, se convierte en exergónica. Por ejemplo, si la concentración de  $H_2$  se mantiene extremadamente baja por consumo de un organismo asociado, el  $\Delta G$  de la oxidación del butirato por *Syntrophomonas* es de  $-18 \text{ kJ}$  (Figura 13.38a). Como hemos visto en la Sección 13.14, este rendimiento relativamente bajo de energía sigue pudiendo sustentar el crecimiento de una bacteria.

### Energética del simbiosis

La obtención de energía en los organismos simbióticos se basa en la fosforilación a nivel de sustrato y en la fosforilación oxidativa. A partir de estudios bioquímicos del catabolismo simbiótico del butirato se ha visto que la fosforilación a nivel de sustrato se produce durante la conversión de acetil-CoA a acetato (Figura 13.38a), aunque en teoría los  $-18 \text{ kJ}$  de energía liberada ( $\Delta G$ ) son insuficientes. No obstante, la energía liberada es suficiente para producir una fracción de  $ATP$ , de modo que es posible que *Syntrophomonas* acople de alguna manera dos o más ciclos de oxidación de butirato a la síntesis de un  $ATP$  por fosforilación a nivel de sustrato.

Muchos organismos, además de llevar un tipo de vida simbiótico también pueden respirar anaerobiamente (Sección 13.16) en cultivos puros por la dismutación de ácidos grasos insaturados (la dismutación es un proceso por el que una molécula de un sustrato se oxida mientras que otra se reduce). Por ejemplo, el crotonato, un producto intermedio en el metabolismo simbiótico del butirato (Figura 13.38a), sustenta el crecimiento de cultivos puros de *Syntrophomonas*. En estas condiciones, una parte del crotonato se oxida a acetato y otra parte se reduce a butirato (Figura 13.38b). Como la reducción del crotonato por *Syntrophomonas* está acoplada a la formación de fuerza protonmotriz, al igual que ocurre en otros tipos de respiración anaerobia que utilizan aceptores orgánicos de electrones (como en la reducción de fumarato a succinato, Sección 13.21), es posible que alguno o algunos pasos del metabolismo simbiótico generen también fuerza protonmotriz. Los organismos simbióticos que fermentan benzoato y propionato, cuyo rendimiento energético ( $\Delta G$ ) es muy reducido, solo unos  $-5 \text{ kJ}$  por reacción, deberán, casi con toda seguridad, bombear protones o algún otro ion.

Independientemente de cómo se sintetiza el  $ATP$  durante el crecimiento simbiótico, estos organismos tienen un problema

energético adicional. En este tipo de metabolismo, los organismos sintróficos producen  $H_2$  ( $E'_0 = -0,42\text{ V}$ ) a partir de donadores de electrones más electropositivos como FADH ( $E'_0 = -0,22\text{ V}$ ) y NADH ( $E'_0 = -0,32\text{ V}$ ), generados durante las reacciones de oxidación de ácidos grasos (Figura 13.38a); es improbable que esto ocurra sin un aporte de energía. Por tanto, una fracción del escaso ATP generado por *Syntrophomonas* durante el crecimiento sintrófico probablemente sea consumido para impulsar las reacciones de flujo inverso de electrones (Sección 13.3) para producir  $H_2$ . Combinando este consumo de energía con el rendimiento energético de por sí bajo de las reacciones sintróficas, resulta evidente que las bacterias sintróficas se desarrollan en una economía energética muy marginal.

Ecología de los organismos sintróficos

Ecológicamente, las bacterias sintróficas son enlaces fundamentales en las etapas anóxicas del ciclo del carbono (↔ Sección 20.2). Los organismos sintróficos consumen productos de fermentación muy reducidos y liberan un producto clave para la respiración anaerobia, el hidrógeno. Sin organismos sintróficos se crearía un cuello de botella en los ambientes anóxicos en los que los aceptores de electrones (diferentes del  $CO_2$ )

fueran limitantes. En cambio, cuando las condiciones son óxicas o hay abundancia de aceptores de electrones alternativos, las relaciones sintróficas no son necesarias. Por ejemplo, si existe oxígeno o nitrato disponible como aceptor de electrones, la energética de la respiración de un ácido graso o un alcohol es tan favorable que no hacen falta las relaciones sintróficas. Por tanto, la sintrofia es característica del catabolismo anóxico en el que principalmente la metanogénesis o la acetogénesis son los procesos terminales en el ecosistema. La metanogénesis es un proceso importante en la biodegradación anóxica de las aguas residuales, y los estudios microbiológicos de los gránulos de lodo que se forman en estos sistemas han demostrado la estrecha relación física que se desarrolla entre el productor y el consumidor de  $H_2$  en estos hábitats (foto de la Figura 13.38a).

MINIRREVISIÓN

- Dé un ejemplo de transferencia interespecífica de  $H_2$ . ¿Por qué se dice que ambos organismos se benefician de este proceso?
- ¿Por qué un cultivo puro de *Syntrophomonas* puede crecer con crotonato pero no con butirato?

IV • Respiración anaerobia

En el Capítulo 3 analizamos el proceso de la respiración aerobia. Como apuntamos allí, el oxígeno actúa como *aceptor terminal de electrones* aceptando electrones que han viajado a través de una cadena de transporte de electrones. No obstante, también vimos que se podían usar otros aceptores de electrones distintos del oxígeno, en cuyo caso el proceso recibe el nombre de **respiración anaerobia**. En esta sección estudiaremos estas acciones con más detalle.

3.16 Principios de la respiración anaerobia

Las bacterias que realizan respiración anaerobia tienen cadenas de transporte de electrones que contienen las proteínas de transporte de electrones típicas que hemos visto en la respiración aerobia, la fotosíntesis y la quimiolitotrofia —citocromos, flavinas, ferrosulfoproteínas y otras—. En algunos organismos, como las bacterias desnitrificantes, la respiración anaerobia compete con la respiración aerobia. En estos casos, ante la ausencia de oxígeno el organismo respirará preferentemente de manera aerobia. Otros muchos organismos que obtienen energía mediante la respiración anaerobia son anaerobios estrictos, y por tanto son incapaces de respirar oxígeno, que incluso les puede resultar letal.

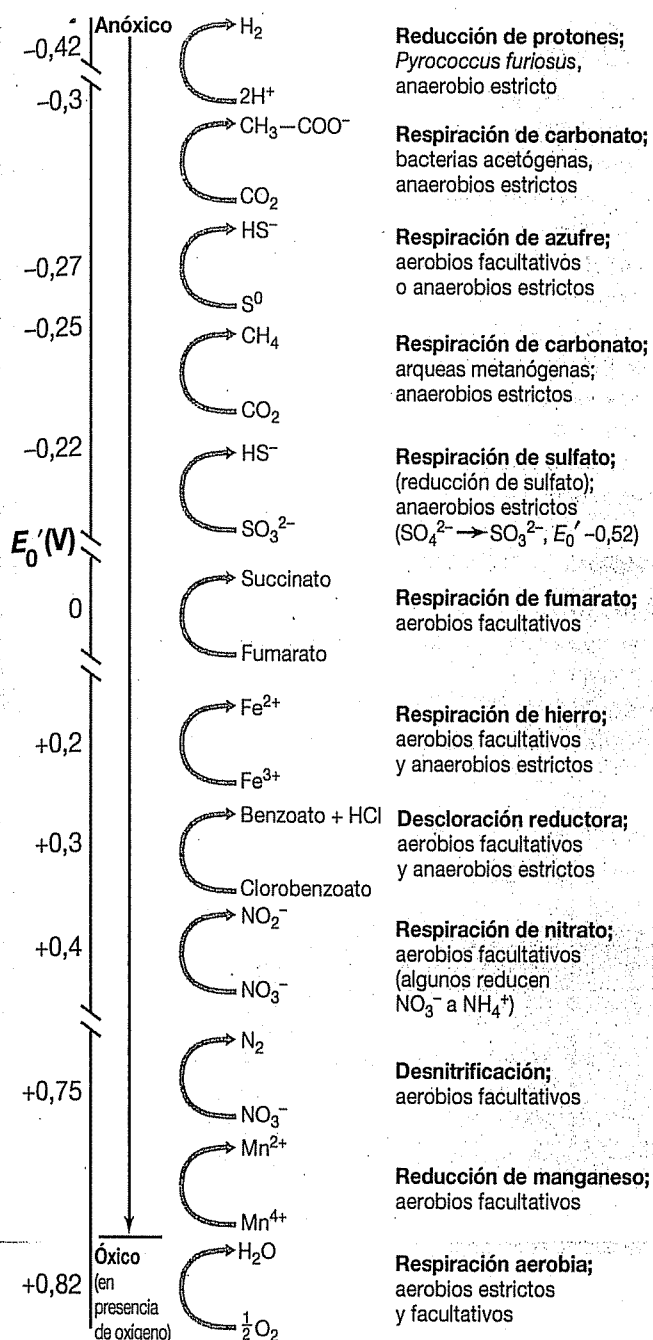
Aceptores alternativos de electrones a escala redox

La energía liberada en la oxidación de un donador de electrones usando oxígeno como aceptor es mayor que la que se obtiene al mismo compuesto es oxidado con un aceptor de electrones diferente (↔ Figura 3.9). Estas diferencias de energía se ven evidentes al observar los potenciales de reducción de

cada aceptor (Figura 13.39). Como el par  $O_2/H_2O$  es el más electropositivo, cuando se usa el  $O_2$  como aceptor terminal de electrones se libera más energía que con cualquier otro aceptor. Por este motivo la respiración aerobia es el proceso dominante y, en un organismo en el que ambos procesos sean posibles, se excluye la respiración anaerobia. Otros aceptores de electrones cercanos al par  $O_2/H_2O$  son el ion mangánico ( $Mn^{4+}$ ), el hierro férrico ( $Fe^{3+}$ ), el nitrato ( $NO_3^-$ ) y el nitrito ( $NO_2^-$ ). Otros ejemplos de aceptores más electronegativos son el sulfato ( $SO_4^{2-}$ ), el azufre elemental ( $S^0$ ) y el dióxido de carbono ( $CO_2$ ); los organismos que utilizan estos aceptores normalmente no son aerobios facultativos y, por tanto, están obligados a un tipo de vida anaerobia. En la Figura 13.39 se muestra un resumen de los tipos más comunes de respiración anaerobia.

Reducciones asimiladoras y desasimiladoras

Algunos compuestos inorgánicos como nitratos, sulfatos y dióxido de carbono son reducidos por muchos organismos como fuente de nitrógeno, azufre y carbono celular, respectivamente. Los productos finales de estas reducciones son, respectivamente, los grupos amino ( $-NH_2$ ) de aminoácidos y otras sustancias nitrogenadas, los grupos sulfhidrilo ( $-SH$ ) de diversos compuestos celulares con azufre, y el carbono orgánico que se encuentra en todos los constituyentes celulares. Cuando el nitrato, el sulfato o el dióxido de carbono se reducen con esta finalidad, se dice que *se asimilan*, y el proceso de reducción se llama *reducción asimiladora*. El metabolismo asimilador es conceptual y fisiológicamente bastante diferente de la reducción de nitrato, sulfato o dióxido de carbono durante la obtención de energía en el metabolismo. Para distinguir estos dos tipos de reducción, el uso de estos compuestos como aceptores de electrones con fines energéticos se llama *reducción desasimiladora*.



**Figura 13.39** Formas principales de respiración anaerobia. Los pares redox están ordenados desde el  $E'_0$  más electronegativo (arriba) hasta el  $E'_0$  más electropositivo (abajo). Véase la Figura 3.9 para comparar cómo varían los rendimientos energéticos de estos tipos de respiración anaerobia.

Los metabolismos asimilador y desasimilador son muy diferentes. En el metabolismo asimilador solo se reduce la cantidad del compuesto (nitrato, sulfato o dióxido de carbono) suficiente para satisfacer las necesidades de biosíntesis, y los productos finalmente son convertidos en material celular en forma de macromoléculas u otras biomoléculas. En cambio, en el metabolismo desasimilador se reduce una gran cantidad del aceptor de electrones, y los productos reducidos son moléculas pequeñas (nitrógeno, sulfuro de hidrógeno o metano, por ejemplo) que se excretan de la célula.

La mayoría de los organismos lleva a cabo diversos tipos de metabolismo asimilador, mientras que solo unos pocos realizan un metabolismo desasimilador. Respecto a los donadores

de electrones, prácticamente todos los compuestos orgánicos degradables de manera aerobia lo son también en condiciones anóxicas por una o más formas de respiración anaerobia. Además, varias sustancias inorgánicas pueden ser también donadores de electrones siempre que el potencial de reducción de sus pares redox sea más electronegativo que el del par aceptor en la respiración anaerobia (Figura 13.39).

### MINIRREVISIÓN

- ¿En qué se diferencia la respiración aerobia de la anaerobia y por qué la respiración aerobia reprime la anaerobia?
- Con el hidrógeno como donador de electrones, ¿por qué la reducción de nitrato es una reacción más favorable que la de azufre elemental?

## 13.17 Reducción de nitrato y desnitrificación

Los compuestos de nitrógeno inorgánicos forman parte de los aceptores de electrones más habituales en la respiración anaerobia. En la Tabla 13.7 se resumen las formas más importantes de nitrógeno inorgánico con sus estados de oxidación.

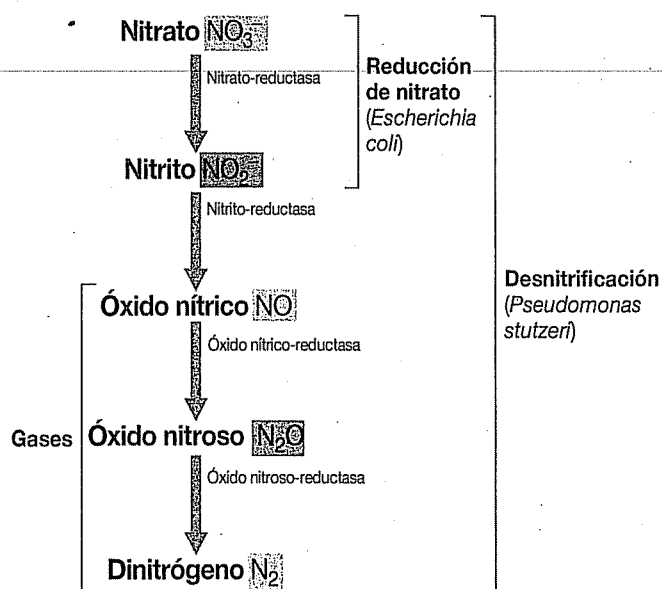
Uno de los aceptores de electrones alternativos más habituales con fines desasimiladores es el nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ), que se puede reducir con dos electrones a nitrito ( $\text{NO}_2^-$ ), o más todavía a óxido nítrico (NO), óxido nitroso ( $\text{N}_2\text{O}$ ) y nitrógeno molecular ( $\text{N}_2$ ). El NO, el  $\text{N}_2\text{O}$  y el  $\text{N}_2$ , al ser gases, se pueden dispersar en el ambiente, y su producción biológica se llama **desnitrificación** (Figura 13.40). Para la agricultura, la desnitrificación es un proceso perjudicial, porque elimina del suelo nitrato, que a menudo se añade en los fertilizantes. Sin embargo, para un proceso como el tratamiento de aguas residuales, la desnitrificación es beneficiosa porque elimina de los vertidos de aguas residuales el nitrógeno fijado, que es uno de los grandes estimuladores del crecimiento de las algas en ríos y lagos (véase Secciones 19.8, 21.6 y 21.7).

### Microorganismos desnitrificadores

La mayoría de las bacterias desnitrificadoras son filogenéticamente proteobacterias, y fisiológicamente son aerobios facultativos. La respiración aerobia se produce cuando hay oxígeno en

**Tabla 13.7** Estados de oxidación de los principales compuestos nitrogenados

| Compuesto                              | Estado de oxidación del átomo de N |
|----------------------------------------|------------------------------------|
| N orgánico ( $-\text{NH}_2$ )          | -3                                 |
| Amoníaco ( $\text{NH}_3$ )             | -3                                 |
| Gas nitrógeno ( $\text{N}_2$ )         | 0                                  |
| Óxido nitroso ( $\text{N}_2\text{O}$ ) | +1 (promedio por N)                |
| Óxido nítrico (NO)                     | +2                                 |
| Nitrito ( $\text{NO}_2^-$ )            | +3                                 |
| Dióxido de nitrógeno ( $\text{NO}_2$ ) | +4                                 |
| Nitrato ( $\text{NO}_3^-$ )            | +5                                 |



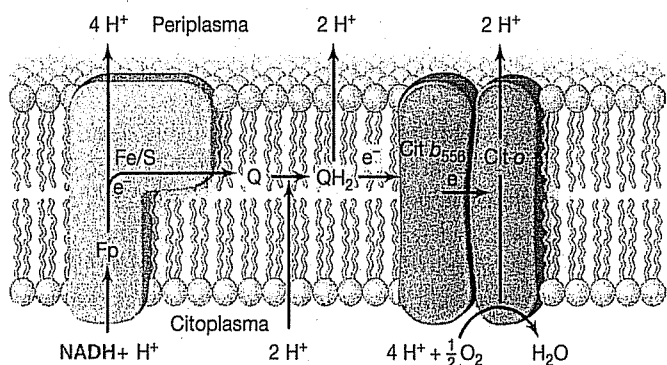
**Figura 13.40** Etapas de la reducción desasimiladora de nitrato.

Algunos organismos solo pueden llevar a cabo la primera etapa. En condiciones anóxicas todas las enzimas que intervienen se desinhiben. Además, se sabe que algunos procariontes pueden reducir nitrato a amonio en el metabolismo desasimilador. Obsérvese que los colores usados aquí coinciden con los de la Figura 13.41.

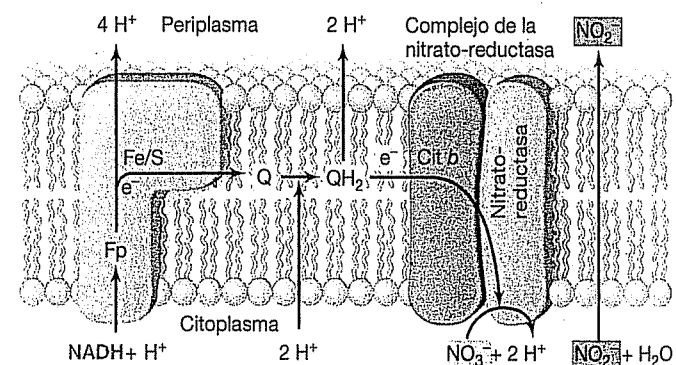
el medio, incluso cuando también hay nitrato. Muchas bacterias desnitrificadoras también reducen anaerobiamente otros aceptores de electrones como el  $\text{Fe}^{3+}$  y algunos aceptores orgánicos (Sección 13.21), y algunos desnitrificadores pueden incluso realizar algún tipo de fermentación. Así pues, las bacterias desnitrificadoras son metabólicamente diversas en cuanto a mecanismos alternativos de generación de energía. Algunas especies de arqueas pueden crecer anaerobiamente mediante reducción del nitrato a nitrito, y unas cuantas pueden llevar a cabo procesos de desnitrificación. Curiosamente, se ha visto que hay al menos un eucariota desnitrificador: el protista *Globobulimina pseudospinescens*, una ameba con teca (un foraminífero, Sección 17.7), puede desnitrificar y probablemente utiliza esta forma de metabolismo en su hábitat, los sedimentos marinos anóxicos.

### Bioquímica de la reducción desasimiladora de nitrato

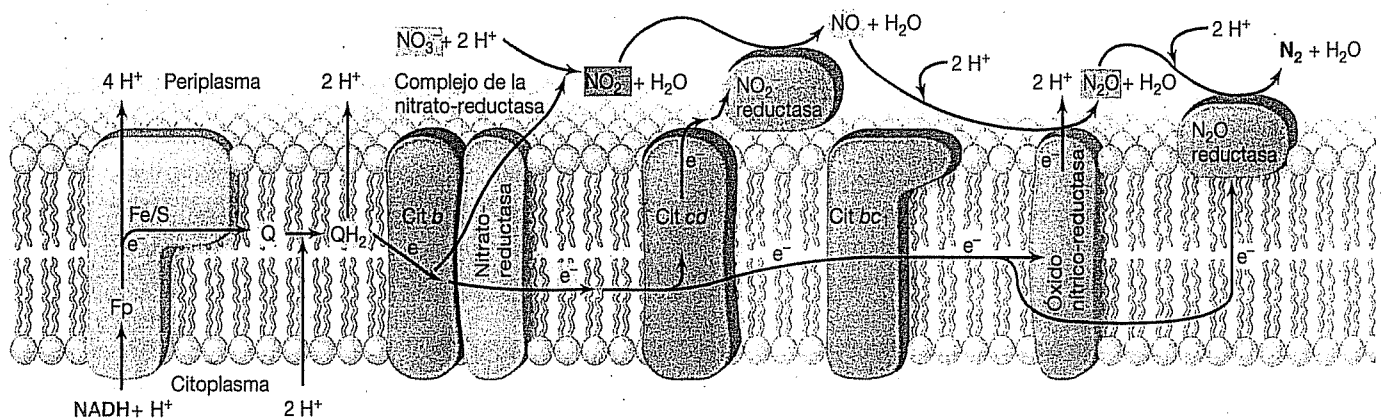
En la Figura 13.41 se ofrece una visión comparada de las rutas de transporte de electrones de la respiración aerobia, la respiración de nitrato y la desnitrificación. La enzima que cataliza la primera etapa de la reducción desasimiladora de nitrato es la *nitrato-reductasa*, una enzima asociada a la membrana que



(a) Respiración aerobia



(b) Reducción de nitrato



(c) Desnitrificación

**Figura 13.41** Respiración y respiración anaerobia basada en el nitrato. Procesos del transporte de electrones en la membrana de *Escherichia coli* cuando se utiliza (a)  $\text{O}_2$  o (b)  $\text{NO}_3^-$  como aceptor de electrones y el donador de electrones es NADH. Fp, flavoproteína; Q, ubiquinona. Cuando abunda el oxígeno, la secuencia de transportadores es  $\text{cit } b_{558} \rightarrow \text{cit } c_1 \rightarrow \text{O}_2$ . Sin embargo, cuando hay poco oxígeno (no se muestra), la secuencia es  $\text{cit } b_{558} \rightarrow \text{cit } d \rightarrow \text{O}_2$ . Obsérvese que se trasladan más protones por cada dos electrones aerobiamente que anaerobiamente durante el transporte de electrones cuando el nitrato es el aceptor de electrones, porque la oxidasa terminal aerobia (cit  $c_1$ ) bombea dos protones. (c) Esquema del transporte de electrones en membranas de *Pseudomonas stutzeri* durante la desnitrificación. La nitrato-reductasa y la óxido nítrico-reductasa son proteínas integrales de membrana, mientras que la nitrito-reductasa y la óxido nitroso-reductasa son enzimas periplasmáticas.

contiene molibdeno y cuya síntesis está inhibida por el oxígeno. Todas las enzimas posteriores de la ruta están reguladas de manera coordinada, de modo que también son inhibidas por el oxígeno. Pero para que estas enzimas se expresen totalmente, además de condiciones anóxicas, tiene que haber también nitrato en el medio.

El primer producto de la reducción del nitrato es el nitrito ( $\text{NO}_2^-$ ), y después actúa la nitrito-reductasa reduciéndolo a óxido nítrico (NO) (Figura 13.41c). Algunos organismos pueden reducir el nitrito a amoníaco ( $\text{NH}_3$ ) en un proceso desasimilador, pero lo más importante de ese proceso es la producción de productos gaseosos —*desnitrificación*—, porque algunos productos de la desnitrificación, especialmente el óxido nitroso ( $\text{NO}_2$ ) y el óxido nítrico (NO), causan un impacto ambiental. El óxido nitroso se puede convertir en óxido nítrico por efecto de la luz del sol, y este reacciona con el ozono ( $\text{O}_3$ ) en la parte superior de la atmósfera para formar nitrito. Cuando llueve, el nitrito vuelve a la Tierra en forma de ácido nitroso ( $\text{HNO}_2$ ) en la lluvia ácida.

La bioquímica de la reducción desasimiladora del nitrato se ha estudiado con detalle en *Escherichia coli*, en la que el nitrato se reduce únicamente a nitrito, y en *Paracoccus denitrificans* y *Pseudomonas stutzeri*, en los que se produce desnitrificación. La nitrito-reductasa de *E. coli* acepta electrones de un citocromo de tipo *b*; en la Figura 13.41a, *b* se puede ver una comparación de la cadena de transporte de electrones de células de *E. coli* aerobias y la de células de *E. coli* que respiran nitrato. A causa del potencial de reducción del par  $\text{NO}_3^-/\text{NO}_2^-$  (+0,43 V), durante la reducción de nitrato se bombean menos protones que en la respiración aerobia ( $\text{O}_2/\text{H}_2\text{O}$ , +0,82 V). En *P. denitrificans* y *P. stutzeri* se forman óxidos de nitrógeno a partir del nitrito por acción de las enzimas nitrito-reductasa, óxido nítrico-reductasa y óxido nitroso-reductasa. Durante estas reacciones de transporte de electrones se establece una fuerza protonmotriz y la ATPasa la acopla con la síntesis de ATP (Figura 13.41c).

### MINIRREVISIÓN

- En *Escherichia coli*, ¿por qué se libera más energía en la respiración aerobia que durante la reducción de nitrato?
- ¿En qué se diferencian los productos de la reducción del nitrato en *E. coli* y en *Pseudomonas*?
- ¿En qué parte de la célula se encuentra la nitrito-reductasa desasimiladora? ¿Qué metal poco frecuente contiene?

## 13.18 Reducción de sulfato y de azufre

Algunos compuestos inorgánicos del azufre son aceptores importantes de electrones en la respiración anaerobia. En la Tabla 13.8 se muestra un resumen de los estados de oxidación de los principales compuestos de azufre. El sulfato ( $\text{SO}_4^{2-}$ ), la forma más oxidada de azufre, es reducido por las bacterias reductoras de sulfato (o *sulfatorreductoras*), un grupo muy diverso de bacterias anaerobias estrictas de amplia distribución en la naturaleza. El producto final de la reducción del sulfato es el sulfuro de hidrógeno ( $\text{H}_2\text{S}$ ), un producto natural importante que participa en muchos procesos biogeoquímicos (↗ Secciones 20.4 y 21.10). Las especies del género *Desulfovibrio*, en concreto *D. desulfuricans*, se han estudiado

**Tabla 13.8** Compuestos de azufre y donadores de electrones para la reducción del sulfato

| Compuesto                                                                       | Estado de oxidación del átomo de S |
|---------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------|
| <i>Estados de oxidación de compuestos de azufre fundamentales</i>               |                                    |
| S orgánico ( $\text{R-SH}$ )                                                    | -2                                 |
| Sulfuro de hidrógeno ( $\text{H}_2\text{S}$ )                                   | -2                                 |
| Azufre elemental ( $\text{S}^0$ )                                               | 0                                  |
| Tiosulfato ( $-\text{S-SO}_3^{2-}$ )                                            | -2/+6                              |
| Dióxido de azufre ( $\text{SO}_2$ )                                             | +4                                 |
| Sulfito ( $\text{SO}_3^{2-}$ )                                                  | +4                                 |
| Sulfato ( $\text{SO}_4^{2-}$ )                                                  | +6                                 |
| <i>Algunos donadores de electrones utilizados para la reducción del sulfato</i> |                                    |
| Hidrógeno molecular                                                             | Acetato                            |
| Lactato                                                                         | Propionato                         |
| Piruvato                                                                        | Butirato                           |
| Etanol y otros alcoholes                                                        | Ácidos grasos de cadena larga      |
| Fumarato                                                                        | Benzoato                           |
| Malato                                                                          | Indol                              |
| Colina                                                                          | Varios hidrocarburos               |

extensamente, y las propiedades generales de las bacterias reductoras de sulfato se detallan en la Sección 14.9.

Al igual que ocurre con el nitrato (Sección 13.17), es necesario distinguir entre metabolismo del sulfato asimilador y desasimilador. Muchos organismos, plantas, algas, hongos y la mayoría de los procariotas, incorporan sulfato para cubrir necesidades de azufre para la biosíntesis; se trata de un metabolismo asimilador. En cambio, la capacidad de utilizar sulfato como aceptor de electrones para fijar energía requiere una reducción a gran escala y está restringida a las bacterias reductoras de sulfato. Estos organismos producen sulfuro de hidrógeno en grandes cantidades y lo excretan de las células, de manera que queda libre para poder ser oxidado por el aire, usado por otros organismos o combinado con metales para formar sulfuros metálicos.

### Bioquímica y energética de la reducción de sulfato

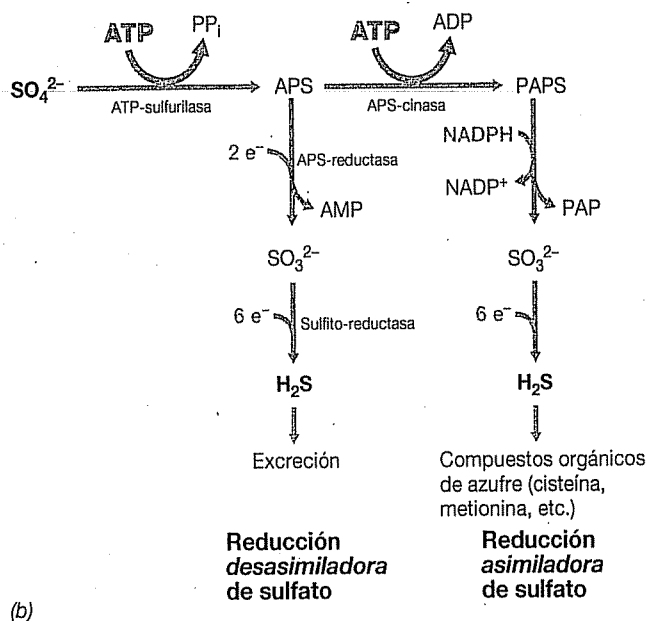
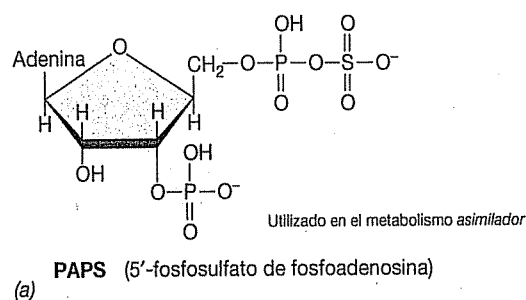
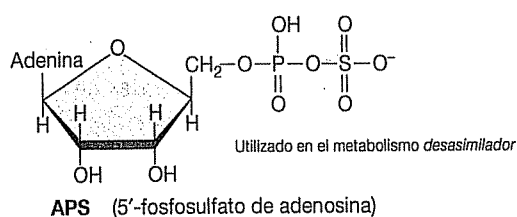
Como muestran los potenciales de reducción de la Tabla A1.2 y la Figura 13.39, el sulfato es un aceptor de electrones mucho menos favorable que el oxígeno o el nitrato. No obstante, de la reducción del sulfato se obtiene la energía libre suficiente para sintetizar ATP cuando un donador de electrones es oxidado y produce NADH o FADH. En la Tabla 13.8 se indican algunos de los donadores de electrones utilizados por las bacterias reductoras de sulfato. Prácticamente todas las especies utilizan hidrógeno ( $\text{H}_2$ ), mientras que el uso de otros donadores está más restringido. Por ejemplo, el lactato y el piruvato son ampliamente usados por especies que viven en ambientes anóxicos de agua dulce, mientras que el uso del acetato y de ácidos grasos de cadena larga está más extendido entre las bacterias reductoras de sulfato marinas. Se conocen muchos tipos morfológicos y fisiológicos de bacterias reductoras de sulfato, y a excepción de *Archaeoglobus* (↗ Sección 16.5), un género de



*Archaea*, todos los organismos reductores de sulfato conocidos son bacterias (↔ Sección 14.9).

La reducción de sulfato a sulfuro de hidrógeno requiere ocho electrones y se desarrolla a través de una serie de etapas intermedias. La reducción de sulfato requiere la *activación* previa de este compuesto en una reacción que consume ATP. La enzima ATP-sulfurilasa cataliza la unión de sulfato a un fosfato del ATP para formar *fosfosulfato de adenosina* (APS) como se muestra en la Figura 13.42a. La activación eleva el potencial reductor extremadamente electronegativo del par  $\text{SO}_4^{2-}/\text{SO}_3^{2-}$  ( $-0,52 \text{ V}$ ) a prácticamente  $0 \text{ V}$ , lo que posibilita la reducción del sulfato con donadores de electrones como NADH ( $-0,32 \text{ V}$ ).

En la reducción desasimiladora del sulfato, el sulfato del APS es reducido directamente a sulfito ( $\text{SO}_3^{2-}$ ) por la enzima APS-reductasa con liberación de AMP. En la reducción asimiladora se añade otro fosfato al APS para formar *fosfosulfato de*

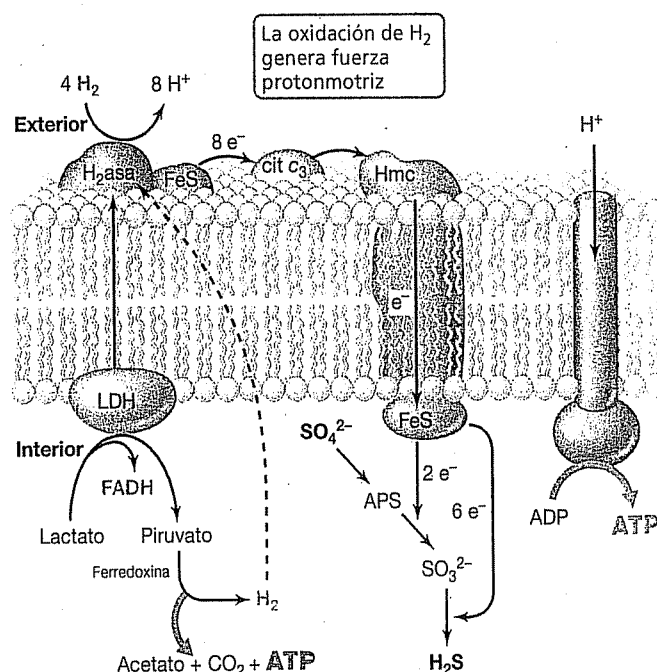


**Figura 13.42 Bioquímica de la reducción de sulfato: sulfato activado.** (a) Se pueden sintetizar dos formas de sulfato activo: 5'-fosfosulfato de adenosina (APS) y 5'-fosfosulfato de fosfoadenosina (PAPS). Ambos son derivados del difosfato de adenosina (ADP) donde el segundo fosfato del ADP ha sido reemplazado por el sulfato. (b) Esquemas de la reducción asimiladora y desasimiladora de sulfato.

*fosfoadenosina* (PAPS, del inglés *phosphoadenosine phosphosulfate*) (Figura 13.42a), y solo entonces se reduce el sulfato. No obstante, en ambos casos el producto de la reducción del sulfato es el sulfito ( $\text{SO}_3^{2-}$ ). Una vez que se ha formado el sulfito, es reducido a sulfuro de hidrógeno mediante la actividad de la sulfito-reductasa (Figuras 13.42 y 13.43).

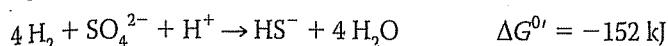
Durante la reducción desasimiladora de sulfato, las reacciones de transporte de electrones generan fuerza protonmotriz y esta impulsa la síntesis de ATP por acción de la ATPasa. Un transportador de electrones importante en este proceso es el *citocromo  $c_3$* , un citocromo periplasmático de potencial bajo (Figura 13.43). El citocromo  $c_3$  acepta electrones de una hidrogenasa periplasmática y los transfiere a un complejo proteínico asociado a la membrana. Este complejo, llamado *Hmc*, transporta los electrones a través de la membrana citoplasmática y los transfiere a la APS-reductasa y la sulfito-reductasa, enzimas citoplasmáticas que generan sulfito y sulfuro, respectivamente (Figura 13.43).

La hidrogenasa desempeña una función fundamental en la reducción de sulfato si *Desulfovibrio* está creciendo en hidrógeno per se o en un compuesto orgánico como el lactato, porque este se convierte en acetato a través del piruvato (la mayor parte del acetato se excreta o se asimila en forma de material celular porque *Desulfovibrio* no puede oxidar el acetato a  $\text{CO}_2$ ) con producción de hidrógeno. Este hidrógeno atraviesa la membrana citoplasmática y es oxidado por la hidrogenasa periplasmática; los electrones resultantes vuelven al sistema y los protones generan fuerza protonmotriz (Figura 13.43). Por cada molécula de sulfato reducida a  $\text{HS}^-$  por parte del hidrógeno



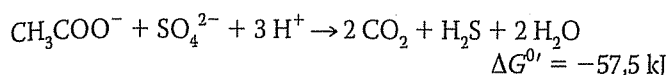
**Figura 13.43 Transporte de electrones y fijación de la energía en las bacterias reductoras de sulfato.** Además del externo, el hidrógeno producido por el catabolismo de compuestos orgánicos como el lactato y el piruvato pueden alimentar la hidrogenasa. Las enzimas hidrogenasa ( $\text{H}_2\text{ase}$ ), el citocromo ( $\text{cit } c_3$ ) y un complejo citocromico ( $\text{Hmc}$ ) son proteínas periplasmáticas. Una proteína diferente envía electrones a través de la membrana citoplasmática del  $\text{Hmc}$  a una ferrosulfoproteína ( $\text{FeS}$ ) del citoplasma que suministra electrones a la APS-reductasa (para formar  $\text{SO}_3^{2-}$ ) y a la sulfito-reductasa (para formar  $\text{H}_2\text{S}$ , Figura 14.14b). LDH, lactato-deshidrogenasa.

se produce una molécula neta de ATP mediante la reacción siguiente:



Cuando el donador de electrones es el lactato o el piruvato, se produce ATP no solo a partir de la fuerza protonmotriz, sino también por fosforilación a nivel de sustrato durante la oxidación del piruvato (a través de la acetil-CoA y del fosfato de acetil, Tabla 13.3) a acetato y  $\text{CO}_2$  (Figura 13.43).

Las especies de bacterias sulfatorreductoras marinas, pero no las de agua dulce, pueden acoplar la oxidación del acetato y los ácidos grasos de cadena larga a  $\text{CO}_2$  y la reducción de sulfato:

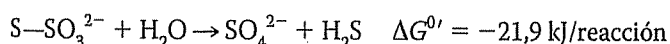


El mecanismo de oxidación del acetato en la mayoría de estas especies es la *ruta de la acetil-CoA*, una serie de reacciones reversibles utilizadas por muchos anaerobios para la síntesis o la oxidación de acetato (Sección 13.19). Unas pocas bacterias reductoras de sulfato también pueden crecer autotróficamente con hidrógeno. En estas condiciones, los organismos usan la ruta de la acetil-CoA para producir acetato como fuente de carbono. Estas especies se pueden cultivar en un medio carente de compuestos orgánicos y que contenga solamente sales minerales, sulfato,  $\text{CO}_2$  e hidrógeno.

## Metabolismos especiales de las bacterias reductoras de sulfato

Algunas especies de bacterias reductoras de sulfato pueden catalizar reacciones poco frecuentes no características de todas las especies, como son la *dismutación*, la *oxidación de fosfito* y la *reducción de azufre*.

La dismutación es un proceso por el cual una molécula de una sustancia es oxidada y una segunda molécula es reducida, de manera que se forman dos productos diferentes. Por ejemplo, *Desulfovibrio sulfodismutans* puede dismutar el tiosulfato ( $\text{S}-\text{SO}_3^{2-}$ ) como sigue:



Obsérvese que en esta reacción el átomo de azufre de la derecha del compuesto  $\text{S}-\text{SO}_3^{2-}$  es oxidado (para formar  $\text{SO}_4^{2-}$ ) mientras que el átomo de la izquierda es reducido (y forma  $\text{H}_2\text{S}$ ). La energía libre disponible que procede de la oxidación del tiosulfato por *D. sulfodismutans* es insuficiente para acoplar la fosforilación a nivel de sustrato, así que en cambio se acopla a una bomba de protones que establece una fuerza protonmotriz. Otros compuestos reducidos de azufre como el sulfito ( $\text{SO}_3^{2-}$ ) y el azufre elemental ( $\text{S}^0$ ) también se pueden dismutar. Estas formas de metabolismo del azufre permiten a las bacterias reductoras de sulfato recuperar energía de los productos intermedios de azufre producidos en la oxidación del sulfuro de hidrógeno por los quimiolitótrofos del azufre que coexisten con ellas en la naturaleza y también de los productos intermedios generados en su propio metabolismo durante la reducción del sulfato (Figura 13.42b).

Al menos una bacteria reductora de sulfato puede acoplar la oxidación de fosfito ( $\text{HPO}_3^-$ ) con la reducción de sulfato. Esta reacción quimiolitotrófica produce fosfato y sulfuro:



Esta bacteria, *Desulfotignum phosphitoxidans*, es autótrofa y anaerobia estricta, como debe serlo necesariamente, pues el fosfito se oxida espontáneamente en presencia de aire. Las fuentes naturales de fosfito probablemente sean los compuestos organofosforados llamados *fosfonatos*, que son generados por la degradación anóxica de varios compuestos orgánicos de fósforo. Junto con la dismutación del azufre (que también es un proceso quimiolitotrófico) y la utilización del hidrógeno molecular, la oxidación del fosfito resalta la diversidad de reacciones quimiolitotróficas que llevan a cabo las bacterias reductoras de sulfato.

## Reducción del azufre

Además del sulfato, la mayoría de las bacterias reductoras de sulfato también pueden obtener energía de la reducción del azufre elemental a sulfuro ( $\text{S}^0 + \text{H}_2 \rightarrow \text{H}_2\text{S}$ ). Y una serie de bacterias y arqueas que no son reductoras de sulfato también pueden reducir azufre en la respiración anaerobia. Son los procariotas *reductores de azufre*, un grupo numeroso que normalmente coexiste con las bacterias reductoras de sulfato en hábitats anóxicos ricos en azufre.

Los electrones para la reducción del azufre proceden del hidrógeno o de algún o algunos compuestos orgánicos. Por ejemplo, *Desulfuromonas acetoxidans* puede oxidar acetato o etanol a  $\text{CO}_2$  acoplado a la reducción de azufre a sulfuro de hidrógeno. Los reductores de azufre carecen de la capacidad para activar el sulfato a APS (Figura 13.42) y esto presumiblemente les impide usar el sulfato como aceptor de electrones. *Desulfuromonas* contiene varios citocromos, entre ellos un análogo del citocromo  $c_3$ , que es un transportador de electrones fundamental en las bacterias reductoras de sulfato. En cultivo, algunos reductores de azufre como *Desulfuromonas* también pueden usar también  $\text{Fe}^{3+}$  como aceptor de electrones en lugar del azufre, pero el azufre es probable que sea el principal aceptor de electrones utilizado en la naturaleza. Es esta reducción de los compuestos oxidados de azufre y la producción de sulfuro de hidrógeno lo que conecta las bacterias reductoras de azufre con las reductoras de sulfato desde un punto de vista ecológico.

## MINIRREVISIÓN

- ¿Cómo se convierte el sulfato en sulfito durante la reducción desasimiladora de sulfato? ¿En qué se diferencia *Desulfuromonas* de *Desulfovibrio* desde un punto de vista fisiológico?
- Compare el crecimiento de *Desulfovibrio* con hidrógeno y con lactato como donadores de electrones.
- Dé un ejemplo de dismutación de azufre.

## 13.19 Acetogénesis

El dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ) suele ser abundante en los hábitats anóxicos porque es un producto mayoritario del metabolismo energético de los quimiorganótrofos anaerobios. Dos grandes grupos de procariotas anaerobios estrictos usan el  $\text{CO}_2$  como aceptor de electrones para la conservación de la energía. Uno de ellos es el de los *acetógenos*, y hablaremos de él a continuación. El otro grupo, los *metanógenos*, se abordarán en la siguiente sección. El hidrógeno ( $\text{H}_2$ ) es un importante donador de electrones

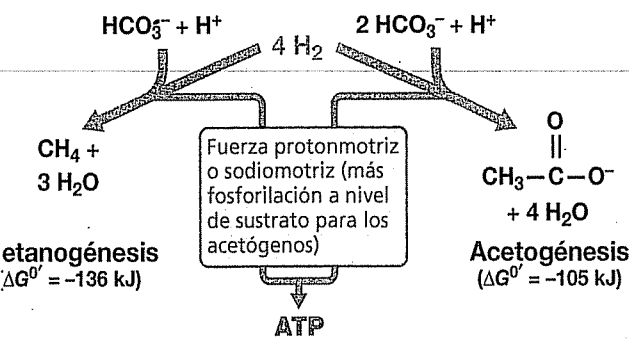


Figura 13.44 Comparación de los procesos de metanogénesis y acetogénesis. Obsérvese la diferencia de energía libre liberada en las reacciones.

Para ambos tipos de organismos, y en la Figura 13.44 se muestra una visión general de su metabolismo energético: acetogénesis y metanogénesis, respectivamente. Ambos procesos están acoplados a bombas de iones, ya sean protones (H<sup>+</sup>) o iones de sodio (Na<sup>+</sup>), como mecanismo de fijación de la energía, y estas bombas alimentan las ATPasas de la membrana. La ruta de la acetogénesis también obtiene energía mediante una reacción de fosforilación a nivel de sustrato.

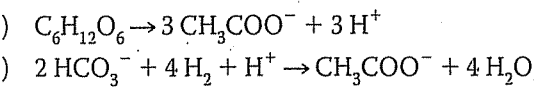
Organismos y rutas metabólicas

Los acetógenos llevan a cabo la reacción

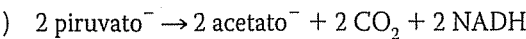


Además de hidrógeno, entre los donadores de electrones para la acetogénesis hay varios compuestos C<sub>1</sub> como el metanol, algunos compuestos aromáticos metoxilados, azúcares, alcoholes, ácidos orgánicos, aminoácidos y ciertas bases nitrogenadas, según el organismo. Muchos acetógenos también pueden reducir nitrato (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>) y tiosulfato (S<sub>2</sub>O<sub>3</sub><sup>2-</sup>) en metabolismos quimioasimiladores. No obstante, la reducción de CO<sub>2</sub> es la principal reacción de relevancia ecológica.

Un elemento común entre los acetógenos es la ruta de la reducción de CO<sub>2</sub>. Los acetógenos reducen CO<sub>2</sub> a acetato mediante la ruta de la acetil-CoA, que es la principal ruta de los anaerobios estrictos para la producción o la oxidación del acetato (véase la Figura 13.45). En la Tabla 13.9 se recogen los usos que producen u oxidan acetato a través de la ruta de la acetil-CoA. Los acetógenos como *Acetobacterium woodii* o *Clostridium acetificum* pueden crecer quimioorganotróficamente por oxidación de azúcares (reacción 1) o quimiolitotóticamente y autotóticamente a través de la reducción de CO<sub>2</sub> a acetato con el hidrógeno como donador de electrones (reacción 2). En cualquier caso, el único producto es el acetato:



Los acetógenos catabolizan la glucosa a través de la glicólisis y convierten una molécula de glucosa en dos de piruvato y dos de acetato. A partir de aquí se producen dos moléculas de acetato:

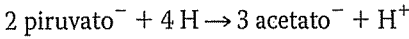


El tercer acetato de la reacción 1 viene de la reacción 2 usando los dos moléculas de CO<sub>2</sub> generadas en la reacción 3 más los 2

Tabla 13.9 Organismos que utilizan la ruta de la acetil-CoA

- I. Síntesis del acetato con fines energéticos  
*Acetoanaerobium noterae*  
*Acetobacterium woodii*  
*Acetobacterium wieringae*  
*Acetogenium kivui*  
*Acetitomaculum ruminis*  
*Clostridium acetificum*  
*Clostridium formaceticum*  
*Clostridium ljungdahlii*  
*Moorella thermoacetica*  
*Desulfotomaculum orientis*  
*Sporomusa paucivorans*  
*Eubacterium limosum* (también produce butirato)  
*Treponema primitia* (del intestino de los termites)
- II. Síntesis de acetato para biosíntesis celular  
Acetógenos  
Metanógenos  
Bacterias reductoras de sulfato
- III. Oxidación del acetato con fines energéticos  
Reacción:  $\text{Acetato} + 2\text{H}_2\text{O} \rightarrow 2\text{CO}_2 + 8\text{H}$   
Reductores de sulfato del grupo II (diferentes de *Desulfobacter*)  
Reacción:  $\text{Acetato} \rightarrow \text{CO}_2 + \text{CH}_4$   
Metanógenos acetótrofos (*Methanosarcina*, *Methanosaeta*)

NADH generados en la glicólisis y los 2 NADH generados en la oxidación de dos piruvatos y dos acetatos [reacción 3]. Empezando en el piruvato, entonces, la producción total de acetato se puede plasmar como

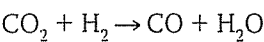


La mayoría de las bacterias acetógenas que producen acetato en el metabolismo energético son bacterias grampositivas, y muchas de ellas son especies de los géneros *Clostridium* o *Acetobacterium* (Tabla 13.9). Otras pocas grampositivas y muchas gramnegativas y arqueas diferentes usan la ruta de la acetil-CoA para la autotrofia, reduciendo CO<sub>2</sub> a acetato como fuente de carbono celular. La ruta de la acetil-CoA sustenta el crecimiento autotrófico de las bacterias autótrofas reductoras de sulfato y de los metanógenos. Además, algunos procariotas la emplean no para sintetizar acetato como carbono celular, sino en sentido inverso con el objetivo de oxidar el acetato a CO<sub>2</sub>. Entre estos organismos hay metanógenos que utilizan acetato y bacterias reductoras de sulfato.

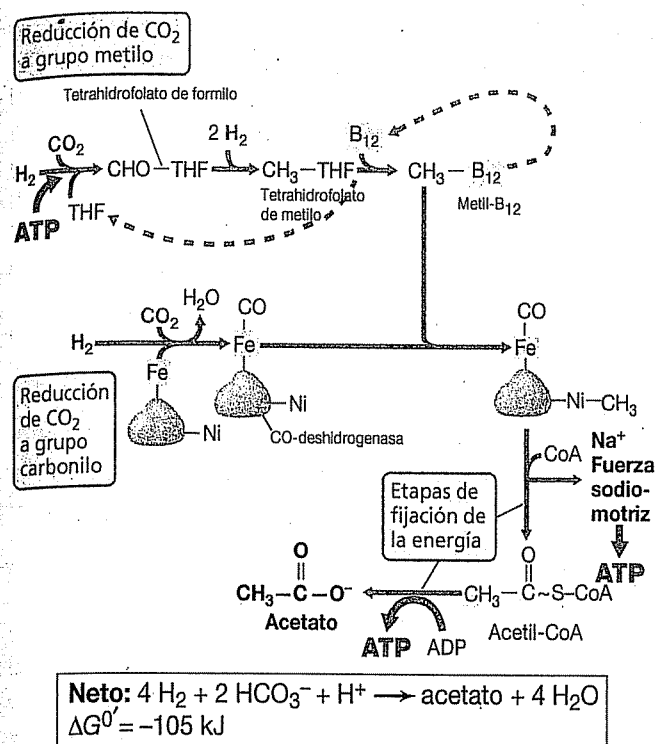
Ruta de la acetil-CoA y fijación de la energía en la acetogénesis

A diferencia de otras rutas autotróficas (Sección 13.5), la ruta de la acetil-CoA de fijación de CO<sub>2</sub> no es un ciclo. Lo que hace es catalizar la reducción de CO<sub>2</sub> a lo largo de dos rutas lineales, una en la que una molécula de CO<sub>2</sub> se reduce a grupo metilo del acetato y otra en la que la segunda molécula de CO<sub>2</sub> se reduce a grupo carbonilo del acetato. Estas dos unidades C<sub>1</sub> se combinan después para formar acetil-CoA (Figura 13.45).

Una enzima clave en la ruta de la acetil-CoA es la monóxido de carbono-deshidrogenasa (CO-deshidrogenasa). La CO-deshidrogenasa contiene Ni, Zn y Fe como cofactores y cataliza la reacción



Red a gr  
H<sub>2</sub> ATP  
Red de C a gr carb  
Figura de carbor acopla de ATP acetato a la en  
El se cor El gru través: drofo. metil enzin final de la sión c cione La fosfor iones produ obsta poner capta de fue impul dora c simila boxila a una genos una g por fc etapa



**Figura 13.45** Reacciones de la ruta de la acetil-CoA. El monóxido de carbono se une al hierro y el grupo metilo al níquel en el monóxido de carbono-deshidrogenasa. Obsérvese que la formación de acetil-CoA está acoplada a la generación de fuerza sodiomotriz que impulsa la síntesis de ATP, y que el ATP también se sintetiza en la conversión de acetil-CoA a acetato. THF, tetrahidrofolato; B<sub>12</sub>, vitamina B<sub>12</sub> en un intermediario unido a la enzima.

El monóxido de carbono producido por la CO-deshidrogenasa se convierte en el carbono *carbonílico* del acetato (Figura 13.45). El grupo metilo del acetato se origina en la reducción de CO<sub>2</sub> a través de una serie de reacciones en las que la coenzima *tetrahidrofolato* tiene una función primordial (Figura 13.45). El grupo metilo se transfiere a continuación del tetrahidrofolato a una enzima que contiene vitamina B<sub>12</sub> como cofactor, y en la etapa final de la ruta el grupo metilo se combina con CO por acción de la CO-deshidrogenasa para formar acetil-CoA. La conversión de acetil-CoA a acetato y ATP completa la serie de reacciones (Figura 13.45).

La obtención de la energía en la acetogénesis se produce por fosforilación a nivel de sustrato y por acción de una bomba de iones. Durante la conversión de cada acetil-CoA a acetato se produce una molécula de ATP (Figura 13.45 y Tabla 13.3). No obstante, además, la síntesis de acetil-CoA a partir de sus componentes, CO y CH<sub>3</sub>, libera energía libre, parte de la cual es captada por una bomba de sodio que se acopla a la formación de fuerza sodiomotriz. Este estado energético de la membrana impulsa la síntesis de ATP por parte de una ATPasa transportadora de sodio. Recordemos que vimos una estrategia energética similar con el fermentador *Propionigenium*, donde la descarboxilación del succinato iba unida a la exportación de sodio y a una ATPasa regulada por sodio (Sección 13.14). Los acetógenos necesitan el ATP resultante de esta reacción para tener una ganancia neta de energía, porque el único ATP sintetizado por fosforilación a nivel de sustrato es consumido en la primera etapa de la ruta de la acetil-CoA (Figura 13.45).

## MINIRREVISIÓN

- Dibuje la estructura del acetato e identifique el grupo carbonilo y el grupo metilo. ¿Qué enzima clave de la ruta de la acetil-CoA produce el grupo carbonilo del acetato?
- ¿Cómo elaboran ATP los acetógenos a partir de la síntesis de acetato?
- Si el catabolismo de la fructosa por glicólisis solo produce dos acetatos, ¿cómo produce *Clostridium acetium* tres acetatos a partir de fructosa?

## 13.20 Metanogénesis

La producción biológica de metano —*metanogénesis*— es catalizada por un grupo de arqueas anaerobias estrictas llamadas **metanógenos**. Estos organismos están presentes en los sedimentos de agua dulce (Figura 13.46), los digestores de lodos de aguas residuales (↔ Sección 21.6) y otros biorreactores, y en el intestino de los animales de sangre caliente, incluidos los humanos. La reducción de CO<sub>2</sub> por hidrógeno para producir metano (CH<sub>4</sub>) es una ruta importante de metanogénesis, y constituye una forma de respiración anaerobia. En la Sección 16.2 analizaremos las propiedades básicas, la filogenia y la taxonomía de los metanógenos, y aquí nos centraremos en la bioenergética y la bioquímica tan especial de la metanogénesis.

### Transportadores de C<sub>1</sub> en la metanogénesis

En la metanogénesis a partir de CO<sub>2</sub> son necesarios ocho electrones, que se incorporan de dos en dos. Esto lleva a estados de oxidación intermedios del átomo de carbono de +4 (CO<sub>2</sub>) a -4 (CH<sub>4</sub>). En la metanogénesis participan algunas coenzimas nuevas que se pueden dividir en dos clases: (1) las que transportan

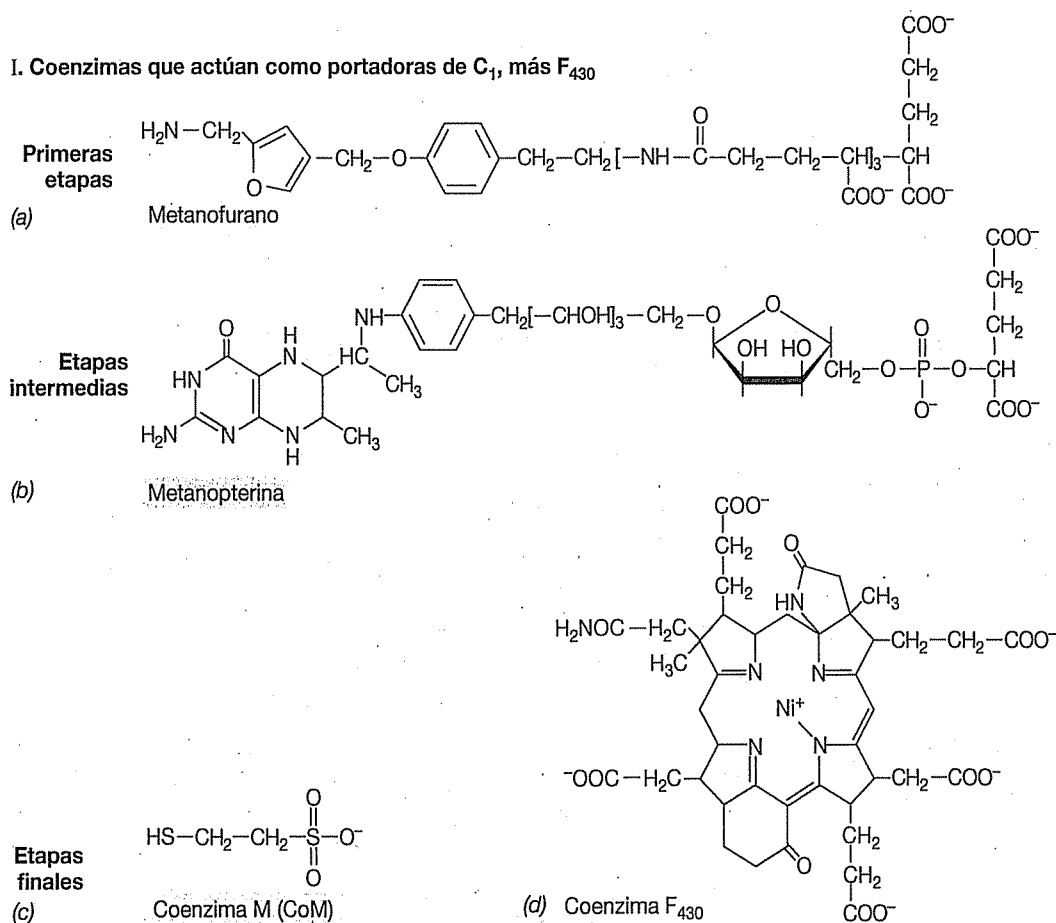


**Figura 13.46** Metanogénesis. El metano se recoge en un embudo a partir de sedimentos del pantano en el que se han generado por acción de los metanógenos, y después se quema en un experimento de demostración.

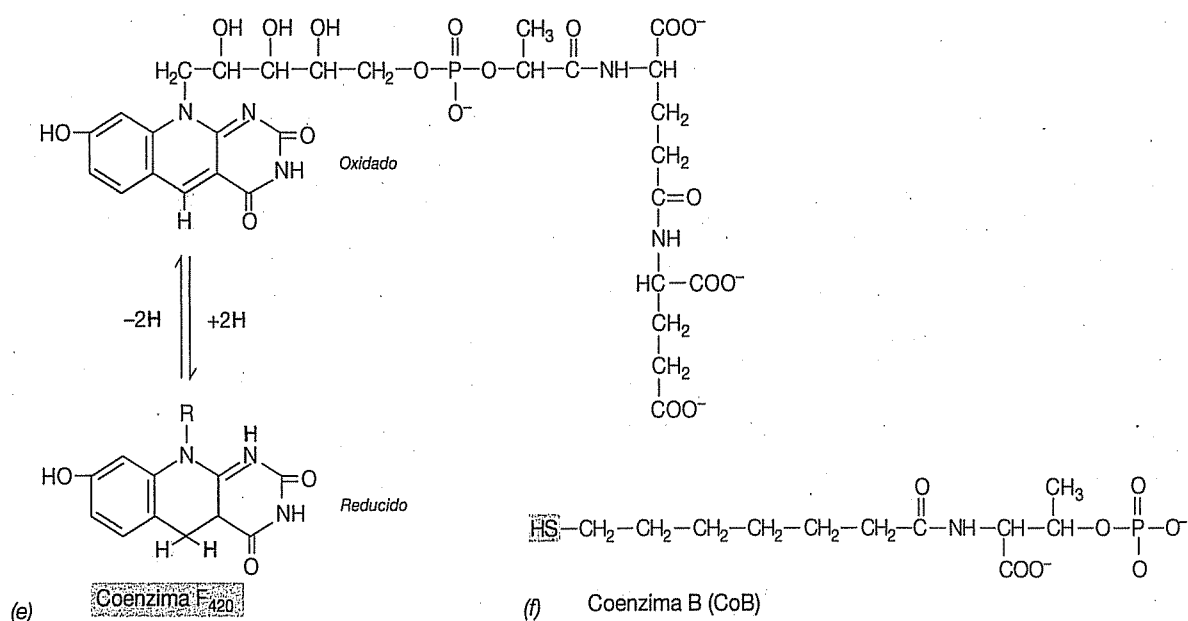
la unidad  $C_1$  a lo largo de la ruta de reducción enzimática (*transportadores de  $C_1$* ) y (2) las que donan electrones (*coenzimas redox*) (Figura 13.47). Estudiaremos en primer lugar los transportadores de  $C_1$ .

La coenzima *metanofurano* es necesaria en la primera etapa de la metanogénesis. El metanofurano comprende un anillo furano de cinco miembros y un átomo de nitrógeno que se une al  $CO_2$  (Figura 13.47a). La *metanopterina* (Figura 13.47b) es una

### I. Coenzimas que actúan como portadoras de $C_1$ , más $F_{430}$



### II. Coenzimas que actúan como donadoras de electrones



**Figura 13.47 Coenzimas de la metanogénesis.** Los átomos sombreados marrones o amarillos son los sitios de las reacciones de oxidación-reducción (marrón en  $F_{420}$  y CoB) o la posición a la que se une el grupo  $C_1$  durante la reducción de  $CO_2$  a  $CH_4$  (amarillo en el metanofurano, la metanopterina y la coenzima M). Los colores usados para destacar una coenzima particular (la CoB es naranja, por ejemplo) son los mismos que en las Figuras 13.49 y 13.50 para seguir las reacciones en cada figura. La coenzima  $F_{430}$  también interviene en la etapa terminal de la metanogénesis catalizada por la enzima metil-reductasa, donde el grupo metilo se une a  $Ni^+$  en  $F_{430}$  antes de su reducción a  $CH_4$ .



coenzima que participa en la metanogénesis, parecida al ácido fólico y que desempeña una función análoga a la del tetrahidrofolato (una coenzima que participa en las transformaciones de  $C_1$ ; véase la Figura 13.45) portando la unidad  $C_1$  en las etapas intermedias de la reducción de  $CO_2$  a metano. La coenzima M (CoM) (Figura 13.47c) es necesaria en la etapa final de la metanogénesis, la reducción del grupo metilo ( $CH_3$ ) a metano ( $CH_4$ ). A pesar de no ser un portador de  $C_1$ , la coenzima  $F_{430}$  (Figura 13.47d), que es un tetrapirrol con níquel ( $Ni^{2+}$ ), también participa en la etapa final de la metanogénesis como parte del complejo enzimático metil-reductasa (del que hablaremos más adelante).

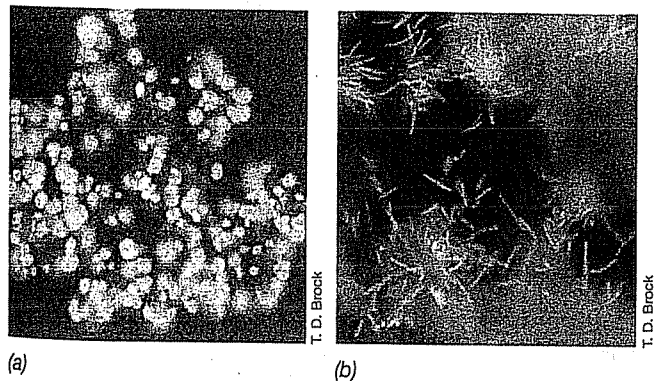
### Coenzimas redox

Las coenzimas  $F_{420}$  y fosfato de 7-mercaptoheptanoiltreonina (también llamada coenzima B, CoB) son donadores de electrones en la metanogénesis. La coenzima  $F_{420}$  (Figura 13.47e) es un derivado de la flavina, estructuralmente similar a la coenzima FMN (véase la Figura 3.16).  $F_{420}$  tiene una función importante en la metanogénesis como donador de electrones en varios pasos de la reducción de  $CO_2$  (véase la Figura 13.49). La coenzima  $F_{420}$  se llama así porque su forma oxidada absorbe la luz a 420 nm y emite fluorescencia azul verdosa. Esta fluorescencia resulta útil para la identificación de un metanógeno mediante microscopía (Figura 13.48). La CoB es necesaria en la etapa final de la metanogénesis, catalizada por el complejo enzimático metil-reductasa. Como se muestra en la Figura 13.47f, la estructura de la CoB es similar a la de la vitamina ácido pantoténico, que forma parte de la acetil-CoA (véase la Figura 3.12).

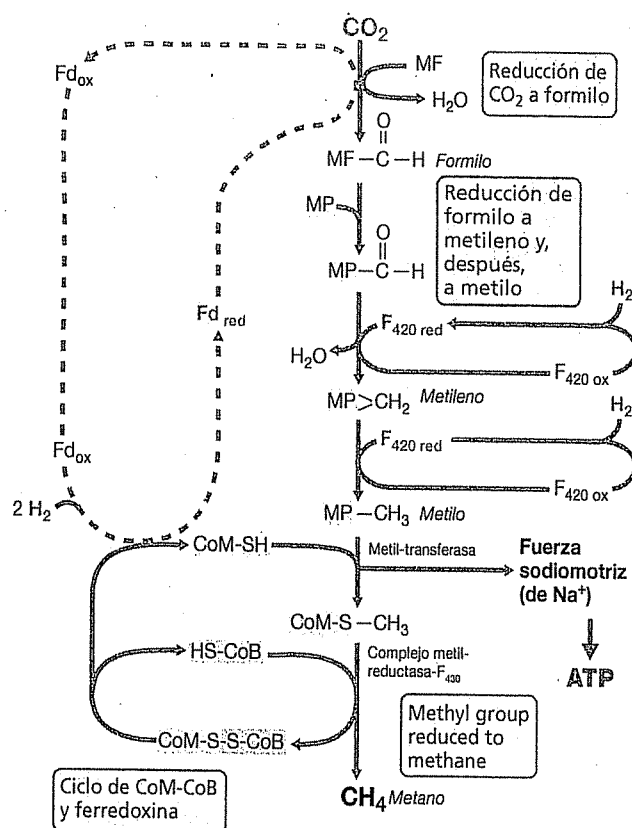
### Metanogénesis a partir de $CO_2$ y $H_2$

Los electrones para la reducción de  $CO_2$  a metano normalmente proceden del hidrógeno, pero algunos otros sustratos también pueden suministrarlos en algunos metanógenos. En la Figura 13.49 se muestran las etapas de la reducción de  $CO_2$  por hidrógeno.

1. El  $CO_2$  es activado por una enzima que contiene metanofurano y es reducido a formilo. El donador de electrones inmediato es la ferredoxina, un fuerte reductor con un potencial de reducción ( $E_0'$ ) cercano a  $-0,4$  V.



**Figura 13.48** Fluorescencia debida a la coenzima  $F_{420}$  de los metanógenos. (a) Autofluorescencia en células del metanógeno *Methanosarcina barkeri* debida a la presencia del transportador de electrones exclusivo  $F_{420}$ . Una célula individual tiene un diámetro aproximado de  $1,7 \mu m$ . Los organismos se ven con luz azul en un microscopio de fluorescencia. (b) Fluorescencia de  $F_{420}$  en células del metanógeno *Methanobacterium formicicum*. Una célula individual tiene un diámetro aproximado de  $0,6 \mu m$ .

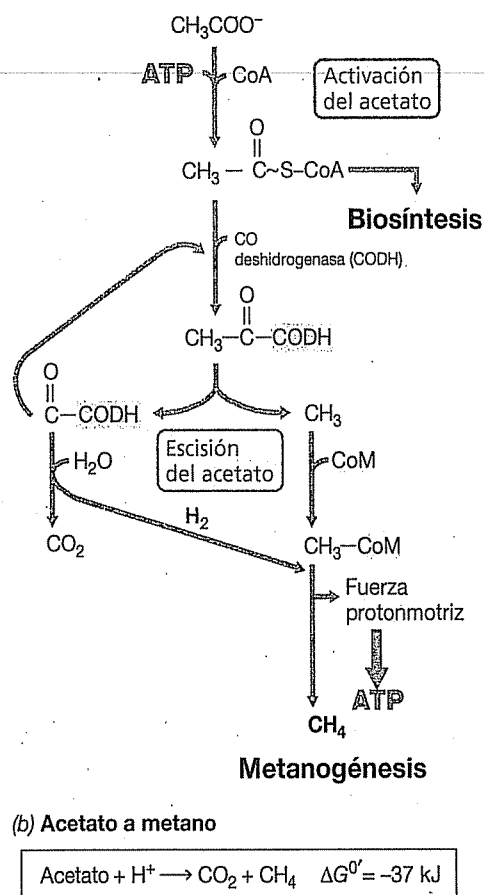


**Figura 13.49** Metanogénesis a partir de  $CO_2$  y  $H_2$ . El átomo de carbono reducido está resaltado en verde, y la fuente de electrones en marrón. Véase en la Figura 13.47 la estructura de las coenzimas. MF, metanofurano; MP, metanopterina; CoM, coenzima M;  $F_{420}^{red}$ , coenzima  $F_{420}$  reducida;  $F_{430}$ , coenzima  $F_{430}$ ; Fd, ferredoxina; CoB, coenzima B.

2. El grupo formilo se transfiere del metanofurano a una enzima que contiene metanopterina (MP en la Figura 13.49). A continuación es deshidratado y reducido en dos etapas separadas (un total de 4 H) a metileno y metilo. En esta etapa, el donador de electrones inmediato es la  $F_{420}$  reducida.
3. El grupo metilo es transferido por la metil-transferasa de la metanopterina a una enzima que contiene CoM. Esta reacción es muy exergónica y está ligada al bombeo de  $Na^+$  a través de la membrana desde el interior de la célula hacia fuera.
4. La metil-CoM es reducida a metano por parte de la metil-reductasa. En esta reacción son necesarias la  $F_{430}$  y la CoB. La coenzima  $F_{430}$  elimina el grupo metilo de la metil-CoM para formar un complejo  $Ni^{2+}-CH_3$ . Este complejo es reducido por CoB a metano y un complejo disulfuro de CoM y CoB (CoM-S-S-CoB).
5. La CoM y la CoB libres se regeneran por reducción de CoM-S-S-CoB con hidrógeno. Simultáneamente se reduce también la ferredoxina por acción del hidrógeno y vuelve a estar lista para la primera etapa de un nuevo ciclo de reducción de  $CO_2$  (Figura 13.49).

### Metanogénesis a partir de compuestos metílicos y acetato

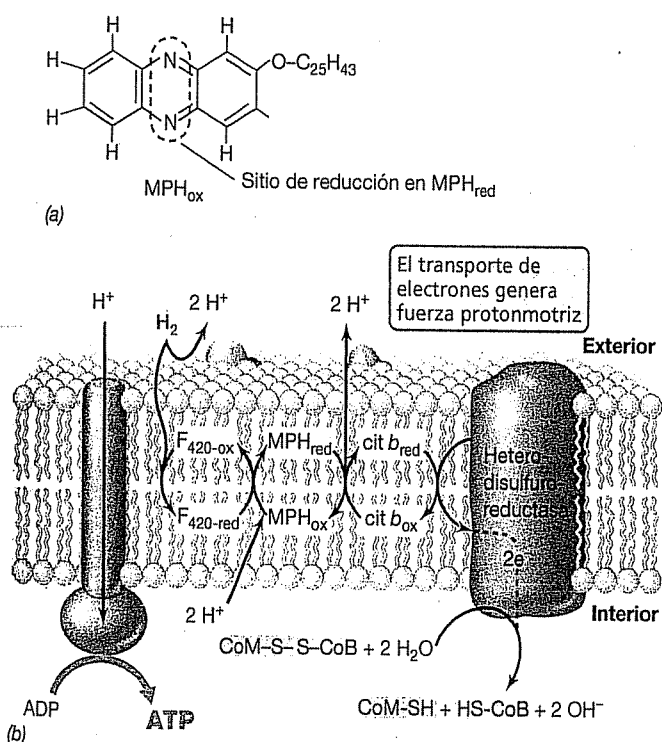
En la Sección 16.2 veremos que los metanógenos pueden producir metano a partir de ciertos compuestos metilados como metanol y acetato, así como a partir de hidrógeno y  $CO_2$ . El metanol se cataboliza donando el grupo metilo a una enzima que



En condiciones estándar, la energía libre de la metanogénesis a partir de  $\text{CO}_2$  e hidrógeno es de  $-131 \text{ kJ/mol}$ . La conservación de la energía en la metanogénesis se produce a expensas de la fuerza protonmotriz o sodiomotriz, según sea el sustrato utilizado; la fosforilación a nivel de sustrato (Sección 13.11) no tiene lugar. Cuando se forma metano a partir de  $\text{CO}_2$  e hidrógeno, se produce ATP a partir de la fuerza sodiomotriz generada durante la transferencia de un metilo desde la metanopterina hasta la CoM catalizada por la enzima metil-transferasa (Figura 13.49). Este estado energético de la membrana impulsa después la síntesis de ATP, probablemente a través de una ATPasa regulada por  $\text{H}^+$  tras la conversión de la fuerza sodiomotriz a fuerza protonmotriz mediante el intercambio de  $\text{Na}^+$  por  $\text{H}^+$  a través de la membrana. El rendimiento de ATP por grupo metano producido es, aproximadamente, de 0,5.

En algunos metanógenos, como *Methanosarcina*, un organismo versátil nutricionalmente que puede sintetizar metano a partir de acetato o metanol, así como de  $\text{CO}_2$  e hidrógeno, se produce un mecanismo diferente de obtención de energía a partir del acetato o el metanol, ya que la reacción de la metil-transferasa no se puede acoplar a la generación de fuerza sodiomotriz en esas condiciones. En cambio, en células que crecen con acetato o metanol la obtención de energía está vinculada a la etapa final de la metanogénesis, en la que actúa la metil-reductasa (Figuras 13.49, 13.50 y Figura 13.51). En esta reacción, la interacción de CoB con metil-CoM y la metil-reductasa produce metano y un compuesto con un grupo heterodisulfuro,  $\text{CoM-S-S-CoB}$ . Este último es reducido por el hidrógeno para regenerar las coenzimas  $\text{CoM-SH}$  y  $\text{CoB-SH}$  (Figura 13.49). Esta reducción, que es catalizada por la *heterodisulfuro-reductasa*, es exergónica y está acoplada al bombeo de protones a través de la membrana (Figura 13.51). Los electrones del hidrógeno pasan a la heterodisulfuro-reductasa a través de un transportador de electrones asociado a la membrana llamado *metanofenazina*. Este compuesto es reducido por la  $\text{F}_{420}$  y posteriormente oxidado por un citocromo de tipo *b*, que es el donador de electrones para la heterodisulfuro-reductasa (Figura 13.51). Los metanógenos que solo pueden usar  $\text{CO}_2$  e hidrógeno para la metanogénesis carecen de citocromos y metanofenazina.

Así pues, en los metanógenos observamos al menos dos mecanismos de fijación de la energía: (1) una fuerza protonmotriz



**Figura 13.51** Conservación de energía en la metanogénesis a partir de metanol o acetato. (a) Estructura de la metanofenazina (MPH en la parte b); un transportador de electrones en la cadena de transporte de electrones que impulsa la síntesis de ATP; el anillo central de la molécula se puede oxidar y reducir alternativamente. (b) Etapas del transporte de electrones. Los electrones procedentes de  $\text{H}_2$  reducen la  $\text{F}_{420}$  y después la metanofenazina. Esta última reduce a la heterodisulfuro-reductasa a través de un citocromo de tipo *b* con la extrusión de protones al exterior de la membrana. En la etapa final, la heterodisulfuro-reductasa reduce el complejo  $\text{CoM-S-S-CoB}$  a  $\text{HS-CoM}$  y  $\text{HS-CoB}$ . Véanse las estructuras de CoM y CoB en la Figura 13.47.

vinculada a la reacción de la metil-reductasa y utilizada para la síntesis de ATP en células que crecen con acetato o metanol, y (2) una fuerza sodiomotriz (probablemente convertida en fuerza protonmotriz) durante la metanogénesis a partir de  $\text{CO}_2$  e hidrógeno.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Qué coenzimas actúan como transportadores de  $\text{C}_1$  en la metanogénesis? ¿Y como donadores de electrones?
- ¿Cómo obtienen carbono para la biosíntesis celular los metanógenos que crecen con  $\text{CO}_2$  e hidrógeno?
- ¿Cómo se sintetiza ATP en la metanogénesis cuando los sustratos son  $\text{CO}_2$  e hidrógeno? ¿Y cuando es acetato?

## 13.21 Otros aceptores de electrones

Además de los aceptores de electrones de la respiración anaerobia tratados hasta ahora, en la naturaleza hay otros aceptores de electrones importantes para las bacterias como metales, metaloides y compuestos orgánicos halogenados y no halogenados (Figura 13.52); unos pocos anaerobios estrictos pueden utilizar incluso protones. A continuación analizaremos estas formas de respiración anaerobia.

### Reducción de metales

Varios metales y metaloides se pueden reducir en la respiración anaerobia. El hierro férrico ( $\text{Fe}^{3+}$ ) y el ion mangánico ( $\text{Mn}^{4+}$ ) son los principales. El potencial de reducción del par  $\text{Fe}^{3+}/\text{Fe}^{2+}$

| Par                                                    | Reacción                                                                                                                                                                                    | $E_0'$ |
|--------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------|
| Fumarato/<br>Succinato                                 | $\text{O}=\text{C}-\text{C}(\text{H})=\text{C}(\text{H})-\text{C}(=\text{O})-\text{O}^- \xrightarrow{2\text{H}^+} \text{O}=\text{C}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{C}(=\text{O})-\text{O}^-$ | +0,03  |
| N-Óxido de trimetilamina<br>(TMAO)/Trimetilamina (TMA) | $\text{H}_3\text{C}-\text{N}(\text{CH}_3)-\text{O} \xrightarrow{2\text{H}^+} (\text{CH}_3)_3\text{N} + \text{H}_2\text{O}$                                                                  | +0,13  |
| Arseniato/<br>Arsenito                                 | $\text{O}=\text{As}(\text{O})_2-\text{O}^- \xrightarrow{2\text{H}^+} \text{O}=\text{As}(\text{O})_2-\text{OH}$                                                                              | +0,14  |
| Dimetil sulfóxido (DMSO)/<br>Dimetil sulfuro (DMS)     | $\text{H}_3\text{C}-\text{S}(\text{CH}_3)-\text{O} \xrightarrow{2\text{H}^+} (\text{CH}_3)_2\text{S} + \text{H}_2\text{O}$                                                                  | +0,16  |
| Ion férrico/<br>Ion ferroso                            | $\text{Fe}^{3+} + \text{e}^- \rightarrow \text{Fe}^{2+}$                                                                                                                                    | +0,20  |
| Seleniato/<br>Selenito                                 | $\text{O}=\text{Se}(\text{O})_2-\text{O}^- \xrightarrow{2\text{H}^+} \text{O}=\text{Se}(\text{O})_2-\text{OH}$                                                                              | +0,48  |
| Ion mangánico/<br>Ion manganoso                        | $\text{Mn}^{4+} + 2\text{e}^- \rightarrow \text{Mn}^{2+}$                                                                                                                                   | +0,80  |
| Clorato/<br>Cloruro                                    | $\text{ClO}_3^- + 6\text{H}^+ \rightarrow \text{Cl}^- + 3\text{H}_2\text{O}$                                                                                                                | +1,00  |

**Figura 13.52** Algunos aceptores de electrones alternativos en la respiración anaerobia. La reacción y el  $E_0'$  de cada par redox se dan a pH 7.

es +0,2 V (a pH 7), y el del par  $\text{Mn}^{4+}/\text{Mn}^{2+}$  es +0,8 V; por tanto, varios donadores de electrones se pueden acoplar a la reducción de  $\text{Fe}^{3+}$  y  $\text{Mn}^{4+}$ . En estas reacciones, los electrones viajan normalmente desde el donador a través de una cadena de transporte de electrones que genera una fuerza protonmotriz y termina en el sistema de la reductasa del metal, donde se reduce  $\text{Fe}^{3+}$  a  $\text{Fe}^{2+}$  o  $\text{Mn}^{4+}$  a  $\text{Mn}^{2+}$ . Gran parte de la investigación sobre la energética de la reducción de  $\text{Fe}^{3+}$  se ha realizado con las bacterias gramnegativas *Shewanella* y *Geobacter*; *Shewanella* también reduce  $\text{Mn}^{4+}$ . Ambos organismos pueden oxidar varios donadores orgánicos de electrones así como hidrógeno molecular, y *Geobacter* también oxida acetato y el hidrocarburo aromático tolueno utilizando como aceptor de electrones el  $\text{Fe}^{3+}$ .

Otras sustancias inorgánicas pueden actuar como aceptores de electrones en la respiración anaerobia; por ejemplo, los metaloides selenio, telurio y arsénico, el metal de transición vanadio y varios compuestos oxidados de cloro (Figura 13.52). La mayoría de los organismos que pueden crecer con estos aceptores son aerobios facultativos, de modo que también pueden crecer con respiración aerobia. Los compuestos de arsénico, selenio y telurio son contaminantes ocasionales en la naturaleza y pueden permitir la respiración anaerobia en diversas bacterias. La reducción de seleniato ( $\text{SeO}_4^{2-}$ ) produce selenito ( $\text{SeO}_3^{2-}$ ) y, finalmente, selenio metálico ( $\text{Se}^0$ ); la reducción de arseniato ( $\text{AsO}_4^{3-}$ ) produce arsenito ( $\text{AsO}_3^{3-}$ ), y la reducción de telurato ( $\text{TeO}_4^{2-}$ ) produce telurito ( $\text{TeO}_3^{2-}$ ). También se han aislado algunas bacterias reductoras de clorato y perclorato que son, probablemente, responsables de la eliminación de estos compuestos tóxicos de la naturaleza; el producto final típico de estas reacciones es el cloruro ( $\text{Cl}^-$ ).

La bacteria reductora de sulfato *Desulfotomaculum* puede reducir arseniato a arsenito y sulfato a sulfuro, y en este proceso precipita espontáneamente el mineral amarillo oropimente ( $\text{As}_2\text{S}_3$ ; Figura 13.53). Este proceso es un ejemplo de *biomineralización*, la formación de un mineral por la acción bacteriana. La formación de oropimente también actúa desintoxicando lo que de otro modo sería un compuesto tóxico (el arsénico); así pues, esta actividad microbiana puede tener aplicaciones prácticas en

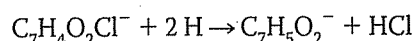
la limpieza de residuos tóxicos y aguas residuales que contengan arsénico.

## Aceptores orgánicos de electrones

Algunos compuestos orgánicos pueden ser aceptores de electrones en la respiración anaerobia. De los que aparecen en la Figura 13.52, el más estudiado es el *fumarato*, un intermediario en el ciclo del ácido cítrico (⇔ Figura 3.22), que se reduce a succinato. La función del fumarato como aceptor de electrones en la respiración anaerobia se debe a que el par fumarato/succinato tiene un potencial de reducción cercano a 0 V, lo que permite acoplar la reducción del fumarato a la oxidación de NADH, FADH o  $\text{H}_2$ . Muchas bacterias aerobias facultativas, como *Escherichia coli*, pueden crecer anaerobiamente con fumarato como aceptor de electrones.

El óxido de trimetilamina (TMAO) y el dimetil sulfóxido (DMSO) (Figura 13.52) son importantes aceptores orgánicos de electrones. El TMAO es un producto de los peces marinos, y diversas bacterias pueden reducirlo a trimetilamina (TMA), que desprende un fuerte olor y sabor (el olor del pescado podrido se debe principalmente a la TMA producida por acción de las bacterias). El DMSO, que se reduce a dimetil sulfuro (DMS), es un producto natural habitual y se encuentra en ambientes marinos y de agua dulce. Los potenciales de reducción de los pares TMAO/TMA y DMSO/DMS son iguales, de unos +0,15 V, lo que significa que las cadenas de transporte electrónico que terminan con TMAO- o DMSO-reductasas deben ser bastante cortas. Al igual que en la reducción de fumarato, en la reducción de TMAO y DMSO los citocromos de tipo *b* ( $E_0'$  cercano a 0 V) actúan como donadores de las reductasas.

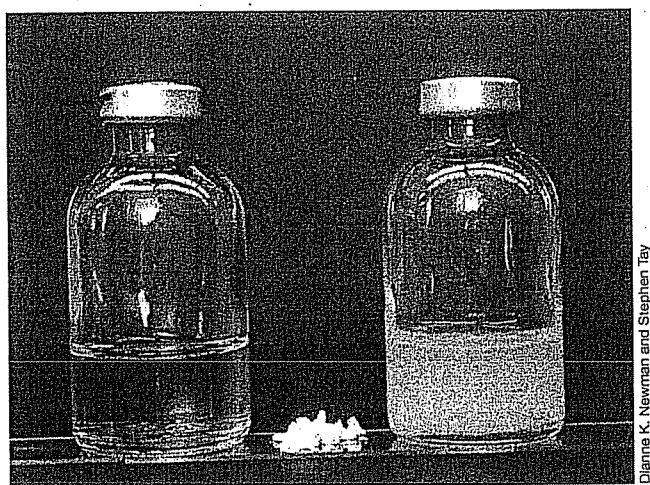
Varios compuestos orgánicos halogenados pueden actuar como aceptores de electrones en la **descloración reductora** (también llamada *deshalorrespiración*). Por ejemplo, la bacteria reductora de sulfato *Desulfomonile* crece anaerobiamente con hidrógeno o compuestos orgánicos como donadores y clorobenzoato como aceptor de electrones, que es reducido a benzoato y ácido clorhídrico (HCl):



Otras bacterias pueden realizar descloración reductora, y algunas de ellas solo pueden utilizar compuestos clorados como aceptores de electrones en la respiración anaerobia. Por ejemplo, la bacteria *Dehalococcoides* reduce el tri- y el tetracloroetileno a eteno, y *Dehalobacterium* convierte el diclorometano ( $\text{CH}_2\text{Cl}_2$ ) en acetato y formiato (Tabla 13.10). *Dehalococcoides* también puede reducir bifenilos policlorados (PCB). Los PCB son contaminantes orgánicos muy extendidos que contaminan los ambientes de agua dulce, donde se acumulan en los peces y otros organismos acuáticos. Sin embargo, la eliminación de grupos de cloro de estas moléculas disminuye notablemente su toxicidad, de manera que la descloración reductora no solo es una forma de metabolismo energético, también es un proceso de biorremediación de importancia ambiental.

## Reducción de protones

Tal vez el tipo más sencillo de respiración anaerobia sea el que realiza el hipertermófilo *Pyrococcus furiosus*. *Pyrococcus furiosus* es una especie de arquea que crece de manera óptima a 100 °C (Capítulo 16) con azúcares y pequeños péptidos como



**Figura 13.53** Biomineralización durante la reducción de arseniato por la bacteria reductora de sulfato *Desulfotomaculum auripigmentum*. Izquierda, aspecto de la botella de cultivo tras la inoculación. Derecha, tras dos semanas de crecimiento y biomineralización de trisulfuro de diarsénico,  $\text{As}_2\text{S}_3$ . Centro, muestra sintética de  $\text{As}_2\text{S}_3$ .

Tabla 13.10 Características de algunos géneros importantes de bacterias que realizan descloración reductora

| Género                                         |                                    |                                                                                                                                                                                       |                                                                                                                                                                        |                                                                                                                                                               |                                                       |
|------------------------------------------------|------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------|
| Propiedad                                      | <i>Dehalobacter</i>                | <i>Dehalobacterium</i>                                                                                                                                                                | <i>Desulfitobacterium</i>                                                                                                                                              | <i>Desulfomonile</i>                                                                                                                                          | <i>Dehalococcoides</i>                                |
| Donador de electrones                          | H <sub>2</sub>                     | Solo diclorometano (CH <sub>2</sub> Cl <sub>2</sub> )                                                                                                                                 | H <sub>2</sub> , formiato, piruvato, lactato                                                                                                                           | H <sub>2</sub> , formiato, piruvato, lactato, benzoato                                                                                                        | H <sub>2</sub> , lactato                              |
| Aceptor de electrones                          | Tricloroetileno, tetracloroetileno | Solo diclorometano (CH <sub>2</sub> Cl <sub>2</sub> )                                                                                                                                 | Orto-, meta- o paraclorofenoles, NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> , fumarato, SO <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , S <sup>0</sup> | Metaclorobenzoatos, tetracloroetileno, SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup> , SO <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup>            | Tricloroetileno, tetracloroetileno                    |
| Producto de la reducción del tetracloroetileno | Dicloroetileno                     | No aplicable                                                                                                                                                                          | Tricloroetileno                                                                                                                                                        | Dicloroetileno                                                                                                                                                | Eteno                                                 |
| Otras propiedades <sup>a</sup>                 | Contiene citocromo <i>b</i>        | Crece solo con CH <sub>2</sub> Cl <sub>2</sub> y por dismutación: CH <sub>2</sub> Cl <sub>2</sub> → formiato + acetato + HCl<br>El ATP se forma por fosforilación a nivel de sustrato | También puede crecer por fermentación                                                                                                                                  | Bacteria reductora de sulfato; contiene citocromo <i>c</i> <sub>3</sub> ; requiere una fuente de carbono orgánico; puede crecer por fermentación del piruvato | Carece de peptidoglicano                              |
| Filiogenia <sup>b</sup>                        | Firmicutes                         | Firmicutes                                                                                                                                                                            | Firmicutes                                                                                                                                                             | Deltaproteobacteria                                                                                                                                           | Bacterias verdes no del azufre ( <i>Chloroflexi</i> ) |

<sup>a</sup>Todos los organismos son anaerobios estrictos.<sup>b</sup>Véanse los Capítulos 14 y 15.

donadores de electrones, y con protones como aceptores. Esto es posible gracias a una característica bioquímica exclusiva de la ruta glicolítica de *P. furiosus*.

Durante la glicólisis, la oxidación del gliceraldehído 3-fosfato produce ácido 1,3-difosfoglicérico, un intermediario con dos enlaces fosfato ricos en energía; este compuesto es convertido después a ácido 3-fosfoglicérico y ATP (véase Figura 3.14). Sin embargo, en *P. furiosus* este paso normal de la glicólisis se salta, y el ácido 3-fosfoglicérico se forma directamente a partir del gliceraldehído 3-fosfato (Figura 13.54). Esto impide que *P. furiosus* sintetice ATP por fosforilación a nivel de sustrato, pero el problema se compensa con el acoplamiento de la oxidación del gliceraldehído 3-fosfato a la producción de ferredoxina, en lugar de NADH; la ferredoxina tiene un potencial de reducción más negativo (-0,42 V) que el par NAD<sup>+</sup>/NADH (-0,32 V), lo que permite el acoplamiento de la oxidación de la ferredoxina a la reducción de 2 H<sup>+</sup> a H<sub>2</sub>, y esta reacción bombea un protón a través de la membrana (Figura 13.54). El bombeo de protones por la hidrogenasa es análogo al bombeo de protones por la acción de los portadores terminales de electrones de otros tipos de respiración (véase Figura 3.20 y Figura 13.41). *Pyrococcus furiosus* produce ATP adicional por fosforilación a nivel de sustrato en la conversión de fosfoenolpiruvato a piruvato y de acetil-CoA a acetato (Figura 13.54).

### MINIRREVISIÓN

- Con hidrógeno como donador de electrones, ¿por qué la reducción de Fe<sup>3+</sup> es una reacción más ventajosa que la reducción de fumarato?
- ¿Qué es la descloración reductora y por qué es relevante desde el punto de vista ambiental?
- ¿En qué se diferencia el catabolismo anaerobio de la glucosa de *Lactobacillus* del de *Pyrococcus furiosus*?

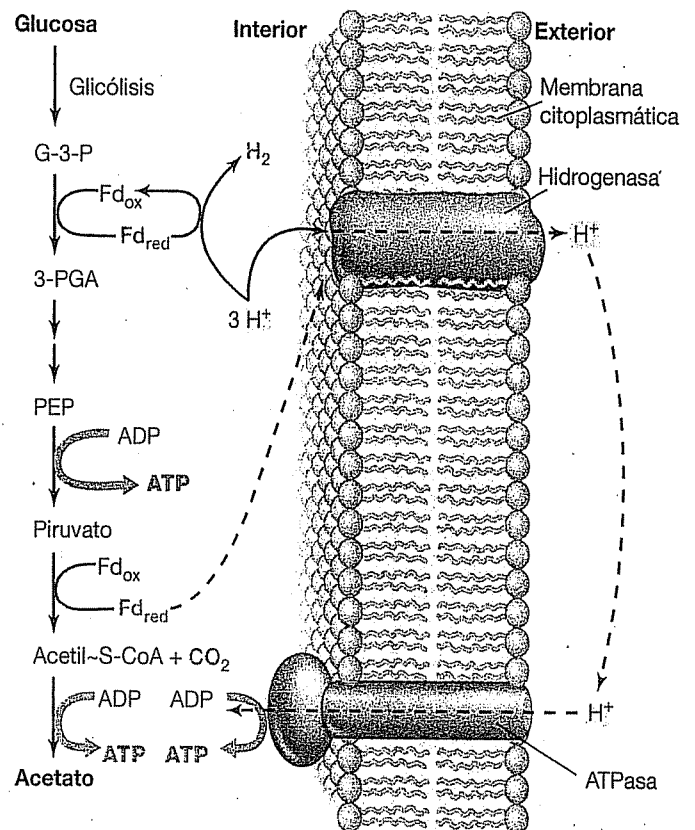


Figura 13.54 Glicólisis modificada y reducción de protones en la respiración anaerobia del hipertermófilo *Pyrococcus furiosus*. La producción de hidrógeno (H<sub>2</sub>) está vinculada al bombeo de H<sup>+</sup> por una hidrogenasa que recibe electrones de la ferredoxina reducida (Fd<sub>red</sub>). Todos los productos intermedios desde G-3-P en adelante en la ruta están presentes por duplicado. Compárese esta figura con la glicólisis clásica de la Figura 3.14. G-3-P, gliceraldehído 3-fosfato; 3-PGA, 3-fosfoglicerato; PEP, fosfoenolpiruvato.



## V • Metabolismo de los hidrocarburos

Los hidrocarburos son compuestos muy utilizados por los microorganismos como donadores de electrones, pero para poder catabolizarlos, antes hay que oxigenarlos. A continuación analizaremos el catabolismo aerobio de los hidrocarburos alifáticos y aromáticos, en los que la oxigenación se produce a partir del  $O_2$ . Después trataremos el caso especial del catabolismo de los hidrocarburos  $C_1$  y terminaremos con un apunte sobre el metabolismo anóxico de los hidrocarburos, una situación en la que la oxigenación del hidrocarburo sigue siendo necesaria pero donde, obviamente, el  $O_2$  no tiene ninguna función.

### 13.22 Metabolismo aerobio de los hidrocarburos

Ya hemos estudiado la función del oxígeno molecular ( $O_2$ ) como *aceptor de electrones* en las reacciones de generación de energía. Sin embargo, el  $O_2$  también tiene una función importante como *reactivo* en el catabolismo de los hidrocarburos, y las oxigenasas son elementos clave en el proceso.

#### Las oxigenasas y la oxidación de los hidrocarburos alifáticos

Las **oxigenasas** son enzimas que catalizan la incorporación de oxígeno en los compuestos orgánicos y, en algunos casos, en

los compuestos inorgánicos (Sección 13.10). Existen dos clases de oxigenasas: las *dioxigenasas*, que catalizan la incorporación en un compuesto orgánico de *los dos átomos* de oxígeno en la molécula, y las *monooxigenasas*, que catalizan la incorporación de *uno solo* de los dos átomos de oxígeno de la molécula de  $O_2$  y la reducción del otro átomo a  $H_2O$ . Para la mayoría de las monooxigenasas, el donador de electrones necesario es NADH o NADPH.

En la etapa inicial de oxidación de un hidrocarburo alifático saturado se incorpora uno de los átomos del  $O_2$ , normalmente en un átomo de carbono terminal. La reacción es catalizada por una monooxigenasa; en la Figura 13.55a se muestra una secuencia habitual de reacciones. El producto final de la secuencia de reacciones es un ácido graso de la misma longitud que el hidrocarburo original. A continuación el ácido graso es oxidado mediante *beta-oxidación*, una serie de reacciones en las que se separan dos carbonos del ácido graso en cada paso (Figura 13.55b). Durante la beta-oxidación se forma NADH que se oxida después en la cadena de transporte de electrones para generar energía. Un solo ciclo de beta-oxidación libera acetil-CoA más un nuevo ácido graso que tiene dos átomos de carbono menos que el ácido graso original. El proceso se repite y se libera otra molécula de acetil-CoA. El acetil-CoA formado por beta-oxidación es oxidado a través del ciclo del ácido cítrico

#### Redox state

#### Reaction

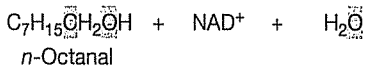
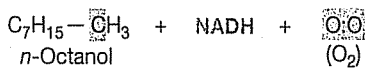
Hidrocarburo

Alcohol

Aldehído

Ácido

Ácido



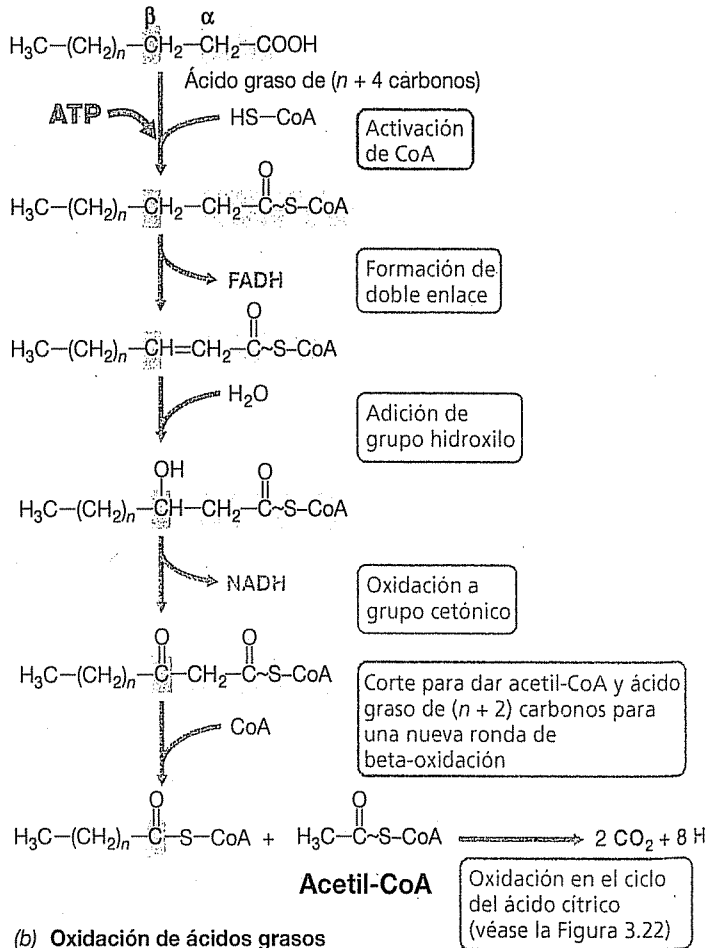
Beta-oxidación de 4 acetil-CoA (véase la parte b)

Oxigenación

Deshidrogenación

Deshidrogenación

Generación de acetil-CoA



(a) Oxidación de hidrocarburos

(b) Oxidación de ácidos grasos

Figura 13.55 Actividad monooxigenasa y beta-oxidación. (a) Etapas de la oxidación de un hidrocarburo alifático; la primera está catalizada por una monooxigenasa. (b) La oxidación de un ácido graso por beta-oxidación lleva a la formación de sucesivas acetil-CoA.

(ver Figura 3.22) o se utiliza para elaborar nuevo material celular. Con excepción de cómo se oxigena el hidrocarburo, gran parte de la bioquímica del catabolismo anóxico de los hidrocarburos es la misma que la que se lleva a cabo durante el catabolismo aerobio (Figura 13.55), y las reacciones de beta-oxidación son fundamentales en ambos casos.

### Oxidación de hidrocarburos aromáticos

Muchos hidrocarburos alifáticos pueden ser utilizados en reacciones aerobias como donadores de electrones. El metabolismo de estos compuestos, algunos de ellos con varios anillos como el naftaleno o los bifenilos, normalmente tiene una etapa inicial de formación de catecol o de algún otro compuesto relacionado estructuralmente, catalizada por oxigenasas, como se muestra en la Figura 13.56. Una vez que se forma el catecol se puede cortar y degradar en compuestos que pueden entrar en la ruta del ácido cítrico, como el succinato, el acetil-CoA y el piruvato.

Varias etapas del catabolismo aerobio de los hidrocarburos aromáticos requieren oxigenasas. En la Figura 13.56a–c se muestran cuatro reacciones diferentes catalizadas por oxigenasas: en una de ellas la enzima es una monooxigenasa, en otras dos es una dioxigenasa que corta un anillo, y en la cuarta la enzima es una dioxigenasa que hidroxila un anillo. Al igual que en el catabolismo de los hidrocarburos alifáticos (Figura 13.55), los compuestos aromáticos, ya tengan uno solo o varios anillos, normalmente se oxidan completamente a  $\text{CO}_2$  y los electrones entran en la cadena de transporte de electrones o se usan para elaborar nuevo material celular.

### MINIRREVISIÓN

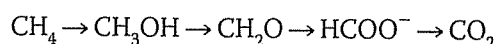
- ¿En qué se diferencia la función de las monooxigenasas a la de las dioxigenasas?
- ¿Cuál es el producto final del catabolismo de un hidrocarburo?
- ¿Qué significa el término «beta-oxidación»?

### 13.23 Metanotrofia aerobia

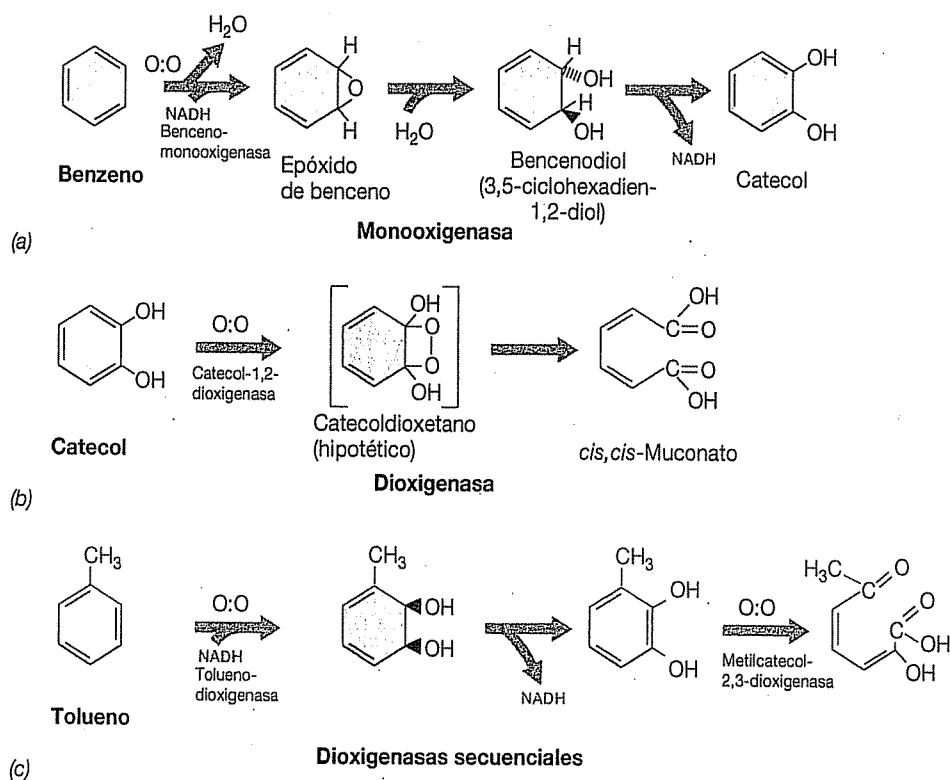
El metano ( $\text{CH}_4$ ) y otros muchos compuestos  $\text{C}_1$  pueden ser catabolizados aerobiamente por los **metilótrofos**. Estos organismos usan como donadores de electrones y fuentes de carbono compuestos orgánicos que carecen de enlaces C—C. El catabolismo de los compuestos que contienen un solo átomo de carbono, como el hidrocarburo metano ( $\text{CH}_4$ ) y el alcohol metanol ( $\text{CH}_3\text{OH}$ ), son los mejor estudiados de estos sustratos. Aquí nos centraremos en la oxidación del metano como ejemplo del estilo de vida metilotrófico.

### Oxidación del metano

Las etapas de la oxidación de metano a  $\text{CO}_2$  pueden resumirse como



No todos los metilótrofos pueden usar metano. Los que pueden usarlo se llaman **metanótrofos**, y la metanotrofia ha sido especialmente bien estudiada en la bacteria gramnegativa *Methylococcus capsulatus*. Los metanótrofos asimilan todo el



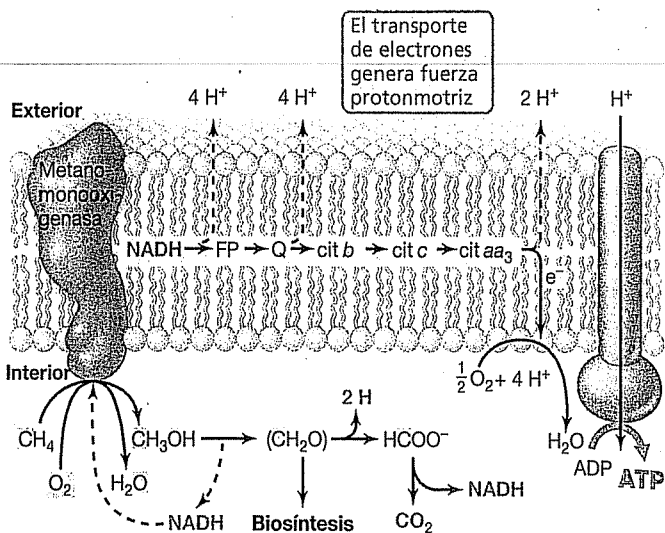
**Figura 13.56** Función de las oxigenasas en el catabolismo de los compuestos aromáticos. Las monooxigenasas introducen un átomo de oxígeno procedente del  $\text{O}_2$  en un sustrato, mientras que las dioxigenasas introducen ambos átomos. (a) Hidroxilación de benceno a catecol por una monooxigenasa que utiliza  $\text{NADH}$  como donador de electrones. (b) Corte del catecol a *cis,cis*-muconato por una dioxigenasa que corta el anillo intradiol. (c) Actividad de una dioxigenasa que hidroxila el anillo y de una dioxigenasa que corta el anillo extradiol en la degradación del tolueno. Los átomos de oxígeno que introduce cada enzima se distinguen por los colores. Compárese el catabolismo aerobio del tolueno con el catabolismo anóxico del tolueno que se muestra en la Figura 13.59b.

carbono que necesita la célula o la mitad de él (según qué ruta utilicen) a partir del compuesto  $C_1$  formaldehído ( $CH_2O$ ).

La etapa inicial de la oxidación aerobia del metano está catalizada por la enzima *metano-monooxigenasa* (MMO). Recordemos que las *monooxigenasas* incorporan un átomo de oxígeno del  $O_2$  en un compuesto de carbono (Sección 13.22 y Figura 13.55a). *M. capsulatus* contiene dos MMO, una citoplasmática y la otra integrada en la membrana; esta última ha sido mejor estudiada. En la reacción catalizada por la MMO se introduce un átomo de oxígeno en el metano para formar metanol, y el segundo átomo de oxígeno se reduce para formar agua (Figura 13.57). El metanol es oxidado por un alcohol-deshidrogenasa y se obtiene formaldehído ( $CH_2O$ ) y NADH, y el formaldehído es oxidado a  $CO_2$  o utilizado para elaborar nuevo material celular.

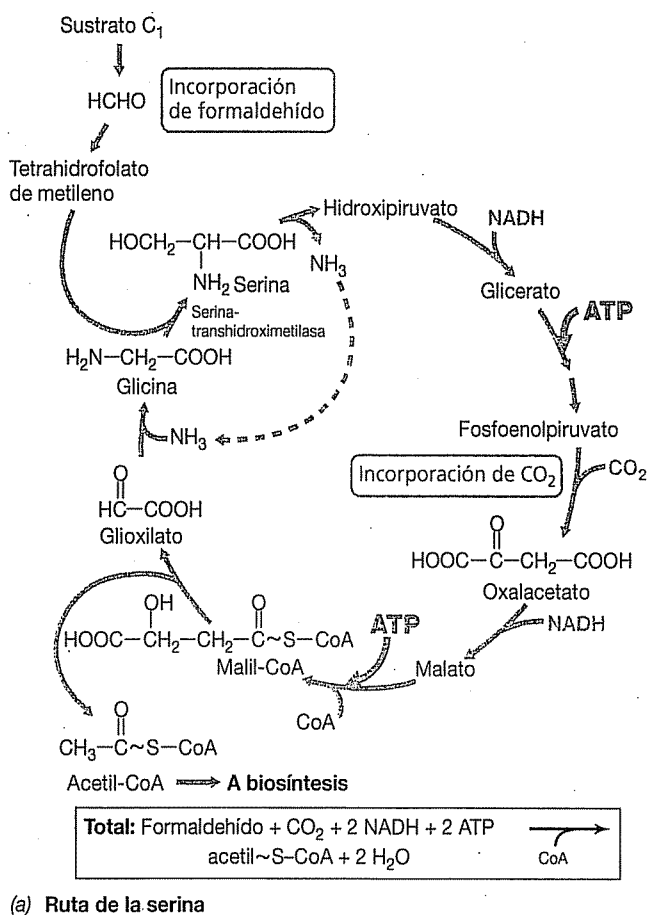
### Asimilación de $C_1$ al material celular

Existen al menos dos rutas diferentes para incorporar unidades  $C_1$  al material celular en los metanótrofos. La **ruta de la serina** se muestra en la Figura 13.58a. En esta ruta se sintetiza acetil-CoA a partir de una molécula de formaldehído (producido por oxidación de metanol, Figura 13.57) y una molécula de  $CO_2$  y se necesita poder reductor y energía en forma de dos moléculas de NADH y dos de ATP, respectivamente, por cada acetil-CoA sintetizado. La ruta de la serina utiliza diversas enzimas del ciclo del ácido cítrico y una enzima exclusiva, la *serina-transhidroximetilasa* (Figura 13.58a).

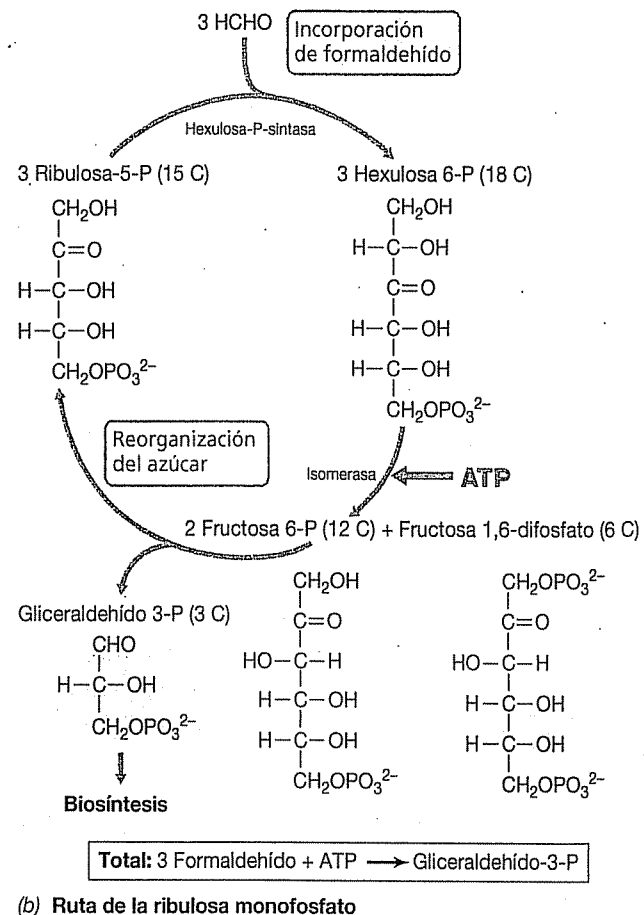


**Figura 13.57** Oxidación de metano por las bacterias metanótrofas. El metano se oxida a metanol por acción de la metano-monooxigenasa (MMO), una enzima integrada en la membrana. El flujo de electrones en la membrana genera fuerza protonmotriz que alimenta la ATPasa. Obsérvese que el carbono para la biosíntesis procede del formaldehído ( $CH_2O$ ). FP, flavoproteína; cit, citocromo; Q, quinona.

Una ruta alternativa para la incorporación de  $C_1$  es la **ruta de la ribulosa monofosfato** (Figura 13.58b). La eficacia energética de esta ruta es mayor que la ruta de la serina porque *todos*



(a) Ruta de la serina



(b) Ruta de la ribulosa monofosfato

**Figura 13.58** Rutas de la serina y de la ribulosa monofosfato para la asimilación de unidades  $C_1$  en el material de la célula por las bacterias metilótrofas. (a) Ruta de la serina. El producto, acetil-CoA, se usa como punto de inicio para la síntesis de nuevo material celular. La enzima clave de la ruta es la serina-transhidroximetilasa. (b) Ruta de la ribulosa monofosfato. Se necesitan tres moléculas de formaldehído, y el producto es el gliceraldehído 3-fosfato. La enzima fundamental de esta ruta es la hexulosa-sintasa fosfato. Para la reorganización del azúcar son necesarias enzimas de la ruta de los pentosa fosfatos (véase Figura 3.26).

los carbonos destinados a sintetizar material celular derivan del formaldehído, y como este está al mismo nivel de oxidación que el material celular, no se necesita poder reductor para su incorporación. Por tanto, todo el NADH obtenido en la oxidación de metano se puede oxidar en la ruta de transporte de electrones.

La ruta de la ribulosa monofosfato consume una molécula de ATP por cada molécula de gliceraldehído 3-fosfato (G-3-P) que se sintetiza (Figura 13.58b); así, se pueden convertir dos moléculas de G-3-P a glucosa mediante la inversión de la ruta glucolítica (Figura 3.14). Las enzimas *hexulosa-sintasa fosfato*, que condensa una molécula de formaldehído con una de ribulosa 5-fosfato, y *hexulosa-isomerasa 6-fosfato* (Figura 13.58b) son exclusivas de la ruta de la ribulosa monofosfato. El resto de enzimas de esta ruta actúan también en el metabolismo intermediario y son muy frecuentes en las bacterias.

Vemos así que los metanótrofos aerobios comparten la necesidad de oxigenasas con otros degradadores aerobios de hidrocarburos. No obstante, como llevan a cabo las biosíntesis a partir de compuestos  $C_1$ , los metanótrofos difieren de otros degradadores de hidrocarburos en su necesidad de rutas especiales para incorporar unidades  $C_1$  al material celular.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Por qué *Methylococcus capsulatus* es un aerobio estricto cuando utiliza metano como donador de electrones?
- ¿Por qué la oxidación de metano a metanol requiere poder reductor?
- ¿De qué dos maneras la ruta de la ribulosa monofosfato ahorra energía respecto a la ruta de la serina?

## 13.24 Metabolismo anóxico de los hidrocarburos

En las dos secciones precedentes hemos visto que los hidrocarburos se pueden catabolizar *aerobiamente*. Ahora estudiaremos su catabolismo *anóxico*. La oxidación anóxica de los hidrocarburos se puede vincular a la reducción de nitrato, sulfato o hierro férrico en las respiraciones anaerobias.

### Hidrocarburos alifáticos

Los hidrocarburos alifáticos son compuestos orgánicos de cadena lineal saturada o insaturada, y muchos de ellos son sustratos de las bacterias desnitrificantes o de las reductoras de sulfato. Los hidrocarburos alifáticos saturados de hasta  $C_{20}$  sustentan el crecimiento, si bien los de cadena más corta son más solubles y se metabolizan más rápidamente. El mecanismo de degradación anóxica de los hidrocarburos está bien estudiado en el metabolismo del hexano ( $C_6H_{14}$ ) en las bacterias desnitrificantes (que usan nitrato como aceptor de electrones). No obstante, el mecanismo parece ser el mismo en el catabolismo anóxico de hidrocarburos de cadena más larga y para la oxidación anóxica de hidrocarburos vinculada a otros aceptores de electrones, de manera que nos centraremos aquí en el sistema hexano/nitrato.

En el metabolismo anóxico del hexano, el hexano se modifica en el átomo de carbono 2 por unión de una molécula de *fumarato*, un intermediario  $C_4$  del ciclo del ácido cítrico

(Figura 3.22), y se forma el compuesto *1-metilpentilsuccinato* (Figura 13.59a). La adición enzimática de fumarato oxigena eficazmente el hexano y permite catabolizar anaerobiamente la molécula. Tras la adición de coenzima A se produce una serie de reacciones que incluyen la beta-oxidación (Figura 13.55b) y la regeneración del fumarato. Los electrones liberados durante la beta-oxidación generan fuerza protonmotriz y después son consumidos en la reducción del nitrato o el sulfato.

### Hidrocarburos aromáticos

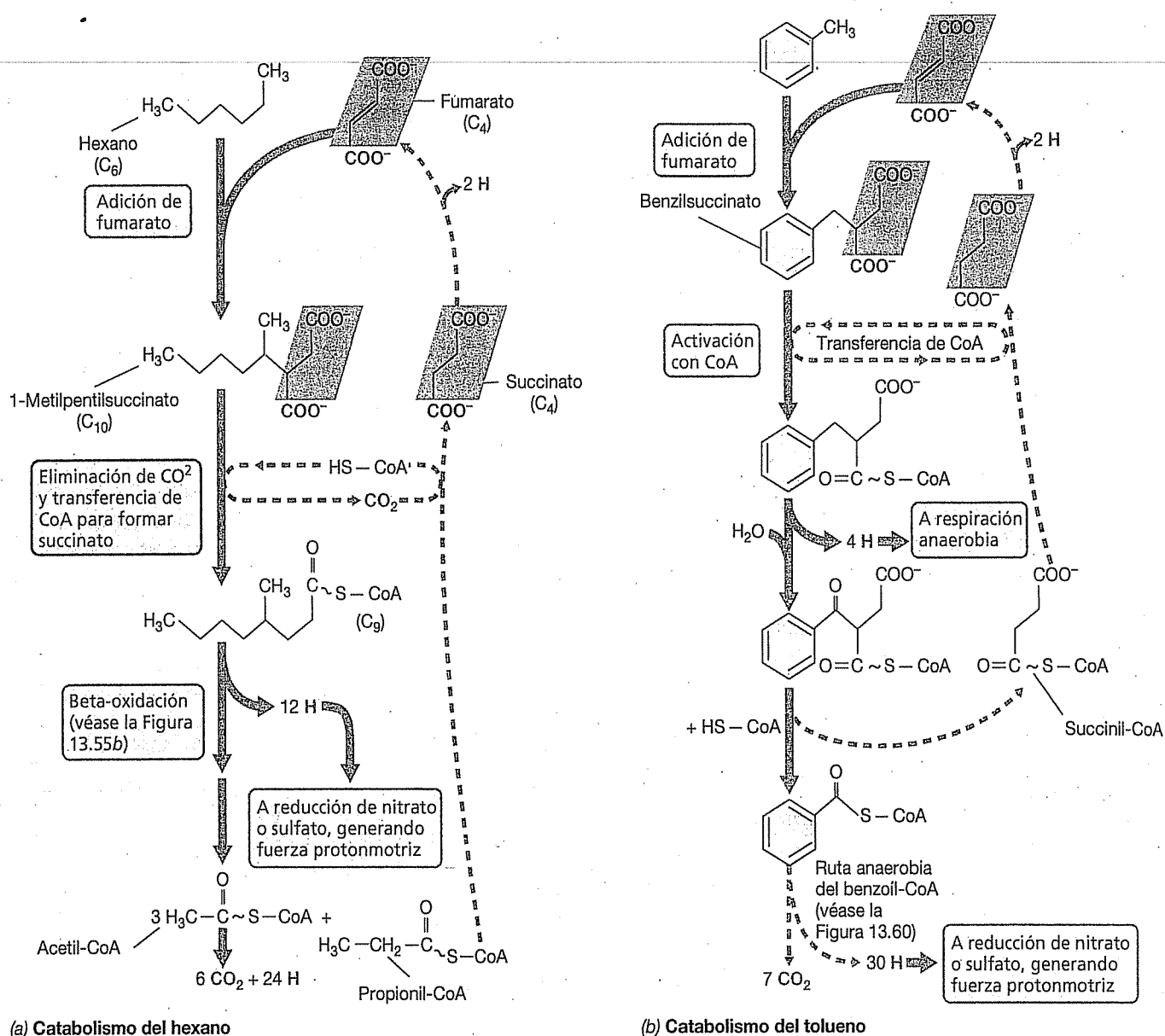
Los hidrocarburos aromáticos se pueden degradar anaerobiamente por la acción de algunas bacterias reductoras de nitrato, hierro férrico o sulfato. Para el catabolismo anóxico del tolueno, que es un hidrocarburo aromático, es necesario añadir oxígeno al compuesto para empezar su catabolismo, y esto se lleva a cabo, igual que en el catabolismo de los hidrocarburos alifáticos, mediante la adición de fumarato (Figura 13.59a). La serie de reacciones produce al final benzoil-CoA que se degrada a continuación por reducción del anillo (Figura 13.59b). El benceno ( $C_6H_6$ ) también se puede catabolizar anaerobiamente, probablemente mediante un mecanismo semejante. Los hidrocarburos aromáticos con varios anillos como el naftaleno ( $C_{10}H_8$ ) pueden ser degradados por algunas bacterias reductoras de sulfato o desnitrificantes. A diferencia de lo que ocurre con otros hidrocarburos, la oxigenación de hidrocarburos con varios anillos no se produce por adición de fumarato, sino por adición de  $CO_2$  al anillo para formar un ácido carboxílico; pero esta reacción de carboxilación tiene el mismo objetivo que las reacciones catalizadas por oxigenasas (Figuras 13.55a y 13.56) o la adición de fumarato (Figura 13.59); un átomo de oxígeno pasa a formar parte del hidrocarburo y facilita su catabolismo.

Muchas bacterias, entre ellas bacterias fermentadoras y fotótrofas, pueden catabolizar anaerobiamente ciertos hidrocarburos aromáticos. No obstante, a excepción del tolueno, solo se degradan los compuestos aromáticos que ya contienen un átomo de oxígeno, y normalmente por un mecanismo común. A diferencia del catabolismo aerobio, que se produce por *oxidación* de un anillo (Figura 13.56), el catabolismo anaerobio tiene lugar por *reducción* del anillo. El catabolismo del benzoato por la «ruta del benzoil-CoA», que es habitual en esta bioquímica (Figura 13.60), empieza con la formación del derivado de la coenzima A seguida de la escisión del anillo para dar ácidos grasos o dicarboxílicos que pueden ser posteriormente catabolizados a productos intermedios del ciclo del ácido cítrico (Figura 13.60).

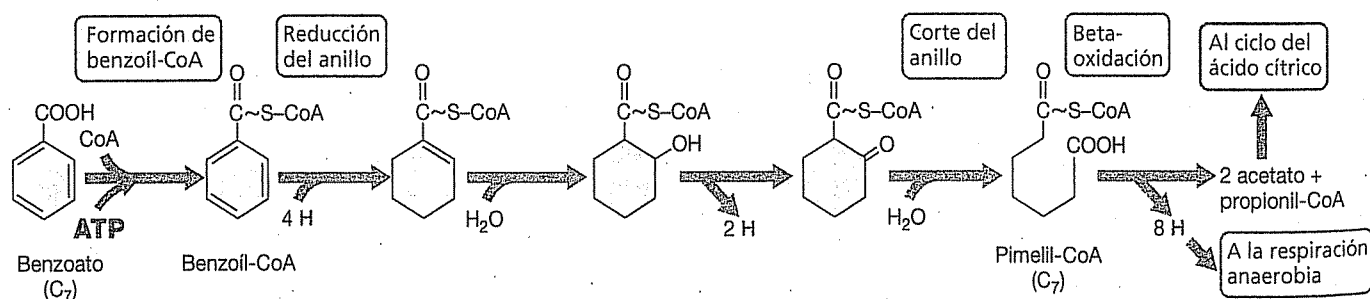
### Oxidación anóxica del metano

El metano ( $CH_4$ ) se puede degradar en condiciones anóxicas por acción de un consorcio de dos organismos, una bacteria reductora de sulfato y una arquea filogenéticamente relacionada con los metanógenos (Figura 13.61). El componente arqueano, llamado ANME (del inglés *anoxic methanotroph*), del cual existen diversos tipos, oxida el metano como donador de electrones. Los electrones procedentes de la oxidación del metano son transferidos al reductor de sulfato que, a su vez, los usa para reducir sulfato a sulfuro de hidrógeno (Figura 13.61b).

El mecanismo de oxidación anóxica del metano (AMO, del inglés *anoxic methane oxidation*) no se conoce exactamente, pero se cree que el metanótrofo oxida el metano a  $CO_2$  invirtiendo las etapas de la metanogénesis, y los electrones



**Figura 13.59 Catabolismo anóxico de dos hidrocarburos.** (a) En el catabolismo anóxico del hidrocarburo alifático hexano, la adición de fumarato proporciona los átomos de oxígeno necesarios para formar un derivado de ácido graso que se puede catabolizar por beta-oxidación (véase la Figura 13.55) para dar acetil-CoA. Los electrones ( $H$ ) generados en el catabolismo del hexano son utilizados para reducir sulfato o nitrato en la correspondiente respiración anaerobia. (b) La adición de fumarato durante el catabolismo anóxico del hidrocarburo aromático tolueno produce benzilsuccinato.

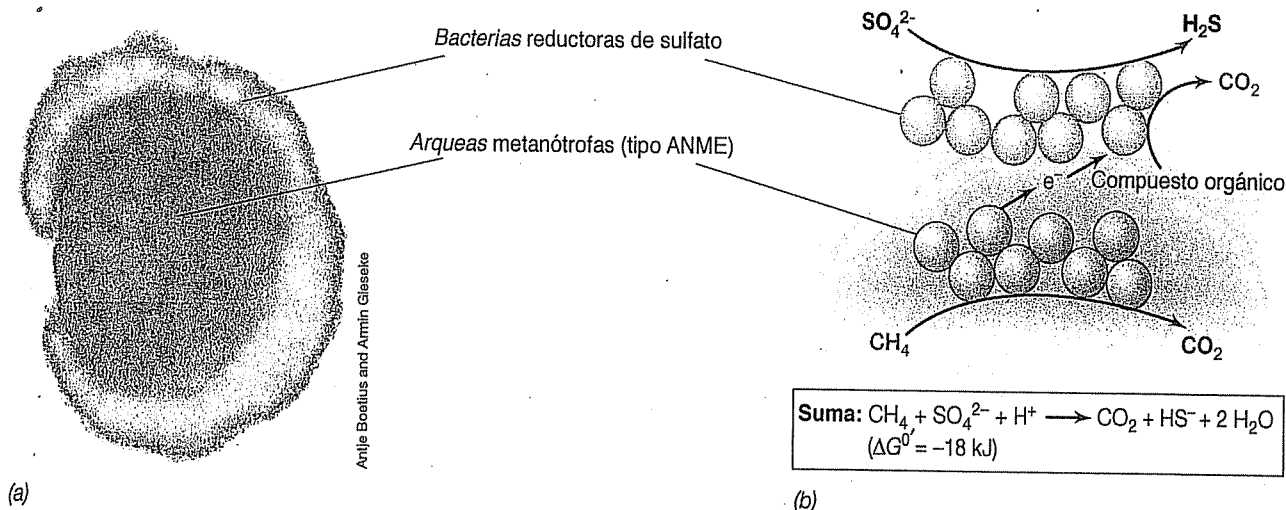


**Figura 13.60 Degradación anóxica del benzoato en la ruta del benzoyl-CoA.** Esta ruta funciona en la bacteria roja fotótrofa *Rhodospseudomonas palustris*, y en otras muchas bacterias facultativas, fotótrofas o quimiótrofas. Obsérvese que todos los intermediarios de la ruta están unidos a la coenzima A. El acetato producido es catabolizado posteriormente en el ciclo del ácido cítrico.

se transfieren al reductor de sulfato a través de alguna molécula orgánica (Figura 13.61b). Independientemente del mecanismo, la reacción acoplada produce solamente una pequeña cantidad de energía libre ( $-18 kJ$ ), y sigue siendo una cuestión

sin resolver de qué modo esta energía se convierte en ATP y se reparte entre el metanótrofo y el reductor de sulfato. Una posibilidad sería una bomba de iones. Como hemos visto en las Secciones 13.14 y 13.15, las bombas de iones pueden actuar





**Figura 13.61 Oxidación anóxica del metano.** (a) Agregados de células oxidadoras de metano de los sedimentos marinos. Los agregados contienen arqueas metanótrofas (rojo) rodeadas de bacterias reductoras de sulfato (verde). Cada tipo de célula se ha teñido con una sonda FISH diferente (→ Sección 18.4). El agregado tiene unos 30  $\mu\text{m}$  de diámetro. (b) Mecanismo de degradación cooperativa de metano. Un compuesto orgánico o algún otro transportador de poder reductor transfiere electrones de los metanótrofos a los reductores de sulfato.

con rendimientos energéticos muy bajos, de modo que también podría actuar en la energética de la AMO.

La AMO no se limita a los consorcios de bacterias reductoras de sulfato. Los consorcios desnitrificantes y oxidadores de metano son activos en ambientes anóxicos en los que el metano y el nitrato coexisten en cantidades significativas, como algunos sedimentos de agua dulce. En los cultivos de enriquecimiento de estos consorcios en laboratorio, algunos contienen metanótrofos de tipo ANME y otros carecen completamente de arqueas. También se ha observado AMO unida a la reducción de hierro férrico ( $Fe^{3+}$ ) e ion mangánico ( $Mn^{4+}$ ).

Existe una bacteria desnitrificante que utiliza un mecanismo sorprendente para la AMO y no precisa de un segundo organismo para llevar a cabo el proceso. Se trata de *Methyloirabilis oxyfera*, que oxida el metano con nitrato como aceptor de electrones, y durante la oxidación del metano los electrones reducen el nitrato utilizando la mayoría de las etapas que hemos visto previamente en las bacterias desnitrificantes como *Pseudomonas* (Sección 13.17), incluida la reducción de nitrato a nitrito y la sucesiva reducción a nitrógeno molecular (Figura 13.41c). Pero a diferencia de *Pseudomonas*, en *M. oxyfera* el nitrito se reduce a nitrógeno molecular por medio del óxido nítrico ( $NO$ ) sin producir previamente óxido nitroso ( $N_2O$ ) como producto

intermedio (Figura 13.41c). En cambio, *M. oxyfera* escinde el óxido nítrico en nitrógeno y oxígeno ( $2 NO \rightarrow N_2 + O_2$ ) y a continuación utiliza el oxígeno producido como aceptor de electrones para la oxidación del metano. En otras palabras, el organismo produce su propio oxígeno como oxidante para los electrones generados durante la oxidación del metano a  $CO_2$  (véase más información en la página 461).

Se han desarrollado algunas estrategias metabólicas para catabolizar metano, probablemente el hidrocarburo más abundante de la Tierra. Esto, junto con la multitud de mecanismos de fijación de energía que hemos visto en este capítulo, demuestra la impresionante diversidad metabólica de los microorganismos. En los cuatro capítulos siguientes tomaremos toda esta información y la pondremos en el contexto de los propios organismos.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Por qué el tolueno es un hidrocarburo y el benzoato no lo es?
- ¿Cómo se oxigena el hexano durante el catabolismo anóxico?
- ¿Qué significa AMO y qué organismos participan en este proceso?

## IDEAS PRINCIPALES

**13.1** • En la fotosíntesis, el ATP se genera a partir de la luz y se consume en la reducción de  $CO_2$ . Se conocen dos formas de fotosíntesis: la oxigénica, en la que se produce  $O_2$  (por ejemplo en cianobacterias), y la anoxigénica, en la que no se produce  $O_2$  (por ejemplo en las bacterias rojas y en las verdes). Las clorofilas y las bacterioclorofilas se encuentran en las membranas en las que se llevan a cabo las reacciones luminosas de la fotosíntesis. Las clorofilas antena captan la energía lumínica y la transfieren a un centro de reacción.

**13.2** • Los pigmentos accesorios, como los carotenoides y las ficobilinas, absorben la luz y transfieren la energía a la clorofila del centro de reacción; esto amplía las longitudes de onda utilizables en la fotosíntesis. Los carotenoides también tienen una importante función fotoprotectora al impedir el daño fotooxidativo en las células.

**13.3** • Las reacciones de transporte de electrones se realizan en el centro de reacción fotosintético de

los fotótrofos anoxigénicos, y generan ATP y fuerza protonmotriz. El poder reductor para la fijación de  $\text{CO}_2$  procede de sustancias como el sulfuro de hidrógeno, y la producción de NADH en las bacterias rojas requiere transporte inverso de electrones.

**13.4** \* En la fotosíntesis oxigénica el agua dona electrones para impulsar la fijación de  $\text{CO}_2$ , y el  $\text{O}_2$  es un producto secundario. En los fotótrofos oxigénicos existen dos fotosistemas independientes pero interconectados, PSI y PSII, mientras que los fotótrofos anoxigénicos tienen un solo fotosistema.

**13.5** \* En la mayoría de las bacterias fotótrofas y quimiolitótrofas, la autotrofia se sustenta mediante el ciclo de Calvin, en el que la enzima rubisco tiene un papel fundamental. Los carboxisomas contienen rubisco cristalina y actúan concentrando el  $\text{CO}_2$ , el sustrato clave de esta enzima. El ciclo del ácido cítrico y el del hidroxipropionato inversos son rutas autotróficas de las bacterias verdes del azufre y de las verdes no del azufre, respectivamente.

**13.6** \* Los quimiolitótrofos oxidan donadores inorgánicos de electrones para fijar la energía y obtener poder reductor. La fijación de energía se produce a partir de los procesos respiratorios que generan fuerza protonmotriz. La mayoría de los quimiolitótrofos pueden crecer autotróficamente.

**13.7** \* Las bacterias quimiolitótrofas del hidrógeno usan hidrógeno como donador de electrones para reducir el oxígeno a agua. La enzima hidrogenasa es necesaria para oxidar el hidrógeno, y este suministra poder reductor para la fijación del  $\text{CO}_2$  en estos autótrofos.

**13.8** \* Los compuestos reducidos de azufre como el sulfuro de hidrógeno, los sulfitos y el azufre elemental son donadores de electrones para la fijación de la energía en los quimiolitótrofos del azufre. Los electrones de estas sustancias entran en las cadenas de transporte de electrones y generan fuerza protonmotriz. Los quimiolitótrofos del azufre también son autótrofos y fijan  $\text{CO}_2$  mediante el ciclo de Calvin.

**13.9** \* Las bacterias quimiolitótrofas del hierro oxidan  $\text{Fe}^{2+}$  como donador de electrones. La mayoría de las bacterias del hierro crecen a pH ácido y suelen estar asociadas a la contaminación ácida causada en la extracción de minerales y de carbón. Unas pocas bacterias quimiolitótrofas y fotótrofas pueden oxidar el  $\text{Fe}^{2+}$  a  $\text{Fe}^{3+}$  mediante un proceso anaerobio.

**13.10** \* Las bacterias y arqueas oxidadoras de amoníaco producen nitrito a partir de amoníaco y a su vez el nitrito es oxidado a nitrato por las bacterias oxidadoras de nitrito. La oxidación anóxica de amoníaco (anammox) consume amoníaco y nitrito para formar nitrógeno molecular. La reacción anammox se lleva a cabo en un compartimento encerrado por una membrana llamado anammoxosoma.

**13.11** \* En ausencia de aceptores externos de electrones, los compuestos orgánicos solo se pueden catabolizar anaerobiamente por fermentación. La mayoría de las fermentaciones requieren que se forme un compuesto orgánico rico en energía que permita sintetizar ATP por fosforilación a nivel de sustrato. El equilibrio redox se alcanza por la formación de los productos de fermentación.

**13.12** \* La fermentación del ácido láctico la llevan a cabo las especies homofermentadoras en las que el lactato es el único producto, y las especies heterofermentadoras, que producen lactato, etanol y  $\text{CO}_2$ . La fermentación ácidomixta típica de las enterobacterias genera varios ácidos más productos neutros (etanol, butanodiol), según el organismo.

**13.13** \* Los clostridios fermentan azúcares, aminoácidos y otros compuestos orgánicos; uno de los productos principales es el ácido butírico. La producción de butirato permite la síntesis de un ATP adicional. *Propionibacterium* produce propionato, acetato y  $\text{CO}_2$  en una fermentación secundaria del lactato en la que se fija energía por fosforilación a nivel de sustrato y por respiración anaerobia.

**13.14** \* La fijación de energía en *Propionigenium*, *Oxalobacter* y *Malonomonas* está vinculada a reacciones de descarboxilación que bombean  $\text{Na}^+$  o  $\text{H}^+$  a través de la membrana; las ATPasas utilizan la energía del gradiente de iones para sintetizar ATP. Las reacciones catalizadas por estos organismos generan energía libre insuficiente para sintetizar ATP por fosforilación a nivel de sustrato.

**13.15** \* En la sintrofia dos organismos cooperan para degradar un compuesto que ninguno de los dos puede degradar por sí solo. En este proceso, el hidrógeno producido por un organismo es consumido por el otro. El consumo de hidrógeno afecta a la energética de la reacción que lleva a cabo el productor de hidrógeno y le permite sintetizar el ATP que de otro modo no podría hacer.

**13.16** \* Si bien el oxígeno es el aceptor de electrones más comúnmente usado en el metabolismo energético, se pueden usar también algunos otros compuestos orgánicos e inorgánicos. La respiración anaerobia genera menos energía que la respiración aerobia, pero puede llevarse a cabo en ambientes en los que no hay oxígeno.

**13.17** \* El nitrato es un aceptor de electrones habitual en la respiración anaerobia. La reducción de nitrato es catalizada por la enzima nitrato-reductasa, que reduce el nitrato a nitrito. Muchas bacterias que usan nitrato en la respiración anaerobia producen compuestos gaseosos de nitrógeno (óxido nítrico, óxido nitroso o nitrógeno molecular) como productos finales de la reducción (desnitrificación).

**13.18** \* Las bacterias reductoras de sulfato son anaerobias estrictas que reducen sulfato a sulfuro de hidrógeno en un proceso en el que el sulfato debe activarse primero a

fosfosulfato de adenosina (APS). La dismutación es una estrategia adicional de producción de energía para ciertas especies. Algunos organismos como *Desulfuromonas* no pueden reducir el sulfato, pero sí el azufre elemental a sulfuro de hidrógeno.

**13.19** • Los acetógenos son anaerobios estrictos que reducen  $\text{CO}_2$  a acetato, normalmente con el hidrógeno como donador de electrones. El mecanismo de formación de acetato es la ruta de la acetil-CoA, muy extendida entre los anaerobios estrictos con fines autótrofos o para la oxidación del acetato.

**13.20** • La metanogénesis es la producción de metano a partir de hidrógeno y  $\text{CO}_2$  o de acetato o metanol por parte de arqueas metanógenas anaerobias estrictas. En la metanogénesis son necesarias varias coenzimas exclusivas, y la fijación de la energía está vinculada a una fuerza protonmotriz o a una fuerza sodiomotriz.

**13.21** • Además de los compuestos inorgánicos de nitrógeno y azufre y del  $\text{CO}_2$ , otras sustancias pueden actuar como aceptores electrónicos en la respiración anaerobia. Entre estas sustancias se encuentran el  $\text{Fe}^{3+}$ , el  $\text{Mn}^{4+}$ , el fumarato, algunos compuestos orgánicos y algunos compuestos orgánicos clorados, e incluso protones.

**13.22** • Además de su función como aceptor terminal de electrones, el oxígeno también puede ser un sustrato. En el metabolismo aerobio las oxigenasas introducen en los hidrocarburos átomos de oxígeno procedentes del  $\text{O}_2$ . Una vez oxigenados, los hidrocarburos alifáticos pueden degradarse más por beta-oxidación, y los hidrocarburos aromáticos por escisión del anillo y oxidación.

**13.23** • La metanotrofia es el uso de metano como fuente de carbono y como donador de electrones, y la metano-monooxigenasa es una enzima clave en el catabolismo aerobio del metano. En los metanótrofos, las unidades  $\text{C}_1$  se asimilan al material celular como formaldehído, a través de la ruta de la ribulosa monofosfato, o como formaldehído más  $\text{CO}_2$ , a través de la ruta de la serina.

**13.24** • Los hidrocarburos se pueden oxidar en condiciones anóxicas tras la adición del ácido dicarboxílico fumarato. Los compuestos aromáticos son catabolizados anaerobiamente por reducción y corte del anillo para formar productos intermedios que se pueden catabolizar en el ciclo del ácido cítrico. El metano se puede oxidar en condiciones anóxicas por la acción de consorcios que contienen bacterias reductoras de sulfato o bacterias desnitrificantes y arqueas metanótrofas.

MasteringMicrobiology®

Revise lo que sabe y descubra lo que ha aprendido con MasteringMicrobiology. Acceda a material de estudio, revisiones de los capítulos, animaciones y tutoriales de microbiología práctica en el Área de Estudio y asegúrese de que ha asimilado todo el contenido de este capítulo.

## GLOSARIO DE TÉRMINOS

**Acetogénesis:** metabolismo energético en el que se produce acetato a partir de hidrógeno y  $\text{CO}_2$  o a partir de compuestos orgánicos.

**Anamox** ("anammox"): oxidación anóxica de amoníaco.

**Autótrofo:** organismo que utiliza  $\text{CO}_2$  como única fuente de carbono.

**Bacterioclorofila:** pigmento clorofílico de los fotótrofos anoxigénicos.

**Carboxisomas:** inclusiones cristalinas de rubisco.

**Carotenoide:** pigmento accesorio hidrófobo presente junto con la clorofila en las membranas fotosintéticas.

**Centro de reacción:** complejo fotosintético que contiene clorofila o bacterioclorofila y otros componentes y en el que se producen las reacciones iniciales de transferencia de electrones o el flujo fotosintético de electrones.

**Ciclo de Calvin:** ruta bioquímica de fijación de  $\text{CO}_2$  en muchos organismos autótrofos.

**Ciclo del ácido cítrico inverso:**

mecanismo de autotrofia en las bacterias verdes del azufre y otras pocas bacterias autótrofas, así como en algunas arqueas.

**Clorofila:** porfirina fotosensible con magnesio propia de los organismos fotótrofos, que inicia el proceso de fotofosforilación.

**Clorosoma:** estructura en forma de puro presente en la periferia de las células de las bacterias verdes del azufre y verdes no del azufre y que contiene las bacterioclorofilas antena (c, d o e).

**Descloración reductora:** respiración anaerobia en la que un compuesto orgánico clorado se usa como aceptor de electrones, normalmente con liberación de  $\text{Cl}^-$ .

**Desnitrificación:** respiración anaerobia en la que el nitrato o el nitrito son reducidos a gases nitrogenados, principalmente nitrógeno molecular.

**Fermentación:** catabolismo anaerobio de un compuesto orgánico en el que el

compuesto actúa como donador y como aceptor de electrones y en el que el ATP se suele producir por fosforilación a nivel de sustrato.

**Fermentación secundaria:** fermentación en la que los sustratos son los productos de fermentación de otros organismos.

**Ficobiliproteína:** complejo de pigmentos antena en las cianobacterias que contiene ficocianina y aloficocianina o ficoeritrina acoplados a proteínas.

**Ficobilisoma:** agragado de ficobiliproteínas.

**Fotofosforilación:** producción de ATP en la fotosíntesis.

**Fotosíntesis:** serie de reacciones en las que se sintetiza ATP mediante reacciones activadas por la luz y se fija  $\text{CO}_2$  al material celular.

**Fotosíntesis anoxigénica:** fotosíntesis en la que no se produce oxígeno.

**Fotosíntesis oxigénica:** fotosíntesis llevada a cabo por las cianobacterias y

las plantas verdes, en la que se produce oxígeno.

**Fotótrofo:** organismo que utiliza la luz como fuente de energía.

**Heterofermentador:** que produce una mezcla de productos, normalmente lactato, etanol y  $\text{CO}_2$  a partir de la fermentación de glucosa.

**Hidrogenasa:** enzima ampliamente distribuida entre los microorganismos anaerobios, capaz de oxidar o producir  $\text{H}_2$ .

**Homofermentador:** que produce únicamente ácido láctico a partir de la fermentación de glucosa.

**Metanogénesis:** producción biológica de metano.

**Metanógeno:** miembro de *Archaea* que produce metano.

**Metanótrofo:** organismo que oxida metano.

**Metilótrofo:** organismo capaz de crecer con compuestos que no contienen enlaces C—C; algunos metilótrofos son metanótrofos.

**Mixótrofo:** organismo en el que un compuesto inorgánico actúa como donador de electrones en el metabolismo energético y los

compuestos orgánicos actúan como fuente de carbono.

**Nitrificación:** oxidación microbiana de amoníaco a nitrato.

**Oxigenasa:** enzima que cataliza la incorporación de oxígeno del  $\text{O}_2$  a compuestos orgánicos o inorgánicos.

**Pigmentos antena:** clorofilas o bacterioclorofilas que recolectan luz, en fotocomplejos que canalizan la energía hacia el centro de reacción.

**Quimiolitótrofo:** microorganismo que oxida compuestos inorgánicos como donadores de electrones en el metabolismo energético.

**Reacción de Stickland:** fermentación de un par de aminoácidos.

**Respiración anaerobia:** uso de un aceptor de electrones distinto del oxígeno en una oxidación basada en el transporte de electrones que genera fuerza protonmotriz.

**Rubisco:** acrónimo (del inglés *ribulose biphosphate carboxylase*) que designa la ribulosa-carboxilasa difosfato, una enzima fundamental del ciclo de Calvin.

**Ruta de la acetil-CoA:** ruta de fijación autotrófica de  $\text{CO}_2$  y oxidación de acetato muy extendida entre los

anaerobios estrictos, como las bacterias metanógenas, las acetógenas y las reductoras de sulfato.

**Ruta de la ribulosa:** serie de reacciones en ciertos metilótrofos en las que se asimila el formaldehído al material celular usando la ribulosa monofosfato como molécula aceptora de  $\text{C}_1$ .

**Ruta de la serina:** serie de reacciones en algunos metilótrofos en los que se asimila el formaldehído y el  $\text{CO}_2$  al material celular a través del aminoácido serina.

**Ruta del hidroxipropionato:** ruta autotrófica que se encuentra en *Chloroflexus* y unas pocas arqueas.

**Sintrofia:** proceso por el que dos o más microorganismos cooperan para degradar una sustancia que ninguno de los dos puede degradar por sí solo.

**Tilacoides:** apilamiento de membranas en las cianobacterias o en los cloroplastos de los eucariotas fotótrofos.

**Transporte inverso de electrones:** movimiento de electrones dependiente de energía contra el gradiente termodinámico para formar un reductor fuerte a partir de un donador de electrones débil.

## EJERCICIOS PRÁCTICOS

- ¿Cuáles son las diferencias principales entre los fotótrofos oxigénicos y los anoxigénicos? (Sección 13.1)
- ¿Cuál es la función de las clorofilas captadoras de luz y de las clorofilas del centro de reacción? ¿Por qué los mutantes incapaces de sintetizar clorofilas captadoras de luz, que se pueden aislar fácilmente en el laboratorio, probablemente no serían buenos competidores en la naturaleza? (Sección 13.1)
- ¿Qué pigmentos accesorios están presentes en los fotótrofos y qué funciones tienen? (Sección 13.2)
- ¿De qué manera la luz ocasiona la síntesis de ATP en un fotótrofo anoxigénico? ¿En qué se asemejan el flujo de electrones fotosintético y el respiratorio? ¿En qué se diferencian? (Sección 13.3)
- ¿Cómo obtiene una bacteria roja el poder reductor para el crecimiento autótrofo? ¿Y una cianobacteria? (Secciones 13.3 y 13.4)
- ¿En qué se diferencian el potencial de reducción ( $E_0'$ ) de la clorofila *a* del PSI y el de la del PSII? ¿Por qué el potencial de reducción de la clorofila *a* del PSII tiene que ser tan electropositivo? (Sección 13.4)
- ¿Qué dos enzimas son exclusivas del ciclo de Calvin? ¿Qué reacciones catalizan estas enzimas? ¿Qué consecuencias tendría la aparición de un mutante que careciera de alguna de ellas? (Sección 13.5)
- ¿Qué organismos utilizan el ciclo del hidroxipropionato o el ciclo del ácido cítrico inverso como rutas autotróficas? (Sección 13.5)
- Compare el uso de sulfuro de hidrógeno por parte de una bacteria roja fotótrofa y de una bacteria incolora del azufre como *Beggiatoa*. ¿Qué función cumple el sulfuro de hidrógeno en el metabolismo de cada organismo? (Secciones 13.3, 13.6 y 13.8)
- ¿Qué donadores inorgánicos de electrones utilizan los organismos *Ralstonia*, *Thiobacillus* y *Acidithiobacillus*? (Secciones 13.7 a 13.9)
- Compare la nitrificación clásica con la anamox en términos de requisitos de oxígeno, organismos que intervienen en cada proceso y necesidad de monooxigenasas. (Sección 13.10)
- Defina el término «fosforilación a nivel de sustrato». ¿En qué se diferencia de la fosforilación oxidativa? ¿Qué compuesto(s) necesita(n) sintetizar las bacterias fermentadoras para producir ATP por fosforilación a nivel de sustrato? (Sección 13.11)
- Cite los principales productos de la fermentación en las bacterias siguientes: *Lactobacillus*, *Clostridium*, *Propionibacterium* y *Escherichia*. (Secciones 13.12 y 13.13)
- Dé un ejemplo de fermentación que no utilice fosforilación a nivel de sustrato. ¿Cómo se obtiene energía en esta fermentación? (Sección 13.14)

15. ¿Por qué se dice que la sintrofia es una transferencia interespecífica de hidrógeno? (Sección 13.15)
16. ¿Por qué el nitrato es mejor aceptor de electrones para la respiración anaerobia que el sulfato? (Sección 13.16)
17. ¿En qué se diferencian la respiración de nitrato de *Escherichia coli* y la de *Pseudomonas*? (Sección 13.17)
18. ¿Por qué la hidrogenasa es útil para *Desulfovibrio* incluso cuando no se cultiva la bacteria con el hidrógeno como donador de electrones? (Sección 13.18)
19. Compare los acetógenos y los metanógenos en términos de 1) sustratos y productos de su metabolismo energético, 2) capacidad para utilizar compuestos orgánicos como donadores de electrones en el metabolismo energético y 3) filogenia. (Secciones 13.19 y 13.20)
20. Compare la reducción de hierro férrico con la descloración reductora en términos de 1) producto de la reducción y 2) importancia ambiental. (Sección 13.21)
21. ¿En qué se diferencian las monooxigenasas de las dioxigenasas en cuanto a las reacciones que catalizan? ¿Por qué son necesarias las oxigenasas para el catabolismo aerobio de los hidrocarburos? (Sección 13.22)
22. ¿En qué se diferencia un metanótrofo de un metanógeno? ¿Qué ruta para la asimilación de  $C_1$  en los metanótrofos es más eficiente energéticamente y por qué? (Sección 13.23)
23. ¿Cómo degradan anaerobiamente y sin oxigenasas los hidrocarburos las bacterias desnitrificantes y las reductoras de sulfato? (Sección 13.24)

## PREGUNTAS DE REPASO

1. ¿Dónde se encuentran los pigmentos fotosintéticos en una bacteria roja fotótrofa? ¿Y en una cianobacteria? ¿Y en un alga verde? Teniendo en cuenta la función de los pigmentos clorofílicos, ¿por qué no están localizados en otro lugar de la célula, por ejemplo en el citoplasma o en la pared celular? (Sección 13.1)
2. La velocidad de crecimiento de la bacteria fotótrofa roja *Rhodobacter* es prácticamente el doble cuando el organismo crece *fototróficamente* en un medio que contiene malato como fuente de carbono que cuando crece con  $CO_2$  (con  $H_2$  como donador de electrones). Explique por qué es así y cite la clase nutricional en la que situaríamos a *Rhodobacter* cuando crece en cada una de ambas condiciones.
3. Aunque son fisiológicamente diferentes, los quimiolitótrofos y los quimioorganótrofos comparten una serie de características relacionadas con la producción de ATP. Describa esas características comunes y justifique por qué el rendimiento del crecimiento (gramos de células por mol de sustrato consumido) de un quimioorganótrofo que respira glucosa es mucho más alto que el de un quimiolitótrofo que respira azufre.
4. Un ácido graso como el butirato no puede ser fermentado en un cultivo puro, aunque en otras condiciones su catabolismo anaerobio se produce rápidamente. ¿En qué se diferencian esas condiciones y por qué las últimas permiten el catabolismo del butirato? ¿Cómo se puede fermentar el butirato en un cultivo mixto?
5. Cuando el metano se sintetiza a partir de  $CO_2$  (más hidrógeno) o de metanol (en ausencia de hidrógeno), las rutas metabólicas comparten varias etapas. Compare la metanogénesis a partir de estos dos sustratos destacando las semejanzas y las diferencias en estos procesos.





# 14 • Diversidad funcional en *Bacteria*

actual

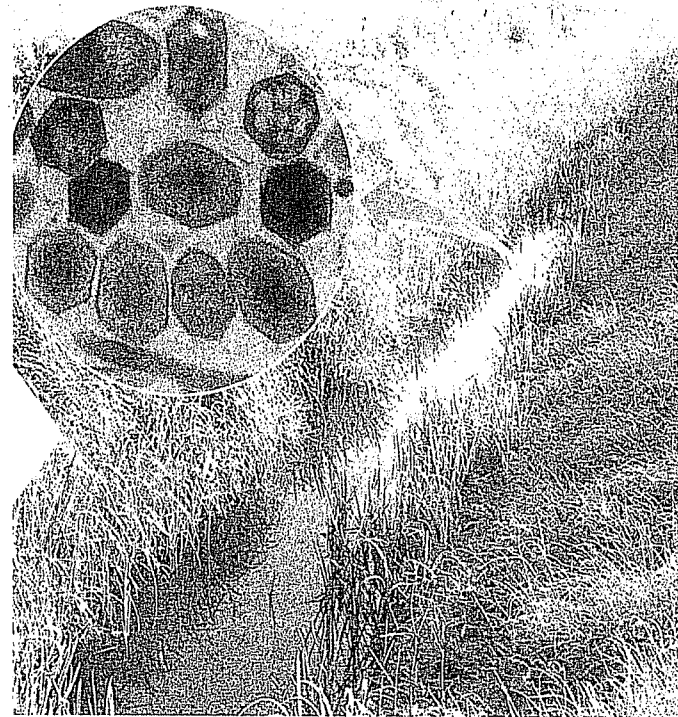
## Un cultivo más allá

Los microbiólogos siguen descubriendo procesos microbianos que causan un impacto en la biosfera, y la bacteria *Methyloirabilis*, descubierta recientemente, es un ejemplo de ello. Antes se pensaba que la oxidación biológica de metano requería oxígeno. Sin embargo, recientemente se ha observado oxidación de metano en diversos ambientes anóxicos diferentes. El metano es un poderoso gas de efecto invernadero, y el consumo microbiano de este gas ejerce una función muy importante en el equilibrio global del ciclo del metano. El modelo para la oxidación anaeróbica del metano estaba basada en una asociación metabólica bien estudiada entre las bacterias reductoras de sulfato y los metanógenos capaces de invertir la ruta de la producción de metano. Sin embargo, el descubrimiento de *M. oxyfera* confirma la máxima que dice que allá donde hay energía, los microorganismos encuentran la manera de usarla.

*M. oxyfera* surgió en un cultivo de enriquecimiento anaeróbico realizado a partir de sedimentos anóxicos de un canal de los Países Bajos (foto). El canal recibía vertidos de campos cultivados que contenían nitrato y metano. En el cultivo de enriquecimiento se acopló la oxidación del metano con la desnitrificación, un proceso que no se había visto nunca antes. Sorprendentemente, sin embargo, a pesar de crecer anaeróbiamente, *M. oxyfera* estaba usando la ruta tradicional aerobia de oxidación de metano. ¿Cómo es posible esto?

Se vio que *M. oxyfera* utiliza una nueva ruta de desnitrificación en la que se usan dos moléculas de óxido nítrico (NO) para generar nitrógeno y oxígeno; a continuación el oxígeno se usa inmediatamente como aceptor de electrones para la oxidación del metano.<sup>1</sup> Por tanto, la producción de oxígeno es fundamental para el metabolismo del metano en *M. oxyfera*, a pesar de que la bacteria habita en ambientes anóxicos. Esta bacteria también presenta una morfología poliédrica singular (ampliación de foto) y pertenece a un nuevo filo de *Bacteria*, NC-10, del que todavía no se había aislado ninguna especie. El descubrimiento de *M. oxyfera* muestra que en microbiología los grandes descubrimientos pueden ser solo «cuestión de un cultivo».

<sup>1</sup>Ettwig, K. F., et al. 2010. Nitrite-driven anaerobic methane oxidation by oxygenic bacteria. *Nature* 464: 543-550.



- I. Diversidad funcional como concepto. 453.
- II. Evolución de las bacterias. 463.
- III. Diversidad bacteriana en el medio ambiente. 465.
- IV. Diversidad bacteriana en el medio ambiente. 465.
- V. Diversidad bacteriana en el medio ambiente. 465.
- VI. Diversidad bacteriana en el medio ambiente. 465.
- VII. Diversidad bacteriana en el medio ambiente. 465.
- VIII. Diversidad bacteriana en el medio ambiente. 465.
- IX. Diversidad bacteriana en el medio ambiente. 465.
- X. Diversidad bacteriana en el medio ambiente. 465.

El mundo microbiano posee una diversidad inmensa, tanto en formas como en funciones. Los microorganismos llevan evolucionando más de 3.800 millones de años y se han diversificado para ocupar cualquier hábitat disponible en la Tierra. En el Capítulo 12 tratamos de la evolución de la vida microbiana y las herramientas filogenéticas que nos han ayudado a estudiarla. En el Capítulo 13 analizamos la enorme diversidad metabólica de los microorganismos. En este capítulo y en los tres siguientes nos

centraremos en la diversidad microbiana en sí misma, teniendo en cuenta tanto a las bacterias como a las arqueas y los eucariotas.

En el presente capítulo estudiaremos la *diversidad funcional* de grupos concretos de bacterias. En particular centraremos nuestra atención en los organismos que comparten características fisiológicas o ecológicas definidas, aunque esto no implique que estén afiliados necesariamente a un mismo grupo filogenético coherente.

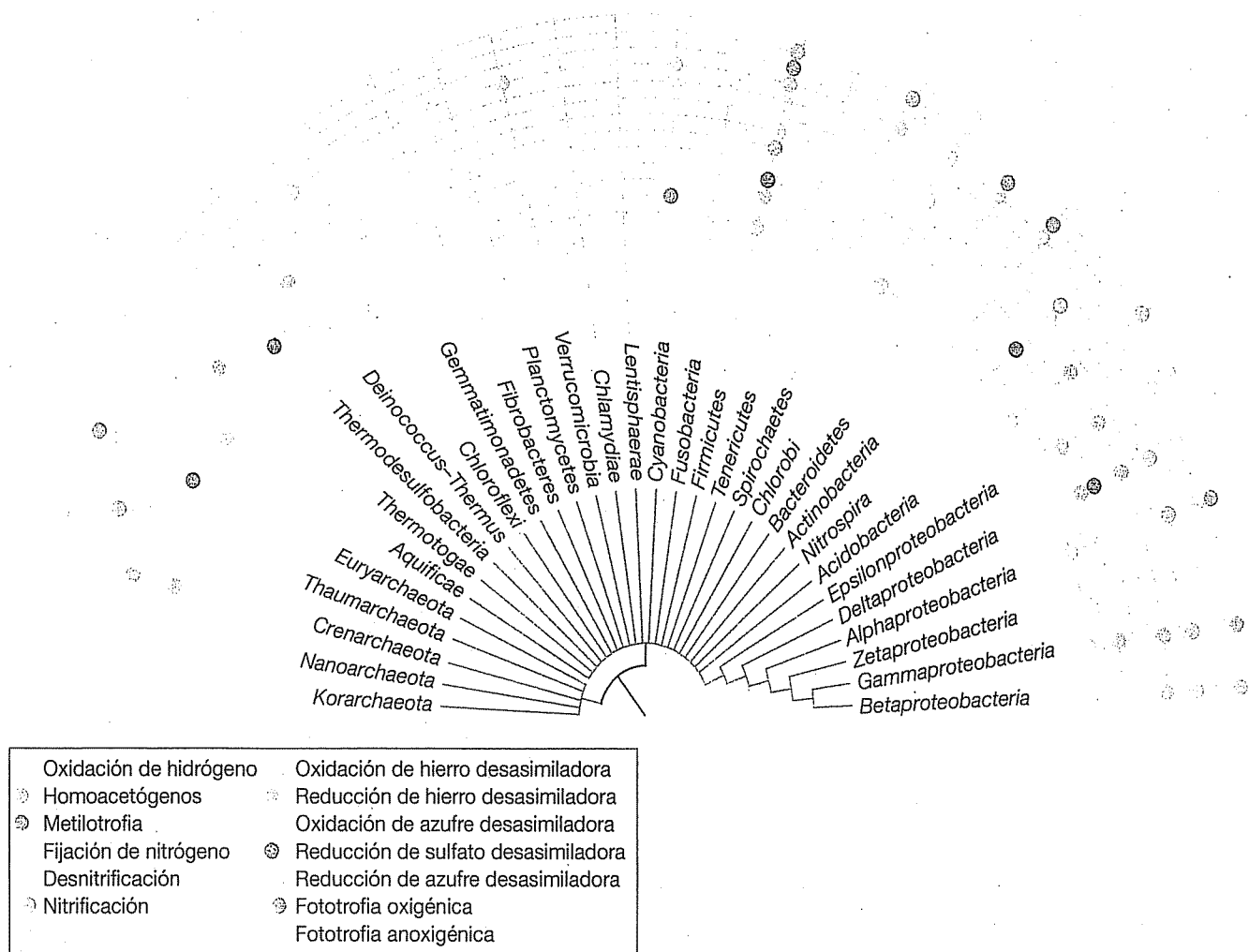
## I • La diversidad funcional como concepto

La diversidad microbiana se puede entender en términos de diversidad filogenética o de diversidad funcional. En la Sección 14.1 definiremos y compararemos ambos conceptos.

### 14.1 El sentido de la diversidad microbiana

La *diversidad filogenética* es el componente de la diversidad microbiana vinculado a las relaciones evolutivas entre microorganismos. Fundamentalmente, la diversidad filogenética es la

diversidad de los linajes evolutivos como filos, géneros y especies. En el sentido más amplio, la diversidad filogenética incluye la diversidad genética y la genómica de los linajes evolutivos y, por tanto, se puede definir a partir de genes o de organismos (⇒ Sección 12.5). No obstante, lo más habitual es definir la diversidad filogenética basándose en la filogenia de los genes del RNA ribosómico, de los que se piensa que reflejan la historia filogenética de todo el organismo (⇒ Sección 12.4). La diversidad filogenética es el tema que engloba nuestro enfoque de la diversidad microbiana a lo largo de los Capítulos 15 a 17.



**Figura 14.1 Principales características funcionales cartografiadas en los filos más importantes de *Bacteria* y *Archaea*.** El dendrograma muestra las relaciones entre los filos bacterianos según se deducen del análisis de las secuencias de los genes del RNA ribosómico 16S. Las ramas azules denotan los filos de *Bacteria*, mientras que las ramas rojas indican los filos de *Archaea*. Los círculos de colores indican los filos que contienen al menos una especie con la característica funcional indicada en la tabla de colores.

La **diversidad funcional** es el componente de la diversidad microbiana asociado a la forma y la función, y está relacionada con la fisiología y la ecología microbianas. Resulta útil considerar la diversidad microbiana en términos de categorías funcionales, porque los organismos con rasgos comunes comparten a menudo características fisiológicas y tienen funciones ecológicas semejantes. En muchos casos, los rasgos funcionales se corresponden con los grupos filogenéticos (por ejemplo, en las Secciones 14.3, 14.4, 14.6, 14.7 y 14.20). No obstante, a menudo la diversidad funcional microbiana no coincide con la diversidad filogenética definida por los genes del RNA ribosómico 16S. En este capítulo veremos muchos ejemplos en los que los rasgos funcionales están distribuidos extensamente entre bacterias y arqueas (Figura 14.1).

Para responder a la pregunta de por qué un rasgo funcional es compartido por organismos divergentes entre sí con secuencias génicas del RNA ribosómico 16S diferentes se pueden dar, al menos, tres argumentos. El primero es la *pérdida de genes*, una situación en la que un rasgo presente en el antepasado común de varios linajes se pierde posteriormente en algunos de ellos y en otros no, y a lo largo de la evolución se van distanciando mucho. El segundo es la **evolución convergente**, en la que un rasgo evoluciona independientemente en dos o más linajes y no está codificado por genes homólogos compartidos por dichos linajes. El tercer argumento es la **transferencia horizontal de genes** (↔ Secciones 6.12 y 12.5), una situación en la que los genes que confieren alguna característica particular son homólogos y se han intercambiado entre linajes de parentesco lejano.

La diversidad funcional puede definirse además en términos de diversidad fisiológica, ecológica y morfológica. La *diversidad*

*fisiológica* está relacionada con las funciones y actividades de los microorganismos y se suele describir en términos de metabolismo microbiano y bioquímica celular (Capítulo 13). La *diversidad ecológica* tiene que ver con las relaciones entre los organismos y su ambiente. Organismos con características fisiológicas semejantes pueden tener estrategias ecológicas diferentes (Sección 14.11). En el Capítulo 19, cuando hablemos de la ciencia de la ecología microbiana tendremos en cuenta también las causas y las consecuencias de la diversidad ecológica. La *diversidad morfológica* se refiere al aspecto exterior de un organismo (Secciones 14.20 a 14.24). En algunos casos, la morfología de un grupo es tan característica que prácticamente lo define; es lo que ocurre, por ejemplo, con las espiroquetas (Sección 14.22).

Los conceptos de diversidad fisiológica, ecológica y morfológica suelen estar estrechamente relacionados. Los ejemplos proporcionados en este capítulo pretenden ser ilustrativos y no exhaustivos, y en los Capítulos 15 a 17 y 19 a 22 consideraremos otros organismos con funciones ecológicas importantes.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Por qué es necesario explicar la diversidad microbiana en términos de la diversidad filogenética y la funcional?
- ¿Qué tres razones existen para que las características funcionales no se correspondan con grupos filogenéticos independientes, definidos por las secuencias de los genes del RNA ribosómico 16S?

## II • Diversidad de las bacterias fotótrofas

En esta sección trataremos de la diversidad de los microorganismos fotótrofos, que son los que obtienen la energía a partir de la luz. Veremos que la fototrofia está muy extendida en el dominio *Bacteria* y que se pueden definir claramente diversos tipos de fotótrofos a partir de sus características fisiológicas.

### 14.2 Visión general de las bacterias fotótrofas

La capacidad para obtener energía a partir de la luz se desarrolló muy al principio de la historia de la vida, cuando la Tierra era anóxica (↔ Sección 12.2). La fotosíntesis se originó en el dominio *Bacteria*, y los primeros organismos fotótrofos eran *fotótrofos anoxigénicos*, es decir, organismos que no generan oxígeno como producto de la fotosíntesis (↔ Sección 13.3). En lugar de agua, estos primeros fotótrofos utilizaban, probablemente, hidrógeno, hierro ferroso o sulfuro de hidrógeno como donadores de electrones para la fotosíntesis. La fotosíntesis anoxigénica está presente en cinco filos bacterianos: *Proteobacteria*, *Chlorobi*, *Chloroflexi*, *Firmicutes* y *Acidobacteria*. Por otra parte, la fotosíntesis oxigénica se conoce solamente en *Cyanobacteria* (Figura 14.1). Existe una gran diversidad metabólica entre los fotótrofos anoxigénicos, que se encuentran en una amplia gama de hábitats. Está claro que el intercambio horizontal de genes tuvo una influencia notable en la evolución de la fotosíntesis y

en la distribución de los genes fotosintéticos por todo el árbol filogenético de las bacterias.

Las bacterias fotótrofas tienen diversas características en común. Todas ellas usan pigmentos del tipo de las clorofilas, así como pigmentos accesorios para captar la energía lumínica y transferirla a un centro de reacción unido a la membrana, donde esta energía se utiliza para impulsar las reacciones de transferencia de electrones que, finalmente, ocasionan la producción de ATP (↔ Secciones 13.1 a 13.4). Las bacterias fotótrofas anoxigénicas pueden tener un fotosistema de tipo I o de tipo II. Los términos «tipo I» y «tipo II» se refieren a la estructura del centro de reacción de la fotosíntesis. Los fotosistemas de tipo I son los más parecidos al fotosistema I de los fotótrofos oxigénicos, mientras que los de tipo II se parecen más al fotosistema II de estos organismos. Ambos tipos de fotosistema están presentes en las cianobacterias (↔ Sección 13.4), pero en los fotótrofos anoxigénicos solo está presente un tipo o el otro. En algunos casos, los pigmentos fotosintéticos se encuentran en la membrana citoplasmática, pero a menudo están en sistemas de membranas fotosintéticas intracelulares que se forman a partir de invaginaciones de la membrana citoplasmática. Estas membranas internas permiten a las bacterias fotótrofas aumentar la cantidad de pigmentos que contienen y, así, aprovechar mejor la luz de baja intensidad.

Muchas bacterias fotótrofas acoplan la energía lumínica a la fijación de carbono mediante una serie de mecanismos

diferentes (⇒ Sección 13.5), pero no todos los fotótrofos fijan  $\text{CO}_2$ ; algunos prefieren o necesitan fuentes orgánicas de carbono para su crecimiento. Veremos que muchas de las características de las bacterias fotótrofas, incluidos sus sistemas de membranas y sus pigmentos fotosintéticos, se originaron como resultado de la adaptación al nicho en ambientes luminosos.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Qué forma de fotosíntesis fue probablemente la primera en aparecer sobre la Tierra?

## 14.3 Cianobacterias

**Géneros principales:** *Prochlorococcus*, *Crocospaera*, *Synechococcus*, *Trichodesmium*, *Oscillatoria*, *Anabaena*

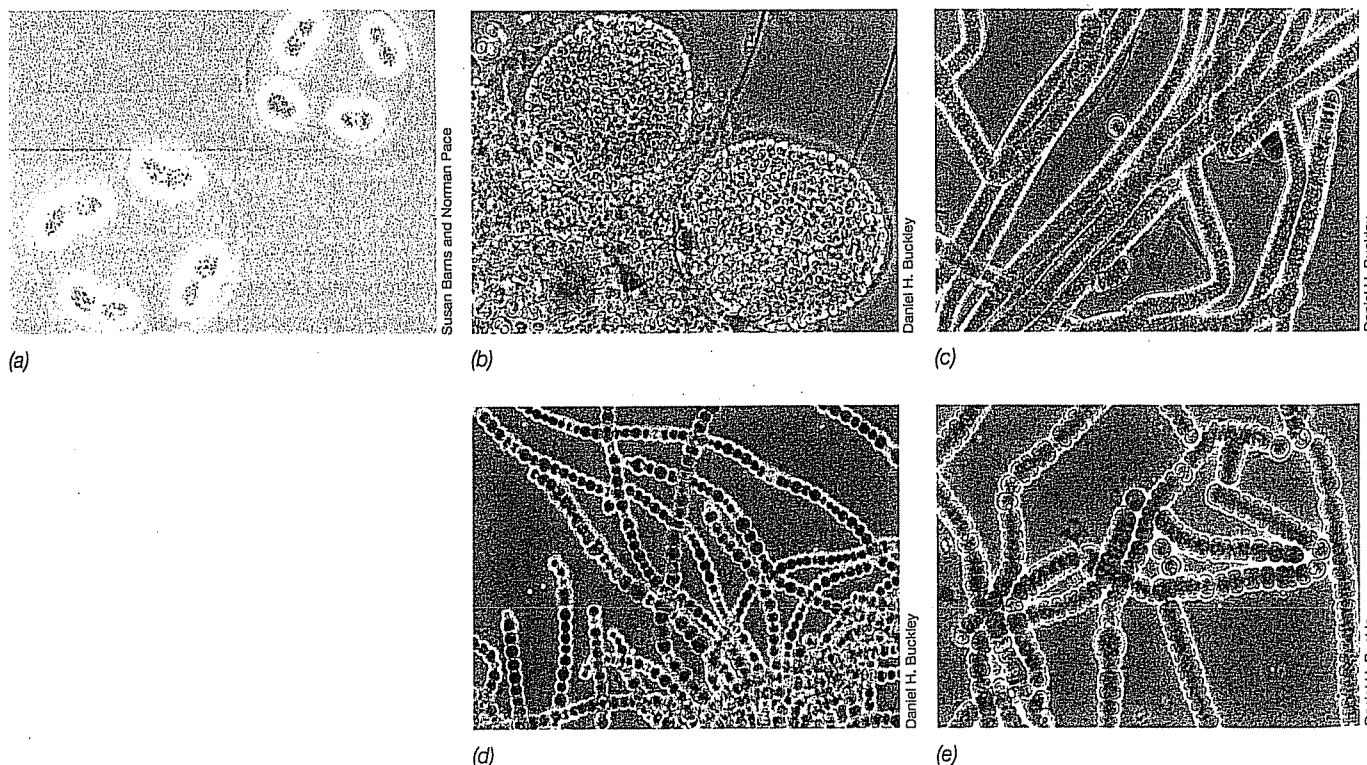
Las **cianobacterias** son un grupo grande y heterogéneo, desde el punto de vista morfológico y ecológico, de bacterias fotótrofas oxigénicas. Como vimos en la Sección 12.2, fueron los primeros organismos fotótrofos de la Tierra en generar oxígeno, y durante miles de millones de años convirtieron la atmósfera anóxica original en la atmósfera oxigenada que conocemos en la actualidad.

### Filogenia y clasificación de las cianobacterias

La diversidad morfológica de las cianobacterias es impresionante (Figura 14.2). Se conocen tanto formas unicelulares como filamentosas, y dentro de esos tipos morfológicos existe una variación considerable. El tamaño de las células de las cianobacterias puede ir de los 0,5  $\mu\text{m}$  hasta los 100  $\mu\text{m}$  de diámetro.

Las cianobacterias se pueden dividir en cinco grupos morfológicos: (1) *Chroococcales*, organismos unicelulares que se reproducen por fisión binaria (Figura 14.2a); (2) *Pleurocapsales*, unicelulares, se reproducen por fisión múltiple (en colonias) (Figura 14.2b); (3) *Oscillatoriales*, formas filamentosas que carecen de heterocistos (Figura 14.2c); (4) *Nostocales*, formas filamentosas que se dividen a lo largo de un solo eje y son capaces de llevar a cabo diferenciación celular (Figura 14.2d); y 5) *Stigonematales*, morfológicamente similares a *Nostocales* excepto en que las células se dividen en varios planos y forman filamentos ramificados (Figura 14.2e). Por último, los **proclorófitos** son un linaje muy especial de cianobacterias unicelulares, que primero se consideraron independientes pero ahora se clasifican dentro de los *Chroococcales*. En la Tabla 14.1 se enumeran algunos géneros importantes actualmente reconocidos dentro de cada grupo.

Algunas de las grandes clasificaciones morfológicas de las cianobacterias corresponden a grupos filogenéticos coherentes, pero otras no (Figura 14.3). Las especies de *Pleurocapsales* forman un grupo coherente dentro de las cianobacterias, lo que indica que la reproducción por fisión múltiple surgió una sola vez en la historia evolutiva de las cianobacterias (Figura 14.3). Del mismo modo, las especies de *Nostocales* y *Stigonematales* tienen un antepasado común y forman un grupo filogenético coherente que señala un solo origen de diferenciación celular dentro de las cianobacterias (Figura 14.3). Todos los *Stigonematales* comparten un antepasado con el clado compuesto por *Nostocales* y *Stigonematales*, lo que indica que la capacidad para formar filamentos ramificados surgió solamente una vez en el linaje de las cianobacterias capaces de realizar diferenciación celular (Figura 14.3). En cambio, las cianobacterias unicelulares



**Figura 14.2** **Cianobacterias: los cinco tipos morfológicos principales de cianobacterias.** (a) Unicelular, *Gloeotheca*; cada célula tiene un diámetro de entre 5 y 6  $\mu\text{m}$ ; (b) colonial, *Pleurocapsa*; estas estructuras contienen cientos de células y su diámetro mide más de 50  $\mu\text{m}$ ; (c) filamentosas, *Lyngbya*; cada célula mide unos 10  $\mu\text{m}$  de ancho; (d) filamentosas con heterocistos, *Nodularia*; cada célula mide unos 10  $\mu\text{m}$  de ancho; (e) filamentosas ramificadas, *Fischerella*; cada célula tiene unos 10  $\mu\text{m}$  de ancho. Obsérvese la relación entre la diversidad morfológica y la filogenética en la Figura 14.3.



Tabla 14.1 Géneros y grupos de cianobacterias

| Grupo                                                                                                                                                                     | Géneros                                                                                                                                                                                                                                                                                  |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Grupo I, <i>Chroococcales</i> .<br>Unicelular o agregados celulares                                                                                                       | <i>Gloeotheca</i> (Figura 14.2a),<br><i>Gloeobacter</i> , <i>Synechococcus</i> ,<br><i>Cyanothece</i> , <i>Gloeocapsa</i> ,<br><i>Synechocystis</i> ,<br><i>Chamaesiphon</i> , <i>Merismopedia</i> ,<br><i>Crocospaera</i> (Figura 14.7a),<br><i>Prochlorococcus</i> , <i>Prochloron</i> |
| Grupo II, <i>Pleurocapsales</i> .<br>Se reproducen mediante la<br>formación de pequeñas<br>células esféricas llamadas<br>beocitos, producidas<br>mediante fisión múltiple | <i>Pleurocapsa</i> (Figura 14.2b),<br><i>Dermocarpa</i> , <i>Xenococcus</i> ,<br><i>Dermocarpella</i> , <i>Myxosarcina</i> ,<br><i>Chroococcidiopsis</i>                                                                                                                                 |
| Grupo III, <i>Oscillatoriales</i> .<br>Células filamentosas<br>indiferenciadas que se dividen<br>por fisión binaria en un solo<br>plano                                   | <i>Lyngbya</i> (Figura 14.2c), <i>Spirulina</i><br>(Figura 14.5), <i>Arthrospira</i> ,<br><i>Oscillatoria</i> (Figura 14.6a-b),<br><i>Microcoleus</i> , <i>Pseudanabaena</i> ,<br><i>Trichodesmium</i> (Figura 14.7b)                                                                    |
| Grupo IV, <i>Nostocales</i> .<br>Células filamentosas que<br>producen heterocistos                                                                                        | <i>Nodularia</i> (Figura 14.2d), <i>Nostoc</i> ,<br><i>Calothrix</i> (Figura 14.8a-b),<br><i>Anabaena</i> (Figura 14.6c),<br><i>Cylindrospermum</i> , <i>Scytonema</i> ,<br><i>Richelia</i> (Figura 14.7c)                                                                               |
| Grupo V, <i>Stigonematales</i> .<br>Células que se dividen para<br>formar ramas                                                                                           | <i>Fischerella</i> (Figuras 14.2e,<br>14.8c-d), <i>Stigonema</i> ,<br><i>Chlorogloeopsis</i> , <i>Hapalosiphon</i>                                                                                                                                                                       |

y filamentosas simples (*Chroococcales* y *Oscillatoriales*, respectivamente) están dispersas en la filogenia cianobacteriana, y estos grupos morfológicos no representan linajes evolutivos coherentes (Figura 14.3).

## Fisiología y membranas fotosintéticas

Las cianobacterias son fotótrofos oxigénicos, de modo que tienen ambos fotosistemas, el de tipo I y el de tipo II. Todas las especies pueden fijar CO<sub>2</sub> por el ciclo de Calvin, muchas pueden fijar nitrógeno y la mayoría sintetiza sus propias vitaminas. Las células captan la energía de la luz y fijan el CO<sub>2</sub> durante el día. Durante la noche, generan energía por fermentación o respiración aerobia de productos de almacenamiento de carbono como el glucógeno. Aunque el CO<sub>2</sub> es la fuente de carbono predominante para la mayoría de las especies, algunas cianobacterias pueden asimilar compuestos orgánicos sencillos como glucosa y acetato en presencia de luz, mediante un proceso llamado *fotoheterotrofia*. Unas pocas cianobacterias, principalmente especies filamentosas, también pueden crecer en oscuridad con glucosa o sacarosa, utilizando el azúcar como fuente tanto de carbono como de energía. Por último, cuando la concentración de sulfuro es alta, algunas cianobacterias pueden cambiar de fotosíntesis oxigénica a anoxigénica y usar el sulfuro de hidrógeno en lugar del agua como donador de electrones para la fotosíntesis (⇒ Figura 13.15).

Las cianobacterias tienen sistemas membranosos especializados, llamados *tilacoides*, que aumentan la capacidad de las células para captar la energía lumínica (⇒ Figura 13.10). La pared celular de las cianobacterias contiene peptidoglicano y su estructura es semejante a la de las bacterias gramnegativas. La fotosíntesis tiene lugar en las membranas de los tilacoides, un sistema complejo de membranas fotosintéticas, con varias capas, que contiene fotopigmentos y proteínas que intervienen en la fotosíntesis (⇒ Secciones 13.1 y 13.2). En la mayoría de las cianobacterias unicelulares, las membranas de los tilacoides están dispuestas en círculos concéntricos regulares perimetrales (Figura 14.4). Las cianobacterias producen clorofila *a*, y la mayoría tienen también unos pigmentos característicos llamados **ficobilinas** (⇒ Figura 13.10), que actúan como pigmentos

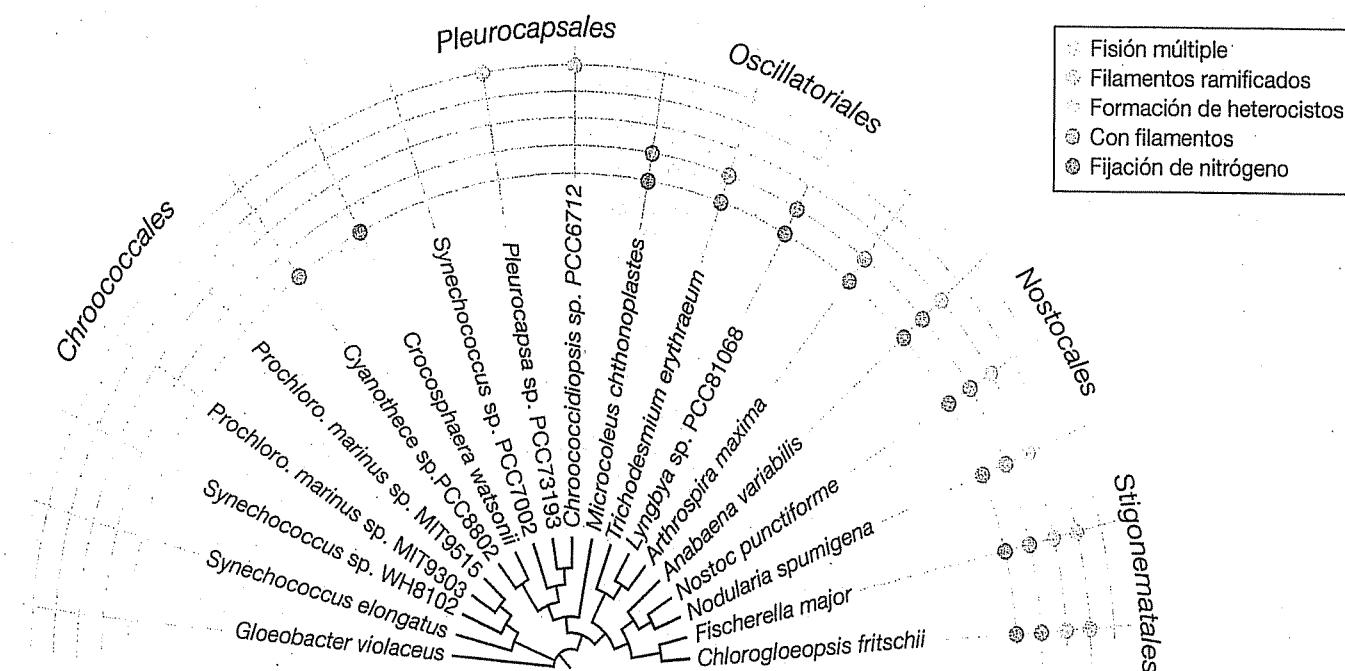
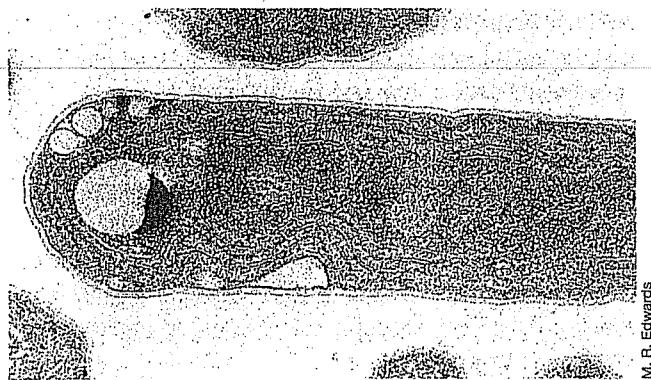


Figura 14.3 Características que proporcionan información taxonómica cartografiadas en la filogenia de las cianobacterias. El dendrograma presenta las relaciones filogenéticas que se deducen del análisis de familias conservadas de proteínas conservadas en los genomas cianobacterianos. Los círculos de colores se utilizan para indicar las características específicas que se indican en la clave de colores. El sombreado de colores indica agrupaciones taxonómicas. «Prochloro» se utiliza para indicar *Prochlorococcus*, que es un grupo diferenciado de las *Chroococcales*. Obsérvese que las *Chroococcales* y las *Oscillatoriales* no son grupos monofiléticos en origen, lo que significa que estas características han surgido de manera independiente en varias ocasiones en la filogenia.

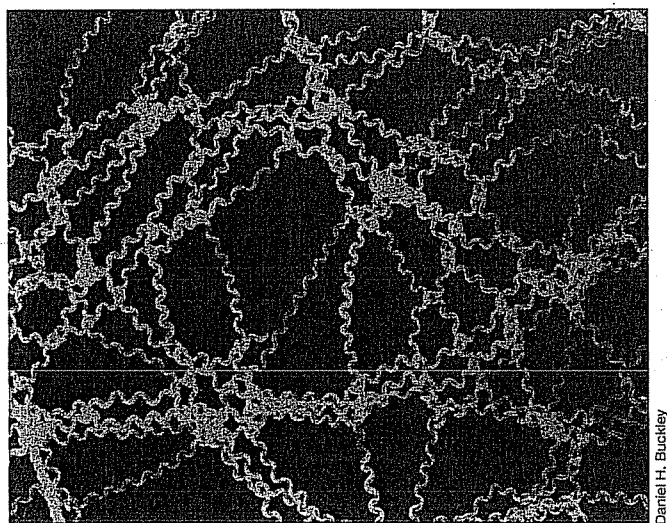


**Figura 14.4 Tilacoides en las cianobacterias.** Micrografía electrónica de una sección fina de la cianobacteria *Synechococcus lividus*. Cada célula tiene un diámetro aproximado de 5  $\mu\text{m}$ . Obsérvese las membranas de los tilacoides, en disposición paralela a la pared celular.

accesorios en la fotosíntesis. Una clase de ficobilinas, las *ficocianinas*, son azules y junto con la clorofila *a*, verde, son las responsables del color azul verdoso de la mayoría de las cianobacterias. Algunas cianobacterias producen *ficoeritrina*, una ficobilina roja, y estas especies son rojas o marrones. Los fotopigmentos son fluorescentes y emiten luz cuando se visualizan al microscopio de fluorescencia (Figura 14.5). En las cianobacterias, los proclorófitos, como *Prochlorococcus* y *Prochloron*, presentan la singularidad de que todos los miembros de este grupo tienen clorofila *a* y *b* pero no ficobilinas.

### Motilidad y estructuras celulares

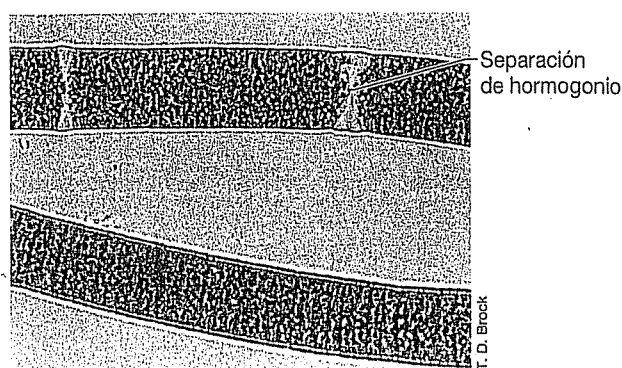
Las cianobacterias poseen diversos mecanismos de motilidad. Muchas de ellas se desplazan por deslizamiento (Sección 2.18), que se produce solamente cuando la célula o el filamento está en contacto con una superficie sólida o con otra célula o filamento. En algunas cianobacterias, el deslizamiento no es un simple movimiento traslacional, sino que va acompañado de rotaciones, inversiones y flexiones de los filamentos. La mayoría de las especies deslizantes presentan un movimiento direccional hacia la luz (fototaxia), y también puede producirse



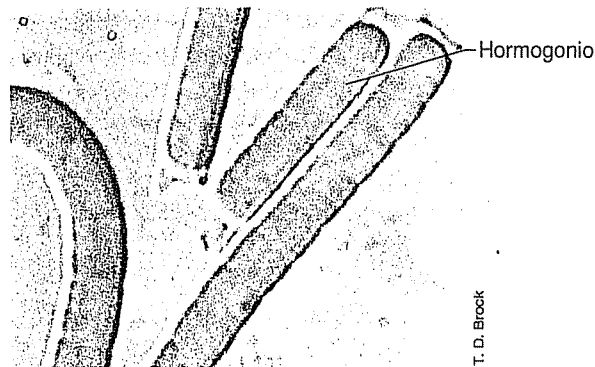
**Figura 14.5 Fluorescencia de la ficocianina en las cianobacterias.** Micrografía de fluorescencia de *Spirulina*. Los filamentos están formados por cadenas de células helicoidales; cada célula mide aproximadamente 5  $\mu\text{m}$  de ancho.

quimiotaxia (Sección 2.19). *Synechococcus* presenta una curiosa forma de motilidad natatoria sin flagelos ni ningún otro orgánulo extracelular. La superficie de *Synechococcus* tiene unas proteínas especializadas que aportan propulsión directa a través de un mecanismo todavía por identificar. También se encuentran vesículas de gas (Sección 2.15) en diversas cianobacterias acuáticas, y son importantes para situar las células en la columna de agua. Su función es regular la flotabilidad, de manera que las células puedan permanecer en una posición en la columna de agua en la que la intensidad de luz sea óptima para la fotosíntesis.

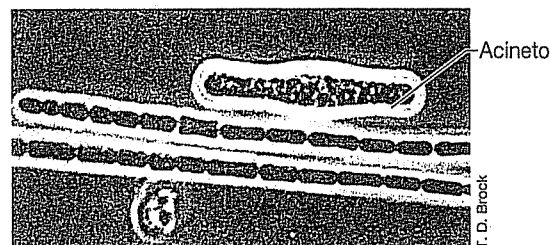
Las cianobacterias son capaces de formar una variedad de estructuras asociadas con el almacenamiento de energía, la reproducción y la supervivencia. Muchas cianobacterias producen grandes cubiertas mucilaginosas, o vainas, que aúnan grupos de células o filamentos (Figura 14.2a). Algunas cianobacterias filamentosas pueden formar *hormogonios* (Figura 14.6),



(a)



(b)



(c)

**Figura 14.6 Diferenciación estructural en las cianobacterias filamentosas.** (a) Etapa inicial de la formación de un hormogonio en *Oscillatoria*. Obsérvese los espacios vacíos donde el hormogonio se separa del filamento. (b) Hormogonio de una especie más pequeña de *Oscillatoria*. Obsérvese que las células de ambos extremos son redondeadas. Las células tienen unos 10  $\mu\text{m}$  de ancho. Microscopía de contraste por interferencia diferencial. (c) Acineto (espora latente) de *Anabaena* en una micrografía de contraste de fases; las células tienen unos 5  $\mu\text{m}$  de ancho.

filamentos cortos y móviles que son fragmentos de filamentos más largos y facilitan la dispersión en momentos de estrés. Algunas especies también forman estructuras de reposo llamadas *acinetos* (Figura 14.6c) que protegen al organismo durante períodos de oscuridad, desecación o frío. Los acinetos son células con las paredes celulares engrosadas. Cuando las condiciones mejoran, los acinetos germinan rompiendo sus paredes externas y empiezan a desarrollar un nuevo filamento vegetativo. Muchas cianobacterias también forman una estructura llamada *cianoficina*, que es un copolímero de ácido aspártico y arginina que se utiliza como producto de almacenamiento de nitrógeno; cuando falta nitrógeno en el ambiente, la cianoficina se degrada y se utiliza como fuente celular de nitrógeno. Muchas especies de *Nostocales* y *Stigonematales* también pueden formar heterocistos, como veremos a continuación.

### Heterocistos y fijación de nitrógeno

Muchas cianobacterias son capaces de fijar nitrógeno (Figura 14.3). No obstante, la enzima nitrogenasa es inhibida por el oxígeno, de modo que la fijación de nitrógeno no es compatible con la fotosíntesis oxigénica (↗ Sección 3.17). Las cianobacterias han desarrollado diversos mecanismos reguladores para separar la actividad de la nitrogenasa de la fotosíntesis (↗ Sección 7.13). Por ejemplo, muchas cianobacterias unicelulares, como *Cyanothece* y *Crocospaera* (Figura 14.7a), fijan nitrógeno solamente por la noche, cuando la fotosíntesis no tiene lugar. En cambio, la cianobacteria filamentosa *Trichodesmium* (Figura 14.7b) fija el nitrógeno solo durante el día a través de un mecanismo que todavía no se conoce bien pero parece necesitar la supresión transitoria de la actividad fotosintética de los filamentos. Por último, muchas cianobacterias filamentosas de las *Nostocales* y las *Stigonematales* facilitan la fijación del nitrógeno formando células especializadas llamadas *heterocistos*, bien en los extremos de los filamentos (Figura 14.8a, b) bien a lo largo de ellos (Figura 14.8c, d).

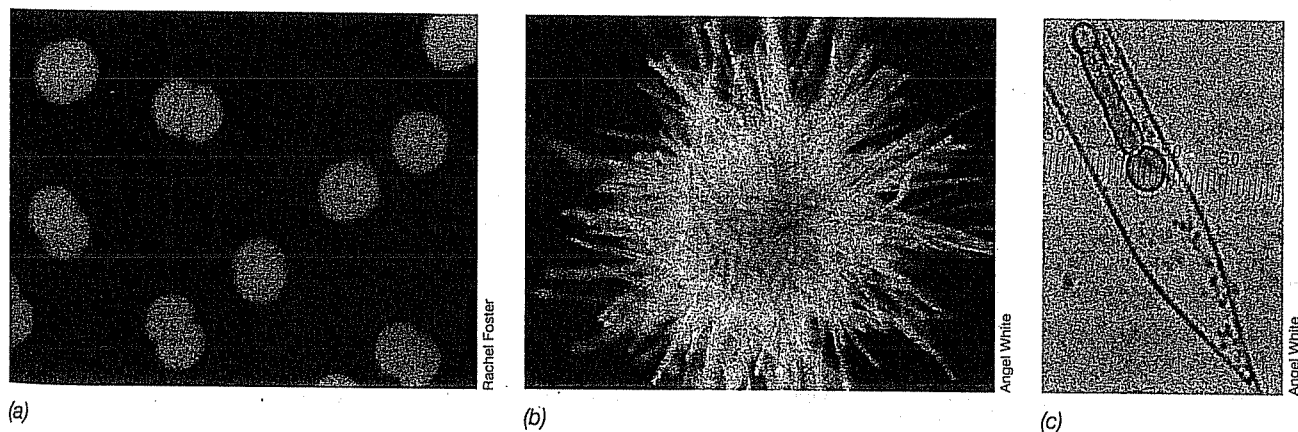
Los heterocistos surgen de la diferenciación de las células vegetativas, y en ellos se produce la fijación de nitrógeno en las cianobacterias heterocísticas. Están rodeados de una gruesa pared celular que impide la difusión del oxígeno hacia el interior de la célula y permite la actividad de la nitrogenasa en un ambiente anóxico. Los heterocistos carecen de fotosistema II

(Figura 14.8), el fotosistema generador de oxígeno que produce poder reductor a partir del agua (↗ Sección 13.4). Sin fotosistema II, los heterocistos no pueden fijar  $\text{CO}_2$  de modo que carecen del donador de electrones necesario (el piruvato) para fijar el nitrógeno. No obstante, tienen conexiones intercelulares con células vegetativas adyacentes que permiten el intercambio mutuo de materiales. El heterocisto importa el carbono fijado por las células vegetativas adyacentes y lo oxida para obtener los electrones necesarios para la fijación del nitrógeno. Los productos de la fotosíntesis se desplazan de las células vegetativas a los heterocistos, y el nitrógeno fijado va de los heterocistos a las células vegetativas (↗ Sección 7.13 y Figura 7.28).

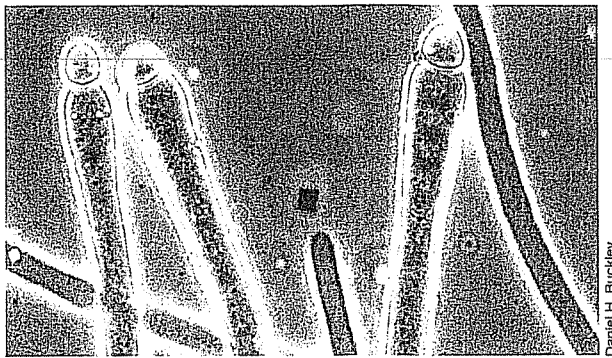
### Ecología de las cianobacterias

Las cianobacterias tienen una importancia fundamental en la productividad de los mares. Las cianobacterias pequeñas unicelulares, como *Synechococcus* y *Prochlorococcus* (↗ Sección 19.10), son los fotótrofos más abundantes en el mar. En conjunto, estos organismos realizan el 80 % de la fotosíntesis marina y el 35 % de toda la actividad fotosintética en la Tierra.

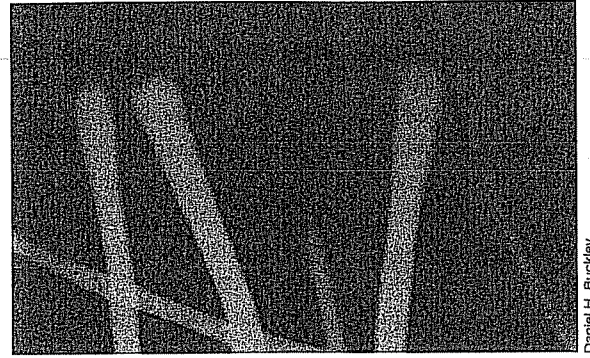
La fijación de nitrógeno por parte de las cianobacterias representa la entrada dominante de nitrógeno nuevo en amplios segmentos de los océanos de la Tierra, especialmente en las aguas oligotróficas tropicales y subtropicales. La fijación de nitrógeno en el mar está dominada por dos grupos de cianobacterias, las especies unicelulares y la filamentosa *Trichodesmium*. *Crocospaera* (Figura 14.7a) y otras especies próximas dominan la fijación de nitrógeno en el océano Pacífico y son muy abundantes en hábitats tropicales y subtropicales. *Trichodesmium* es el fijador de nitrógeno dominante en la zona norte del océano Atlántico y en partes del Pacífico en las que la concentración de hierro disuelto es elevada. Este organismo forma penachos de filamentos visibles a simple vista (Figura 14.7b) y usa las vesículas de gas para permanecer suspendido en la zona fótica, donde a menudo se pueden ver densas masas de células llamadas *floraciones*. Además, otros fijadores de nitrógeno marinos, entre ellos las especies de *Calothrix* y *Richelia*, forman asociaciones simbióticas con diatomeas (Figura 14.7c); estas asociaciones simbióticas se suelen ver en los mares tropicales y subtropicales. Por último, cianobacterias heterocísticas como *Nodularia* (Figura 14.2d) y



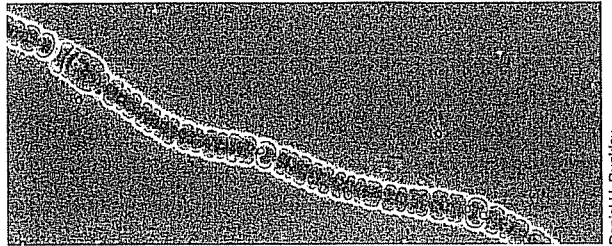
**Figura 14.7** Cianobacterias marinas que fijan nitrógeno. (a) Células unicelulares similares a *Crocospaera* en el proceso de división; las células tienen un diámetro aproximado de 5  $\mu\text{m}$ . (b) «Penacho» colonial de *Trichodesmium*. El penacho está compuesto por muchos filamentos no ramificados e indiferenciados unidos, y tiene un diámetro aproximado de 100  $\mu\text{m}$ . (c) Diatomea que contiene el simbionte cianobacteriano *Richelia* (escala micrométrica). El simbionte *Richelia* es una bacteria filamentosada no ramificada, con un heterocisto terminal; las células miden unos 5  $\mu\text{m}$  de ancho.



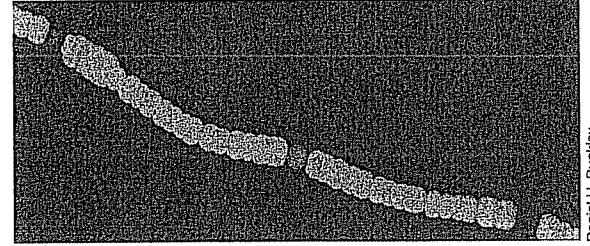
(a)



(b)



(c)



(d)

**Figura 14.8 Heterocistos.** La diferenciación de los heterocistos causa la pérdida de fotopigmentos y la incapacidad para llevar a cabo la fotosíntesis.

(a) Micrografía de contraste de fases de *Calothrix* con heterocistos terminales. (b) Micrografía de fluorescencia de los mismos filamentos de *Calothrix*; las células tienen unos 10 µm de ancho. (c) Micrografía de contraste de fases de *Fischerella*. (d) Micrografía de fluorescencia de los mismos filamentos de *Fischerella*; las células tienen unos 10 µm de ancho. Obsérvese que la formación de heterocistos está regulada a nivel genético en la conocida cianobacteria *Anabaena*, en la Figura 7.28.

*Anabaena* pueden dominar en ocasiones la fijación de nitrógeno en las frías aguas del hemisferio norte, y a menudo pueden verse en el mar Báltico.

Las cianobacterias también están muy extendidas en ambientes terrestres y de agua dulce. En general, son más tolerantes que las algas (eucariotas) a los ambientes extremos, concretamente en cuanto a desecación. Las cianobacterias suelen ser los organismos fotótrofos dominantes, o los únicos, presentes en fuentes hidrotermales, lagos salinos, suelos de los desiertos y otros ambientes extremos. En algunos de ellos, se pueden formar tapetes de cianobacterias de grosor variable (⇨ Figura 19.9). Los lagos de agua dulce, especialmente los ricos en nutrientes inorgánicos, desarrollan a menudo floraciones de cianobacterias, especialmente hacia final del verano, cuando las temperaturas son más altas (⇨ Figuras 19.1 y 19.17). Unas pocas cianobacterias son simbioses de hepáticas, helechos y cicas, y las hay que constituyen el componente fotosintético de los líquenes, una simbiosis entre un fotótrofo y un hongo (⇨ Sección 22.1).

Varios productos metabólicos de las cianobacterias tienen una importancia práctica considerable. Algunas producen potentes neurotoxinas, de manera que cuando se desarrollan acumulaciones masivas de estos organismos se pueden formar floraciones tóxicas. Los animales que beban el agua que contiene estos productos tóxicos pueden incluso morir. Muchas cianobacterias también son responsables del olor y el sabor a tierra de algunas aguas dulces, y si se destinan dichas aguas al consumo humano pueden tener un aspecto desagradable o causar problemas de toxicidad. El principal compuesto que se produce es la geosmina, una sustancia que también producen muchos actinomicetos (⇨ Sección 15.12).

#### MINIRREVISIÓN

- ¿Qué propiedades caracterizan los cinco grandes grupos morfológicos de cianobacterias?
- ¿Qué es un heterocisto y qué función tiene?

## 14.4 Bacterias rojas del azufre

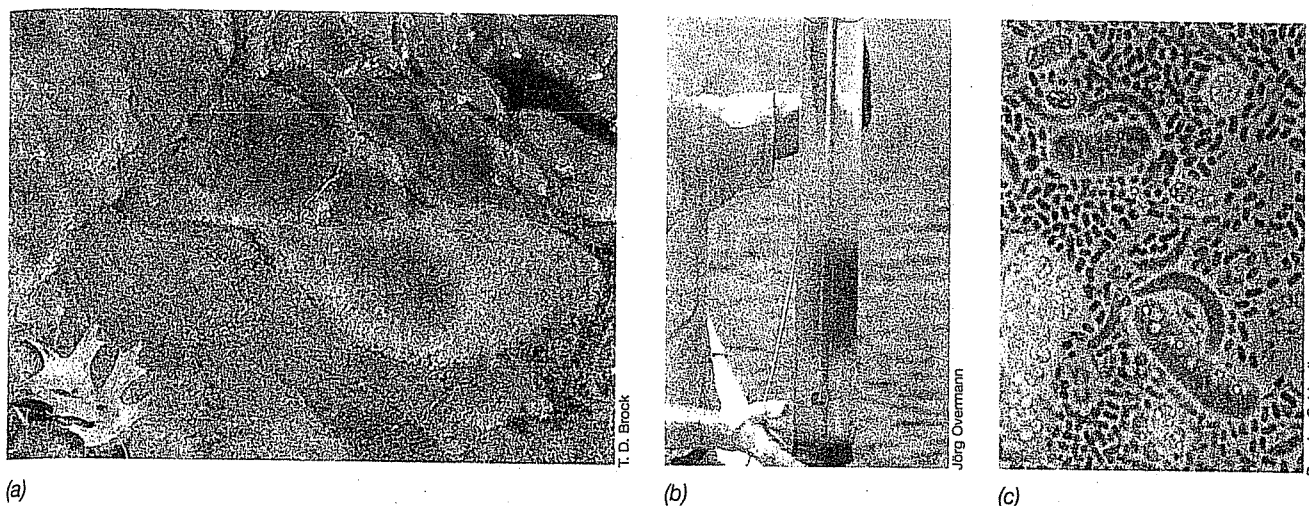
**Géneros principales:** *Chromatium*, *Ectothiorhodospira*

Las **bacterias rojas del azufre** son fotótrofos anoxigénicos que utilizan el sulfuro de hidrógeno ( $H_2S$ ) como donador de electrones para la fotosíntesis. Constituyen un grupo filogenéticamente coherente dentro del orden *Chromatiales*, de las *Gammaproteobacteria*.

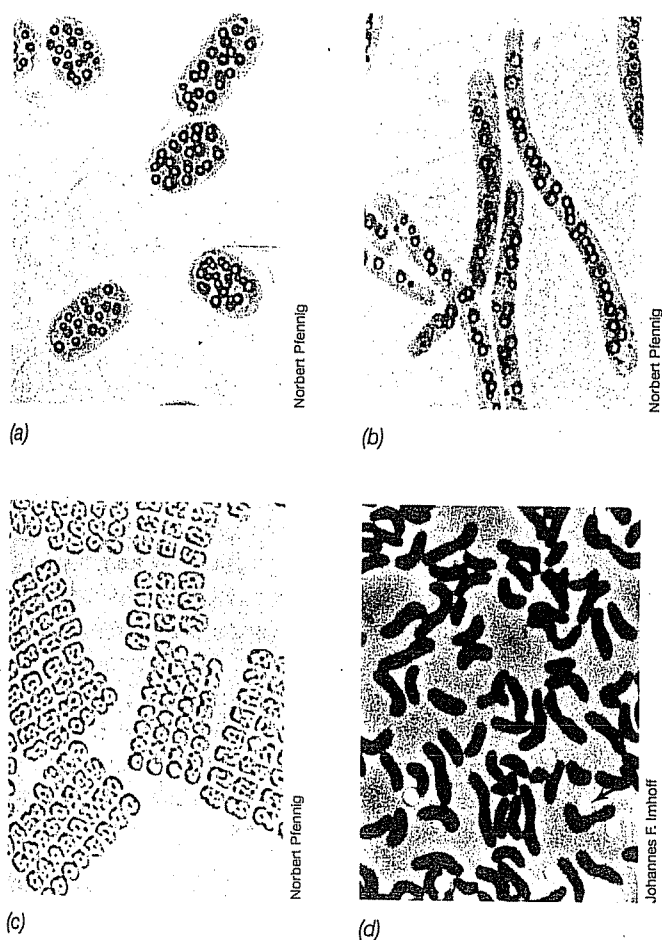
Las bacterias rojas del azufre se encuentran generalmente en zonas anóxicas iluminadas en las que hay sulfuro de hidrógeno. Estos hábitats se dan normalmente en lagos, sedimentos marinos y «manantiales de azufre», donde el sulfuro de hidrógeno producido geoquímica o biológicamente puede sustentar el crecimiento de estas bacterias (Figura 14.9). También se encuentran de manera habitual en los tapetes microbianos (⇨ Sección 19.5) y en los sedimentos de las marismas. El característico color rojo de estas bacterias se debe a sus carotenoides, pigmentos accesorios que intervienen en la captación de la luz (⇨ Sección 13.2). Las bacterias rojas del azufre utilizan un fotosistema de tipo II (⇨ Figura 13.3), contienen bacterioclorofila *a* o *b* y fijan  $CO_2$  mediante el ciclo de Calvin (⇨ Sección 13.5).

Durante el crecimiento autótrofo de las bacterias rojas del azufre, el sulfuro de hidrógeno se oxida a azufre elemental ( $S^0$ ), que se deposita como gránulos de azufre (Figura 14.10). Cuando el sulfuro es limitante, se utiliza el azufre como donador de





**Figura 14.9 Floraciones de bacterias rojas del azufre.** (a) *Lamprocystis roseopersicina*, en un manantial de aguas sulfuradas. Las bacterias crecen cerca del fondo del estanque formado por el manantial y flotan hacia la superficie (por acción de las vesículas de gas) cuando se agita el agua. El color verde procede de las células del alga eucariota *Spirogyra*. (b) Muestra de agua tomada a 7 m de profundidad en el lago Mahoney (Columbia Británica); el principal fotótrofo es *Amoebobacter purpureus*. (c) Micrografía de contraste de fases de capas de bacterias rojas del azufre procedentes de un pequeño lago estratificado en Michigan. Entre las bacterias rojas del azufre hay especies de *Chromatium* (bacilos grandes) y *Thiocystis* (cocos pequeños).



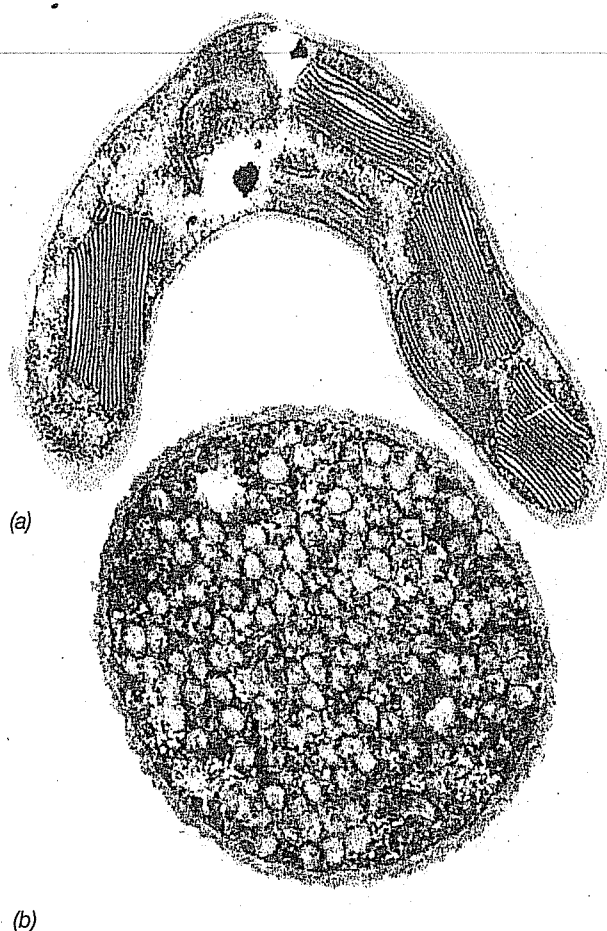
**Figura 14.10 Micrografías de campo claro y de contraste de fases de bacterias rojas del azufre.** (a) Las células de *Chromatium okenii* miden unos 5  $\mu\text{m}$  de ancho. Obsérvese los glóbulos de azufre elemental en el interior de las células. (b) *Thiopirillum jenense*, bacteria espiral muy grande y con flagelación polar; las células tienen una longitud aproximada de 30  $\mu\text{m}$ . Obsérvese los glóbulos de azufre. (c) *Thiopedia rosea*; las células tienen cerca de 1,5  $\mu\text{m}$  de ancho. (d) Micrografía de contraste de fases de células de *Ectothiorhodospira mobilis*; las células tienen unos 0,8  $\mu\text{m}$  de ancho. Obsérvese los glóbulos exteriores de azufre (flecha).

electrones para la fotosíntesis, y se oxida a sulfato ( $\text{SO}_4^{2-}$ ). Muchas bacterias rojas del azufre también pueden usar otros compuestos reducidos de azufre como donadores de electrones fotosintéticos; por ejemplo, el tiosulfato ( $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ ) se utiliza habitualmente para los cultivos en laboratorio.

Las bacterias rojas del azufre forman dos familias: las *Chromatiaceae* y las *Ectothiorhodospiraceae*. Las especies de ambas familias se distinguen fácilmente por la ubicación de los gránulos de azufre y por sus membranas fotosintéticas. *Chromatiaceae*, que incluye los géneros *Chromatium* y *Thiocapsa*, almacenan gránulos de  $\text{S}^0$  en el interior de las células (en el espacio periplasmático) y tienen sistemas de membranas fotosintéticas vesiculares intracelulares (Figura 14.11). Estos organismos son habituales en los lagos estratificados que contienen sulfuro y en los sedimentos anóxicos de las marismas. *Ectothiorhodospiraceae* tiene dos géneros principales, *Ectothiorhodospira* y *Halorhodospira*; las especies de esta familia oxidan el sulfuro de hidrógeno a azufre elemental y lo depositan en el exterior de la célula (Figura 14.10d), y tienen sistemas membranosos fotosintéticos intracelulares constituidos por lamelas (Figura 14.11). Estos géneros también son interesantes porque muchas especies son extremadamente halófilas (tienen querencia por la sal) o alcalófilas (les gustan los ambientes alcalinos) y están entre las bacterias más extremas de todas las conocidas en lo que respecta a estas características. Normalmente encontramos estos organismos en lagos salinos, en lagos alcalinos y en salinas, donde los abundantes niveles de sulfato favorecen el crecimiento de las bacterias reductoras de sulfato (véase Sección 20.4 y Sección 14.9), los organismos que generan sulfuro de hidrógeno.

Las bacterias rojas del azufre suelen estar presentes en gran densidad en lagos meromícticos (permanentemente estratificados). Los lagos meromícticos forman capas porque el agua es más densa (normalmente salina) en el fondo y menos densa (normalmente agua dulce) cerca de la superficie. Si hay suficiente sulfato para permitir su reducción, se produce sulfuro en los sedimentos y se va difundiendo hacia arriba en las aguas anóxicas del fondo. La presencia de sulfuro y luz en las capas





C. C. Remsen

Jeffrey C. Burham and S. C. Conti

**Figura 14.11** Sistemas de membranas de las bacterias rojas fotótrofas vistos al microscopio electrónico de transmisión.

(a) *Ectothiorhodospira mobilis*; se aprecian las membranas fotosintéticas en láminas planas (lamelas). (b) *Allochromatium vinosum*; se ven las membranas como vesículas esféricas individuales.

anóxicas del lago permiten a las bacterias rojas del azufre formar densas masas celulares, normalmente en asociación con bacterias verdes fotótrofas (Figura 14.9b).

#### MINIRREVISIÓN

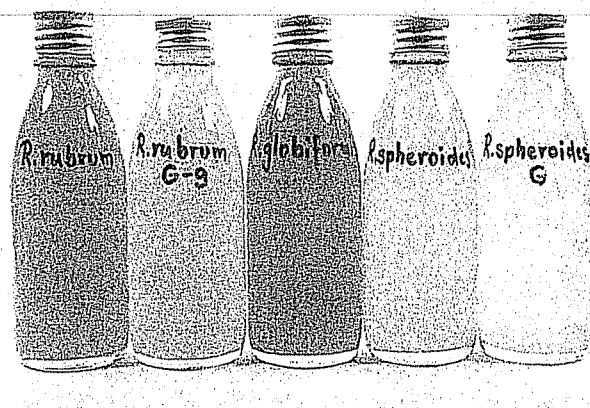
- ¿Cuál es el origen del color rojo que da nombre a las bacterias rojas del azufre?
- ¿Dónde esperaría encontrar bacterias rojas del azufre?

## 14.5 Bacterias rojas no del azufre y fotótrofas anoxigénicas aerobias

### Bacterias rojas no del azufre

**Géneros principales:** *Rhodospirillum*, *Rhodoferrax*, *Rhodobacter*

Las bacterias rojas no del azufre son los microorganismos metabólicamente más versátiles de cuantos se conocen. A pesar de su nombre, no siempre son rojas; pueden sintetizar una serie de carotenoides (↔ Sección 13.2) que les aportan una variedad espectacular de colores (Figura 14.12). Estos pigmentos son



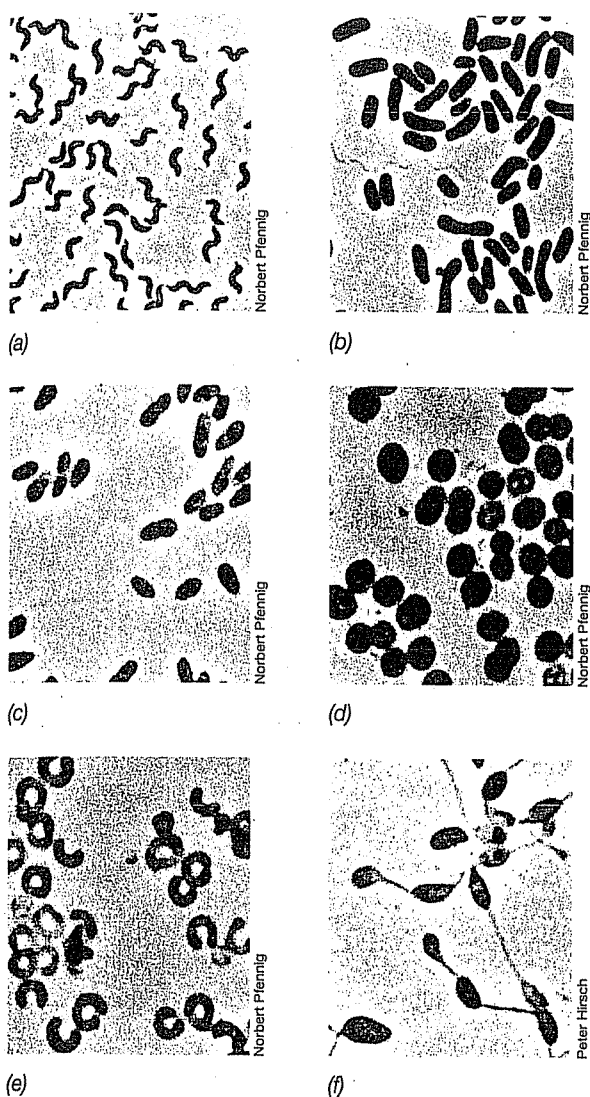
Norbert Pfennig

**Figura 14.12** Fotografía de cultivos líquidos de bacterias rojas fotótrofas en la que se aprecia el color de las especies con diversos pigmentos carotenoides. El cultivo azul es una cepa mutante sin carotenoides de *Rhodospirillum rubrum* que demuestra que la bacterioclorofila *a* es en realidad azul. La primera botella de la derecha (*Rhodobacter sphaeroides* cepa G) carece de uno de los carotenoides del tipo salvaje, y por tanto es más verde.

los que dan a las bacterias rojas su color, normalmente púrpura, rojo o naranja. Las bacterias rojas no del azufre son normalmente fotoheterótrofas (la luz es su fuente de energía y los compuestos orgánicos su fuente de carbono), y las especies son capaces de usar una gran variedad de fuentes de carbono y de donadores de electrones para la fotosíntesis, incluidos ácidos orgánicos, aminoácidos, alcoholes, azúcares e incluso compuestos aromáticos como el benzoato o el tolueno. Al igual que las bacterias rojas del azufre, las bacterias rojas no del azufre utilizan un fotosistema de tipo II, y contienen bacterioclorofila *a* o *b*. Las bacterias rojas no del azufre son morfológica y filogenéticamente diversas (Figura 14.13) y están distribuidas entre las *Alphaproteobacteria* (p. ej., *Rhodospirillum*, *Rhodobacter*, *Rhodopseudomonas*) y las *Betaproteobacteria* (p. ej., *Rubrivivax*, *Rhodoferrax*).

Las bacterias rojas no del azufre cuentan con métodos metabólicos diversos de fijación de energía. Por ejemplo, algunas especies pueden crecer fotoautotóricamente usando hidrógeno, niveles bajos de sulfuro de hidrógeno o incluso hierro ferroso ( $\text{Fe}^{2+}$ ) como donadores de electrones para la fotosíntesis, y realizando la fijación de  $\text{CO}_2$  por el ciclo de Calvin. La mayoría de las especies también pueden crecer en la oscuridad mediante respiración aerobia de compuestos orgánicos o incluso algunos inorgánicos; la síntesis de la maquinaria fotosintética suele estar inhibida por la presencia de oxígeno. Por último, algunas especies también pueden crecer por fermentación o por respiración anaerobia usando diversos donadores y aceptores de electrones.

El cultivo de enriquecimiento y el aislamiento de las bacterias rojas no del azufre es fácil con un medio de sales minerales suplementado con un ácido orgánico como fuente de carbono. Estos medios, inoculados con una muestra de lodo, agua lacustre o una muestra de aguas residuales e incubados anaerobiamente en presencia de luz, seleccionan indefectiblemente bacterias rojas no del azufre. Los cultivos de enriquecimiento pueden ser incluso más selectivos si se omiten del medio fuentes de nitrógeno fijado (por ejemplo amoníaco) o fuentes de



**Figura 14.13** Especies representativas de algunos géneros de bacterias rojas no del azufre. (a) *Phaeospirillum fulvum*; las células tienen una longitud aproximada de 3  $\mu\text{m}$ . (b) *Rhodoblastus acidophilus*; las células tienen una longitud de unos 4  $\mu\text{m}$ . (c) *Rhodobacter sphaeroides*; las células miden cerca de 1,5  $\mu\text{m}$  de ancho. (d) *Rhodospila globiformis*; las células miden aproximadamente 1,6  $\mu\text{m}$  de ancho. (e) *Rhodocyclus purpureus*; las células tienen un diámetro de unos 0,7  $\mu\text{m}$ . (f) *Rhodomicrobium vannielii*; las células miden aproximadamente 1,2  $\mu\text{m}$  de ancho.

nitrógeno orgánico (como extracto de levadura o peptona) y se suministra una atmósfera gaseosa de  $\text{N}_2$ . Prácticamente todas las bacterias rojas no del azufre pueden fijar el  $\text{N}_2$  y crecer muy bien en estas condiciones dejando atrás rápidamente al resto de bacterias.

### Fotótrofos aerobios anoxigénicos

**Géneros principales:** *Roseobacter*, *Erythrobacter*

Los **fotoótrofos aerobios anoxigénicos** son heterótrofos aerobios estrictos que usan la luz como fuente de energía complementaria para el crecimiento. Al igual que las bacterias rojas no del azufre, los fotoótrofos aerobios anoxigénicos son variados filogenéticamente y forman parte de las clases *Alphaproteobacteria* y *Betaproteobacteria*. La principal diferencia fisiológica con las bacterias rojas no del azufre es que los fotoótrofos aerobios anoxigénicos son heterótrofos estrictos y utilizan la fotosíntesis anoxigénica solo en condiciones óxicas como fuente

complementaria de energía. Los fotoótrofos aerobios anoxigénicos poseen bacterioclorofila *a* y un fotosistema de tipo II, pero no pueden fijar  $\text{CO}_2$  y dependen, por tanto, del carbono orgánico para crecer. Diversos tipos de carotenoides dan su colorido amarillo, anaranjado o rosado a los cultivos.

Los fotoótrofos aerobios anoxigénicos solo pueden llevar a cabo la fotosíntesis cuando crecen en un ciclo día/noche. En estas condiciones, la bacterioclorofila *a* se sintetiza únicamente en la oscuridad, y después se utiliza para fijar la energía mediante fotofosforilación cuando vuelve a haber luz. Los fotoótrofos aerobios anoxigénicos pueden representar hasta una cuarta parte de la comunidad microbiana que habita las aguas marinas costeras, y el 5 % de toda la fotosíntesis de estos sistemas (cp Sección 19.10). Entre los géneros habituales encontrados en los hábitats marinos costeros tenemos *Roseobacter* y *Erythrobacter*.

### MINIRREVISIÓN

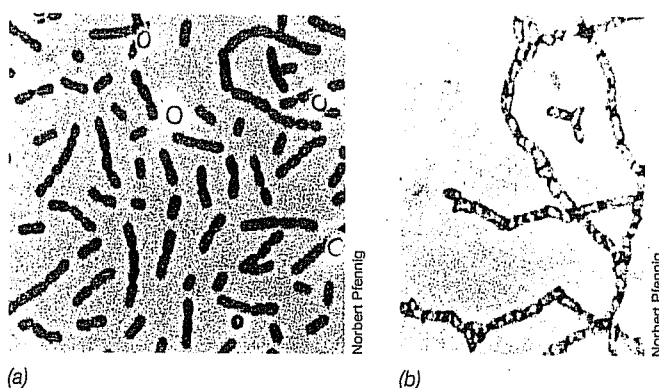
- ¿Qué semejanzas encontramos entre las bacterias rojas no del azufre y los fotoótrofos aerobios anoxigénicos? ¿En qué se diferencian estos dos grupos?
- ¿Dónde esperaría encontrar fotoótrofos aerobios anoxigénicos?

## 14.6 Bacterias verdes del azufre

**Géneros principales:** *Chlorobium*, *Chlorobaculum*, «*Chlorochromatium*»

Las **bacterias verdes del azufre** son un grupo filogenéticamente coherente de fotoótrofos anoxigénicos, que constituyen el filo *Chlorobi*. Tienen poca versatilidad metabólica y son típicamente bacterias sin motilidad y fotoótrofas anaerobias anoxigénicas estrictas. Además, el grupo está morfológicamente limitado a bacilos largos y cortos (Figura 14.14).

Al igual que las bacterias rojas del azufre, las bacterias verdes del azufre oxidan el sulfuro de hidrógeno ( $\text{H}_2\text{S}$ ) como donador de electrones para el crecimiento autótrofo para dar primero azufre ( $\text{S}^0$ ) y luego sulfato ( $\text{SO}_4^{2-}$ ). Pero a diferencia de la mayoría de las bacterias rojas del azufre, el azufre producido por las bacterias verdes del azufre solamente se deposita en el exterior de las células (Figura 14.14a). La autotrofia no se basa en las reacciones del ciclo de Calvin como en el caso de las bacterias



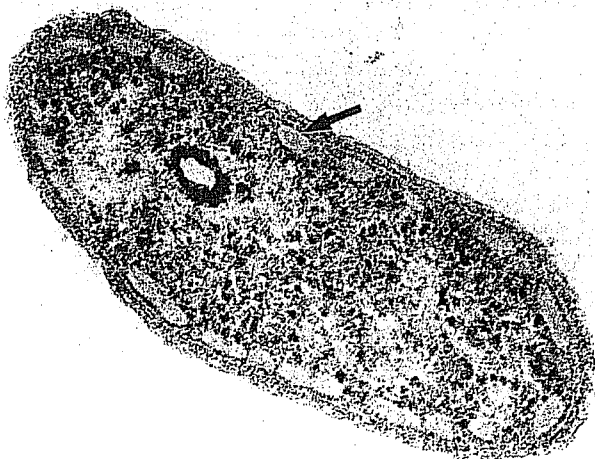
**Figura 14.14** Bacterias verdes del azufre fotoótrofas. (a) *Chlorobium limicola*; las células miden unos 0,8  $\mu\text{m}$  de ancho. Obsérvese los gránulos esféricos de azufre extracelulares. (b) *Chlorobium clathratiforme*, bacteria que forma una red tridimensional; las células miden unos 0,8  $\mu\text{m}$  de ancho.

rojas, sino en la inversión de las etapas del ciclo del ácido cítrico (→ Sección 13.5 y Figura 13.19a), una forma única de autotrofia en las bacterias fotótrofas.

### Pigmentos y ecología

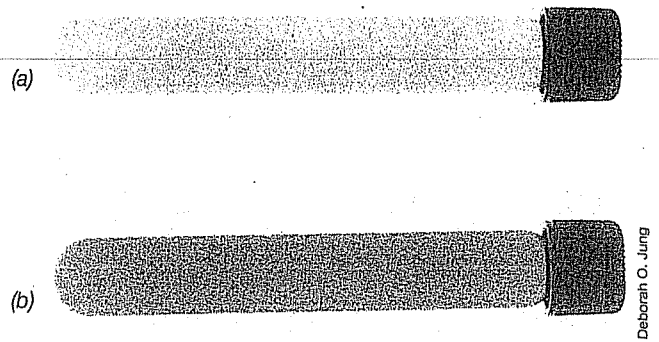
Las bacterias verdes del azufre poseen bacterioclorofila *c*, *d* o *e*, albergada en unas estructuras singulares llamadas **clorosomas** (Figura 14.15). En el centro de reacción y en la proteína FMO, que conecta el clorosoma con la membrana citoplasmática, existe una pequeña cantidad de bacterioclorofila *a* (→ Figura 13.7b). Los clorosomas son cuerpos alargados llenos de bacterioclorofilas, unidos por una fina membrana no unitaria y pegados a la membrana citoplasmática en la periferia de la célula (Figura 14.15 y → Figura 13.7). Los clorosomas canalizan la energía hacia el fotosistema, lo cual conduce a la síntesis de ATP. A diferencia de los fotótrofos rojos anoxigénicos, las bacterias verdes del azufre tienen un fotosistema de tipo I. Se conocen especies de bacterias verdes del azufre que son verdes y otras marrones; estas últimas contienen bacterioclorofila *e* y carotenoides que vuelven de color marrón las densas suspensiones celulares (Figura 14.16).

Al igual que las bacterias rojas del azufre (Sección 14.4), las bacterias verdes del azufre viven en ambientes acuáticos anóxicos y sulfurosos. No obstante, el clorosoma es una estructura de captación de luz muy eficiente que les permite crecer a intensidades de luz mucho más bajas que las que necesitan otros fotótrofos. Además, las bacterias verdes del azufre suelen tolerar mejor el sulfuro de hidrógeno que otros fotótrofos anoxigénicos. Por consiguiente, se encuentran normalmente a mayor profundidad que cualquier otro microorganismo fotótrofo en lagos o tapetes microbianos, donde la intensidad lumínica es baja y la concentración de sulfuro de hidrógeno es alta. A modo de ejemplo, una especie de bacteria verde del azufre aislada de unas fumarolas hidrotermales oceánicas (→ Sección 19.13) se encontró que crecía fototróficamente con la tenue luz de la radiación infrarroja emitida por las rocas calentadas por la actividad geotérmica. Una especie, *Chlorobaculum tepidum* (Figura 14.15) es termófila y forma densos tapetes microbianos en fuentes hidrotermales ricas en azufre. Además, crece rápidamente y se puede manipular genéticamente por conjugación y



F. Rudy Turner and Michael T. Madigan

**Figura 14.15** *Chlorobaculum tepidum*, bacteria verde del azufre termófila. Micrografía electrónica de transmisión. Obsérvese los clorosomas (flecha) en la periferia de la célula. La célula mide unos 0,7 µm de ancho.



Deborah O. Jung

**Figura 14.16** *Chlorobia* verde y marrón. Tubos de cultivo de (a) *Chlorobaculum tepidum* y (b) *C. phaeobacteroides*. Las células de *C. tepidum* contienen bacterioclorofila *c* y carotenoides verdes, y las células de *C. phaeobacteroides* poseen bacterioclorofila *e* e isorrenierateno, un carotenoide marrón.

por transformación. A causa de estas características, *C. tepidum* se ha convertido en el organismo modelo para estudiar la biología molecular de las bacterias verdes del azufre.

### Consortios de bacterias verdes del azufre

Ciertas especies de bacterias verdes del azufre forman una asociación íntima de dos miembros llamada **consorcio**, con una bacteria quimioorganótrofa. En el consorcio se benefician ambos socios, de manera que es probable que en la naturaleza exista una variedad de consorcios con diferentes componentes fotótrofos y quimiótrofos. El componente fotótrofo, llamado **epibionte**, está físicamente unido a la célula central no fotótrofa (Figura 14.17) y se comunica con ella de diversas formas (→ Sección 22.2).

El nombre «*Chlorochromatium aggregatum*» (no es un nombre formal, porque se trata de un cultivo mixto) se ha utilizado para describir un consorcio de color verde observado frecuentemente, y que tiene este color porque los epibiontes son bacterias verdes del azufre que poseen carotenoides de color verde (Figura 14.17b). Las pruebas de que los epibiontes son, efectivamente, bacterias verdes del azufre proceden de los análisis de pigmentos, de la presencia de clorosomas (Figura 14.17d) y de la tinción filogenética (Figura 14.17c). Un consorcio de estructura similar llamado «*Pelochromatium roseum*» es marrón porque sus epibiontes producen carotenoides de este color (→ Figuras 22.3 y 22.4). Analizaremos la naturaleza simbiótica del consorcio *Chlorochromatium* con más detalle en la Sección 22.2.

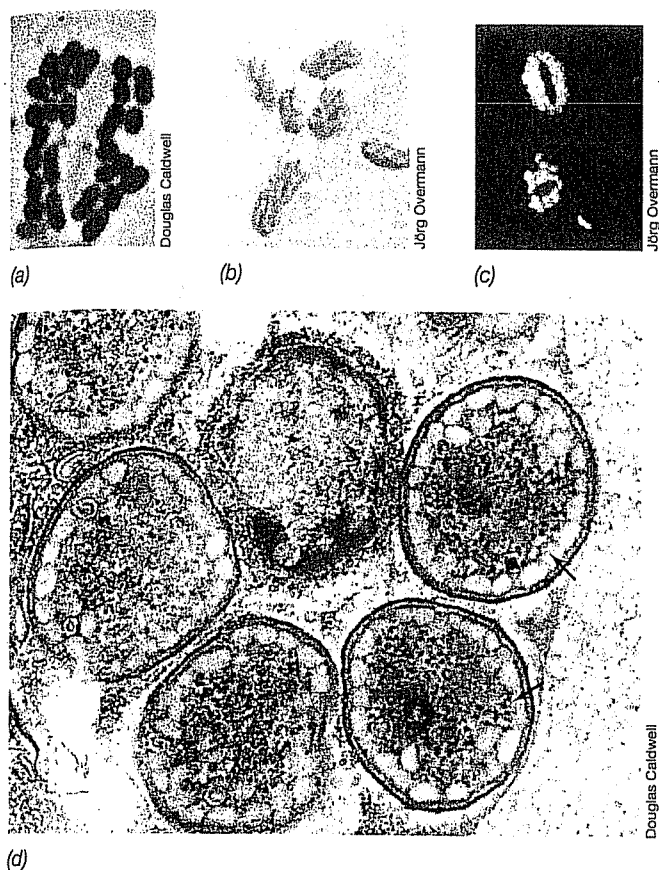
#### MINIRREVISIÓN

- ¿Qué pigmentos están presentes en el clorosoma?
- ¿Qué pruebas existen de que los epibiontes de los consorcios bacterianos verdes son verdaderamente bacterias verdes del azufre?

### 14.7 Bacterias verdes no del azufre

**Géneros principales:** *Chloroflexus*, *Heliothrix*, *Roseiflexus*

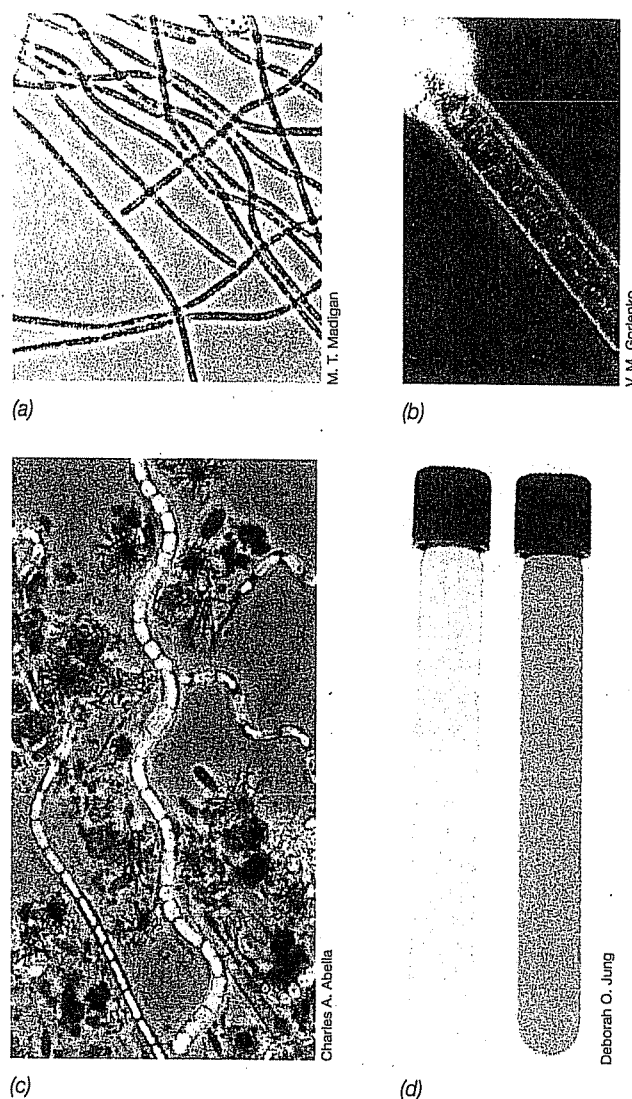
Las **bacterias verdes no del azufre** son fotótrofos anoxigénicos del filo *Chloroflexi*. Este filo contiene distintos linajes, uno de los cuales, la clase *Chloroflexi*, comprende bacterias verdes no del



**Figura 14.17 «*Chlorochromatium aggregatum*».** Consorcios de bacterias verdes del azufre y un quimioorganótrofo. (a) En la micrografía de contraste de fases, el organismo central no fotótrofo presenta un color más claro que las bacterias fotótrofas pigmentadas. (b) Los carotenoides verdes aportan su color a los fotótrofos en una micrografía de contraste por interferencia diferencial. (c) Una micrografía de fluorescencia muestra las células teñidas con una sonda FISH filogenética específica para bacterias verdes del azufre. (d) Micrografía electrónica de transmisión de una sección transversal de un consorcio; obsérvese los clorosomas (flechas) en los epibiontes. El consorcio entero tiene unos 3 µm de diámetro.

azufre; el resto del filo está formado por organismos metabólicamente diversos, quimioorganótrofos aerobios y anaerobios, así como los *Dehalococcoidetes*, un grupo de bacterias deshalogenadoras que usan compuestos orgánicos halogenados como aceptores de electrones en la respiración anaerobia (⇒ Sección 13.21). El análisis de secuencias de RNA ribosómico 16S procedente de muestras ambientales (⇒ Sección 18.5) indica que las especies del filo *Chloroflexi* están extendidas y que la mayoría de las especies del filo todavía están sin cultivar aisladamente; por tanto, la diversidad metabólica de este filo sigue estando poco caracterizada.

Todos los representantes cultivados de las bacterias verdes no del azufre son bacterias filamentosas que pueden desplazarse por deslizamiento. *Chloroflexus*, una de las bacterias verdes no del azufre mejor estudiadas, forma densos tapetes microbianos en fuentes hidrotermales neutras o alcalinas junto con cianobacterias termófilas (Figura 14.18; ⇒ Figura 19.9b). Las bacterias verdes no del azufre crecen mejor como fotoheterótrofos usando fuentes de carbono sencillas como donadores de electrones para la fotosíntesis. No obstante, también crecen fotoautotóricamente usando hidrógeno molecular o sulfuro de hidrógeno como donadores en la fotosíntesis. El ciclo del



**Figura 14.18 Bacterias verdes no del azufre.** (a) Micrografía de contraste de fases de *Chloroflexus aurantiacus*, fotótrofo anoxigénico; cada célula tiene un diámetro aproximado de 1 µm. (b) Micrografía de contraste de fases de *Oscillochloris*, fotótrofo de gran tamaño; cada célula mide unos 5 µm de ancho. El material de alto contraste del extremo superior es un anclaje, que se utiliza para adherirse. (c) Micrografía de contraste de fases de los filamentos de una especie de *Chloronema*; las células son filamentos ondulantes de unos 2,5 µm de diámetro. (d) Tubos de cultivo de *C. aurantiacus* (derecha) y *Roseiflexus* (izquierda). *Roseiflexus* es amarillo porque carece de bacterioclorofila *c* y de clorosomas.

hidroxipropionato, una ruta de incorporación de CO<sub>2</sub> exclusiva de unas pocas bacterias y arqueas, sustenta el crecimiento autotrófico (⇒ Sección 13.5). La mayoría de las bacterias verdes no del azufre crecen también en la oscuridad mediante la respiración aerobia de una gran variedad de fuentes de carbono. Las características fotosintéticas de las bacterias verdes no del azufre son un «híbrido» entre las de las bacterias verdes del azufre (Sección 14.6) y las de las bacterias rojas fotótrofas (Secciones 14.4 y 14.5). Las bacterias verdes no del azufre tienen centros de reacción con bacterioclorofila *a*, y clorosomas que poseen bacterioclorofila *c* (Figura 14.15), y de este modo son semejantes a las bacterias verdes del azufre. Sin embargo, a diferencia de las bacterias verdes del azufre, las verdes no del azufre usan un fotosistema de tipo II al igual que las bacterias rojas del azufre.

## Otros *Chloroflexi*

Además de *Chloroflexus*, otras bacterias verdes no del azufre son el termófilo *Heliothrix* y los mesófilos de grandes células *Oscillochloris* (Figura 14.18b) y *Chloronema* (Figura 14.18c). Estos dos últimos forman células bastante grandes, de 2 µm a 5 µm de ancho y hasta varios cientos de micrómetros de largo (Figura 14.18c). Las especies de ambos géneros habitan en lagos de agua dulce con sulfuro de hidrógeno. *Roseiflexus* y *Heliothrix* se parecen a *Chloroflexus* en cuanto a su morfología filamentosa y su estilo de vida termófilo, pero se diferencian en una propiedad fotosintética fundamental: *Roseiflexus* y *Heliothrix* no tienen bacterioclorofila *c* ni clorosomas, de manera que se parecen más a las bacterias rojas fotótrofas (Secciones 14.4 y 14.5) que a *Chloroflexus*. Esto se puede apreciar en los cultivos de *Roseiflexus*, que son de color amarillo anaranjado en lugar de verde a causa de su profusión de pigmentos carotenoides y la ausencia de bacterioclorofila *c* (Figura 14.18d).

*Thermomicrobium* es un género quimiótrofo de *Chloroflexi* y un bacilo gramnegativo aerobio estricto que crece de manera óptima en medios complejos a 75 °C. Además de sus propiedades filogenéticas, *Thermomicrobium* también es interesante por sus lípidos de membrana (Figura 14.19). Recordemos que los lípidos de *Bacteria* y *Eukarya* contienen ácidos grasos esterificados a glicerol (⇨ Sección 2.7). En cambio, los lípidos de *Thermomicrobium* están formados por 1,2-dialcohol en lugar de glicerol, y no tienen enlaces éster ni éter (Figura 14.19). Además, las células de *Thermomicrobium* solo tienen pequeñas cantidades de peptidoglicano, y la pared celular está compuesta fundamentalmente de proteínas.

## MINIRREVISIÓN

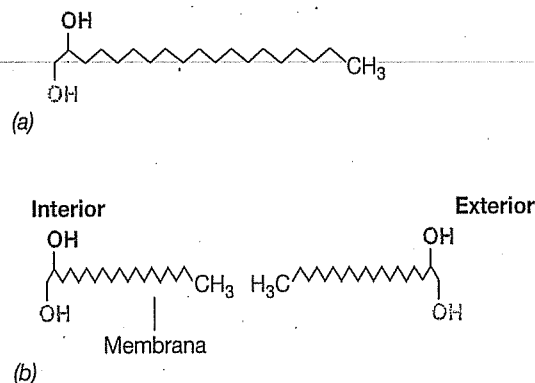
- ¿En qué se parecen *Chloroflexus* y *Roseiflexus* a *Chlorobium*? ¿Y a *Rhodobacter*?
- ¿Qué es exclusivo de *Thermomicrobium*?

## 14.8 Otras bacterias fotótrofas

**Géneros principales:** *Heliobacterium*, *Chloracidobacterium*

### Heliobacterias

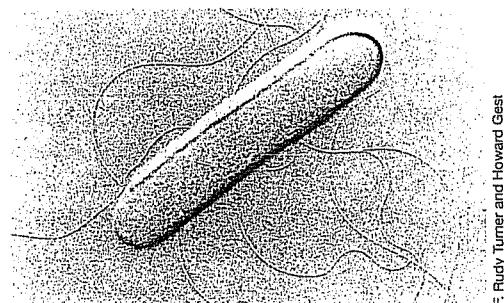
Las **heliobacterias** son un grupo filogenéticamente coherente de bacterias fotótrofas grampositivas que pertenecen



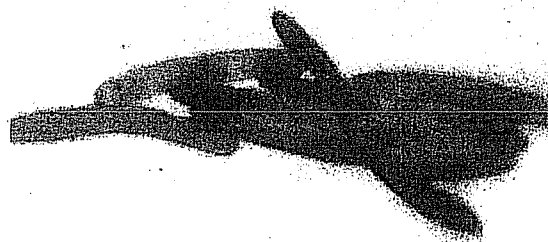
**Figura 14.19 Los lípidos inusuales de *Thermomicrobium*.** (a) Los lípidos de membrana de *Thermomicrobium roseum* contienen dioles de cadena larga como el que se muestra aquí (13-metil-1,2-nonadecanodiol). Obsérvese que a diferencia de los lípidos de otras bacterias o de arqueas, no hay cadenas laterales unidas por enlaces éster ni éter. (b) Para formar una bicapa lipídica, las moléculas de dialcohol se disponen encaradas por los grupos metilo, y los grupos —OH constituyen la superficie hidrófila interior y exterior. Unas pocas cadenas de dioles tienen ácidos grasos esterificados al grupo —OH secundario (que se muestra en rojo), mientras el grupo —OH primario (en verde) puede unirse a una molécula hidrófila como el fosfato.

al filo *Firmicutes*. Las heliobacterias son fotótrofos anoxigénicos, sintetizan un pigmento exclusivo, la bacterioclorofila *g* (⇨ Figura 13.3) y usan un fotosistema de tipo I. Estos organismos crecen fotoheterotróficamente usando un espectro reducido de compuestos orgánicos, entre los que se encuentran el piruvato, el lactato, el acetato y el butirato, y el grupo comprende cinco géneros: *Heliobacterium*, *Heliophilum*, *Heliorestis*, *Heliomonas* y *Heliobacillus*. Todas las heliobacterias que se conocen forman bacilos o células filamentosas (Figura 14.20), si bien *Heliophilum* se diferencia de las otras porque sus células forman grupos (Figura 14.20b) que se mueven como una unidad.

Las heliobacterias son anaerobios estrictos, pero además de crecer fototróficamente, pueden hacerlo quimiótroficamente en la oscuridad por fermentación del piruvato (como muchos clostridios, parientes cercanos de las heliobacterias). Las heliobacterias producen endosporas, unas estructuras muy resistentes propias de determinadas bacterias grampositivas (⇨ Sección 2.16). Al igual que las endosporas de las especies de *Bacillus* o de *Clostridium*, las endosporas de las heliobacterias (Figura 14.20c) contienen una gran concentración de calcio ( $\text{Ca}^{2+}$ ) y la molécula



(a)



(b)



(c)

**Figura 14.20 Células y endosporas de las heliobacterias.** (a) Micrografía electrónica de *Heliobacillus mobilis*, especie flagelada peritrica. (b) Grupos de células de *Heliophilum fasciatum* al microscopio electrónico. (c) Micrografía de contraste de fases de endosporas de *Heliobacterium gestii*. La mayoría de las células de heliobacterias tienen un diámetro de entre 1 µm y 2 µm.



característica de las endosporas, el *ácido dipicolínico*. Las heliobacterias viven en el suelo, especialmente en arrozales, donde sus actividades de fijación de nitrógeno pueden beneficiar a la productividad del arroz. También se ha encontrado una gran diversidad de heliobacterias en ambientes muy alcalinos como los lagos salinos y los suelos alcalinos que los circundan.

### Acidobacterias fotótrofas

Se ha descubierto un nuevo grupo de fotótrofos anoxigénicos que crece en tapetes microbianos fotosintéticos de una fuente hidrotermal en el parque nacional de Yellowstone, en los Estados Unidos. *Chloroacidobacterium thermophilum* es un fotótrofo anoxigénico tolerante al oxígeno y termófilo del filo *Acidobacteria* (⇒ Sección 15.21). De modo similar a las bacterias verdes del azufre, *C. thermophilum* también produce bacterioclorofila *a* y *c*, esta última en clorosomas (Figura 14.21), y utiliza un fotosistema de tipo I. No obstante, a diferencia de las bacterias verdes del azufre, *C. thermophilum* también puede crecer de manera aerobia, como hacen los fotótrofos anoxigénicos aerobios (Sección 14.5). En cuanto al metabolismo del carbono, *C. thermophilum* es un fotoheterótrofo que utiliza ácidos grasos de cadena corta como donadores de electrones para la fotosíntesis, pero a diferencia de las bacterias verdes del azufre y de las verdes no del azufre, no puede crecer de manera autótrófica.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Qué tipos de fotótrofos anoxigénicos usan clorosomas?
- ¿Qué clase de bacterias fotótrofas producen esporas?



**Figura 14.21** Clorosomas de *Chloroacidobacterium thermophilum*, un miembro fotótrofo del filo *Acidobacteria*. (a) Micrografía electrónica de *C. thermophilum* donde se observan los clorosomas. (b) Micrografía de fluorescencia de *C. thermophilum*. El color rojo es la fluorescencia de la bacterioclorofila *c* presente en los clorosomas. Cada célula de *C. thermophilum* mide unos 0,8 μm de ancho.

## III • Diversidad bacteriana en el ciclo del azufre

El metabolismo del azufre podría haber impulsado las primeras formas de vida en nuestro planeta (⇒ Sección 12.1), y el ciclo del azufre (⇒ Sección 20.4) sigue posibilitando el crecimiento de una enorme variedad de microorganismos. En esta sección estudiaremos la diversidad de organismos capaces de realizar *metabolismo desasimilador de azufre*; es decir, organismos que obtienen la energía de la oxidación o la reducción de compuestos de azufre (⇒ Secciones 13.8 y 13.18).

La notable diversidad de procariotas que llevan a cabo un metabolismo desasimilador de azufre se debe, en parte, a la diversidad química que presenta el azufre en la biosfera. El azufre tiene ocho estados de oxidación que van de su forma más oxidada, el sulfato ( $\text{SO}_4^{2-}$ , estado de oxidación +6) al tiosulfato ( $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ , estado de oxidación +2), al azufre elemental ( $\text{S}^0$ , estado de oxidación 0) y, por último, al sulfuro de hidrógeno ( $\text{H}_2\text{S}$ , estado de oxidación -2), su forma más reducida. Además, los compuestos de azufre pueden adoptar diversas formas químicas como compuestos inorgánicos de azufre, compuestos organosulfurados o sulfuros metálicos.

En esta sección nos centraremos en la diversidad de los **reductores de sulfato desasimiladores**, los **reductores de azufre desasimiladores** y los **oxidadores de azufre desasimiladores**. Los fotótrofos anoxigénicos, como las bacterias rojas y verdes del azufre que hemos analizado en las Secciones 14.4 a 14.6, también son importantes enlaces al ciclo del azufre. No

obstante, aquí nos limitaremos a los metabolismos quimiótrofos desasimiladores.

### 14.9 Bacterias desasimiladoras sulfatorreductoras

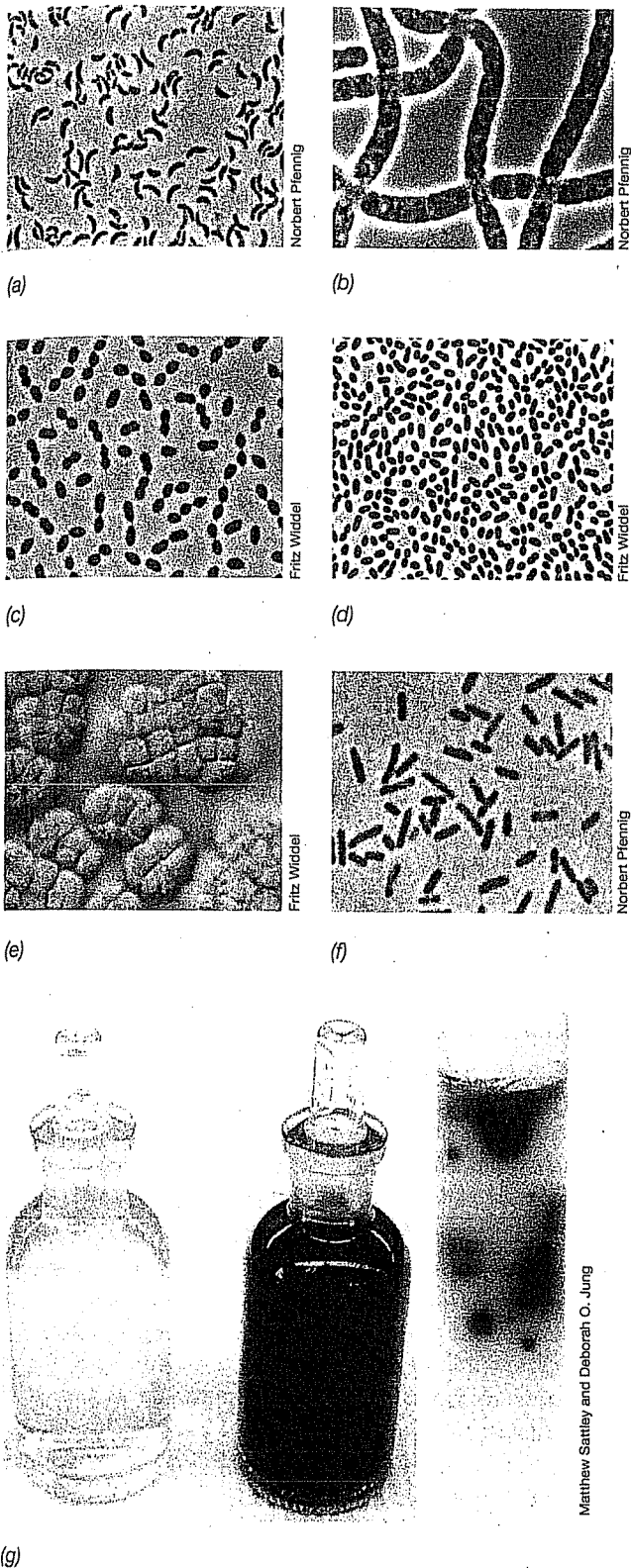
**Géneros principales:** *Desulfovibrio*, *Desulfobacter*

Las bacterias reductoras de sulfato (o sulfatorreductoras) obtienen su energía acoplando la oxidación de hidrógeno o compuestos orgánicos a la reducción de sulfato ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) (respiración anaerobia). Existen más de treinta géneros conocidos de reductores de sulfato repartidos en cinco filos de *Bacteria* y *Archaea* (Figura 14.22). La mayoría de los reductores de sulfato pertenecen a *Deltaproteobacteria*, pero también se encuentran algunos en *Firmicutes* (p. ej., *Desulfotomaculum* y *Desulfosporosinus*), en *Thermodesulfobacteria* (p. ej., *Thermodesulfobacterium*), y en *Nitrospira* (p. ej., *Thermodesulfovibrio*). La reducción de sulfato también se lleva a cabo en *Archaeoglobus*, un género del filo arqueano *Euryarchaeota*.

### Fisiología de las bacterias reductoras de sulfato

Las bacterias reductoras de sulfato presentan diversidad morfológica y bioquímica. La bioquímica de la reducción de sulfato se trató en la Sección 13.18, de manera que aquí nos centraremos





**Figura 14.23 Ejemplos de bacterias reductoras de sulfato y de reductoras de azufre.** (a) *Desulfovibrio desulfuricans*; el diámetro de las células es de unos 0,7  $\mu\text{m}$ . (b) *Desulfonema limicola*; diámetro de las células: 3  $\mu\text{m}$ . (c) *Desulfobulbus propionicus*; diámetro de las células: aproximadamente 1,2  $\mu\text{m}$ . (d) *Desulfobacter postgatei*; diámetro de las células, aproximadamente 1,5  $\mu\text{m}$ . (e) *Desulfosarcina variabilis*; diámetro aproximado de las células: 0,6  $\mu\text{m}$ . (f) ; diámetro aproximado de las células: 6  $\mu\text{m}$ . (g) Cultivo de enriquecimiento de bacterias reductoras de sulfato. Izquierda, medio estéril; centro, enriquecimiento positivo, negro a causa del  $\text{FeS}$ ; derecha, colonias de bacterias reductoras de sulfato en un tubo de dilución. Las fotos a a d y f son micrografías de contraste de fases; la foto e es una micrografía de contraste por interferencia.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Cuáles son los donadores de electrones típicos utilizados por los reductores de sulfato desasimiladores?
- ¿Qué filos bacterianos se sabe que contienen reductores de sulfato desasimiladores?

## 14.10 Bacterias desasimiladoras sulfurreductoras

**Géneros principales:** *Desulfuromonas*, *Wolinella*, *Sulfolobus*

Los microorganismos reductores de azufre desasimiladores pueden obtener energía mediante la reducción del azufre en la respiración. Las bacterias reductoras de azufre desasimiladoras pueden reducir el azufre elemental ( $\text{S}^0$ ) y otras formas oxidadas de azufre a sulfuro de hidrógeno ( $\text{H}_2\text{S}$ ), pero no pueden reducir el sulfato ( $\text{SO}_4^{2-}$ ). Existen más de veinticinco géneros de organismos reductores de azufre desasimiladores repartidos en cinco filos bacterianos y arqueanos (Figura 14.1).

La mayoría de las bacterias reductoras de azufre son proteobacterias, principalmente deltaproteobacterias (p. ej., *Desulfuromonas*, *Pelobacter*, *Desulfurella*, *Geobacter*), y algunos géneros pertenecen a las epsilonproteobacterias (p. ej., *Wolinella* y *Sulfurospirillum*) y otros a las gammaproteobacterias (p. ej., *Shewanella* y *Pseudomonas mendocina*). Otras bacterias reductoras de azufre son especies de Firmicutes (p. ej., *Desulfitobacterium* y *Ammonifex*), Aquificae (p. ej., *Desulfurobacterium* y *Aquifex*), Synergistetes (p. ej., *Dethiosulfovibrio*), o Deferribacteres (p. ej., *Geovibrio*). Se conocen muchas arqueas reductoras de azufre y son todas géneros pertenecientes a las Crenarchaeota (p. ej., *Acidianus*, *Sulfolobus*, *Pyrodictium* y *Thermodiscus*).

### Fisiología y ecología de las bacterias reductoras de azufre

La fisiología de los reductores de azufre es más variada que la de los reductores de sulfato. La mayoría de los reductores de azufre son anaerobios estrictos, pero son habituales las especies aerobias facultativas. A menudo los reductores de azufre reducen aceptores de electrones como el nitrato, el hierro ferroso o el tiosulfato como alternativas al azufre elemental. Igual que los reductores de sulfato (Sección 14.9), la fisiología de los reductores de azufre se caracteriza por oxidar completamente el acetato y otros ácidos grasos a  $\text{CO}_2$ . Las especies de *Desulfuromonas* (Figura 14.23f) son oxidadoras completas que crecen anaerobiamente acoplando la oxidación de acetato, succinato, etanol o propanol a la reducción de azufre elemental. En cambio, *Sulfospirillum* y *Wolinella* son oxidadores incompletos y no pueden usar el acetato como donador de electrones. *Sulfospirillum* puede reducir el azufre elemental usando hidrógeno o formiato como donador de electrones.

Las bacterias desasimiladoras reductoras de azufre viven en muchos de los mismos hábitats que las bacterias desasimiladoras reductoras de sulfato, y a menudo forman asociaciones con bacterias que oxidan sulfuro de hidrógeno a azufre elemental, como las bacterias verdes del azufre (Sección 14.6). El azufre elemental producido en la oxidación del sulfuro de hidrógeno se vuelve a reducir a sulfuro de hidrógeno durante el metabolismo de los reductores de azufre y se completa así el ciclo anóxico del azufre (→ Sección 20.4).

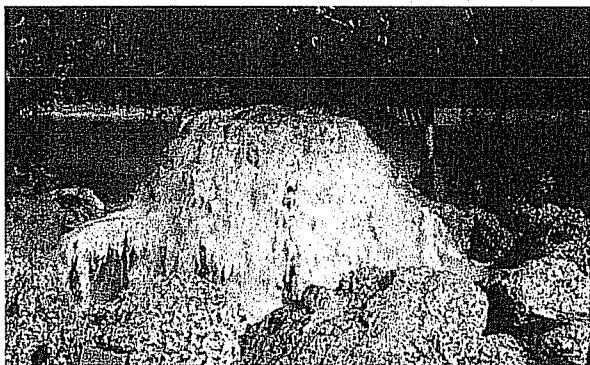
## MINIRREVISIÓN

- ¿Cuáles son los donadores de electrones típicos utilizados por los reductores de azufre desasimiladores?
- ¿Qué filos bacterianos contienen reductores de azufre desasimiladores?

## 14.11 Bacterias desasimiladoras oxidadoras de azufre

**Géneros principales:** *Thiobacillus*, *Achromatium*, *Beggiatoa*

Las bacterias oxidadoras de azufre desasimiladoras son **quimiolitótrofos** que oxidan compuestos reducidos de azufre como el sulfuro de hidrógeno, el azufre elemental, el tiosulfato o el tiocianato ( $\text{SCN}^-$ ) como donadores de electrones en la fijación de la energía. Estos organismos son comunes en ambientes como sedimentos marinos, manantiales sulfurosos y sistemas hidrotermales en los que se libera a aguas oxigenadas el sulfuro de hidrógeno producido por las bacterias reductoras de sulfato o de azufre (Secciones 14.9 y 14.10) o producido abióticamente mediante reacciones geotérmicas (Figura 14.24). Los oxidadores de azufre se encuentran en tres filos de *Bacteria* (*Proteobacteria*,



(a)



(b)

**Figura 14.24 Hábitats de los oxidadores de azufre.** (a) Manantial artesiano con sulfuro en Florida (EE. UU.). El exterior del manantial está cubierto por un tapete de *Thiobacillus* (véase la Figura 14.26b). El tapete tiene cerca de 1,5 m de diámetro. (b) Chimeneas hidrotermales en Cathedral Hill, en la profundidad de Guaymas (en el golfo de California), a 2.000 metros de profundidad. El agua rica en sulfuro sale por las chimeneas, que se cubren de tapetes compuestos por células naranjas, blancas y amarillas de *Beggiatoa*.

*Aquificae* y *Deinococcus-Thermus*) y uno de *Archaea* (*Crenarchaeota*) (Figura 14.1). La mayoría de las bacterias oxidadoras de azufre son betaproteobacterias (*Thiobacillus*), gammaproteobacterias (*Achromatium*, *Beggiatoa*) y epsilonproteobacterias (*Thiovulum*, *Thiomicrospira*).

### Diversidad fisiológica de las bacterias oxidadoras de azufre

Los oxidadores de azufre presentan una diversidad morfológica y fisiológica considerable. Las células pueden tener diámetros de menos de 1  $\mu\text{m}$  (como *Thiomicrospira denitrificans*) o hasta de 750  $\mu\text{m}$  (como *Thiomargarita namibiensis*). La mayoría de los oxidadores de azufre son aerobios estrictos; no obstante, algunas especies de *Thiomargarita* y de *Thiomicrospira* también pueden reducir nitrato mediante desnitrificación (↗ Sección 13.17 y Sección 14.13). Muchas especies oxidan sulfuro de hidrógeno a azufre elemental y lo depositan en gránulos intracelulares o extracelulares para usarlo más tarde como donador de electrones cuando el sulfuro de hidrógeno se vuelve limitante.

Algunos quimiolitótrofos del azufre son **quimiolitótrofos estrictos** limitados a un estilo de vida en el que solo pueden usar compuestos inorgánicos como donadores de electrones. Al crecer de este modo son también autótrofos, y convierten el  $\text{CO}_2$  en material celular mediante el ciclo de Calvin. A menudo se observan **carboxisomas** en las células de los quimiolitótrofos estrictos (Figura 14.25a). Estas estructuras contienen una gran concentración de enzimas del ciclo de Calvin y probablemente aumentan la tasa de fijación de  $\text{CO}_2$  en estos organismos (↗ Sección 13.5).

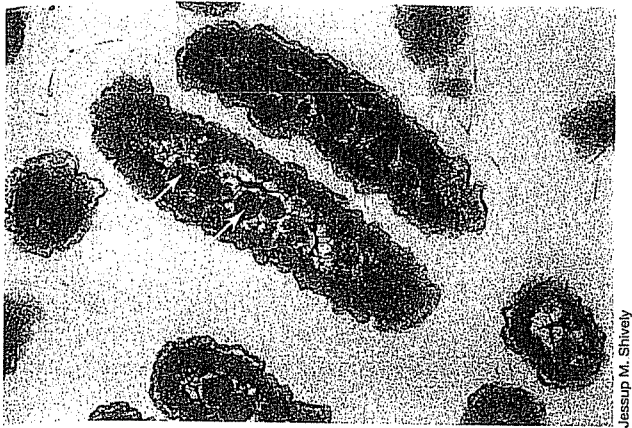
Otros quimiolitótrofos del azufre son **quimiolitótrofos facultativos**, en el sentido de que pueden crecer mediante un metabolismo *tanto* quimiolitótrofo (y, por tanto, también como autótrofos) *como* quimioorganótrofo. La mayoría de las especies de *Beggiatoa* pueden obtener energía de la oxidación de compuestos inorgánicos de azufre, pero carecen de las enzimas del ciclo de Calvin, de modo que necesitan compuestos orgánicos como fuentes de carbono. Los organismos con este tipo de vida nutricional se llaman **mixótrofos**.

### *Thiobacillus* y *Achromatium*

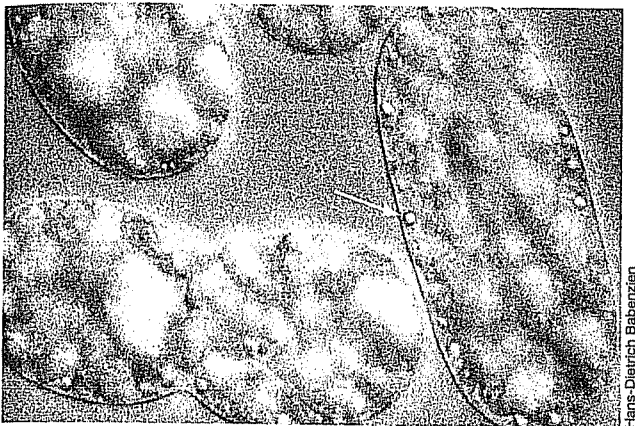
El género *Thiobacillus* y otros géneros relacionados comprenden diversas betaproteobacterias gramnegativas en forma de bacilo, que morfológicamente no se distinguen de la mayoría del resto de bacilos gramnegativos (Figura 14.25a); son los quimiolitótrofos del azufre mejor estudiados de todos. La oxidación de sulfuro de hidrógeno, azufre elemental o tiosulfato por *Thiobacillus* genera ácido sulfúrico ( $\text{H}_2\text{SO}_4$ ), de manera que los tiobacilos suelen ser acidófilos. Una especie fuertemente acidófila, *Acidithiobacillus ferrooxidans*, también puede crecer mediante metabolismo quimiolitótrófico por oxidación de  $\text{Fe}^{2+}$ , y es un agente biológico importante en lo que respecta a la oxidación de este metal. La pirita ( $\text{FeS}_2$ ) es una gran fuente natural de hierro ferroso y de sulfuro. Su oxidación, especialmente en operaciones de minería, puede ser a la vez beneficiosa (porque el lixiviado del mineral libera el hierro del sulfuro) y ecológicamente desastrosa (porque el ambiente se acidifica y se contamina con metales tóxicos como aluminio, cadmio y plomo) (↗ Sección 21.2).

*Achromatium* es un quimiolitótrofo esférico oxidador de azufre, habitual en los sedimentos de agua dulce de pH neutro que contienen sulfuro de hidrógeno. Las células de *Achromatium*





(a)



(b)

**Figura 14.25 Quimiolitótrofos del azufre no filamentosos.** (a) Micrografía electrónica de transmisión de células del quimiolitótrofo oxidante de azufre *Halothiobacillus neapolitanus*. Cada célula tiene un diámetro aproximado de 0,5  $\mu\text{m}$ . Obsérvese los cuerpos poliédricos (carboxisomas) distribuidos por toda la célula (flechas) (véase Figura 13.18). (b) *Achromatium*. Células fotografiadas por microscopía de contraste por interferencia diferencial. Las pequeñas estructuras globulares cerca de la periferia de las células (flecha) son de azufre elemental, y los gránulos grandes son carbonato de calcio. Cada célula de *Achromatium* tiene un diámetro de unos 25  $\mu\text{m}$ .

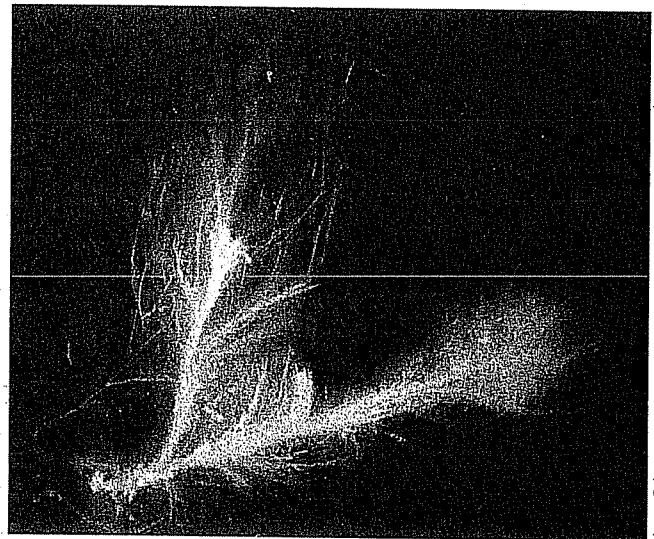
son cocos grandes que pueden tener un diámetro de entre 10  $\mu\text{m}$  y 100  $\mu\text{m}$  (Figura 14.25b). *Achromatium* es una especie de gammaproteobacteria y está relacionada específicamente con las bacterias rojas del azufre, como su homóloga fotótrofa *Chromatium* (Sección 14.4 y Figura 14.10a). Al igual que *Chromatium*, las células de *Achromatium* almacenan en su interior gránulos de  $\text{S}^0$  (Figura 14.25b), que posteriormente desaparecen a medida que el  $\text{S}^0$  se oxida a sulfato. Las células de *Achromatium* también almacenan grandes gránulos de calcita ( $\text{CaCO}_3$ ) (Figura 14.25b), posiblemente como fuente de carbono (en forma de  $\text{CO}_2$ ) para el crecimiento autotrófico. La fisiología de los quimiolitótrofos oxidadores de azufre se trata con detalle en la Sección 13.8.

### Diversidad ecológica y estrategias de las bacterias oxidadoras de sulfuro

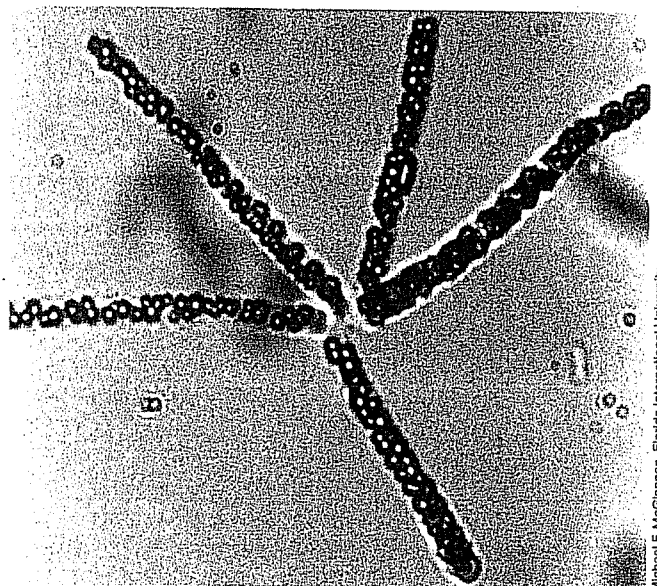
Los oxidadores de sulfuro aerobios proporcionan un caso práctico que demuestra el grado de diversificación ecológica que se puede dar entre microorganismos que comparten las mismas características metabólicas básicas. La oxidación química del

sulfuro de hidrógeno a ácido sulfúrico es espontánea y rápida en presencia de oxígeno; por tanto, los oxidadores aerobios de sulfuro de hidrógeno han desarrollado diversas estrategias ecológicas que les permiten metabolizar dos moléculas que, de otra forma, reaccionarían entre sí espontáneamente. Veremos aquí seis estrategias diferentes utilizadas por los oxidadores de sulfuro aerobios para hacer frente a la inestabilidad química del sulfuro de hidrógeno en presencia de oxígeno.

1. *Thiothrix* es un quimiolitótrofo del azufre filamentoso que pertenece a las gammaproteobacterias (Figura 14.26). Forma filamentos que se agrupan por los extremos mediante un anclaje para formar unas agrupaciones celulares llamadas *rosetas* (Figura 14.26b). La estrategia ecológica de esta



(a)



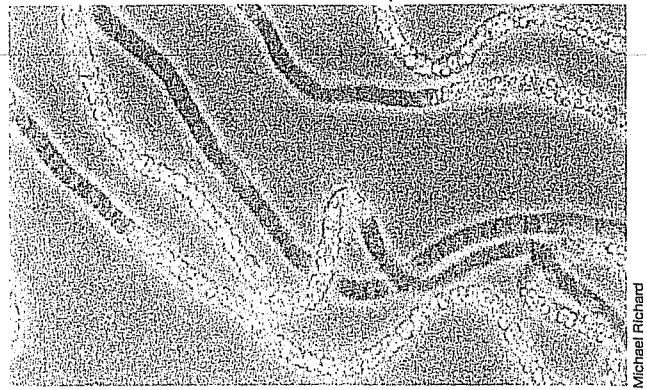
(b)

**Figura 14.26 Thiothrix.** (a) Filamentos de *Thiothrix* adheridos a material vegetal encontrados en una corriente de agua procedente de una cueva de aguas sulfurosas en Frasassi (Italia). Desde el punto de ramificación de la planta, la rama más larga tiene unos 4 mm de largo. (b) Micrografía de contraste de fases de una roseta de células de *Thiothrix* aislada del manantial artesiano sulfuroso de la Figura 14.24a. Obsérvese los glóbulos de azufre internos producidos por oxidación del sulfuro. Cada filamento tiene un diámetro de unos 4  $\mu\text{m}$ .



bacteria es utilizar este anclaje para situarse en ambientes con mucha corriente más abajo de una fuente de sulfuro de hidrógeno. Estos ambientes son habituales cerca de los manantiales de aguas sulfuradas y en arroyos de drenaje de marismas sulfurosas, en las que se produce gran cantidad de sulfuro de hidrógeno que es arrastrado hacia aguas ricas en oxígeno (Figura 14.26a). Fisiológicamente, *Thiothrix* es un mixótrofo aerobio estricto, y en esto y otros muchos aspectos se parece a *Beggiatoa*.

2. *Beggiatoa* es un género de gammaproteobacterias filamentosas, deslizantes y oxidadoras de azufre, normalmente grandes tanto en diámetro como en longitud. Sus filamentos están formados por muchas células cortas unidas unas a otras por los extremos (Figura 14.27a). Los filamentos pueden flexionarse y doblarse de manera que se entrelazan y forman un entramado complejo. Se encuentran principalmente en tapetes microbianos, sedimentos, manantiales de aguas sulfuradas y fuentes hidrotermales. La estrategia ecológica de *Beggiatoa* es utilizar la motilidad por deslizamiento para situarse en el punto en el que el sulfuro de hidrógeno y el oxígeno coexisten. Por ejemplo, en los tapetes microbianos *Beggiatoa* se puede desplazar verticalmente hasta varios centímetros al día en respuesta a la producción de oxígeno por parte de las cianobacterias, subiendo para obtener el oxígeno cuando se detiene la fotosíntesis por la noche y bajando durante el día cuando la producción fotosintética de oxígeno en la superficie del tapete hace que el sulfuro de hidrógeno esté más profundo.
3. El género *Thiomargarita* comprende algunas de las bacterias más grandes que se conocen, con diámetros de hasta 0,75 mm (Figura 14.28). *Thiomargarita* no puede moverse, y su estrategia ecológica consiste en separar en el tiempo la oxidación del sulfuro de hidrógeno y la reducción de oxígeno. Para ello, contiene una vacuola gigante (Figura 14.28b) que se llena con una gran concentración de nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) y puede ocupar prácticamente casi todo el volumen de la célula. Las células de *Thiomargarita* viven en sedimentos marinos ricos en sulfuro que de vez en



(a)

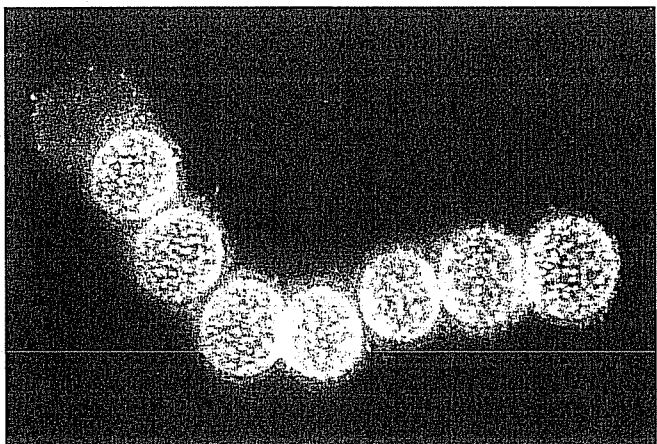


(b)

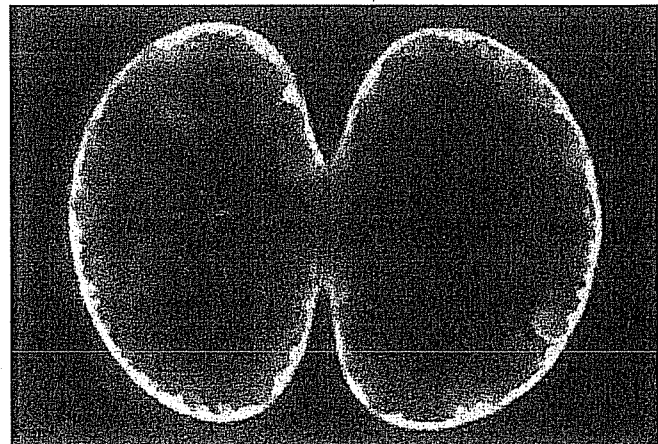
**Figura 14.27 Bacterias filamentosas oxidadoras de azufre.**

(a) Micrografía de contraste de fases de una especie de *Beggiatoa* aislada de una planta de depuración de aguas residuales. Obsérvese la abundancia de gránulos de azufre elemental en algunas células. (b) Células de una especie marina grande de *Thioploca*. Las células contienen gránulos de azufre (amarillos) y miden entre 40 y 50 µm de ancho.

cuando se mezclan con aguas ricas en oxígeno, como ocurre en las marismas y en zonas de afloramientos en el mar. Cuando están sepultadas en los sedimentos, las células oxidan el sulfuro de hidrógeno a azufre elemental de manera



(a)

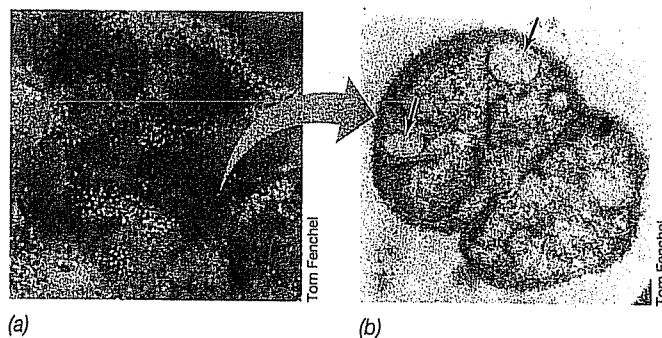


(b)

**Figura 14.28 *Thiomargarita*, bacteria gigante oxidadora de sulfuro.** (a) *Thiomargarita namibiensis* obtenida en un afloramiento frente a la costa occidental de Namibia (África suroccidental). Las células tienen un diámetro de unos 100 µm. (b) Células en división de oxidadoras de sulfuro que contienen vacuolas obtenidas del mismo lugar. Micrografía electrónica que muestra los ribosomas de *Thiomargarita* teñidos con una sonda fluorescente para ácidos nucleicos. Los ribosomas se localizan en el citoplasma, que se ve como una delgada capa bordeando las células. El citoplasma está restringido al espacio que queda entre la pared celular y la gran vacuola central, que aparece oscura en la imagen. Las células miden unos 50 µm de ancho.

anaerobia reduciendo a amonio ( $\text{NH}_4^+$ ) el nitrato almacenado en la vacuola. Posteriormente almacenan el azufre elemental en gránulos intracelulares (Figura 14.28a). Cuando las aguas turbulentas mezclan las células en la columna de agua, que carece de sulfuro de hidrógeno, estas pasan a oxidar aerobiamente el azufre almacenado. La energía que obtienen de la oxidación de  $\text{S}^0$  es utilizada para llenar de nuevo la vacuola con nitrato procedente de la columna de agua, de manera que puedan sobrevivir al siguiente período de anoxia.

4. *Thioploca* es un género de grandes bacterias filamentosas que utilizan una estrategia similar a la de *Thiomargarita*. *Thioploca* también tiene gránulos intracelulares de azufre y grandes vacuolas llenas de nitrato (Figura 14.27b). No obstante, sus filamentos se desplazan por deslizamiento y forman grandes vainas llenas con muchos filamentos paralelos (Figura 14.27b). Las vainas se disponen verticalmente en los sedimentos y los filamentos se deslizan arriba y abajo en su interior; bajan a respirar anaerobiamente sulfuro de hidrógeno usando el nitrato almacenado como aceptor de electrones, y suben a respirar aerobiamente el azufre elemental y volver a llenar las vacuolas con nitrato (↪ Figura 19.10).
5. *Thiovulum* se encuentra en hábitats de agua dulce y marinos donde los lodos ricos en sulfuro entran en contacto con zonas óxicas (Figura 14.29). Las células de *Thiovulum* son bastante grandes (10-20  $\mu\text{m}$ ), y las que tienen motilidad nadan a una velocidad extraordinaria: son tal vez las bacterias más rápidas conocidas (~0,6 mm/s). La estrategia ecológica de *Thiovulum* consiste en controlar el flujo de los nutrientes que llegan a las células. Las células de esta bacteria secretan una capa mucosa que une las células en una estructura parecida a un velo que puede tener varios centímetros de diámetro (Figura 14.29a). Los velos, compuestos por muchas células de *Thiovulum*, se forman sobre una fuente de sulfuro de hidrógeno. Las células tienen unos flagelos largos que se unen al velo y a las superficies sólidas. Como el extremo terminal del flagelo está unido e inmóvil, la rotación flagelar hace que las células giren a lo largo del eje del flagelo. La rotación unidireccional simultánea de todas las células de *Thiovulum* en el velo crea un flujo de agua a través del velo y permite que las células generen y regulen los gradientes de sulfuro de hidrógeno y de oxígeno que necesitan para generar energía.
6. La última estrategia ecológica de los quimiolitótrofos del azufre que vamos a ver es la formación de una asociación simbiótica entre la bacteria del azufre y un eucariota. Existen diversas asociaciones simbióticas en las que el hospedador aporta un mecanismo para regular la concentración de sulfuro de hidrógeno y de oxígeno, y el simbionte oxidador de sulfuro fija el  $\text{CO}_2$  y aporta una fuente de carbono y energía al hospedador. El mejor ejemplo es el gusano



**Figura 14.29** *Thiovulum*, oxidador de azufre. (a) Macrofotografía de células de *Thiovulum* (puntos amarillos) que forman un fino velo en la arena marina que contiene sulfuro de hidrógeno (las estructuras grandes e irregulares son granos de arena). (b) Micrografía electrónica de transmisión de una célula de *Thiovulum* en división. Los gránulos de azufre ( $\text{S}^0$ ) se señalan con flechas. Las células de *Thiovulum* suelen tener un diámetro de entre 10 y 20  $\mu\text{m}$ .

tubícola *Riftia*, que tiene en su interior endosimbiontes oxidadores de sulfuro y vive en las fumarolas hidrotermales oceánicas (↪ Sección 22.12). En los ecosistemas de las fumarolas hidrotermales, hay otras muchas asociaciones simbióticas como los simbiontes que viven en el tejido de las branquias de la almeja gigante *Calymene magnifica* y en la superficie del cangrejo yeti, que cultiva bacterias oxidadoras de sulfuro agitando sus pinzas en el fluido rico en sulfuro de las fumarolas. Las simbiosis con invertebrados también son habituales en los sedimentos marinos ricos en sulfuro de los sistemas costeros poco profundos. Por ejemplo, los bivalvos de la familia *Solemyidae* se entierran en los sedimentos ricos en sulfuro y bombean agua rica en sulfuro y en oxígeno a través de las branquias que contienen bacterias oxidadoras de sulfuro.

A partir de estos ejemplos debería quedar claro que la diversidad ecológica empuja a las bacterias que realizan el mismo metabolismo energético —en este caso la oxidación de sulfuro— para explotar al máximo los diferentes ambientes en los que viven. En cada caso, el objetivo del organismo es el mismo, obtener el donador y el aceptor de electrones que necesita. Pero también en cada caso, la estrategia para conseguirlo es única y la que mejor se adecua a las propiedades del organismo y de su hábitat.

### MINIRREVISIÓN

- Describa el metabolismo energético y el metabolismo del carbono de *Thiobacillus* en términos de síntesis de ATP y de nuevo material celular.
- Indique algunas estrategias ecológicas que utilizan los oxidadores de azufre para competir con la oxidación química del sulfuro de hidrógeno.

## IV • Diversidad bacteriana en el ciclo del nitrógeno

Todas las formas de vida deben asimilar nitrógeno para crecer, de manera que todos los organismos tienen que catalizar ciertas transformaciones del nitrógeno. No obstante, *Bacteria* y *Archaea* son los únicos dominios en los que existen

representantes que pueden obtener energía de la transformación de especies inorgánicas de nitrógeno. En esta sección analizaremos la diversidad de tres grupos fisiológicos de bacterias que participan en el ciclo del nitrógeno: las *diazótrofas*, las

*nitrificantes* y las *desnitrificantes*. La fisiología de estos grupos se estudió en las Secciones 3.17, 13.10 y 13.17. Empezaremos nuestro viaje por la diversidad microbiana del ciclo del nitrógeno con las bacterias que fijan el nitrógeno atmosférico.

## 14.12 Diversidad de las bacterias fijadoras de nitrógeno

**Géneros principales:** *Mesorhizobium*, *Desulfovibrio*, *Azotobacter*

Los **diazótrofos** son organismos que fijan el gas dinitrógeno ( $N_2$ ) en amoníaco ( $NH_3$ ), que puede incorporarse como fuente de nitrógeno para las células. La fijación de nitrógeno es un proceso asimilador y requiere ATP y la enzima nitrogenasa (↗ Sección 3.17). Los diazótrofos normalmente fijan nitrógeno molecular únicamente cuando no hay otras formas de nitrógeno, y la expresión de la nitrogenasa se inhibe cuando las células disponen de amoníaco (↗ Sección 3.17). El oxígeno inhibe la nitrogenasa de manera irreversible, y esta es una de las causas de diversificación ecológica entre diazótrofos; veremos que diferentes organismos han desarrollado soluciones diferentes para proteger la nitrogenasa del oxígeno.

La fijación de nitrógeno está muy extendida entre los microorganismos, y se piensa que el último antepasado común universal ya utilizaba nitrogenasas. El gen *nifH* codifica el componente dinitrogenasa-reductasa de la nitrogenasa, y es utilizado como medida de la diversidad diazotrófica (↗ Sección 18.5). Se han descrito más de 30.000 secuencias génicas *nifH* diferentes distribuidas en nueve filos bacterianos y un filo arqueano (Figura 14.1). El intercambio horizontal de genes ha tenido una gran influencia en la distribución filogenética de la nitrogenasa en el árbol de la vida. Por consiguiente, la filogenia de *nifH* es muy incoherente con la filogenia del gen del RNA ribosómico 16S (Figura 14.30). A continuación vamos a analizar la diversidad de los diazótrofos simbióticos y de los de vida independiente.

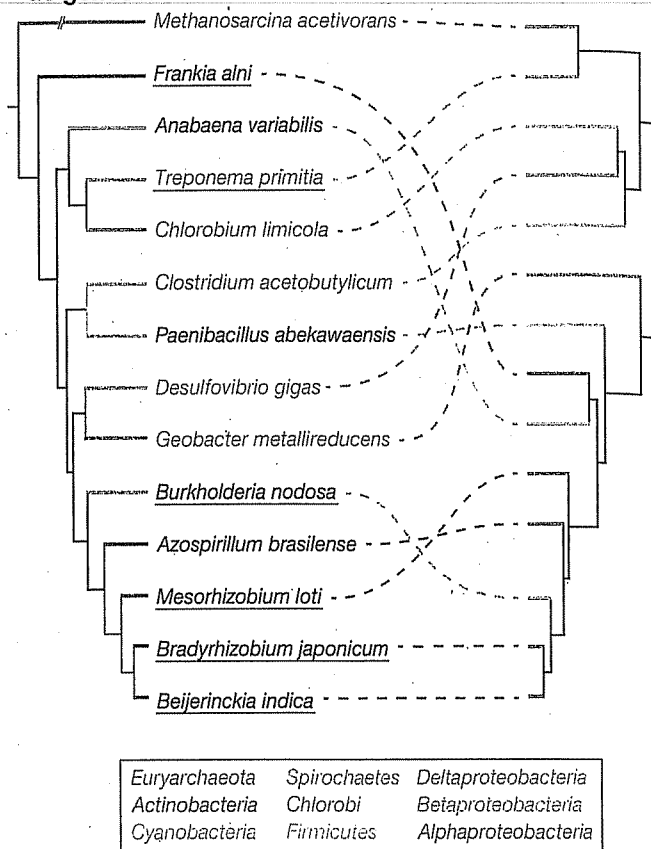
### Diazótrofos simbióticos

Los diazótrofos forman diversas relaciones simbióticas con las plantas, los animales y los hongos. Estas relaciones se definen, generalmente, porque el hospedador proporciona un entorno habitable, que incluye una fuente de carbono y energía y un sistema para regular la concentración de oxígeno, mientras que el simbionte microbiano aporta a su vez un suministro de nitrógeno fijado al hospedador.

La simbiosis entre los rizobios y las plantas leguminosas es una de las asociaciones simbióticas de fijación de nitrógeno mejor caracterizadas (↗ Sección 22.3). Las bacterias que forman nódulos radiculares pertenecen a *Alphaproteobacteria* (p. ej., *Mesorhizobium*, *Bradyrhizobium*, *Sinorhizobium*), *Betaproteobacteria* (p. ej., *Burkholderia*), o *Actinobacteria* (p. ej., *Frankia*). Otros géneros de diazótrofos simbióticos se encuentran en asociación con teredínidos (*Teredinibacter*), con el intestino de termes (*Treponema*) (↗ Sección 22.10), con hongos endomicorrízicos (*Glomeribacter*) (↗ Sección 17.12) y con diversos hongos, algas y plantas (*Cyanobacteria*) (↗ Secciones 22.1 y 22.5). Estas diferentes simbiosis se han originado muchas veces de manera independiente como consecuencia de evolución convergente (Figura 14.30).

### Filogenia a partir de genes rRNA 16S

### Filogenia a partir de NifH



**Figura 14.30 Relaciones entre bacterias diazotróficas (fijadoras de nitrógeno) deducidas de las secuencias de genes de RNA ribosómico 16S y de las secuencias de aminoácidos de NifH.** Las ramas de cada árbol tienen un color que indica el filo. Las líneas de puntos indican ramas compartidas entre los dos árboles. La incongruencia entre los dos árboles es consecuencia de los muchos procesos de transferencia horizontal del gen *NifH*. El texto en rojo denota los anaerobios estrictos, y el subrayado indica las especies que forman simbiosis con eucariotas.

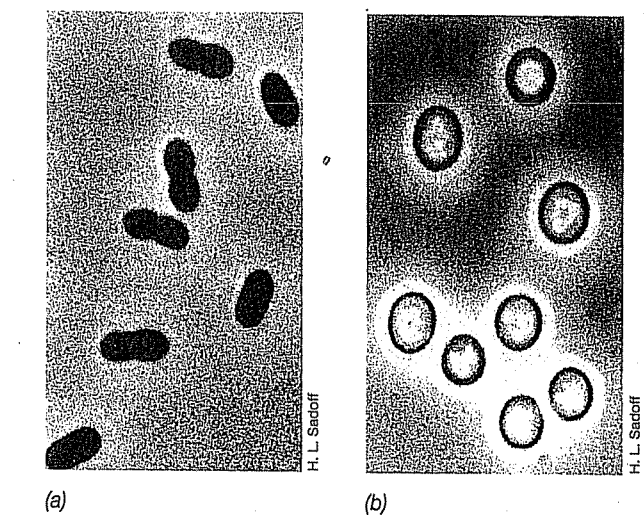
### Diazótrofos de vida libre

Los diazótrofos de vida libre necesitan un mecanismo para proteger las nitrogenasas de la acción del oxígeno (↗ Secciones 3.17 y 7.13). La solución más sencilla a este problema es crecer solamente en ambientes anóxicos. El origen de la fijación del nitrógeno es anterior al origen de la fotosíntesis oxigénica, de modo que los primeros organismos fijadores de nitrógeno eran anaerobios de vida libre. Los diazótrofos anaerobios estrictos de vida libre son habituales en ambientes anóxicos como los sedimentos marinos y de agua dulce o los tapetes microbianos. Estos microorganismos pertenecen a los filos bacterianos *Firmicutes* (p. ej., *Clostridium*), *Chloroflexi* (p. ej., *Oscillochloris*), *Chlorobi* (p. ej., *Chlorobium*), *Spirochaetes* (p. ej., *Spirochaeta*) y *Proteobacteria* (p. ej., *Desulfovibrio*, *Chromatium*) y al filo arqueano *Euryarchaeota* (p. ej., *Methanosarcina*). Encontramos *Desulfovibrio* en los sedimentos anóxicos de marismas dominadas por la planta herbácea *Spartina*, y su fijación de  $N_2$  es una fuente de nitrógeno importante para las plantas que viven en este ecosistema.

Otro mecanismo sencillo para proteger las nitrogenasas del oxígeno es fijar el nitrógeno solamente cuando no hay oxígeno en el medio o bien se encuentra en concentración muy baja. Por ejemplo, con frecuencia los aerobios facultativos fijarán

nitrógeno solo si crecen anaerobiamente (p. ej., *Klebsiella*). Algunos fijadores de nitrógeno aerobios son *microaerófilos*, es decir, que fijan nitrógeno únicamente en ambientes en los que el oxígeno está presente a concentración muy baja (normalmente menos del 2 %). No obstante, algunos organismos han desarrollado mecanismos más complejos para proteger sus nitrogenasas del oxígeno, y pueden crecer en presencia de aire. Entre los diazótrofos aerobios estrictos de vida libre se encuentran las cianobacterias, que han desarrollado una serie de mecanismos para proteger la nitrogenasa del oxígeno (Sección 14.3), además de otras bacterias quimioorganótrofas unicelulares de vida libre. *Azotobacter*, *Azotospirillum* y *Beijerinckia* son diazótrofos aerobios estrictos de vida libre. Las células de *Azotobacter* son bacilos o cocos grandes con un diámetro de 2  $\mu\text{m}$  a 4  $\mu\text{m}$  o más. Cuando crecen con  $\text{N}_2$  como fuente de nitrógeno, producen normalmente grandes cápsulas o capas de mucosa (Figura 14.31) (cfr. Figura 3.32a). Se piensa que la alta tasa de respiración característica de las células de *Azotobacter* y la abundante mucosa capsular que producen les ayuda a proteger las nitrogenasas del oxígeno. *Azotobacter* puede crecer con muchos carbohidratos, alcoholes y ácidos orgánicos diferentes, y su metabolismo es estrictamente oxidativo.

*Azotobacter* puede formar estructuras de reposo llamadas *cistos* (Figura 14.32b). Al igual que las endosporas bacterianas, los cistos de *Azotobacter* presentan una respiración endógena apenas perceptible y son resistentes a la desecación, a la



**Figura 14.32** *Azotobacter vinelandii*. (a) Células vegetativas y (b) cistos visualizados por microscopía de contraste de fases. Cada célula mide unos 2  $\mu\text{m}$  de diámetro, y cada cisto unos 3  $\mu\text{m}$ .

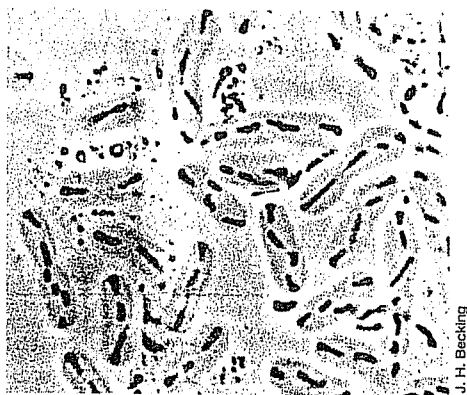
desintegración mecánica y a las radiaciones ultravioleta o ionizantes. No obstante, a diferencia de las endosporas, los cistos no son muy resistentes al calor, y no están en un estado completamente latente porque, si se les suministra alguna fuente de carbono, la oxidan rápidamente.

### *Azotobacter* y las nitrogenasas alternativas

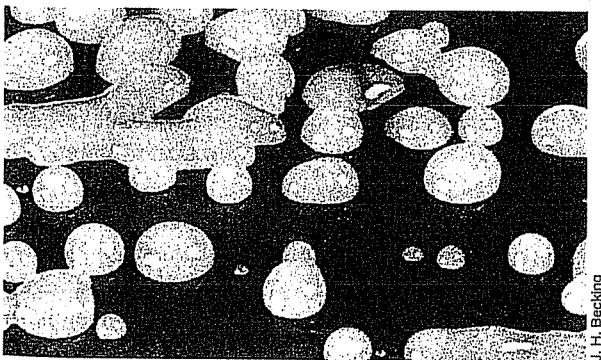
Ya vimos el proceso de la fijación biológica de nitrógeno molecular en la Sección 3.17, y hablamos de la importancia fundamental de los metales molibdeno (Mo) y hierro (Fe) para la nitrogenasa. La especie *Azotobacter chroococcum* fue la primera bacteria fijadora de nitrógeno que se observó que podía crecer en  $\text{N}_2$  en ausencia de molibdeno. En *A. chroococcum* se vio que cuando la limitación de Mo impide la síntesis de la nitrogenasa MoFe normal, se forma cualquiera de las dos «nitrogenasas alternativas». Estas nitrogenasas son menos eficaces que la nitrogenasa MoFe y contienen vanadion (V) o Fe en lugar de Mo. Estos tres tipos de nitrogenasas (MoFe, VFe y FeFe) están codificadas por genes parálogos, y surgieron como resultado de mecanismos de duplicación génica (cfr. Sección 12.6). Investigaciones posteriores de otras bacterias fijadoras de nitrógeno han puesto de manifiesto que estas nitrogenasas «de reserva» genéticamente distintas son muy frecuentes entre las bacterias fijadoras de nitrógeno, especialmente en las cianobacterias y en las arqueas.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Qué mecanismos utilizan los diazótrofos de vida libre para proteger las oxigenasas del oxígeno?
- ¿Dónde esperaríamos encontrar bacterias fijadoras de nitrógeno?



(a)



(b)

**Figura 14.31** Ejemplos de producción de mucosidad por parte de bacterias fijadoras de nitrógeno de vida libre. (a) Células de *Derxia gummosa* recubiertas de mucosidad. Las células miden entre 1  $\mu\text{m}$  y 2  $\mu\text{m}$  de ancho. (b) Colonias de células de *Beijerinckia* creciendo en un medio con carbohidratos. Obsérvese el aspecto elevado y brillante de las colonias a causa de la abundancia de mucosidad capsular.

## 14.13 Diversidad de las bacterias y las arqueas nitrificantes y desnitrificantes

Los microorganismos que crecen mediante respiración anaerobia de nitrógeno inorgánico (nitratos o nitritos) para dar los productos gaseosos óxido nítrico (NO), óxido nitroso ( $\text{N}_2\text{O}$ ) y



nitrógeno molecular ( $N_2$ ) reciben el nombre de **desnitrificantes** (↗ Sección 13.17). Estos organismos son normalmente aerobios facultativos y quimioorganótrofos que utilizan el carbono orgánico como fuente de carbono y como donador de electrones.

Los microorganismos que pueden crecer de manera quimiolitotrófica a expensas de los compuestos inorgánicos de nitrógeno reducido (amoníaco, nitrito) se llaman **nitrificantes** (Figura 14.33) (↗ Sección 13.10). Por regla general, estos organismos son aerobios estrictos que también pueden crecer de manera autotrófica; la mayoría de las especies fijan  $CO_2$  mediante el ciclo de Calvin. Se ha visto que algunas también crecen mixotróficamente asimilando carbono orgánico además de  $CO_2$ .

### Fisiología de las bacterias y las arqueas nitrificantes

No se conoce ningún quimiolitótrofo que lleve a cabo la oxidación completa de amoníaco ( $NH_3$ ) a nitrato ( $NO_3^-$ ). Por tanto, la nitrificación se produce por actividades secuenciales de dos grupos fisiológicos de organismos, los *oxidadores de amoníaco* (que oxidan el amoníaco a nitrito,  $NO_2^-$ ) (Figura 14.33a), y los *oxidadores de nitrito*, los verdaderos microorganismos productores de nitrato, que oxidan el nitrito a nitrato (Figura 14.33b). Los oxidadores de amoníaco

normalmente tienen nombres genéricos que empiezan por *Nitroso-*, mientras que los nombres genéricos de los productores de nitrato empiezan por *Nitro-*.

Muchas especies de nitrificantes tienen apilamientos de membrana en su interior (Figura 14.33) que se parecen mucho a las membranas fotosintéticas de sus parientes cercanos, las bacterias rojas fotótrofas (Sección 14.4) y las bacterias oxidadoras de metano (metanótrofas) (Sección 14.17). Las membranas son el lugar en el que se localizan las enzimas de la nitrificación: la *amoníaco-monooxigenasa*, que oxida el amoníaco a hidroxilamina ( $NH_2OH$ ), y la *nitrito-oxidoreductasa*, que oxida el nitrito a nitrato (↗ Sección 13.10).

Es posible obtener cultivos de enriquecimiento de las bacterias nitrificantes usando medios con sales minerales que contengan amoníaco o nitrito como donadores de electrones, y bicarbonato ( $HCO_3^-$ ) como única fuente de carbono. Como estos organismos producen muy poco ATP a partir de sus donadores de electrones (↗ Sección 13.10), es posible que no se desarrolle una turbidez visible en los cultivos, ni siquiera tras una nitrificación extensa. Una forma sencilla de llevar un seguimiento del crecimiento, por tanto, es ensayar la producción de nitrito (con amoníaco como donador de electrones) o de nitrato (con nitrito como donador de electrones).

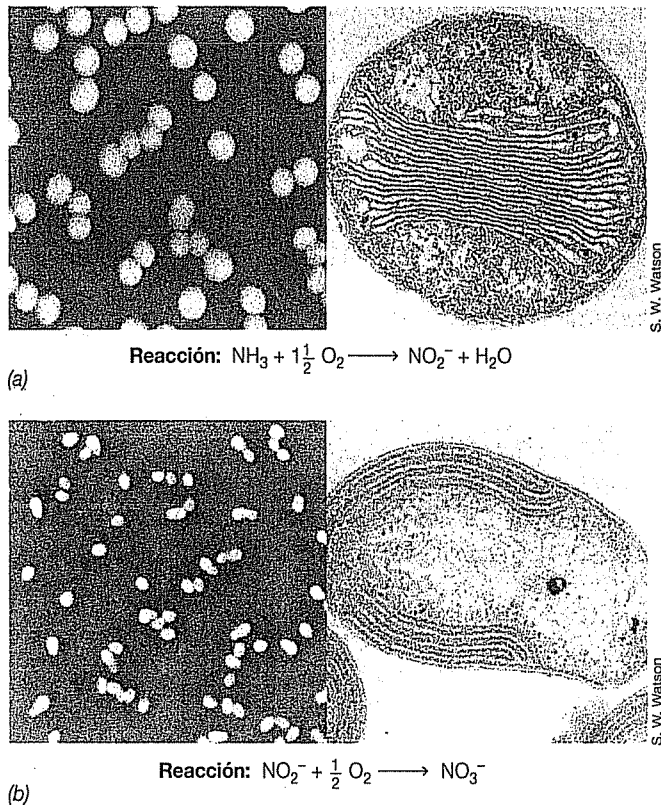
### Bacterias y arqueas nitrificantes: oxidadoras de amoníaco

**Géneros principales:** *Nitrosomonas*, *Nitrosopira*, *Nitrosopumilus*

Los oxidadores de amoníaco se encuentran entre las betaproteobacterias (p. ej., *Nitrosomonas*, *Nitrospira*, *Nitrosolobus*, *Nitrosovibrio*) y entre las gammaproteobacterias (*Nitrosococcus*), y en el filo arqueano *Thaumarchaeota* (*Nitrosopumilus*, *Nitrosocaldus*, *Nitrosoarchaeum*, *Nitrososphaera*).

Los oxidadores de amoníaco están muy extendidos en el suelo y en el agua; los bacterianos están presentes sobre todo en hábitats en los que el amoníaco es abundante, como sitios en los que se produce gran descomposición de proteínas (amonificación), y también en plantas de depuración de aguas residuales (↗ Sección 21.6). Las bacterias nitrificantes se desarrollan especialmente bien en lagos y corrientes de agua que reciben aportes de aguas fecales u otras aguas residuales, porque normalmente tienen gran concentración de amoníaco. *Nitrosomonas* se suele encontrar en los lodos activos presentes en plantas de tratamiento aerobio de aguas residuales. Las bacterias oxidadoras de amoníaco también son habituales en suelos (como *Nitrosospira* y *Nitrosovibrio*) y en el mar (como *Nitrosococcus*).

Las arqueas oxidadoras de amoníaco (↗ Sección 16.6) parecen abundar sobre todo en hábitats en los que el amoníaco está presente en baja concentración. Se piensa que estos organismos dominan la oxidación del amoníaco en el mar, en los que la concentración de amoníaco es muy baja (↗ Secciones 19.9 y 19.11). Las arqueas oxidadoras de amoníaco son frecuentes también en suelos, y en algunos suelos superan en varios órdenes de magnitud a las bacterias oxidadoras de amoníaco. La disponibilidad de amoníaco respecto a amonio ( $NH_4^+$ ) descende con el pH, de manera que los suelos ácidos ( $pH < 6.5$ ), que son habituales, favorecen a los organismos que crecen mejor con baja concentración de amoníaco.



**Figura 14.33 Bacterias nitrificantes.** (a) Micrografía de contraste de fases (izquierda) y micrografía electrónica (derecha) de la bacteria oxidadora de amoníaco *Nitrosococcus oceanii*. Cada célula mide unos 2  $\mu m$  de diámetro. (b) Micrografía de contraste de fases (izquierda) y micrografía electrónica (derecha) de la bacteria oxidadora de nitrito *Nitrobacter winogradskyi*. Cada célula mide unos 0,7  $\mu m$  de diámetro. Bajo cada panel se encuentra la reacción quimiolitotrófica que cataliza cada organismo. Las nítidas membranas internas de cada especie son los sitios donde se ubican las enzimas fundamentales para la nitrificación.



## Bacterias nitrificantes: oxidadoras de nitrato

**Géneros principales:** *Nitrospira*, *Nitrobacter*

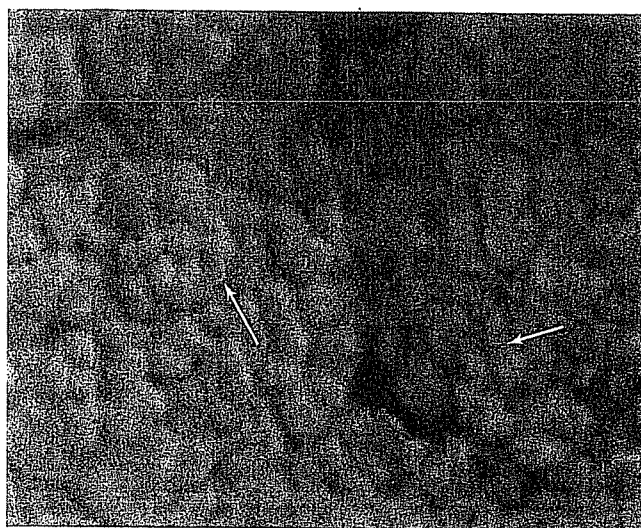
Los oxidadores de nitrato se encuentran en las clases *Alpha-proteobacteria* (*Nitrobacter*), *Betaproteobacteria* (*Nitrotoga*), *Gammaproteobacteria* (*Nitrococcus*) y *Deltaproteobacteria* (*Nitrospira*), así como en el filo *Nitrospira* (↪ Sección 15.21).

Al igual que las proteobacterias oxidadoras de nitrato, *Nitrospira* oxida el nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) a nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) y crece de manera autotrófica (Figura 14.34). No obstante, *Nitrospira* carece de la amplia membrana interna que tienen las especies nitrificantes de *Proteobacteria*. A pesar de ello, *Nitrospira* habita en muchos de los mismos ambientes que las proteobacterias oxidadoras de nitrato como *Nitrobacter*, de manera que se ha sugerido que podría haber adquirido su capacidad para oxidar nitrato por transferencia horizontal desde las proteobacterias nitrificantes (o viceversa). Como sabemos, este mecanismo de adquisición de características fisiológicas ha sido muy explotado en el mundo bacteriano (↪ Secciones 6.12 y 12.5). No obstante, las prospecciones ambientales para detectar bacterias nitrificantes en la naturaleza han puesto de manifiesto que *Nitrospira* es mucho más abundante que *Nitrobacter*; por tanto, parece probable que la mayor parte de la oxidación de nitrato en ambientes naturales se deba a la actividad de *Nitrospira*.

## Bacterias y arqueas desnitrificantes

**Géneros principales:** *Paracoccus*, *Pseudomonas*

Los desnitrificantes pueden crecer por respiración anaerobia de nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) o nitrato ( $\text{NO}_2^-$ ) a los productos gaseosos óxido nítrico (NO), óxido nitroso ( $\text{N}_2\text{O}$ ) y nitrógeno molecular ( $\text{N}_2$ ) (↪ Sección 13.17). Casi todos los desnitrificantes son quimioorganótrofos que utilizan el carbono orgánico como fuente de carbono y como donador de electrones. Hay excepciones, como los oxidadores de azufre desnitrificadores que estudiamos en la Sección 14.11. Los desnitrificantes son, en general, aerobios facultativos, y en casi todos los casos crecen preferentemente como aerobios si hay oxígeno en el medio. Son muy importantes en los suelos agrícolas, donde causan la pérdida de fertilizantes nitrogenados y la producción de óxido nitroso, que es un componente dominante de los gases invernadero producidos por los suelos agrícolas (↪ Sección 20.8).



**Figura 14.34** *Nitrospira*, una bacteria nitrificante. Agregado de células de *Nitrospira* enriquecido a partir de lodos activados de una planta depuradora de aguas residuales. Las células individuales son curvadas (flechas) y se agrupan en tétradas en el agregado. Cada célula de *Nitrospira* mide aproximadamente  $0,3 \mu\text{m} \times 1-2 \mu\text{m}$ .

Los desnitrificantes son filogenéticamente y metabólicamente diversos y se encuentran repartidos en dos filos arqueanos y seis filos bacterianos (en cinco clases de *Proteobacteria*) (Figura 14.1). Uno de los desnitrificantes mejor conocidos es *Paracoccus denitrificans* (*Alphaproteobacteria*). La desnitrificación de nitrato a nitrógeno molecular requiere varias etapas enzimáticas fundamentales (↪ Sección 13.17), y los genes que codifican las enzimas necesarias están presentes a lo largo de todo el árbol de la vida. Muchos reductores de nitrato poseen solamente una parte de la ruta de desnitrificación, y por tanto son incapaces de reducir completamente el nitrato a nitrógeno molecular. En la distribución filogenética de los genes que codifican la desnitrificación se aprecia la importante función que ha tenido el intercambio horizontal de genes.

### MINIRREVISIÓN

- ¿En qué condiciones esperarías que crecieran los microorganismos como resultado de la desnitrificación?
- ¿Qué características comparten los oxidadores de amoníaco y los de nitrato?

## V • Diversidad de otras bacterias quimiótrofas características

**C**ontinuamos nuestro estudio de grupos funcionales cuyas características fisiológicas y ecológicas se extienden a lo largo de diferentes filos como consecuencia de evolución convergente o de transferencia horizontal de genes. Desde un punto de vista fisiológico, todos estos grupos son quimiótrofos, ya sea quimiolitótrofos o quimioorganótrofos, que contribuyen en etapas específicas del ciclo del carbono o que metabolizan hidrógeno o metales.

### Bacterias desasimiladoras reductoras del hierro

**Géneros principales:** *Geobacter*, *Shewanella*

Los organismos reductores de hierro desasimiladores acoplan la reducción de metales o metaloides oxidados al crecimiento celular. Estos organismos necesitan vencer el obstáculo

fundamental de utilizar un material sólido insoluble como aceptor de electrones en la respiración. Diversos microorganismos son capaces de reducir metales enzimáticamente como consecuencia de reacciones de fermentación o de reducción de azufre o de sulfato, pero dichos organismos no obtienen energía de la reducción de metales. En cambio, los reductores de hierro desasimiladores realizan la respiración de metales acoplado a la oxidación del hidrógeno molecular o de compuestos orgánicos a la reducción de hierro férrico ( $\text{Fe}^{3+}$ ) o manganeso ( $\text{Mn}^{6+}$ ) (Figura 14.35a).

Los organismos reductores de hierro desasimiladores son heterogéneos en cuanto a su filogenia (Figura 14.1). Los encontramos en géneros bacterianos de *Proteobacteria* (*Geobacter*, *Shewanella*), *Acidobacteria* (*Geothrix*), *Deferribacter* (*Geovibrio*), *Deinococcus-Thermus* (*Thermus*), *Thermotogae* (*Thermotoga*) y *Firmicutes* (*Bacillus*, *Thiobacillus*), mientras que los géneros arqueanos pertenecen al filo *Crenarchaeota* (*Pyrobaculum*). La respiración del hierro se desarrolló probablemente muy temprano en la historia de la vida, y su amplia distribución puede ser debida a su presencia en el antepasado universal junto con las sucesivas pérdidas de material genético en algunos linajes y la transferencia horizontal en otros.

## Fisiología

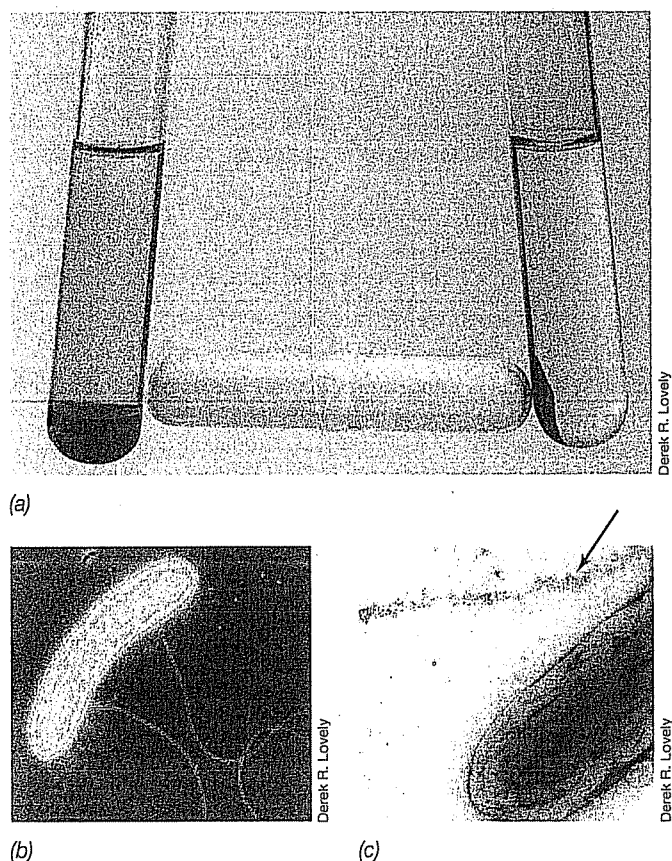
Los organismos reductores de hierro desasimiladores están especializados en aceptores de electrones insolubles externos, y estos organismos suelen ser extremadamente versátiles en la respiración anaerobia. Además, son anómalos porque poseen citocromos en la membrana externa que facilitan la transferencia electrónica con minerales insolubles. La mayoría de las especies pueden usar óxidos de hierro o de manganeso como aceptores de electrones, y diversas especies también pueden utilizar nitrato, fumarato, compuestos inorgánicos de azufre, cobalto, cromo, uranio, selenio, arsénico y compuestos húmicos (⇨ Sección 13.21). La mayoría de los géneros de bacterias reductoras de hierro son anaerobios estrictos, pero algunos, como *Shewanella* y otros relacionados, son aerobios facultativos. Los donadores de electrones son generalmente compuestos orgánicos como ácidos grasos, alcoholes, azúcares y, en algunos casos, incluso compuestos aromáticos. Muchas especies también pueden usar hidrógeno como donador de electrones, pero normalmente no pueden crecer de manera autotrófica, y necesitan una fuente de carbono orgánico que permita el crecimiento.

La familia *Geobacteraceae*, que pertenece al filo de las *Deltaproteobacteria*, contiene cuatro géneros de bacterias desasimiladoras reductoras de hierro (*Geobacter*, *Desulfuromonas*, *Desulfuromusa* y *Pelobacter*) que demuestran fehacientemente la diversidad fisiológica de los reductores de metales anaerobios estrictos. *Geobacter*, *Desulfuromonas* y *Desulfuromusa* pueden usar acetato como donador de electrones, así como otras moléculas orgánicas pequeñas, y oxidan estos sustratos completamente a  $\text{CO}_2$ . Estos géneros están especializados en la respiración anaerobia. *Geobacter* en concreto, puede usar una gran variedad de donadores y aceptores de electrones. *Geobacter* produce unos pelos (Figura 14.35b) que contienen citocromos (Figura 14.35c), y estos pelos facilitan la transferencia electrónica a la superficie de los minerales de hierro oxidado (para saber cómo ocurre esto, léase la primera página del Capítulo 20). *Pelobacter*, en cambio, son organismos fundamentalmente fermentadores con una capacidad respiratoria más limitada. Por ejemplo, *P. carbinolicus* solo puede usar lactato como donador de electrones, y hierro férrico o azufre elemental como aceptores. *Pelobacter* es incapaz de oxidar sus sustratos de carbono completamente a  $\text{CO}_2$ .

*Shewanella* y sus parientes *Ferrimonas* y *Aeromonas*, que pertenecen a las *Gammaproteobacteria*, son aerobios facultativos y crecen aerobiamente cuando disponen de oxígeno. *Shewanella* puede utilizar una gran diversidad de donadores y aceptores de electrones además de hierro férrico y manganeso. No obstante, al igual que *Pelobacter*, es incapaz de oxidar completamente sus sustratos de carbono a  $\text{CO}_2$ , y tampoco puede oxidar acetato como donador de electrones para la respiración anaerobia.

## Ecología

Los organismos reductores de hierro desasimiladores son habituales en los sedimentos anóxicos marinos y de aguas dulces. Se piensa que estos organismos cumplen una función importante en la oxidación de la materia orgánica en muchos hábitats anóxicos. También son habituales en el subsuelo profundo, y se encuentran tanto en acuíferos superficiales como a grandes profundidades (⇨ Sección 19.7). Además, se conocen varias



**Figura 14.35** *Geobacter*, una bacteria reductora de hierro desasimiladora. (a) El tubo sin inocular (izquierda) contiene un medio anóxico con acetato y ferrihidrita, un óxido de hierro poco magnético. Durante el crecimiento de *Geobacter* (tubo derecho) la ferrihidrita se reduce a magnetita, que es magnética. (b) Micrografía electrónica de transmisión de *G. sulfurreducens* en la que se muestran los flagelos y los pelos. La célula mide aproximadamente  $0,7 \mu\text{m} \times 3,5 \mu\text{m}$ . (c) Micrografía electrónica de transmisión de *G. sulfurreducens* en la que se aprecia, en los pelos (flecha) el citocromo OmcS inmunomarcado con oro coloidal.

especies reductoras de hierro termófilas e hipertermófilas (p. ej., *Thermus* y *Thermotoga*), y a menudo se encuentran en fuentes hidrotermales y otros sistemas con calor geotérmico, como el subsuelo profundo.

### MINIRREVISIÓN

- ¿En qué grupos filogenéticos podemos encontrar *Geobacter* y *Shewanella*?
- ¿Qué géneros de organismos desasimiladores reductores de hierro contienen aerobios facultativos?

## 14.15 Bacterias desasimiladoras oxidadoras del hierro

**Géneros principales:** *Acidithiobacillus*, *Gallionella*

La capacidad para acoplar la oxidación del hierro ferroso ( $\text{Fe}^{2+}$ ) al crecimiento celular está muy extendida en el árbol de la vida, y se piensa que es una característica que apareció temprano en la historia de la Tierra. Los géneros que pueden usar hierro ferroso como donador de electrones para el crecimiento se distribuyen en cinco filos bacterianos y dos filos arqueanos (Figura 14.1).

La diversidad y la distribución de los oxidadores de hierro aerobios está muy determinada por el pH y la presencia de oxígeno molecular. El hierro ferroso se oxida espontáneamente para formar precipitados insolubles en presencia de oxígeno, a pH entre neutro y alcalino (mayor de 7), pero es estable, ya sea en condiciones anóxicas o aerobias, a pH ácido (menor de 4). Los oxidadores de hierro se dividen en cuatro grupos funcionales, según su fisiología básica: oxidadores de hierro aerobios acidófilos, oxidadores de hierro aerobios neutrófilos, oxidadores de hierro quimiótrofos anaerobios y oxidadores de hierro fotótrofos anaerobios.

### Bacterias oxidadoras de hierro aerobias acidófilas

El crecimiento de las bacterias oxidadoras de hierro se ve favorecido por los ambientes ácidos ricos en hierro en los que hay hierro ferroso soluble. Estas bacterias suelen abundar en el drenaje ácido procedente de minas abandonadas de carbón o hierro o en los residuos de minería (↗ Secciones 21.1 y 21.2). Las bacterias oxidadoras de hierro aerobias acidófilas también habitan en manantiales ácidos ricos en hierro en áreas volcánicas. En estos ambientes, el azufre suele estar presente junto con hierro ferroso, y muchos oxidadores de hierro aerobios acidófilos pueden oxidar tanto hierro ferroso como azufre elemental. Las especies pueden ser autótrofas o heterótrofas, y entre los géneros más frecuentes están *Acidithiobacillus* (*Gammaproteobacteria*), *Leptospirillum* (*Nitrospirae*) y *Ferropasma* (*Euryarchaeota*). Otros oxidadores de hierro aerobios acidófilos se pueden encontrar en *Actinobacteria* y *Firmicutes*.

### Bacterias oxidadoras de hierro aerobias neutrófilas

Los oxidadores de hierro aerobios neutrófilos son organismos adaptados a nichos especializados (↗ Sección 13.9), ya que el hierro ferroso es relativamente insoluble a pH neutro, y su oxidación química es espontánea y rápida en presencia de aire. Además, a pH neutro la oxidación de hierro en la superficie

celular provoca la formación de una corteza de óxido de hierro que puede sepultar de manera efectiva las células en crecimiento. Por tanto, los oxidadores de hierro aerobios neutrófilos crecen muy bien en aguas anóxicas ricas en hierro expuestas al aire. Estos hábitats son habituales cerca de humedales o suelos en los que las aguas subterráneas anóxicas surgen en forma de manantial, pero los oxidadores de hierro también habitan en la rizosfera de las plantas de humedales y en algunos sistemas hidrotermales submarinos.

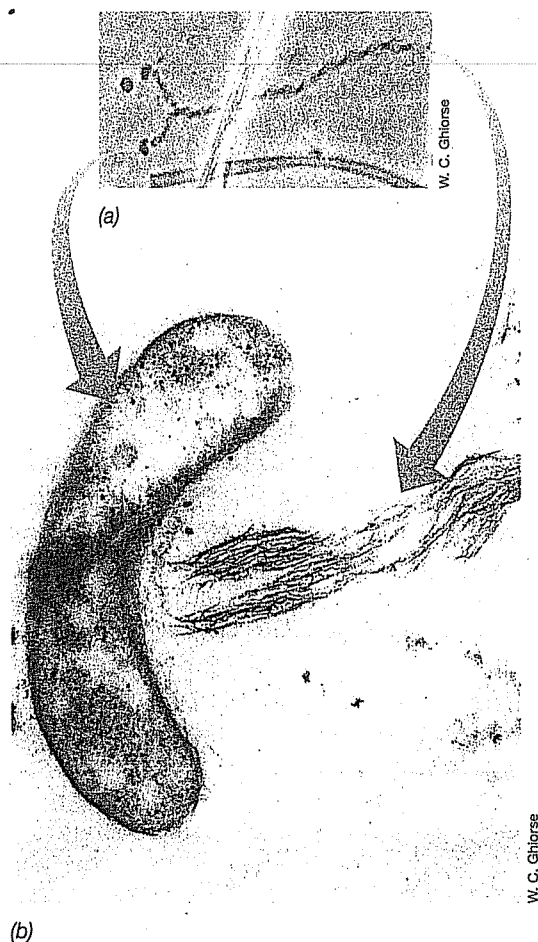
Se han descrito pocos géneros de oxidadores de hierro aerobios neutrófilos, y todos ellos pertenecen a las *Proteobacteria*. Las especies encontradas en los hábitats de agua dulce pertenecen a un conjunto de géneros estrechamente relacionados de las *Betaproteobacteria*, mientras que las especies encontradas en hábitats marinos pertenecen a las *Zetaproteobacteria*. El metabolismo de estos organismos es bastante limitado. Las especies son generalmente microaerófilas y quimiolitótrofas estrictas, aunque en algunos casos se ha observado mixotrofia. Los géneros *Leptothrix* y *Sphaerotilus* son una excepción (Sección 14.22) pues son frecuentes en ambientes de agua dulce con oxidadores de hierro aerobios neutrófilos. Catalizan la oxidación de hierro y manganeso, pero no parecen obtener energía de estas reacciones, mientras que sí lo hacen de la oxidación de la materia orgánica. El género de agua dulce *Gallionella* y el género marino *Mariprofundus* comprenden especies características de bacterias oxidadoras de hierro aerobias neutrófilas. Son especies que forman una estructura parecida a un pedúnculo enrollado que contiene hidróxido férrico ( $\text{Fe}[\text{OH}]_3$ ) procedente de la oxidación de hierro ferroso (Figura 14.36). El pedúnculo con hierro incrustado contiene una matriz orgánica sobre la que se acumula el hidróxido férrico a medida que es excretado desde la superficie celular. La formación del pedúnculo es presumiblemente una adaptación que impide que las células acaben sepultadas en una corteza de óxido de hierro.

*Gallionella* es habitual en las aguas de drenaje de turberas, en manantiales de aguas ferruginosas y otros hábitats en los que hay presencia de hierro ferroso. *Mariprofundus* se aisló por vez primera de Lō'ihi Seamount, un volcán submarino cerca de Hawaii. *Gallionella* y *Mariprofundus* son ambos quimiolitótrofos autótrofos y contienen enzimas del ciclo de Calvin (↗ Sección 13.5).

### Bacterias oxidadoras de hierro anaerobias

La oxidación anaerobia del hierro ferroso puede estar mediada por bacterias tanto quimiótrofas como fotótrofas. Estos grupos son habituales en sedimentos anóxicos y en humedales. Las condiciones anóxicas favorecen la solubilidad del hierro ferroso en un amplio rango de pH, de manera que, a diferencia de las bacterias oxidadoras de hierro aerobias, el crecimiento de las oxidadoras de hierro anaerobias no se limita al pH neutro. Estos grupos contienen organismos metabólicamente diversos y capaces de crecer usando diferentes donadores y aceptores de electrones.

La oxidación fototrófica de hierro se produce en determinadas especies de bacterias rojas no del azufre de las *Alphaproteobacteria* (p. ej., *Rhodospseudomonas palustris*), de bacterias rojas del azufre de las *Gammaproteobacteria* (↗ Figura 13.25) y de bacterias verdes del azufre que se encuentran en los *Chlorobi* (*Chlorobium ferrooxidans*). En todos los casos, el hierro



**Figura 14.36** *Gallionella ferruginea*, bacteria neutrófila oxidadora de hierro ferroso, procedente de una zona de filtrados de hierro cerca de Ithaca (Nueva York). (a) Micrografía de dos células con forma de judía con pedúnculos que se combinan para formar una masa retorcida. (b) Micrografía electrónica de transmisión de una sección fina de una célula de *Gallionella* con pedúnculo. Las células miden unos 0,6 μm de ancho.

ferroso es uno de los diversos compuestos que pueden usar estos organismos como donadores de electrones en la fotosíntesis.

Los oxidadores de hierro quimiótrofos anaerobios acoplan la oxidación del hierro ferroso con la reducción de nitrato para producir nitrito o gases de nitrógeno (desnitrificación). Estos organismos pertenecen a las *Alpha*-, *Beta*-, *Gamma*- o *Deltaproteobacteria*, y la mayoría pueden usar varios donadores orgánicos de electrones en la reducción de nitrato; muchos pueden crecer también aerobiamente. Los géneros bacterianos *Acidovorax*, *Aquabacterium* y *Marinobacter* contienen oxidadores de hierro anaerobios. Mientras la mayoría de las especies son mixótrofas cuando crecen con hierro ferroso como donador de electrones, otras especies como *Marinobacter aquaeolei* y *Thiobacillus denitrificans* pueden crecer de manera autotrófica como quimiolitótrofos oxidadores de hierro.

### MINIRREVISIÓN

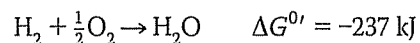
- ¿Qué características del hábitat regulan la diversidad y la distribución de los oxidadores de hierro?
- ¿Cómo evitan los oxidadores de hierro neutrófilos aerobios que sus células queden sepultadas bajo una corteza de hierro?

## 14.16 Bacterias que metabolizan el hidrógeno

**Géneros principales:** *Ralstonia*, *Paracoccus*

El par  $H_2/H^+$  es extremadamente electronegativo, lo que significa que el  $H_2$  es un excelente donador de electrones en el metabolismo energético y se puede acoplar a prácticamente todos los aceptores de electrones existentes. Por tanto, la capacidad para obtener energía de la oxidación de  $H_2$  se encuentra muy extendida por el árbol de la vida (Figura 14.1). A lo largo de todo este capítulo se dan ejemplos de diversos fotótrofos oxidadores de hidrógeno (Secciones 14.4 a 14.7) y quimiótrofos anaerobios (Secciones 14.9, 14.10 y 14.14). Además, la oxidación del hidrógeno se produce en prácticamente todos los géneros de arqueas anaerobias (Capítulo 16). Aquí trataremos de la diversidad de las bacterias autótrofas o quimiolitótrofas aerobias oxidadoras de hidrógeno.

Muchas bacterias pueden crecer con hidrógeno como único donador de electrones y oxígeno como aceptor de electrones en su metabolismo energético:

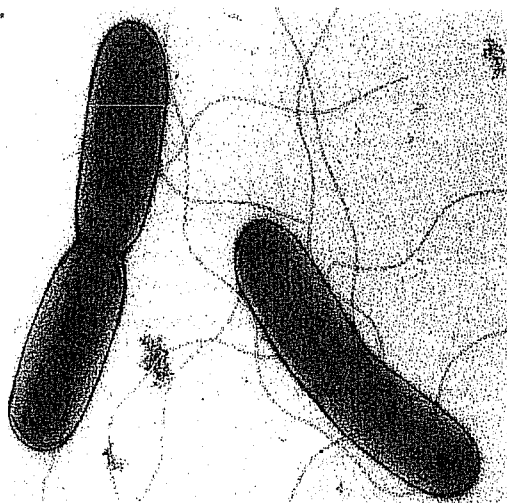


La mayor parte de estos organismos, conocidos colectivamente como «bacterias del hidrógeno» también pueden crecer autotróficamente (usando reacciones del ciclo de Calvin para incorporar  $CO_2$ ). Todas las bacterias del hidrógeno contienen una o más *hidrogenasas* que actúan uniendo hidrógeno, que luego usan para producir ATP (⇨ Sección 13.7) o como poder reductor para el crecimiento autótrofo.

Diferentes miembros de las *Proteobacteria* oxidadoras de hidrógeno están distribuidas entre las subclases *Alfa*, *Beta* y *Gamma*. Convendría distinguir estos organismos de los muchos procariotas anaerobios estrictos que oxidan hidrógeno mediante respiración anaerobia; por ejemplo, las bacterias acetógenas, las metanógenas y las reductoras de sulfato (⇨ Secciones 13.7 a 13.20). Se conocen bacterias del hidrógeno grampositivas y gramnegativas, y los representantes mejor estudiados están clasificados en los géneros *Ralstonia* (Figura 14.37), *Pseudomonas* y *Paracoccus*. *Paracoccus denitrificans* también puede oxidar hidrógeno anaerobiamente por desnitrificación, y ha sido especialmente bien estudiado por su bioenergética del transporte de electrones y la generación de fuerza protonmotriz.

### Fisiología y ecología de las bacterias del hidrógeno

Cuando crecen quimiolitotróficamente con hidrógeno, la mayoría de las bacterias del hidrógeno lo hacen mejor en condiciones microaerófilas (5 %-10 % de  $O_2$ ), porque las hidrogenasas normalmente son enzimas sensibles al oxígeno. El níquel ( $Ni^{2+}$ ) debe estar presente en el medio para que se produzca el crecimiento quimiolitotrófico de las bacterias del hidrógeno, ya que prácticamente todas las hidrogenasas contienen este elemento como cofactor metálico fundamental. Algunas bacterias del hidrógeno también fijan nitrógeno (⇨ Sección 3.17), lo que permite su cultivo en un medio con sales minerales que contenga únicamente gases — $H_2$ ,  $O_2$ ,  $CO_2$  y  $N_2$ — como fuente de energía, carbono y nitrógeno. Prácticamente todas las bacterias del hidrógeno son quimiolitótrofas facultativas, lo que significa que también pueden crecer quimioorganotróficamente con compuestos orgánicos como fuente de energía.



Frank Mayer

**Figura 14.37** Oxidadores de hidrógeno. Micrografía electrónica de transmisión de células con tinción negativa del quimiolitótrofo oxidador de hidrógeno *Ralstonia eutropha*. Cada célula tiene un diámetro aproximado de 0,6  $\mu\text{m}$  y posee varios flagelos.

### Oxidación de monóxido de carbono

Algunas bacterias del hidrógeno pueden crecer aerobiamente con monóxido de carbono (CO) como donador de electrones. Las bacterias oxidadoras de monóxido de carbono, llamadas bacterias *carboxidótrofas*, crecen autotróficamente usando el ciclo de Calvin (↔ Sección 13.5) para fijar el  $\text{CO}_2$  generado en la oxidación del CO. Los electrones procedentes de la oxidación de CO a  $\text{CO}_2$  por acción de la monóxido de carbono-deshidrogenasa se desplazan por una cadena de transporte de electrones que genera fuerza protonmotriz. Curiosamente, el monóxido de carbono es un potente inhibidor de muchos citocromos y actúa como un veneno respiratorio. No obstante, las bacterias carboxidótrofas sortean este problema sintetizando citocromos resistentes al monóxido de carbono, de manera que se vuelven inmunes a los efectos tóxicos de este compuesto. Al igual que las bacterias del hidrógeno, prácticamente todas las bacterias carboxidótrofas pueden crecer también de manera quimioorganótrofa oxidando compuestos orgánicos, probablemente una señal de que los niveles de monóxido de carbono son muy variables en la naturaleza y es necesario contar con un metabolismo energético alternativo.

De manera global, el consumo de monóxido de carbono por parte de las bacterias carboxidótrofas es un proceso ecológico importante. Aunque gran parte del monóxido de carbono es generado por los humanos y otras fuentes, su concentración en el aire no ha aumentado significativamente en muchos años. Como la liberación más importante de monóxido de carbono (principalmente de los gases de escape de los automóviles, la combustión incompleta de los combustibles fósiles y el catabolismo de la lignina, un producto vegetal) se producen en ambientes óxicos, las bacterias carboxidótrofas de las capas más altas del suelo representan probablemente el principal sumidero de monóxido de carbono en la naturaleza.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Qué enzima fundamental es necesaria para el crecimiento de los quimiolitótrofos con el  $\text{H}_2$  como donador de electrones?
- ¿Cuál es el producto de la oxidación del monóxido de carbono?

## 14.17 Bacterias metanótrofas y metilótrofas

Los **metilótrofos** son organismos que utilizan para crecer compuestos orgánicos que carecen de enlaces C—C, como donadores de electrones en el metabolismo energético y como fuente de carbono. La metilotrofia se encuentra en los filos bacterianos *Proteobacteria*, *Firmicutes*, *Actinobacteria*, *Bacteroidetes* y *Verrucomicrobia* y en el filo arqueano *Euryarchaeota* (Figura 14.1). Los **metanótrofos** son un subconjunto de los metilótrofos definido por su capacidad para usar metano como sustrato para el crecimiento. En las Secciones 13.23 y 13.24 ya hemos tratado la fisiología de la metanotrofia.

Los metilótrofos aerobios son habituales en el suelo y en ambientes acuáticos en los que está presente el oxígeno. Los metilótrofos anaerobios son habituales en ambientes anóxicos, especialmente en sedimentos marinos. Muchos metilótrofos anaerobios son arqueas metanógenas. Además, en los sedimentos de los fondos oceánicos se combina un consorcio de arqueas metanógenas y bacterias reductoras de sulfato para oxidar metano a partir de hidratos gaseosos presentes en dichos sedimentos (↔ Sección 13.24). En esta sección estudiaremos solamente los metilótrofos aerobios.

### Metilótrofos aerobios facultativos

**Géneros principales:** *Hyphomicrobium*, *Methylobacterium*

Los metilótrofos aerobios facultativos son incapaces de utilizar metano, pero pueden usar otros muchos compuestos metilados. Son especies de *Alpha-*, *Beta-* y *Gammaproteobacteria*, *Actinobacteria* y *Firmicutes*. Los metilótrofos aerobios facultativos son metabólicamente variados y, además de sustratos metilados, la mayoría de las especies pueden crecer aerobiamente con otros compuestos orgánicos, como ácidos orgánicos, etanol y azúcares. Cuando crecen como metilótrofos, la mayoría de las especies pueden crecer aerobiamente con metanol, y algunas también pueden metabolizar aminas metiladas, compuestos de azufre metilados y halometanos. La mayor parte son aerobios estrictos, aunque algunas especies pueden realizar desnitrificación.

El género *Hyphomicrobium* nos ofrece un ejemplo de la versatilidad metabólica de los metilótrofos aerobios facultativos. Algunas especies de este género pueden crecer como metilótrofos aerobios usando metanol, metilamina o sulfuro de dimetilo. Otras especies de *Hyphomicrobium* también pueden crecer como metilótrofos anaerobios con metanol como donador de electrones acoplado a un proceso de desnitrificación. Por último, *Hyphomicrobium* pueden crecer aerobiamente con diversos compuestos de  $\text{C}_2$  y  $\text{C}_4$ .

### Metanótrofos aerobios

**Géneros principales:** *Methylomonas*, *Methylosinus*

Los metanótrofos aerobios son metilótrofos que pueden usar metano como donador de electrones, y normalmente lo usan también como fuente de carbono. En la Tabla 14.2 se da un resumen taxonómico de los metanótrofos. La mayor parte de las especies de metanótrofos pertenecen a las *Proteobacteria* y están clasificadas en dos grandes grupos según su estructura celular interna, su filogenia y su ruta de asimilación de carbono.



Tabla 14.2 Algunas características de las bacterias metanótrofas

| Organismo                              | Morfología         | Grupo filogenético <sup>a</sup>  | Membranas internas <sup>b</sup> | Ruta de asimilación de carbono <sup>c</sup> | Fijación de N <sub>2</sub> |
|----------------------------------------|--------------------|----------------------------------|---------------------------------|---------------------------------------------|----------------------------|
| <i>Methylomonas</i>                    | Bacilo             | Gamma                            | I                               | Monofosfato de ribulosa                     | No                         |
| <i>Methylochromium</i>                 | Bacilo             | Gamma                            | I                               | Monofosfato de ribulosa                     | No                         |
| <i>Methylobacter</i>                   | Coco a elipsoide   | Gamma                            | I                               | Monofosfato de ribulosa                     | No                         |
| <i>Methylococcus</i>                   | Coco               | Gamma                            | I                               | Monofosfato de ribulosa y ciclo de Calvin   | Sí                         |
| <i>Methylosinus</i>                    | Bacilo o vibrioide | Alfa                             | II                              | Serina                                      | Sí                         |
| <i>Methylocystis</i>                   | Bacilo             | Alfa                             | II                              | Serina                                      | Sí                         |
| <i>Methylocella</i> <sup>d</sup>       | Bacilo             | Alfa                             | II                              | Serina                                      | Sí                         |
| <i>Methyloacidiphilum</i> <sup>d</sup> | Bacilo             | Verrucomicrobiaceae <sup>d</sup> | Vesículas membranosas           | Serina y ciclo de Calvin                    | Sí                         |

<sup>a</sup>Todas excepto *Methyloacidiphilum* son proteobacterias.

<sup>b</sup>Membranas internas: tipo I, grupos de vesículas discoidales distribuidas por todo el organismo; tipo II, pares de membranas perimetrales. Véase la Figura 14.38.

<sup>c</sup>Véase la Figura 13.58.

<sup>d</sup>Acidófilos. Para saber las propiedades de las verrucomicrobiáceas acuda a la Sección 15.17.

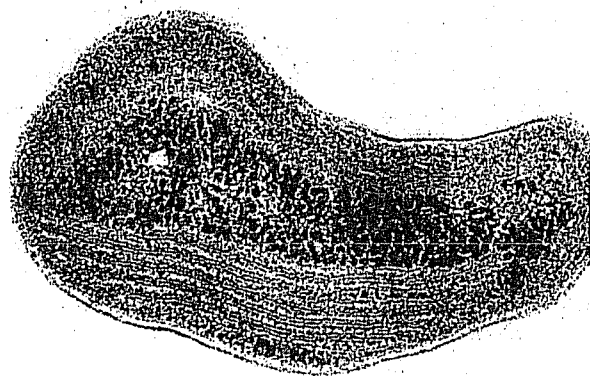
Los *metanótrofos de tipo I* asimilan compuestos de un carbono mediante el ciclo del monofosfato de ribulosa, y son *Gammaproteobacteria*. Por otro lado, los *metanótrofos de tipo II* asimilan intermediarios C<sub>1</sub> por la ruta de la serina y son *Alphaproteobacteria* (Tabla 14.2). En la Sección 13.23 ya analizamos los detalles bioquímicos de estas rutas. La mayor parte de los metanótrofos están especializados metabólicamente para el crecimiento aerobio con metano, aunque algunos pueden crecer tanto con metano como con metanol. Los metanótrofos suelen ser metilótrofos estrictos; no obstante, el género metanótrofo *Methylocella* comprende especies que también pueden crecer con sustratos multicarbonados.

Además de las proteobacterias metanótrofas que acabamos de describir, el filo *Verrucomicrobia* contiene la bacteria *Methyloacidiphilum*. El análisis genómico ha demostrado que algunas especies de *Methyloacidiphilum* carecen de enzimas

fundamentales para las rutas del monofosfato de ribulosa y de la serina. En lugar de esas rutas, *Methyloacidiphilum* utiliza el ciclo de Calvin para asimilar carbono a partir del CO<sub>2</sub>.

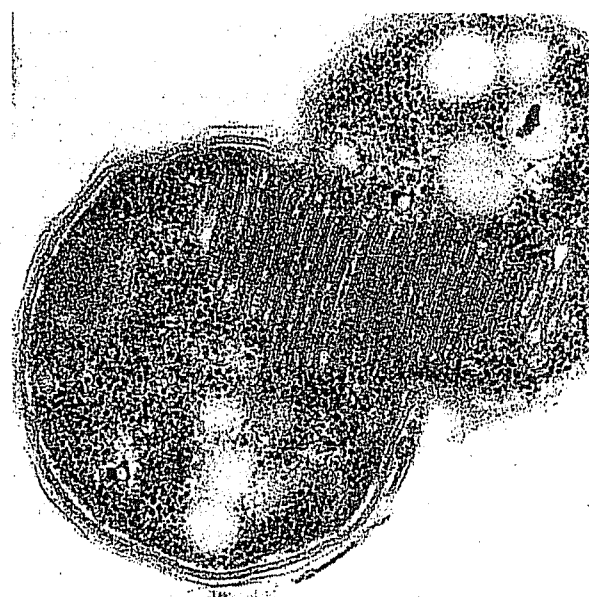
## Fisiología

Los metanótrofos poseen una enzima fundamental, la *metano-monooxigenasa*, que cataliza la incorporación de un átomo de oxígeno del O<sub>2</sub> al metano (CH<sub>4</sub>) para formar metanol (CH<sub>3</sub>OH, véase Sección 13.23). La necesidad de O<sub>2</sub> como reactivo en la oxigenación inicial del metano explica por qué estos metanótrofos son aerobios estrictos. La metano-monooxigenasa está situada en unos sistemas extensos de membranas internas que son el lugar de oxidación del metano. En los metanótrofos de tipo I las membranas están dispuestas como grupos de vesículas discoidales distribuidas por toda la célula (Figura 14.38b). Las especies de tipo II poseen membranas emparejadas a lo largo de todo el



(a)

D. W. Ribbons



(b)

D. W. Ribbons

Figura 14.38 **Metanótrofos.** (a) Micrografía electrónica de una célula de *Methylosinus*, en la que se ve un sistema de membrana de tipo II. Cada célula tiene un diámetro de unos 0,6 µm. (b) Micrografía electrónica de una célula de *Methylococcus capsulatus* con un sistema de membrana de tipo I. Las células tienen un diámetro aproximado de 1 µm. Compárese con la Figura 14.33.

perímetro de la célula (Figura 14.38a). Los metanótrofos verrucomicróbios también poseen vesículas membranosas. Los metilótrofos incapaces de usar metano carecen de estas formaciones membranosas internas.

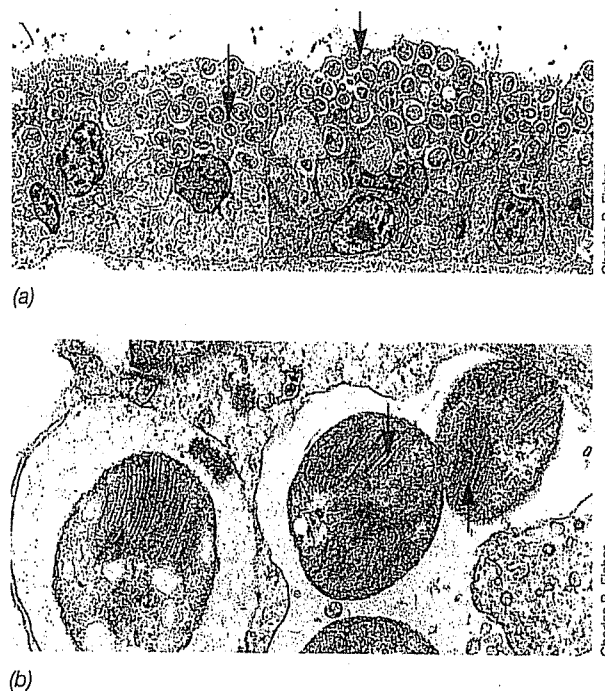
Los metanótrofos son prácticamente únicos entre las bacterias en cuanto a que poseen grandes cantidades de esteroides. Los esteroides son moléculas planas rígidas que se localizan en la membrana citoplasmática y otras membranas eucarióticas, pero no se encuentran en la mayoría de las bacterias. Los esteroides pueden ser una parte esencial del complejo sistema de membranas internas para la oxidación del metano (véase la Figura 14.38). El otro único grupo de bacterias con amplia distribución de esteroides es el de los micoplasmas, bacterias que carecen de pared celular, por lo que probablemente necesiten una membrana citoplasmática más dura (↗ Sección 15.9). Muchos metilótrofos contienen diversos pigmentos carotenoides y una alta concentración de citocromos en sus membranas, y estas características suelen dar a las colonias de metilótrofos aerobios un color rosado.

## Ecología

Los metilótrofos aerobios se encuentran en mar abierto, en suelos, en asociación con las raíces de las plantas y la superficie de las hojas y en la interfase óxica de muchos ambientes anóxicos (↗ Sección 13.23). Durante la degradación de las pectinas vegetales se produce metanol, y es probable que constituya un sustrato importante para los metilótrofos en los ecosistemas terrestres. Además, los suelos contienen metanótrofos aerobios que consumen metano atmosférico y son importantes sumideros biológicos de este compuesto. Los metanótrofos aerobios también son frecuentes en la interfase óxica de los ambientes anóxicos presentes en lagos, sedimentos y humedales, donde los metanógenos suponen una fuente constante de metano. Estos metanótrofos desempeñan una función importante en el ciclo del carbono global al oxidar el metano y convertirlo en material celular y  $\text{CO}_2$  antes de que llegue a la atmósfera (el metano es un potente gas invernadero).

Los metanótrofos también establecen diferentes tipos de simbiosis con organismos eucariotas. Por ejemplo, algunos mejillones marinos viven cerca de emisiones de hidrocarburos en el fondo marino, sitios en los que el metano se libera en grandes cantidades. Los simbiontes metanótrofos viven en el tejido de las branquias del animal (Figura 14.39), lo que les asegura un buen intercambio de gas con el agua del mar. El metano asimilado es distribuido por todo el animal mediante la excreción de compuestos orgánicos por parte de los metanótrofos. Así pues, estas simbiosis metanotróficas son conceptualmente similares a las que se desarrollan entre los quimiolitótrofos oxidadores de sulfuro y los gusanos tubícolas y las almejas gigantes de las fumarolas hidrotermales (↗ Sección 22.12).

*Methyloirabilis oxyfera* es un metanótrofo aislado de aguas anóxicas del mar Negro, y fue el primero que se aisló del singular filo bacteriano NC-10 (véase la página 461). A pesar de ser un anaerobio estricto, *M. oxyfera* utiliza metano-monooxigenasa, la enzima dependiente de oxígeno de los metanótrofos aerobios, para oxidar metano a  $\text{CO}_2$ . Lo hace reduciendo nitrato a óxido nítrico ( $\text{NO}$ ), que después es dismutado a nitrógeno y oxígeno ( $2 \text{NO} \rightarrow \text{N}_2 + \text{O}_2$ ). El oxígeno producido en esta ruta es consumido por la metano-monooxigenasa durante



**Figura 14.39 Simbiontes metanótrofos de bivalvos marinos.**

(a) Micrografía electrónica de una sección fina a pocos aumentos de tejido de las branquias de un bivalvo marino que vive cerca de emisiones de hidrocarburos en el golfo de México. Las flechas indican la localización de los metanótrofos simbiontes en los tejidos. (b) Imagen a gran aumento del tejido de las branquias en el que se ven metanótrofos con grupos de membranas de tipo I (flechas). Las células de los metanótrofos tienen un diámetro aproximado de 1  $\mu\text{m}$ . Compárese con la Figura 14.38b.

la oxidación del metano (↗ Sección 13.24). Al igual que el metanótrofo *Methylacidiphilum*, *M. oxyfera* asimila unidades  $\text{C}_1$  en forma de  $\text{CO}_2$ , probablemente mediante el ciclo de Calvin.

## MINIRREVISIÓN

- ¿Cuál es la diferencia entre un metanótrofo y un metilótrofo?
- ¿Qué tiene de exclusivo el metanótrofo *Methyloirabilis*?

## 14.16 Bacterias del ácido acético y acetógenas

Diversos microorganismos producen *acetato* como subproducto del metabolismo, por ejemplo, los microorganismos fermentadores (↗ Secciones 13.11 a 13.15), los reductores incompletos del sulfato (Sección 14.9) y los reductores incompletos del hierro (Sección 14.14). En esta sección estudiaremos los organismos cuyo producto metabólico principal es el acetato. Entre ellos están las **bacterias del ácido acético**, aerobios estrictos utilizados en la producción industrial del ácido acético (vinagre) a partir de azúcares o de alcoholes. También trataremos de los **acetógenos**, anaerobios estrictos que utilizan la ruta de la acetil-CoA (↗ Sección 13.19) para producir acetato a partir de compuestos  $\text{C}_1$ . Veremos que la producción de acetato en estos dos grupos tiene lugar a través de rutas metabólicas bastante diferentes y que las bacterias del ácido acético y los acetógenos se diferencian tanto en su fisiología como en su ecología.

## Bacterias del ácido acético

**Géneros principales:** *Acetobacter*, *Gluconobacter*

Las bacterias del ácido acético comprenden bacilos gramnegativos, móviles y aerobios estrictos que llevan a cabo la oxidación incompleta de alcoholes y azúcares, lo que provoca la acumulación de ácidos orgánicos como productos finales. Con el etanol ( $C_2H_5OH$ ) como sustrato se produce ácido acético ( $C_2H_4O_2$ ), que da su nombre a las bacterias del ácido acético. Como es de esperar, las bacterias del ácido acético son tolerantes a las condiciones ácidas; la mayoría de las cepas crecen bien a valores de pH por debajo de 5. Las bacterias del ácido acético son un grupo heterogéneo de alfa-proteobacterias que incluye tanto flagelados peritricos (*Acetobacter*), como flagelados polares (*Gluconobacter*).

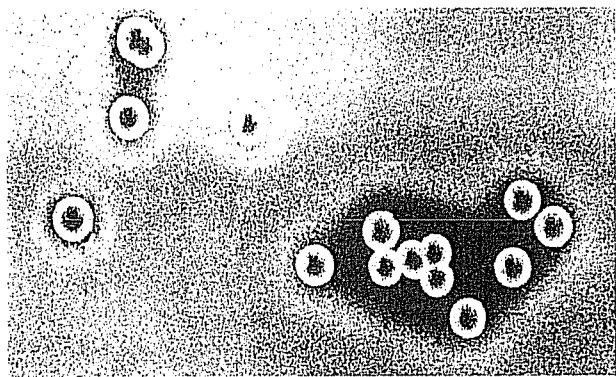
Las bacterias del ácido acético se encuentran con frecuencia en zumos de frutas fermentados, como sidra o vino, o en la cerveza. Las colonias de bacterias del ácido acético se pueden reconocer en placas de agar con carbonato de calcio ( $CaCO_3$ ) y etanol, porque el ácido acético que producen disuelve el carbonato, que de otro modo es insoluble, y genera zonas claras en las placas (Figura 14.40). Los cultivos de bacterias del ácido acético se usan en la producción comercial de vinagre. Además de etanol, las bacterias del ácido acético llevan a cabo la oxidación incompleta de algunos alcoholes y azúcares más grandes. Por ejemplo, la glucosa se oxida a ácido glucónico y el sorbitol se oxida a sorbosa. Esta propiedad de «infraoxidación» es explotada en la fabricación industrial de ácido ascórbico (vitamina C), en la que se usa la sorbosa como precursor.

Otra propiedad interesante de algunas bacterias del ácido acético es su capacidad para sintetizar celulosa químicamente semejante a la celulosa que se encuentra en las plantas. La celulosa producida por las bacterias del ácido acético se forma como una matriz en el exterior de la pared celular, y hace que las células queden embebidas en una masa enmarañada de microfibrillas de celulosa. Cuando estas especies de bacterias del ácido acético crecen en un matraz sin agitar, forman una película superficial de celulosa en la que se desarrollan las bacterias, probablemente para conseguir entrar en contacto con el aire.

## Acetógenos

**Géneros principales:** *Acetobacterium*, *Clostridium*

Los acetógenos son anaerobios estrictos que producen acetato como producto principal del metabolismo. La mayor



T. D. Brock

**Figura 14.40** Colonias de *Acetobacter aceti* en agar con carbonato de calcio ( $CaCO_3$ ) que contiene etanol como donador de electrones. Obsérvese la zona clara alrededor de las colonias a causa de la disolución del carbonato por el ácido acético producido.

diversidad de los acetógenos se encuentra en el filo *Firmicutes*, pero también se han descrito en *Spirochaetes* y en *Acidobacteria* (Figura 14.1). Los verdaderos acetógenos usan la ruta reductora de la acetil-CoA para obtener energía y asimilar carbono para el crecimiento (¿? Sección 13.19).

Muchos acetógenos crecen usando compuestos orgánicos sencillos como azúcares, alcoholes y ácidos orgánicos; para ello, en primer lugar oxidan estas moléculas a acetato y  $CO_2$  y luego fijan la energía y asimilar el carbono mediante la ruta de la acetil-CoA. El uso de esta ruta también permite a la mayoría de los acetógenos crecer usando compuestos  $C_1$  como única fuente de carbono y energía. Muchos acetógenos pueden crecer autotóficamente usando hidrógeno,  $CO_2$  o metanol como donador de electrones. Con frecuencia se les llama *homoacetógenos* cuando el acetato es el único producto de su metabolismo. Algunos acetógenos pueden usar la ruta de la acetil-CoA para sintetizar otros productos (como butirato o etanol), si bien el acetato sigue siendo el producto principal del metabolismo acetógeno.

Los acetógenos son frecuentes en sedimentos anaerobios y suelos anegados, donde intervienen en la degradación de la materia orgánica. Los acetógenos que utilizan hidrógeno son especialmente importantes en las comunidades del intestino, donde compiten con los metanógenos por el hidrógeno. El acetato se asimila con facilidad en las paredes del intestino y contribuye a la nutrición del hospedador. La acetogénesis es un proceso dominante en el metabolismo total de los carbohidratos de la microbiota intestinal de los seres humanos. Además, los termes obtienen más de un tercio de su energía del acetato producido por las espiroquetas acetógenas de su tubo digestivo.

## MINIRREVISIÓN

- ¿Qué procesos industriales utilizan bacterias del ácido acético?
- ¿Cuáles son las diferencias principales entre las bacterias del ácido acético y los acetógenos?

## 14.19 Bacterias depredadoras

**Géneros principales:** *Bdellovibrio*, *Myxococcus*

Algunas bacterias son depredadoras que se alimentan de otras bacterias. Las bacterias depredadoras conocidas pertenecen a distintas clases de *Proteobacteria* y de *Bacteroidetes*. Se han observado varios métodos de depredación diferentes. Algunos depredadores, como *Vampirococcus* (de filogenia desconocida) y *Micavibrio* (*Alphaproteobacteria*) son *depredadores epibióticos*; se adhieren a la superficie de su presa y adquieren los nutrientes de su citoplasma o periplasma. Otros depredadores, como *Daptobacter* (*Epsilonproteobacteria*) son *depredadores citoplasmáticos*, que invaden las células de sus hospedadores y se replican en el citoplasma, de modo que se alimentan de su presa desde el interior. *Bdellovibrio* tiene un estilo de vida similar como *depredador periplasmático*; invade las células de su presa y se replica en el espacio periplasmático. Por último, depredadores como *Lysobacter* (*Gammaproteobacteria*) y *Myxococcus* (*Deltaproteobacteria*) son *depredadores sociales*. Estas bacterias deslizantes usan su capacidad de formar enjambres para encontrar a sus presas, y una vez localizadas las lisan y se alimentan de ellas colectivamente. Los géneros de depredadores bacterianos mejor descritos son *Bdellovibrio* y *Myxococcus*.

## Bdellovibrio

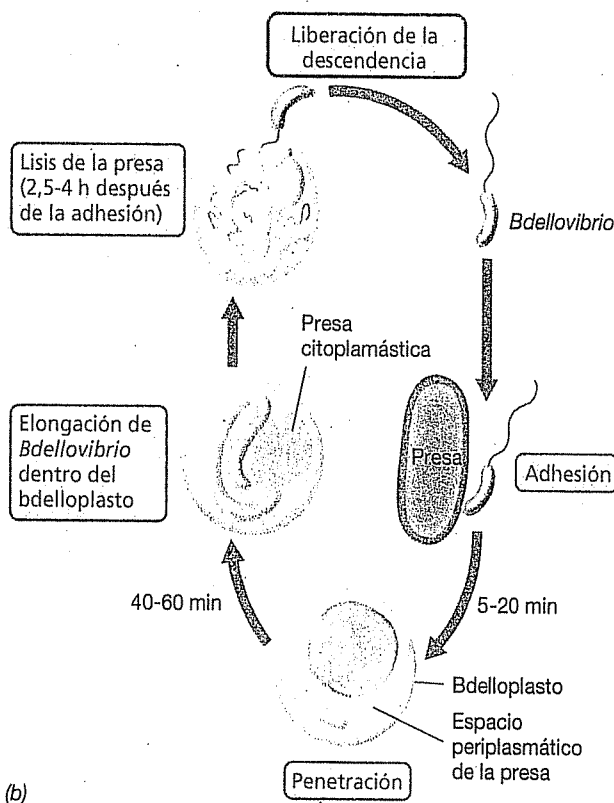
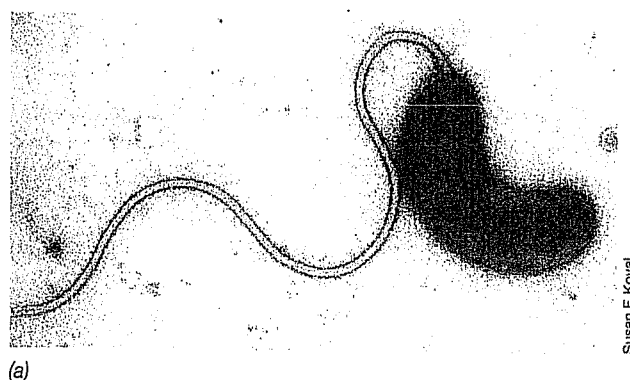
Las bacterias del género *Bdellovibrio* son pequeñas y curvadas, de gran motilidad, que capturan otras bacterias y usan los constituyentes citoplasmáticos de sus hospedadores como nutrientes (*bdello* es un prefijo que significa «sanguijuela»). Cuando una célula de *Bdellovibrio* se une a su presa, el depredador penetra a través de la pared celular y se replica en el espacio periplasmático, hasta formar una estructura esférica llamada *bdelloplasto*. En las micrografías electrónicas de la Figura 14.41 y en el esquema de la Figura 14.42 se muestran dos etapas de la penetración. *Bdellovibrio* ataca una gran variedad de bacterias gramnegativas, pero no se le conocen presas grampositivas.

*Bdellovibrio* es un aerobio estricto que obtiene su energía de la oxidación de aminoácidos y acetato. Además, *Bdellovibrio* asimila nucleótidos, ácidos grasos, péptidos e incluso algunas proteínas intactas directamente de su hospedador sin hidrolizarlos primero. Sin embargo, se pueden aislar y cultivar en medios complejos cepas de *Bdellovibrio* independientes de sus presas, lo que demuestra que la depredación no es un modo de vida obligado para estos organismos.

Filogenéticamente, *Bdellovibrio* pertenece a las *Deltaproteobacteria*, y es muy habitual en hábitats acuáticos. Los procedimientos para aislar esta bacteria son semejantes a los que se utilizan para aislar virus bacterianos (⇒ Sección 8.4). Las bacterias presa se extienden en la superficie de una placa de agar formando un césped bacteriano, y se inocula una pequeña cantidad de suspensión de suelo que ha sido filtrado con un filtro de membrana; el filtro retiene la mayoría de las bacterias, pero permite el paso de las pequeñas células de *Bdellovibrio*. Al incubar la placa de agar, en los sitios en los que se multiplican las células de *Bdellovibrio* se forman calvas análogas a las calvas de los bacteriófagos (⇒ Figura 8.8b). A partir de estas calvas se pueden aislar cultivos puros de *Bdellovibrio*. Es una bacteria extensamente distribuida, ya que se han obtenido cultivos a partir de muchos suelos y de aguas residuales.



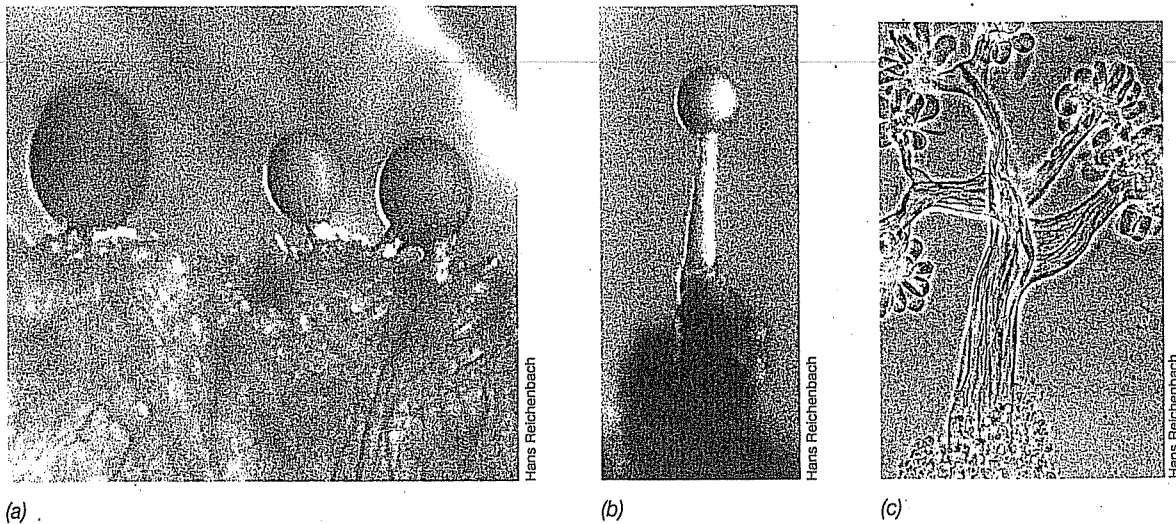
**Figura 14.41 Ataque de *Bdellovibrio* a una célula presa.** Micrografías electrónicas de secciones finas de *Bdellovibrio* atacando una célula de *Delftia acidovorans*. (a) Entrada de la célula depredadora. (b) Célula de *Bdellovibrio* en el interior del hospedador. La célula de *Bdellovibrio* está rodeada por el *bdelloplasto* y se replica en el espacio periplasmático. Una célula de *Bdellovibrio* mide unos 0,3 µm de diámetro.



**Figura 14.42 Ciclo de desarrollo del depredador bacteriano *Bdellovibrio bacteriovorus*.** (a) Micrografía electrónica de una célula de *Bdellovibrio bacteriovorus*; obsérvese el grueso flagelo. Una célula mide unos 0,3 µm de ancho. (b) Etapas de la depredación. Después del primer contacto con una bacteria gramnegativa, la célula de *Bdellovibrio*, de gran motilidad, se adhiere a la presa y penetra en su espacio periplasmático. Allí, las células de *Bdellovibrio* se alargan y en 4 horas se libera la descendencia. El número de células que produce varía según el tamaño de la bacteria atacada; en *Escherichia coli* se liberan 5 o 6 células hijas, y de una presa más grande, como *Aquaspirillum*, entre 20 y 30.

## Mixobacterias

Las mixobacterias presentan los patrones de comportamiento más complejos de todas las bacterias conocidas. El ciclo biológico de las mixobacterias culmina con la formación de estructuras multicelulares llamadas *cuerpos fructíferos*. Estas estructuras suelen ser de colores sorprendentes y morfológicamente elaboradas (Figura 14.43), y con frecuencia se pueden observar con una lupa en fragmentos húmedos de madera o material vegetal en descomposición. Las mixobacterias fructificantes se clasifican siguiendo criterios morfológicos a partir de las características de las células vegetativas, las mixosporas, y la estructura de los cuerpos fructíferos.

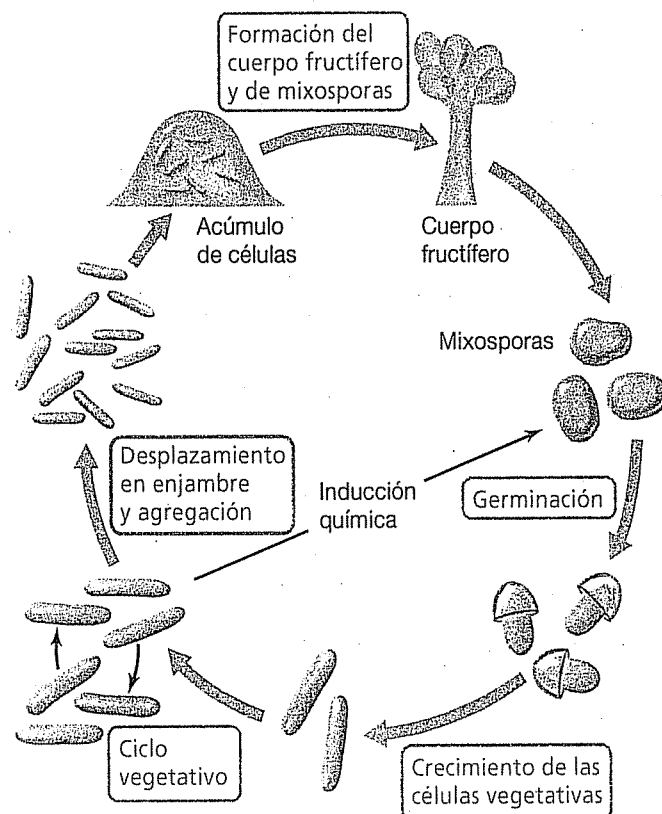


**Figura 14.43** Cuerpos fructíferos de tres especies de mixobacterias fructificantes. (a) *Myxococcus fulvus* (125 µm de longitud). (b) *Myxococcus stipitatus* (170 µm de longitud). (c) *Chondromyces crocatus* (560 µm de longitud).

En la Figura 14.44 se muestra el ciclo de vida de una mixobacteria típica. Las células vegetativas de las mixobacterias son bacilos gramnegativos sencillos, no flagelados (Figura 14.45) que se deslizan por las superficies y obtienen sus nutrientes principalmente usando enzimas extracelulares para lisar otras bacterias y tomar los nutrientes liberados. Una célula vegetativa excreta una sustancia mucosa y a medida que se desplaza por una superficie sólida deja tras de sí un rastro viscoso (Figura 14.46). Las células vegetativas forman un enjambre que presenta un comportamiento autoorganizado, y esto les permite comportarse

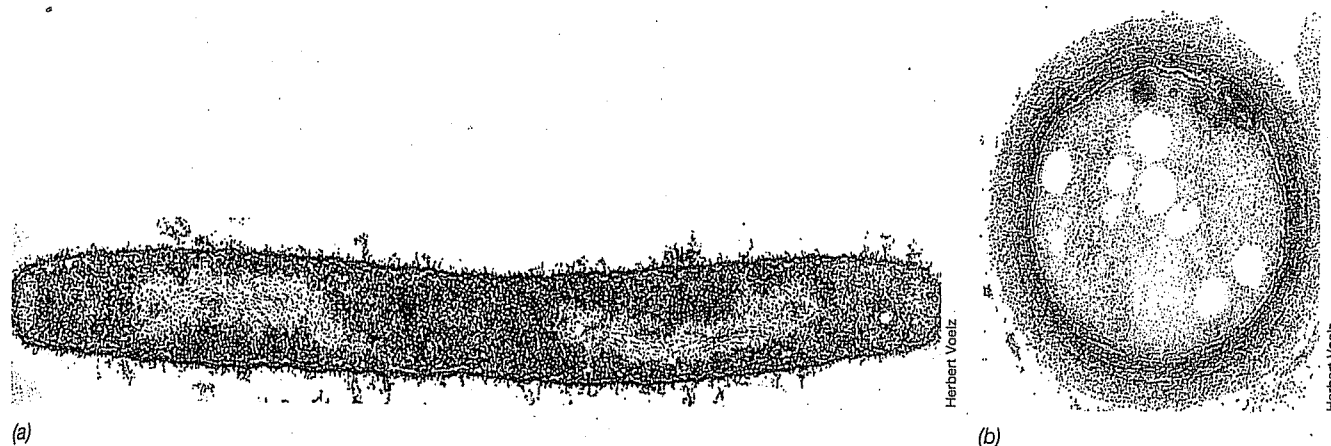
como una sola entidad coordinada en respuesta a las señales ambientales.

Cuando los nutrientes escasean, las células vegetativas de las mixobacterias empiezan a migrar las unas hacia las otras y se agregan formando montones o pilas (Figura 14.47). Se piensa que la agregación está mediada por respuestas quimiotácticas o de percepción de quórum (→ Secciones 7.8 y 7.9). A medida que la masa de células se hace más grande, empiezan a diferenciarse y forman los cuerpos fructíferos, que contienen *mixosporas*. Las mixosporas son células especializadas resistentes a la sequía, la radiación



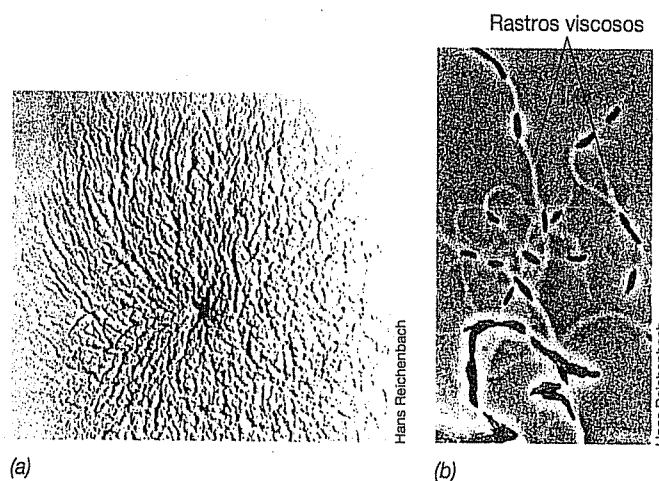
**Figura 14.44** Ciclo biológico de *Myxococcus xanthus*. La agregación ensambla células vegetativas que después llevan a cabo la formación del cuerpo fructífero, en cuyo interior algunas células experimentan morfogénesis para formar células en reposo llamadas mixosporas. Las mixosporas germinan en condiciones físicas y nutricionales favorables para dar lugar a células vegetativas.





**Figura 14.45** *Myxococcus*. (a) Micrografía electrónica de una sección fina de una célula vegetativa de *Myxococcus xanthus*. Cada célula mide unos 0,75  $\mu\text{m}$  de ancho. (b) Mixospora de *M. xanthus* en la que se ve la pared externa con múltiples capas. Las mixosporas miden unos 2  $\mu\text{m}$  de diámetro.

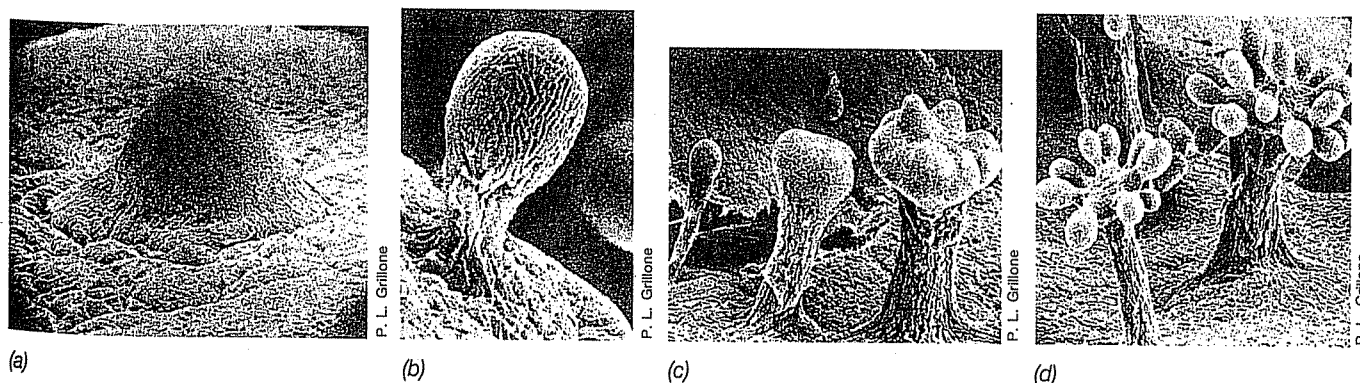
**Figura 14.46** Agregación en enjambre de *Myxococcus*. (a) Micrografía de una colonia en enjambre (radio de 5 mm) de *Myxococcus xanthus* sobre agar. (b) Células individuales de *Myxococcus fulvus* de un cultivo que se desliza activamente; se observan los rastros mucosos característicos sobre el agar. Una célula de *M. fulvus* tiene unos 0,8  $\mu\text{m}$  de diámetro. *M. xanthus* se ha utilizado como modelo de las etapas del desarrollo en las mixobacterias.



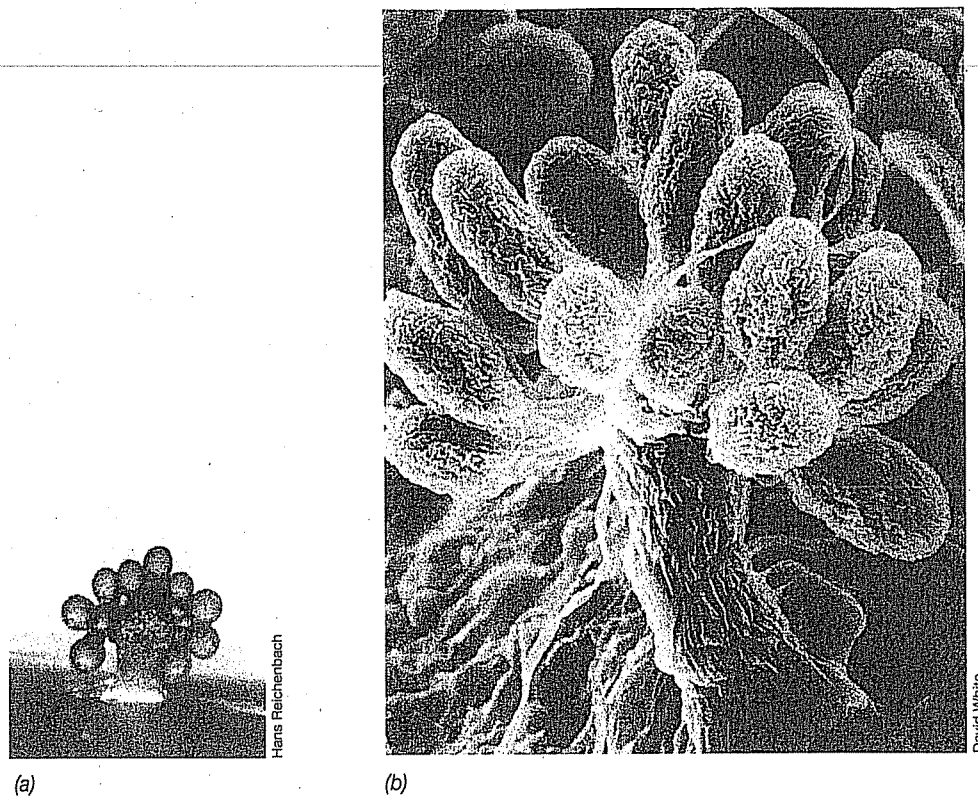
ultravioleta y el calor, aunque el grado de resistencia al calor es mucho menor que el de las endosporas bacterianas (↔ Sección 2.16). Los cuerpos fructíferos pueden ser sencillos, formados por masas de mixosporas embebidas en mucosa, o complejos, con un tallo y varias cabezas (Figura 14.48). El tallo del cuerpo fructífero está compuesto de mucosa en la que hay atrapadas algunas células. La mayoría de las células migran a la cabeza del cuerpo fructífero, donde se diferencian en mixosporas (Figura 14.44).

### MINIRREVISIÓN

- ¿Qué condiciones ambientales desencadenan la formación de un cuerpo fructífero en las mixobacterias?
- ¿Qué diferencias hay entre la forma de matar a sus presas de *Myxococcus* y la de *Bdellobivrio*?



**Figura 14.47** Micrografía electrónica de barrido de la formación de un cuerpo fructífero en *Chondromyces crocatus*. (a) Estadio temprano, donde se muestra la agregación y la formación del montículo. (b) Estadio inicial de formación del tallo. La formación de mucosa en la cabeza todavía no ha empezado, de modo que las células que la componen aún son visibles. (c) Tres estadios en la formación de la cabeza. Obsérvese que el diámetro del tallo también aumenta. (d) Cuerpos fructíferos maduros. Toda la estructura fructificante tiene una altura de unos 600  $\mu\text{m}$  (compárese con la Figura 14.43c).



**Figura 14.48** *Stigmatella aurantiaca*. (a) Foto en color de un cuerpo fructífero. El color se debe a la producción de pigmentos carotenoides glucosilados. La estructura tiene unos 150  $\mu\text{m}$  de largo. (b) Micrografía electrónica de barrido de un cuerpo fructífero creciendo sobre un trozo de madera. Obsérvese las células individuales visibles en cada cuerpo fructífero.

## VI • Diversidad morfológica de las bacterias

### 14.20 Espiroquetas y espirilos

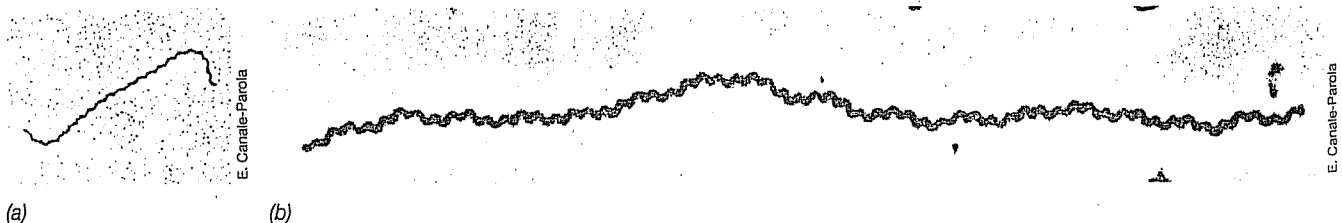
**Géneros principales:** *Spirochaeta*, *Treponema*, *Cristispira*, *Leptospira*, *Borrelia*

Las **espiroquetas** son bacterias morfológicamente singulares que se encuentran solamente en el fílum bacteriano *Spirochaetes*. Son bacterias gramnegativas, móviles y fuertemente enrolladas, de forma típicamente alargada y flexible (Figura 14.49). Son frecuentes en los sedimentos acuáticos y en los animales. Algunas de ellas causan enfermedades, como la sífilis, una grave enfermedad humana de transmisión sexual (¿? Sección 29.12). Las espiroquetas se clasifican en ocho géneros (Tabla 14.3), principalmente según su hábitat, patogenia, filogenia y características morfológicas y fisiológicas.

Las espiroquetas tienen un tipo de motilidad poco frecuente determinado por su inusual morfología. Contienen

*endoflagelos*, que se asemejan a los flagelos normales pero se encuentran en el periplasma de la célula (Figura 14.50). Estos endoflagelos están anclados a los polos de la célula y se extienden a lo largo de toda la célula. Tanto los endoflagelos como el cilindro protoplasmático están rodeados por una membrana flexible llamada *vaina externa* (Figura 14.50b). Los endoflagelos rotan como lo hacen los flagelos bacterianos típicos. No obstante, cuando los endoflagelos de ambos polos rotan en el mismo sentido, el cilindro protoplasmático lo hace en sentido contrario y genera torsión en la célula (Figura 14.50b). Esta torsión hace que la célula de la espiroqueta se flexione, de manera que el movimiento resultante es similar al de un sacacorchos, y permite a la célula avanzar hundiéndose en materiales o tejidos viscosos (Figura 14.50b).

A menudo las espiroquetas se confunden con los espirilos. Los **espirilos** son bacilos curvos helicoidales, normalmente



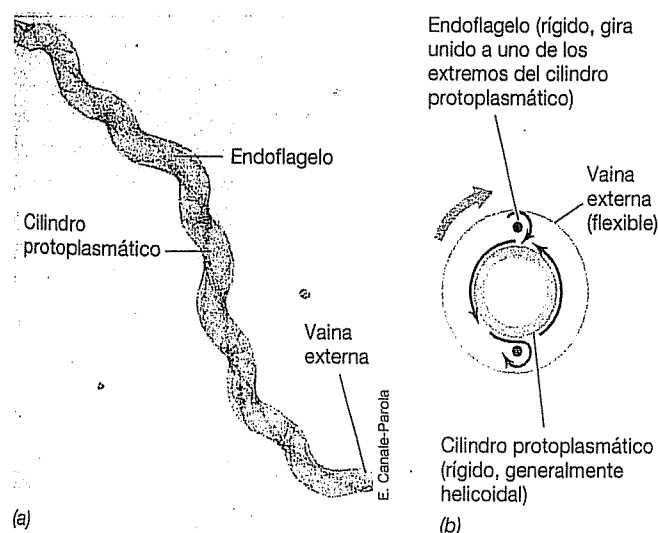
**Figura 14.49** Morfología de las espiroquetas. Dos espiroquetas observadas con el mismo aumento, que ilustran el amplio rango de tamaños de este grupo. (a) *Spirochaeta stenostrepta* al microscopio de contraste de fases. Cada célula mide unos 0,25  $\mu\text{m}$  de diámetro. (b) *Spirochaeta plicatilis*. Cada célula mide unos 0,75  $\mu\text{m}$  de diámetro y puede alcanzar 250  $\mu\text{m}$  (0,25 mm) de longitud.

Tabla 14.3 Géneros de espiroquetas y sus características

| Género             | Dimensiones (mm) | Características generales                                                                                                | Número de endoflagelos | Hábitat                                            | Enfermedades                                                        |
|--------------------|------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------|----------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------|
| <i>Cristispira</i> | 30-150 × 0,5-3,0 | 3-10 vueltas de espiral completas; manojo de endoflagelos visibles por microscopía de contraste de fases                 | >100                   | Tubo digestivo de moluscos; no se ha cultivado     | No se conocen                                                       |
| <i>Spirochaeta</i> | 5-250 × 0,2-0,75 | Anaerobio o aerobio facultativo; vueltas de espiral fuertes o flojas                                                     | 2-40                   | Acuático, de vida libre, agua dulce y marina       | No se conocen                                                       |
| <i>Treponema</i>   | 5-15 × 0,1-0,4   | Microaerófilo o anaerobio; vueltas de espiral helicoidales o planas con amplitud de hasta 0,5 µm                         | 2-32                   | Comensal o parásito en humanos y otros animales    | Sífilis, pian, disentería porcina, pinta                            |
| <i>Borrelia</i>    | 8-30 × 0,20,5    | Microaerófilo; 5-7 vueltas de espiral de aproximadamente 1 µm de amplitud                                                | 7-20                   | Humanos y otros mamíferos, artrópodos              | Fiebres recurrentes, enfermedad de Lyme, borreliosis ovina y bovina |
| <i>Leptospira</i>  | 6-0 × 0,1        | Aerobio, fuertemente enrollado con extremos curvados o en gancho; requiere ácidos grasos de cadena larga                 | 2                      | Vida libre o parásito en humanos y otros mamíferos | Leptospirosis                                                       |
| <i>Leptonema</i>   | 6-20 × 0,1       | Aerobio; no requiere ácidos grasos de cadena larga                                                                       | 2                      | Vida libre                                         | No se conocen                                                       |
| <i>Brachyspira</i> | 7-10 × 0,35-0,45 | Anaerobio                                                                                                                | 8-28                   | Intestino de animales de sangre caliente           | Diarrea en pollos y cerdos                                          |
| <i>Brevinema</i>   | 4-5 × 0,2-0,3    | Microaerófilo; por análisis de la secuencia de rRNA 16S supone una bifurcación profunda en el linaje de las espiroquetas | 2                      | Sangre y tejidos de ratones y musarañas            | Infeccioso para ratones de laboratorio                              |

móviles gracias a sus flagelos polares (Figura 14.51). La palabra *espirilo* hace referencia a una forma de las células muy extendida entre bacterias y arqueas. El número de vueltas helicoidales en un espirilo determinado puede variar de menos de una vuelta

completa (en cuyo caso, el organismo se parece a un vibrio) hasta muchas vueltas. Además, los espirilos que se dividen por su zona terminal, como la cianobacteria *Spirulina* (Figura 14.5), pueden formar largos filamentos helicoidales que se parecen superficialmente a las espiroquetas. No obstante, los espirilos carecen de la vaina externa, los endoflagelos y la motilidad de tipo sacacorchos de las espiroquetas. Además, los espirilos suelen ser células bastante rígidas, mientras que las espiroquetas son muy flexibles y bastante finas (< 0,5 µm).



**Figura 14.50 Motilidad en espiroquetas.** (a) Micrografía electrónica de una célula de *Spirochaeta zuelzeri* teñida negativamente en la que se muestra la posición del endoflagelo; la célula tiene un diámetro de unos 0,3 µm. (b) Esquema de una célula de espiroqueta donde se muestra la disposición del cilindro citoplasmático, los endoflagelos y la vaina externa. También muestra cómo la rotación del endoflagelo genera la rotación del cilindro protoplasmático y de la vaina externa.

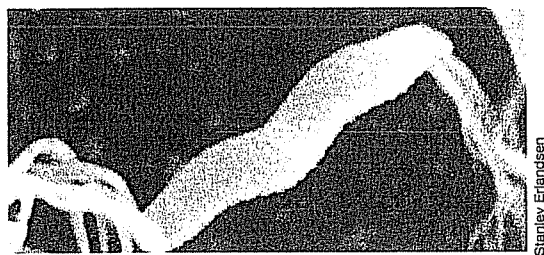
### *Spirochaeta* y *Cristispira*

El género *Spirochaeta* comprende espiroquetas de vida libre, anaerobias y aerobias facultativas. Estos organismos, de los que se conocen diversas especies, son habituales en ambientes acuáticos como los de agua dulce y los sedimentos, y también en el mar. *Spirochaeta plicatilis* (Figura 14.49b) es una gran espiroqueta que se encuentra en ambientes de aguas dulces sulfurosas y en hábitats marinos. La veintena aproximada de endoflagelos insertos en cada polo de *S. plicatilis* se disponen formando un penacho que envuelve el cilindro protoplasmático enrollado. Otra especie, *Spirochaeta stenostrepta* (Figura 14.49a) es un anaerobio estricto que se encuentra con frecuencia en lodos negros ricos en sulfuro de hidrógeno. Fermenta azúcares a etanol, acetato, lactato, CO<sub>2</sub> e hidrógeno.

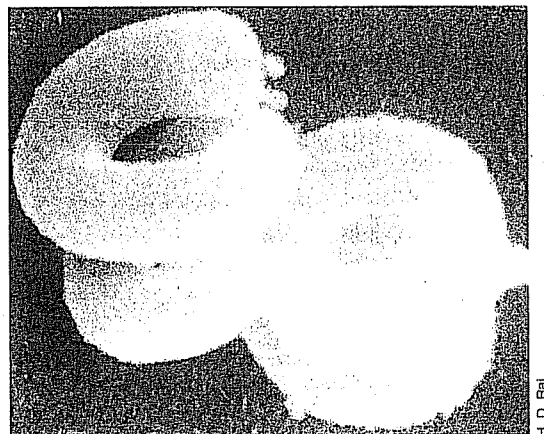
*Cristispira* (Figura 14.52) es una espiroqueta singular que en la naturaleza se ha encontrado únicamente en el estilo cristallino de algunos moluscos, como las almejas y las ostras. El estilo



(a)

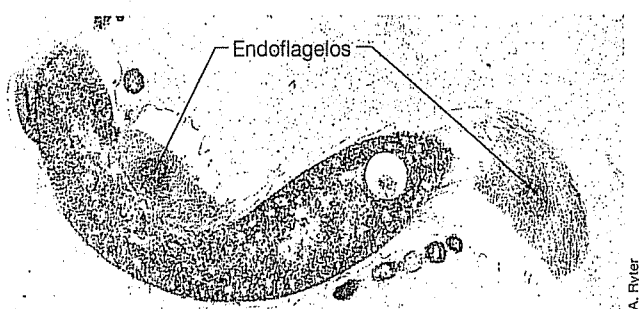


(b)



(c)

**Figura 14.51 Espirilos.** (a) *Spirillum volutans* visualizados por microscopía de fondo oscuro que muestra los haces de flagelos y los gránulos de volutina (polifosfato). Las células miden aproximadamente  $1,5 \times 25 \mu\text{m}$ . (b) Micrografía electrónica de barrido de un espirilo intestinal. Obsérvese los penachos de flagelos y la estructura helicoidal de la superficie de la célula. (c) Micrografía electrónica de barrido de células de *Ancylobacter aquaticus*. Las células miden unos  $0,5 \mu\text{m}$  de diámetro.



**Figura 14.52 Cristispira.** Micrografía electrónica de una sección fina de una célula de *Cristispira*. Se trata de una espiroqueta grande, de unos  $2 \mu\text{m}$  de diámetro. Obsérvese los numerosos endoflagelos.

cristalino es una estructura flexible y semisólida en forma de bastón, situada en el interior de un saco y que al rotar contra una superficie dura del tubo digestivo mezcla y tritura las pequeñas partículas de alimento ingeridas por el animal. *Cristispira* vive en moluscos de agua dulce y marinos, pero no todas las especies de moluscos son hospedadores de este organismo. Lamentablemente aún no se ha podido cultivar *Cristispira* en el laboratorio, de modo que se desconocen las razones fisiológicas para que esté restringida a este hábitat tan particular.

### Treponema y Borrelia

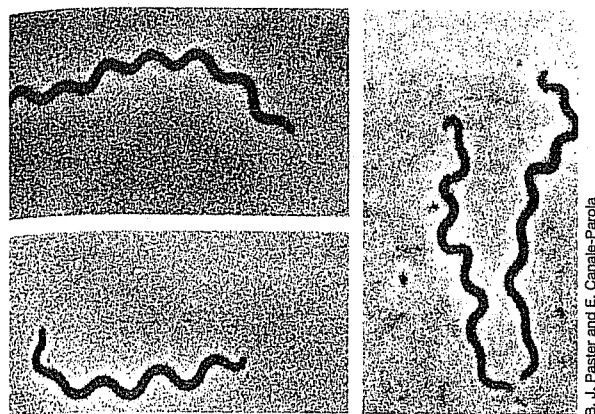
Las espiroquetas anaerobias o microaerófilas asociadas a un hospedador que son comensales o patógenos de humanos y otros animales pertenecen al género *Treponema*. *T. pallidum*, el agente causante de la sífilis (↗ Sección 29.12), es la especie mejor conocida de *Treponema*. Se diferencia morfológicamente de otras espiroquetas porque las células de *Treponema* no son helicoidales, sino planas y onduladas. Las células de *T. pallidum* son notablemente finas, ya que miden solamente  $0,2 \mu\text{m}$  de diámetro. Por esta razón, desde hace mucho tiempo se usa la microscopía de campo oscuro para examinar exudados de presuntas lesiones sifilíticas (↗ Figura 29.37).

También se encuentran otras especies de *Treponema* como comensales en humanos y otros animales. Por ejemplo, *T. denticola* es habitual en la cavidad bucal humana y está asociada a la periodontitis. Fermenta aminoácidos como cisteína y serina y forma acetato como ácido principal de la fermentación, así como  $\text{CO}_2$ , amoníaco y sulfuro de hidrógeno. Las espiroquetas también son frecuentes en el rumen, el órgano digestivo de los rumiantes (↗ Sección 22.7). Por ejemplo, *T. saccharophilum* (Figura 14.53) es una espiroqueta grande y pectinolítica que se encuentra en el rumen de los bóvidos, donde fermenta pectina, almidón, inulina y otros polisacáridos vegetales. *Treponema primitia* se puede encontrar en el intestino de ciertos termes. En el intestino de los termes, la fermentación de la celulosa genera  $\text{H}_2$  y  $\text{CO}_2$ . *Treponema primitia* es un acetógeno (↗ Sección 13.19) que crece con  $\text{H}_2$  y  $\text{CO}_2$  y produce acetato, que es un componente importante de la nutrición de los insectos. *Treponema azotonutricium* también se encuentra en el intestino de las termitas y es capaz de fijar nitrógeno (↗ Sección 3.17).

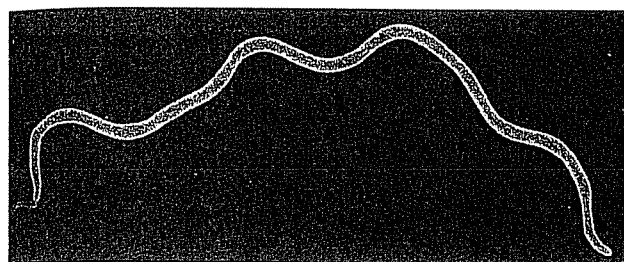
La mayoría de las especies de *Borrelia* son patógenos humanos o de otros animales. *Borrelia burgdorferi* (Figura 14.53b) es el agente causal de la enfermedad de Lyme, transmitida por las garrapatas, que afecta a humanos y animales (↗ Sección 30.4). Esta bacteria también es interesante porque es una de las pocas bacterias conocidas con un cromosoma lineal (en lugar de circular) (↗ Secciones 4.3 y 6.4). Otras especies de *Borrelia* son principalmente de importancia veterinaria, ya que causan enfermedades a vacas, caballos, ovejas y aves. En la mayoría de los casos, la bacteria es transmitida al animal por la mordedura de una garrapata.

### Leptospira y Leptonema

Los géneros *Leptospira* y *Leptonema* comprenden espiroquetas aerobias estrictas que oxidan ácidos grasos de cadena larga (por ejemplo, el ácido graso  $\text{C}_{18}$  ácido oleico) como donadores de electrones y fuente de carbono. Con pocas excepciones, esos son los únicos sustratos que utilizan para crecer. Las células de



(a)



(b)

**Figura 14.53** *Treponema* y *Borrelia*. (a) Micrografías de contraste de fases de *Treponema saccharophilum*, una espiroqueta pectinoltítica de gran tamaño del rumen bovino. Cada célula mide unos 0,4  $\mu\text{m}$  de diámetro. Izquierda, células enrolladas de manera regular; derecha, células enrolladas de manera irregular. (b) Micrografía electrónica de barrido de una célula de *Borrelia burgdorferi*, el agente causal de la enfermedad de Lyme.

*Leptospira* son delgadas y están finamente enrolladas, y normalmente se pliegan en los extremos en forma de gancho semicircular. Actualmente se conocen varias especies dentro de este grupo, algunas de vida libre y muchas parásitas. Dos especies importantes de *Leptospira* son *L. interrogans* (parásita) y *L. biflexa* (de vida libre). Las cepas de *L. interrogans* son parásitas de humanos y animales. Los roedores son los hospedadores naturales de la mayoría de especies de *Leptospira*, aunque los perros y los cerdos también son importantes portadores de ciertas cepas.

En los humanos, el síndrome más habitual causado por *Leptospira* es la leptospirosis, una enfermedad en la que el microorganismo se localiza en los riñones y puede causar insuficiencia renal e incluso la muerte. Las células de *Leptospira* entran normalmente en el cuerpo a través de las membranas mucosas o por heridas en la piel durante el contacto con un animal infectado. Tras una multiplicación transitoria en diversas partes del cuerpo, el organismo se localiza en los riñones y el hígado y causa nefritis e ictericia. Los animales domésticos como los perros se vacunan contra la leptospirosis con células muertas de una cepa virulenta en la vacuna combinada contra moquillo-leptospirosis-hepatitis.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Cuáles son las diferencias principales entre las espiroquetas y los espirilos?
- Nombre dos enfermedades causadas por espiroquetas.

## 14.21 Bacterias que forman yemas, con prostecas y pedunculadas

**Géneros principales:** *Hyphomicrobium*, *Caulobacter*

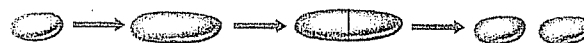
El crecimiento de la mayoría de las bacterias está acoplado a la división celular mediante el conocido proceso de fisión binaria (¿? Sección 5.1). En esta sección trataremos de organismos que crecen y se dividen de otras maneras, como la gemación y la formación de apéndices. Las especies que forman yemas o tienen apéndices suelen tener ciclos biológicos diferentes a los del resto de las bacterias.

### División por gemación

En las bacterias que forman yemas la división es consecuencia de un crecimiento celular desigual. A diferencia de la fisión binaria, en la que se forman dos células equivalentes (¿? Figura 5.1), en la división celular de las bacterias pedunculadas y de las que forman yemas se genera una célula hija completamente nueva, mientras la célula madre mantiene su identidad original (Figura 14.54).

Una diferencia fundamental entre las bacterias formadoras de yemas y las que se dividen por fisión binaria es la aparición de nuevo material de pared celular a partir de un solo punto (crecimiento polar), en lugar de por toda la célula (crecimiento intercalar), como ocurre en la fisión binaria (¿? Secciones 5.1 a 5.4). Varios géneros que no suelen considerarse bacterias formadoras de yemas presentan crecimiento polar sin diferenciación del tamaño de la célula (Figura 14.54). Una consecuencia importante del crecimiento polar es que las estructuras

#### I. División celular con productos iguales:



Fisión binaria: la mayoría de las bacterias

#### II. División celular con productos desiguales:

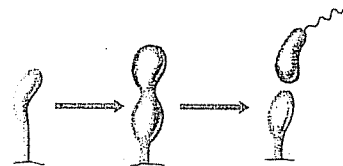
##### 1. Gemación simple: *Pirellula*, *Blastobacter*



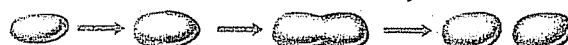
##### 2. Gemación de hifas: *Hyphomicrobium*, *Rhodomicrobium*, *Pedomicrobium*



##### 3. División celular de organismos pedunculados: *Caulobacter*



##### 4. Crecimiento polar sin diferenciación del tamaño celular: *Rhodopseudomonas*, *Nitrobacter*, *Methylosinus*



**Figura 14.54** División celular en diferentes bacterias. Comparación de la división celular en las bacterias convencionales con las de diversas bacterias formadoras de yemas y pedunculadas.



internas, como los complejos membranosos, no se reparten en el proceso de división celular, y deben formarse *de novo*. No obstante, esto supone una ventaja, ya que en estas células se pueden formar estructuras internas más complejas que en las células que se dividen por fisión binaria, porque estas últimas tienen que repartir dichas estructuras entre las dos células hijas. No es una casualidad que muchas bacterias formadoras de yemas, sobre todo las especies fotótrofas y quimiolitótrofas, contengan extensos sistemas membranosos internos.

### Bacterias formadoras de yemas: *Hyphomicrobium*

Hay dos bacterias formadoras de yemas muy bien estudiadas que pertenecen a las *Alphaproteobacteria* y están estrechamente relacionadas: *Hyphomicrobium*, que es quimioorganótrofa, y *Rhodomicrobium*, fotótrofa. Estos organismos producen yemas en los extremos de largas y finas hifas. La hifa es una extensión celular directa con pared celular, membrana citoplasmática y ribosomas, y puede tener DNA.

En la Figura 14.55 se muestra el ciclo vital de *Hyphomicrobium*. La célula madre, a menudo unida por su base a un sustrato sólido, forma una delgada protuberancia que se va alargando

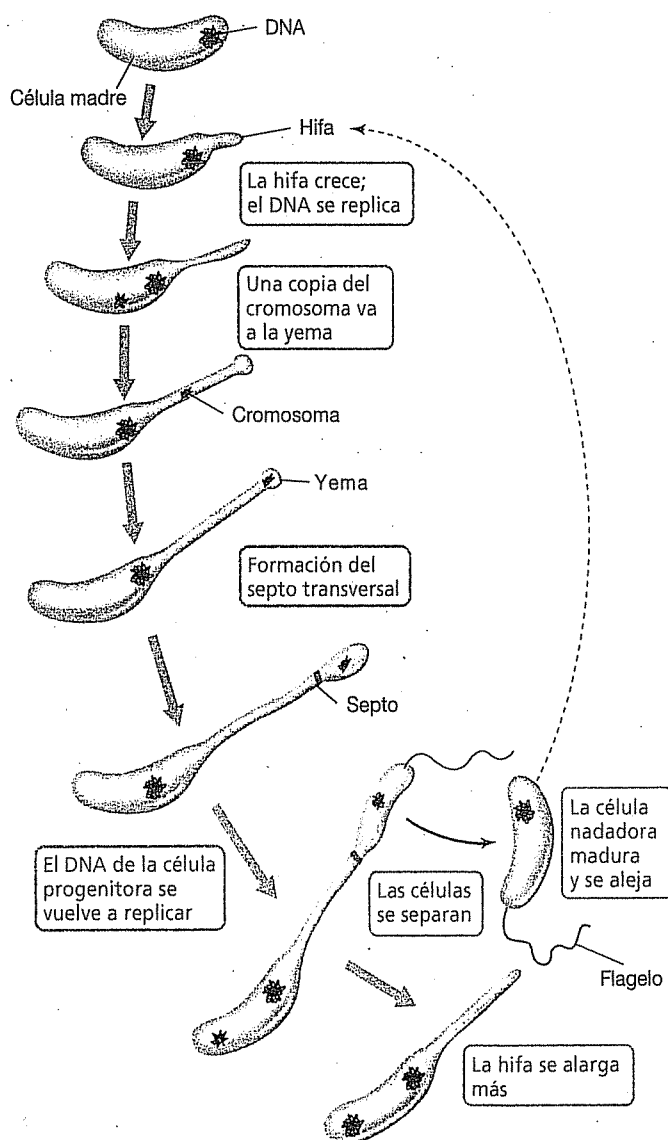


Figura 14.55 Etapas del ciclo biológico de *Hyphomicrobium*. *Hyphomicrobium* tiene un solo cromosoma circular.

hasta convertirse en una hifa. En el extremo de la hifa se forma una yema. Esta yema crece, forma un flagelo, se separa de la célula madre y se aleja nadando. Más tarde, la célula hija pierde su flagelo y tras un período de maduración forma a su vez una hifa e inicia la gemación. En el extremo de la hifa de la célula madre se pueden formar varias yemas, lo que origina grupos de células conectados por hifas. En algunos casos, la yema se forma directamente desde la célula madre sin formación previa de hifa, mientras que en otros casos una célula individual forma una hifa en cada extremo (Figura 14.56). Los procesos de replicación del nucleóide se producen antes de la formación de la yema, y cuando esta ya se ha formado, una copia del cromosoma recorre la hifa hasta llegar a la yema. A continuación se forma un septo que separa la yema, todavía en crecimiento, de la hifa y la célula madre (Figura 14.55).

Fisiológicamente, *Hyphomicrobium* es una bacteria metilótrofa (Sección 14.17), y está presente en hábitats de agua dulce, marinos y terrestres. Sus fuentes de carbono preferidas son compuestos  $C_1$  como el metanol ( $CH_3OH$ ), la metilamina ( $CH_3NH_2$ ), el formaldehído ( $CH_2O$ ) y el formiato ( $HCOO^-$ ). Un proceso de enriquecimiento bastante específico para *Hyphomicrobium* es utilizar metanol como donador de electrones y nitrato ( $NO_3^-$ ) como aceptor, en un medio diluido incubado en condiciones anóxicas. *Hyphomicrobium* es la única bacteria desnitrificante de crecimiento rápido conocida que utiliza metanol como donador de electrones, de modo que este procedimiento sirve para seleccionar este organismo de una gran variedad de ambientes.

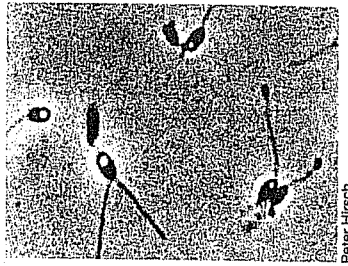
### Bacterias con prostecas y pedunculadas

Diversas bacterias pueden producir extrusiones citoplasmáticas como *pedúnculos* (Figura 14.57), *hifas* y *apéndices* (Tabla 14.4). Las protuberancias de este tipo, que tienen un diámetro menor que la célula madura y contienen citoplasma y pared celular, reciben el nombre colectivo de **prostecas** (Figura 14.58). Las prostecas permiten a los organismos adherirse a materia particulada, material vegetal o a otros organismos en hábitats acuáticos. Además, se pueden utilizar para aumentar la relación entre la superficie y el volumen celular. Recordemos que una mayor relación superficie/volumen en las células procariotas refuerza, en general, su capacidad de captar nutrientes y expulsar residuos (↔ Sección 2.6). La inusual morfología de las bacterias con apéndices (Figura 14.58) lleva esta proporción al extremo y puede ser una adaptación evolutiva a la vida en aguas oligotróficas (pobres en nutrientes), que es donde se encuentran con más frecuencia estos organismos.

Las prostecas también pueden actuar reduciendo el hundimiento de las células. Al ser estos organismos acuáticos, y dado que su metabolismo es típicamente aerobio, las prostecas pueden evitar que las células se hundan hacia zonas anóxicas en las que no podrían respirar.

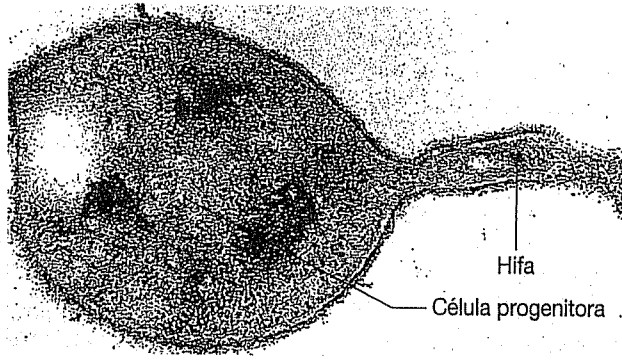
### *Caulobacter*

Dos bacterias pedunculadas habituales son *Caulobacter* (Figura 14.57) y *Gallionella* (Figura 14.36). La primera es un quimioorganótrofo que produce un pedúnculo con citoplasma en su interior, es decir, una prosteca, y la segunda es una bacteria quimiolitótrofa oxidadora de hierro cuyo pedúnculo está compuesto por hidróxido férrico ( $Fe(OH)_3$ ) (Sección 14.15). Las



(a)

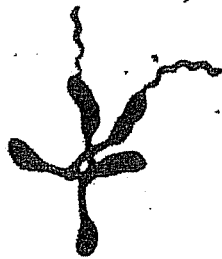
Peter Hirsch



(b)

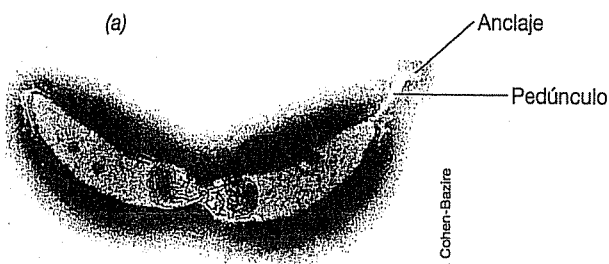
S. F. Conti and P. Hirsch

**Figura 14.56 Morfología de *Hyphomicrobium*.** (a) Micrografía de contraste de fases de células de *Hyphomicrobium*. Las células miden unos  $0,7\ \mu\text{m}$  de ancho. (b) Micrografía electrónica de una sección fina de una célula individual de *Hyphomicrobium*. La hifa mide unos  $0,2\ \mu\text{m}$  de ancho.



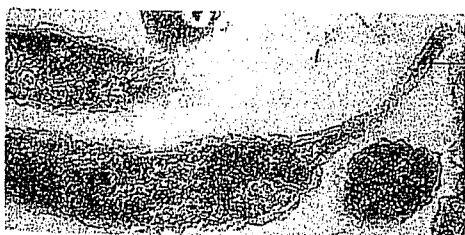
(a)

Elmer Lelison



(b)

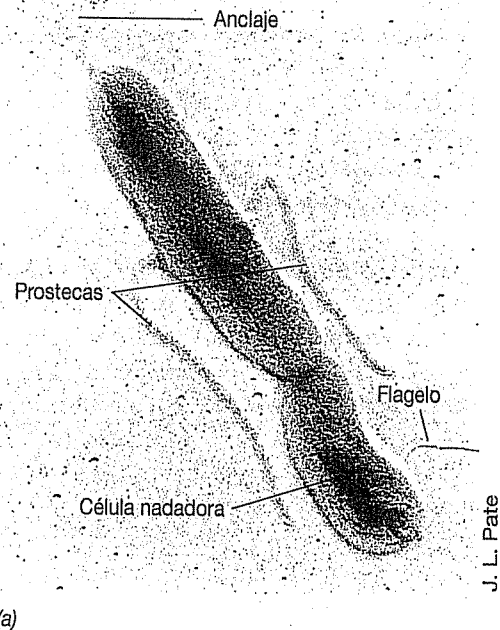
G. Cohen-Bazire



(c)

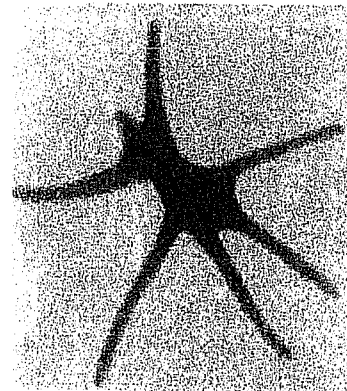
G. Cohen-Bazire

**Figura 14.57 Bacterias pedunculadas.** (a) Roseta de *Caulobacter*. Cada célula mide unos  $0,5\ \mu\text{m}$  de ancho. Las cinco células están unidas por sus pedúnculos, que también son prostecas. Dos de las células se han dividido, y las células hijas han formado flagelos. (b) Tinción negativa de una célula de *Caulobacter* en división. (c) Sección fina de *Caulobacter*, en la que se ve que el citoplasma está presente en el pedúnculo. Las partes b y c son micrografías electrónicas.



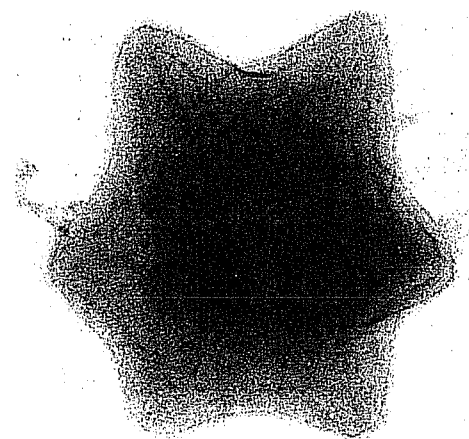
(a)

J. L. Pate



(b)

J. T. Staley



(c)

H. Schlesner

**Figura 14.58 Bacterias con prosteca.** (a) Micrografía electrónica de una preparación mediante sombra proyectada de *Asticcacaulis biprosthecum* en la que se muestra la ubicación y disposición de las prostecas, el anclaje y una célula nadadora. La célula nadadora se separa de la célula madre y empieza un nuevo ciclo celular. Las células miden unos  $0,6\ \mu\text{m}$  de ancho. (b) Micrografía electrónica de tinción negativa de una célula de *Ancaomicrobium adetum*. Las prostecas están delimitadas por la pared celular, contienen citoplasma y tienen un diámetro de unos  $0,2\ \mu\text{m}$ . (c) Micrografía electrónica de *Stella*, bacteria en forma de estrella. Las células miden unos  $0,8\ \mu\text{m}$  de diámetro.

Tabla 14.4 Características de los géneros principales de bacterias pedunculadas, con apéndices (prostecas) y formadoras de yemas

| Características                                                                  | Género                    | Grupo filogenético <sup>a</sup>  |
|----------------------------------------------------------------------------------|---------------------------|----------------------------------|
| <b>Bacterias pedunculadas</b>                                                    |                           |                                  |
| El pedúnculo es una extensión del citoplasma e interviene en la división celular | <i>Caulobacter</i>        | Alfa                             |
| Células fusiformes y pedunculadas                                                | <i>Prostheco bacter</i>   | Verrucomicrobiáceas <sup>b</sup> |
| Pedunculadas, pero el pedúnculo es un producto de excreción sin citoplasma:      |                           |                                  |
| Pedúnculo que deposita hierro, células vibrioides                                | <i>Gallionella</i>        | Beta                             |
| Pedúnculo gelatinoso de excreción lateral que no deposita hierro                 | <i>Nevskia</i>            | Gamma                            |
| <b>Bacterias con apéndices (con prostecas)</b>                                   |                           |                                  |
| Prostecas sencillas o dobles                                                     | <i>Asticcacaulis</i>      | Alfa                             |
| Prostecas múltiples:                                                             |                           |                                  |
| Prostecas cortas, se multiplican por fisión, algunas con vesículas de gas        | <i>Prosthecomicrobium</i> | Alfa                             |
| Células planas y estrelladas, algunas con vesículas de gas                       | <i>Stella</i>             | Alfa                             |
| Prostecas largas, se multiplican por gemación, algunas con vesículas de gas      | <i>Ancalomicrobium</i>    | Alfa                             |
| <b>Bacterias formadoras de yemas</b>                                             |                           |                                  |
| Fotótrofas, producen hifas                                                       | <i>Rhodomicrobium</i>     | Alfa                             |
| Fotótrofas, geman sin hifas                                                      | <i>Rhodopseudomonas</i>   | Alfa                             |
| Quimioorganótrofas, bacilos                                                      | <i>Blastobacter</i>       | Alfa                             |
| Quimioorganótrofas, yemas en los extremos de finas hifas:                        |                           |                                  |
| Hifas únicas de cada célula parental                                             | <i>Hyphomicrobium</i>     | Alfa                             |
| Muchas hifas de cada célula parental                                             | <i>Pedomicrobium</i>      | Alfa                             |

<sup>a</sup>Todas, excepto *Prostheco bacter*, son proteobacterias.

<sup>b</sup>Véase la Sección 15.17.

células de *Caulobacter* se suelen ver en la superficie de ambientes acuáticos en los que los pedúnculos de varias células se unen para formar *rosetas* (Figura 14.57a). Al final del pedúnculo hay una estructura llamada *anclaje* mediante el cual el pedúnculo sujeta la célula a una superficie.

El ciclo de división celular de *Caulobacter* (Figura 14.59; Sección 7.12 y Figura 7.26) es singular, porque las células experimentan fisión binaria desigual. Una célula pedunculada de *Caulobacter* se divide por elongación seguida de fisión binaria, y se forma un solo flagelo en el polo opuesto al pedúnculo. La célula flagelada así formada, denominada *célula nadadora*, se separa de la célula madre no flagelada y finalmente se adhiere a una nueva superficie mediante la formación de un nuevo pedúnculo en el extremo flagelado; a continuación el flagelo se

pierde. La formación del pedúnculo es el precursor necesario de la división celular, y está coordinada con la síntesis de DNA (Figura 14.59). El ciclo de división celular en *Caulobacter* es, pues, más complejo que la simple fisión binaria o la división por gemación, porque las células pedunculadas y las nadadoras son estructuralmente diferentes y el ciclo de crecimiento debe incluir ambas formas.

### MINIRREVISIÓN

- ¿En qué se diferencia la división por gemación de la fisión binaria? ¿En qué se diferencia la fisión binaria del proceso de división de *Caulobacter*?
- ¿Qué ventaja tiene un organismo con prosteca en ambientes muy pobres en nutrientes?

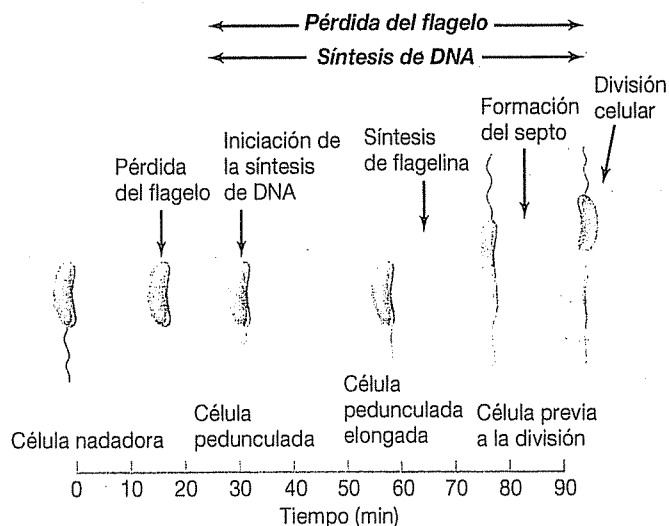


Figura 14.59 Crecimiento de *Caulobacter*. Etapas del ciclo celular de *Caulobacter* empezando por una célula nadadora. Compárese con la Figura 7.26.

### 14.22 Bacterias con vaina

**Géneros principales:** *Sphaerotilus*, *Leptothrix*

En muchos filos las bacterias forman vainas hechas de polisacáridos o proteínas que envuelven una o muchas células. A menudo las vainas sirven para unir las células en largos filamentos multicelulares (Secciones 14.3, 14.11). Las bacterias con vaina como *Sphaerotilus* y *Leptothrix* son betaproteobacterias con un ciclo biológico singular. Ambas son bacterias filamentosas que crecen en el interior de una vaina. En condiciones favorables, las células tienen un crecimiento vegetativo y producen vainas largas y llenas de células. Cuando las condiciones son desfavorables, en el interior de la vaina se forman células flageladas nadadoras que salen y se dispersan a nuevos ambientes, dejando tras de sí la vaina vacía.

*Sphaerotilus* y *Leptothrix* son habituales en hábitats de agua dulce ricos en materia orgánica, como aguas residuales y cursos de agua contaminados. Al encontrarse normalmente en

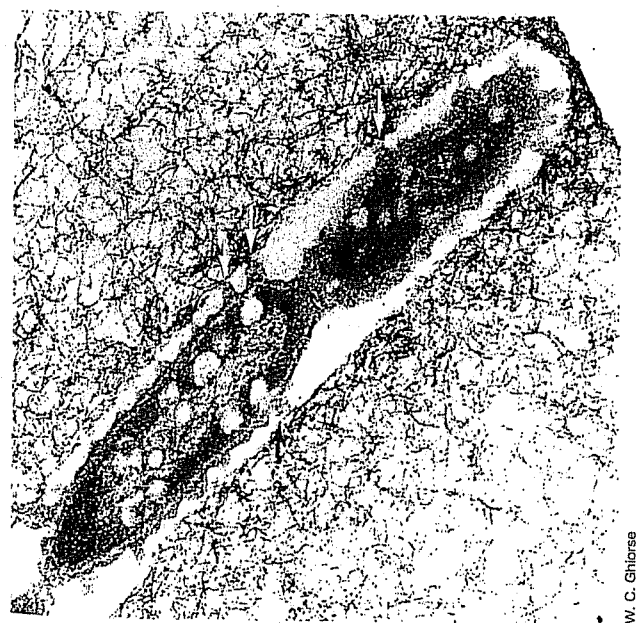
aguas que fluyen, también son abundantes en filtros por goteo y en digestores de lodos activados en las plantas depuradoras de aguas residuales (↗ Sección 21.6). En hábitats con presencia de hierro reducido ( $\text{Fe}^{2+}$ ) o manganoso reducido ( $\text{Mn}^{2+}$ ), las vainas pueden llegar a cubrirse de hidróxido férrico ( $\text{Fe}(\text{OH})_3$ ) u óxidos de manganoso, procedentes de la oxidación de estos metales.

### *Leptothrix*

Es bien conocida la habilidad de *Sphaerotilus* y *Leptothrix* para precipitar óxidos de hierro en sus vainas, y cuando las vainas quedan cubiertas por una costra de hierro como sucede en aguas ricas en hierro, con frecuencia se pueden ver al microscopio (Figura 14.60). Cuando el hierro ferroso ( $\text{Fe}^{2+}$ ), quelado con materiales orgánicos como ácidos húmicos o tánicos, se oxida, se forman precipitados de hierro. Estas bacterias quimioorganótrofas usan materia orgánica como fuente de energía, y cuando el hierro ferroso no está quelado, se oxida y precipita en la vaina. La oxidación del hierro es accidental, y si bien estos organismos están estrechamente relacionados con los oxidadores de hierro desasimiladores (Sección 14.15), el organismo no obtiene energía de la oxidación del hierro. De manera semejante, *Leptothrix* también puede oxidar el manganoso.

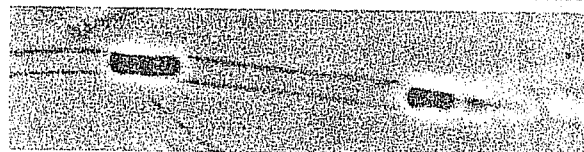
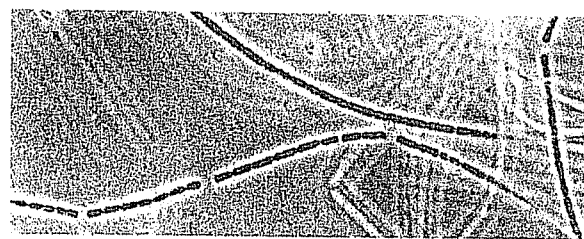
### *Sphaerotilus*

El filamento de *Sphaerotilus* está compuesto por una cadena de bacilos envueltos en una ajustada vaina. Esta estructura fina y transparente es difícil de ver cuando está llena de células, pero cuando está parcialmente vacía se ve más fácilmente (Figura 14.61a). Las células individuales tienen unas dimensiones de  $1\text{--}2\text{ }\mu\text{m} \times 3\text{--}8\text{ }\mu\text{m}$ , y son gramnegativas. En el interior de la vaina las células se dividen por fisión binaria (Figura 14.61b), y las nuevas células sintetizan nuevo material para la vaina en los extremos de los filamentos. Con el tiempo, las células nadadoras

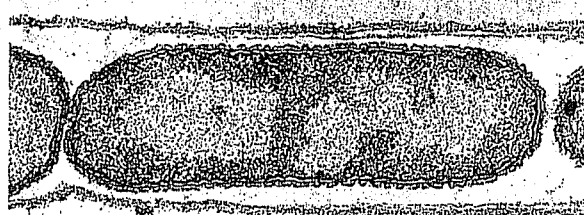


W. C. Ghiorse

**Figura 14.60** *Leptothrix* y la precipitación de hierro. Micrografía electrónica de transmisión de una sección fina de *Leptothrix* creciendo en una película de ferromanganeso en un humedal de Ithaca (Nueva York). Cada célula mide unos  $0,9\text{ }\mu\text{m}$  de diámetro. Obsérvense las protuberancias de la cubierta celular que entran en contacto con la vaina (flechas).



(a)



(b)



(c)

**Figura 14.61** *Sphaerotilus natans*. Cada célula mide unos  $2\text{ }\mu\text{m}$  de ancho. (a) Micrografías de contraste de fases de material recogido en un arroyo contaminado. Etapa de crecimiento activo (arriba) y células nadadoras saliendo de la vaina. (b) Micrografía electrónica de una sección fina de un filamento en la que se aprecia claramente la vaina. (c) Micrografía electrónica de una célula nadadora teñida negativamente. Obsérvese el penacho flagelar polar.

se liberan de la vaina (Figura 14.61c) y emigran, se adhieren a una superficie sólida y empiezan a crecer; cada célula nadadora es la precursora de un nuevo filamento. La vaina, que carece de peptidoglicano, está formada por proteínas y polisacáridos.

Los cultivos de *Sphaerotilus* son nutricionalmente versátiles y usan compuestos orgánicos sencillos como fuente de carbono y energía. Como corresponde a su hábitat en corrientes de agua, *Sphaerotilus* es un aerobio estricto. En otoño, en corrientes y arroyos, cuando la caída de las hojas provoca un aumento temporal del contenido de materia orgánica en el agua, a menudo se encuentran grandes masas (floraciones) de *Sphaerotilus*. Además, sus filamentos son el componente principal de un complejo microbiano que los ingenieros de las depuradoras llaman «hongos de las aguas residuales», una mucosidad filamentosa que se encuentra en las rocas de las corrientes que reciben contaminación de aguas residuales. En los lodos activados de las

J. F. M. Hoeniger

plantas depuradoras de aguas residuales (↗ Sección 21.6), *Sphaerotilus* causa a menudo un estado llamado *abultamiento* o *esponjamiento filamentoso*, en el que las masas enmarañadas de filamentos de *Sphaerotilus* hinchan los lodos, que quedan suspendidos y no se depositan como debería ocurrir. Esto tiene un efecto negativo en la oxidación de la materia orgánica y el reciclado de los nutrientes inorgánicos y hace que los vertidos procedentes de las plantas de tratamientos contengan gran cantidad de nitrógeno y carbono.

### MINIRREVISIÓN

- Describa el crecimiento de una bacteria con vaina como *Sphaerotilus*.
- Cite dos metales que sean oxidados por bacterias con vaina.

## 14.23 Bacterias magnéticas

### Géneros principales: *Magnetospirillum*

En presencia de un campo magnético, las bacterias magnéticas presentan un intenso movimiento dirigido llamado *magnetotaxis*. En el interior de estas células hay unas estructuras denominadas *magnetosomas*, formadas por cadenas de partículas magnéticas hechas de magnetita ( $\text{Fe}_3\text{O}_4$ ) o greigita ( $\text{Fe}_7\text{S}_{10}$ ). Los magnetosomas se localizan en invaginaciones de la membrana celular y están organizados en disposiciones lineales gracias a un armazón proteínico (↗ Sección 2.14 y Figura 2.38). Las bacterias magnéticas se orientan longitudinalmente con el momento magnético norte-sur de un campo magnético, y se alinean paralelas a las líneas del campo de la misma manera que la aguja de una brújula. Por regla general, estas bacterias son microaerófilas o anaerobias, y la mayoría de las veces se encuentran cerca de la interfase óxido-anóxica en sedimentos o lagos estratificados. Los magnetosomas de las especies aerobias contienen normalmente el mineral magnetita, mientras que las anaerobias contienen exclusivamente greigita.

La función ecológica de los imanes bacterianos no se conoce con exactitud, pero la capacidad para orientarse en un campo magnético puede suponer una ventaja selectiva para mantener a estos organismos en zonas de baja concentración de oxígeno. Generalmente, la concentración de oxígeno disminuye con la profundidad a través de los sedimentos o de la columna de agua de los lagos estratificados. Como la Tierra es esférica, las líneas de su campo magnético tienen un fuerte componente vertical en los hemisferios norte y sur. Por tanto, las bacterias que se orientan a lo largo de estas líneas de campo preferentemente nadan hacia abajo y se alejan del oxígeno. El magnetosoma actúa como una brújula que «señala» a la bacteria la dirección correcta; en cambio, la rotación del flagelo está controlada por una respuesta quimiotáctica al oxígeno (↗ Sección 2.19).

Las bacterias magnéticas presentan una de las dos polaridades magnéticas según la orientación de los magnetosomas en la célula. En el hemisferio norte, las células tienen el polo de los magnetosomas que se orienta al norte mirando hacia delante respecto a los flagelos, de modo que se desplazan en dirección norte (que en el hemisferio norte es hacia abajo). En el hemisferio sur, las células tienen la polaridad contraria y se mueven hacia el sur.

La mayoría de las bacterias magnéticas que se han descrito son especies de las *Alphaproteobacteria*, pero también se han encontrado especies en las *Gammaproteobacteria*, las *Deltaproteobacteria* y en el grupo de *Nitrospira*. La especie mejor caracterizada es *Magnetospirillum magnetotacticum* (Figura 14.62), que es un microaerófilo quimioorganótrofo que también puede crecer anaerobiamente reduciendo nitrato ( $\text{NO}_3^-$ ) u óxido nitroso ( $\text{N}_2\text{O}$ ). En cambio, *Desulfovibrio magneticus* es una especie sulfatorreductora anaerobia estricta. Además, se han observado magnetosomas en unas pocas especies de bacterias oxidadoras de azufre y de bacterias rojas no del azufre. También se conocen bacterias magnetotácticas multicelulares. Son miembros de las *Deltaproteobacteria* que forman agregados multicelulares de 10 a 20 células organizadas como una esfera hueca. Las bacterias magnetotácticas multicelulares son anaerobias estrictas, pero las bases de su metabolismo todavía no se han resuelto.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Qué beneficio obtienen las bacterias magnéticas de poseer magnetosomas?
- ¿Qué material esperarías encontrar en los magnetosomas de *Desulfovibrio magneticus*, magnetita o greigita?

## 14.24 Bioluminiscencia bacteriana

### Géneros principales: *Vibrio*, *Aliivibrio*, *Photobacterium*

Varias especies de bacterias pueden emitir luz en un proceso denominado *bioluminiscencia* (Figura 14.63). La mayoría de las bacterias bioluminiscentes están clasificadas en los géneros *Photobacterium*, *Aliivibrio* y *Vibrio*, pero unas pocas especies

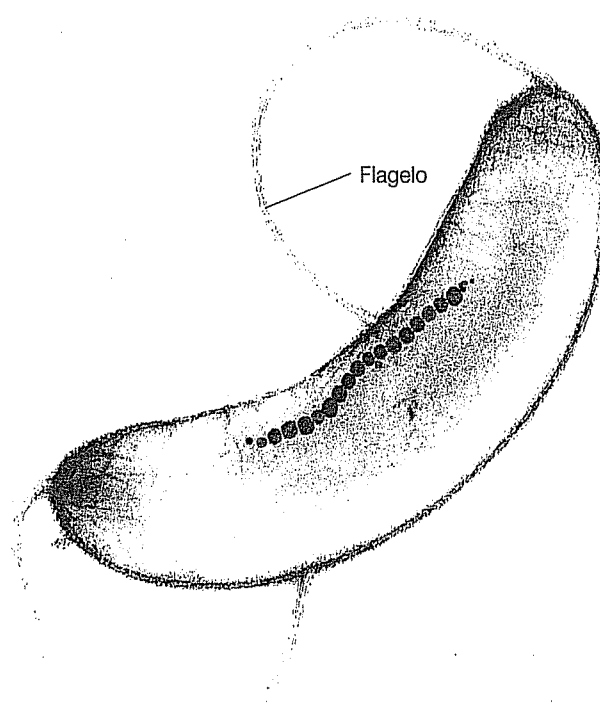
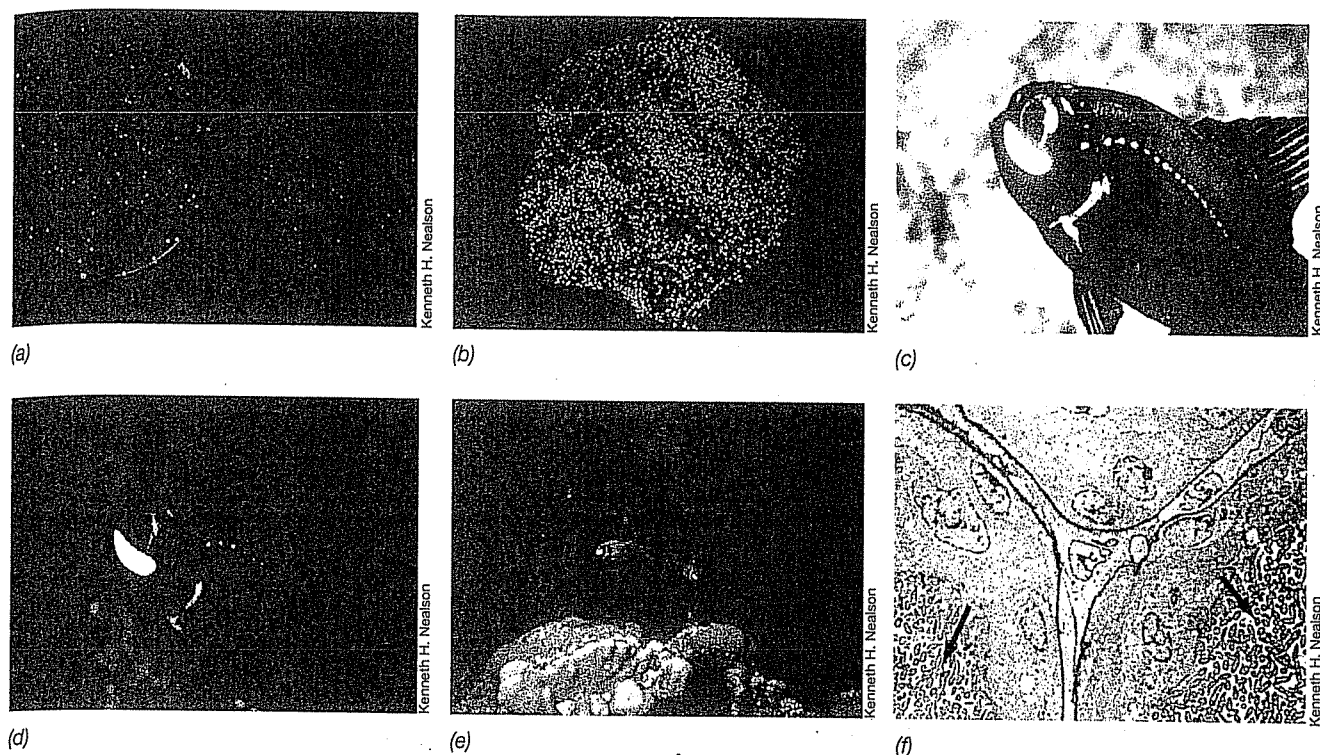


Figura 14.62 **Espirilo magnético.** Micrografía electrónica de una célula de *Magnetospirillum magnetotacticum*; cada célula mide  $0,3 \mu\text{m} \times 2 \mu\text{m}$ . La célula contiene partículas de magnetosomas hechos de  $\text{Fe}_3\text{O}_4$  formando una cadena.





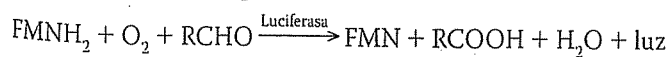
**Figura 14.63 Bacterias bioluminiscentes y su función como simbiontes en los órganos luminosos del pez linterna.** (a) Dos placas de Petri con bacterias luminiscentes fotografiadas con su propia luz. Obsérvese los diferentes colores. Izquierda, cepa MJ-1 de *Allivibrio fischeri*, luz azul, y derecha, cepa Y-1, luz verde. (b) Colonias de *Photobacterium phosphoreum* fotografiadas con su propia luz. (c) El pez linterna *Photoblepharon palpebratus*, el área brillante es el órgano luminoso que contiene las bacterias bioluminiscentes. (d) El mismo pez fotografiado con su propia luz. (e) Fotografía submarina de *P. palpebratus* tomada de noche. (f) Micrografía electrónica de una sección fina del órgano luminoso de *P. palpebratus* que muestra la densa distribución de bacterias bioluminiscentes (flechas).

pertenecen a *Shewanella*, un género de bacterias principalmente marinas, y a *Photorhabdus* (introducción del  $\varphi$  Capítulo 7), un género de bacterias terrestres (todas ellas pertenecen a las *Gammaproteobacteria*).

La mayoría de las bacterias bioluminiscentes habitan en ambientes marinos, y algunas especies colonizan *órganos luminosos* especializados de determinados peces marinos y calamares y producen la luz que el animal utiliza para señalar, evitar depredadores o atraer a sus presas (Figura 14.63c-f y  $\varphi$  Sección 22.11). Cuando viven simbióticamente en los órganos luminosos de los peces y los calamares, o saprofiticamente, por ejemplo en la piel de peces muertos, o como parásitos en el cuerpo de un crustáceo, las bacterias luminosas se pueden reconocer por la luz que producen.

### Mecanismo y ecología de la bioluminiscencia

Aunque *Photobacterium*, *Allivibrio* y *Vibrio* aislados son aerobios facultativos, solo son bioluminiscentes en presencia de oxígeno. La luminiscencia en las bacterias requiere los genes *luxCDABE* ( $\varphi$  Sección 7.9) y está catalizada por la enzima *luciferasa*, que utiliza el oxígeno, un aldehído alifático de cadena larga (RCHO) como el tetradecanal, y el mononucleótido de flavina reducido (FMNH<sub>2</sub>) como sustratos:



El sistema generador de luz constituye una ruta metabólica para lanzar los electrones directamente del FMNH<sub>2</sub> al O<sub>2</sub> sin utilizar otros transportadores de electrones como quinonas o citocromos.

En muchas bacterias luminosas, la luminiscencia se produce solo cuando hay una gran densidad de población. La luciferasa y otras proteínas del sistema de luminiscencia bacteriana son inducidas por la alta densidad de población en un mecanismo llamado **autoinducción**, en el que la transcripción de los genes *luxCDABE* está controlada por una proteína reguladora, LuxR, y una molécula inductora, la lactona acil-homoserínica (AHL,  $\varphi$  Sección 7.9 y Figura 7.20). Durante el crecimiento, las células producen AHL, que puede cruzar la membrana citoplasmática fácilmente en ambas direcciones, y difundirse dentro y fuera de la célula. En condiciones en las que se obtiene una gran densidad de células de una determinada especie, como por ejemplo un tubo de ensayo, una colonia en placa ( $\varphi$  Figura 1.1), o en el órgano luminoso de un pez o un calamar ( $\varphi$  Sección 22.11), la AHL se acumula. Solo cuando alcanza una cierta concentración en la célula se une a LuxR y forma un complejo que activa la transcripción de *luxCDABE*; las células entonces se vuelven luminosas (Figura 14.58b). Este mecanismo regulador de los genes también se llama *percepción de quórum*, por la naturaleza del fenómeno, que depende de la densidad de población ( $\varphi$  Sección 7.9).

En hábitats saprofiticos, parasitarios y simbióticos, la estrategia para la inducción de la luminiscencia como respuesta a la densidad de población garantiza que la luminiscencia se desarrolla únicamente cuando se alcanza una densidad suficientemente alta para permitir que la luz generada sea visible para los animales. Entonces la luz bacteriana puede atraer a los animales para que se alimenten con el material luminoso, de modo que las bacterias alcancen el intestino del animal, rico en nutrientes,

para que puedan seguir creciendo. Por otro lado, el material luminiscente puede funcionar como fuente de luz en asociaciones simbióticas en órganos luminosos.

La percepción de quórum es una forma de regulación que también se ha encontrado en muchas bacterias no luminiscentes, como algunos patógenos animales y vegetales. En estas bacterias la percepción de quórum controla actividades como la producción de enzimas extracelulares y la expresión de factores de virulencia para los que resulta beneficiosa una

alta densidad de población si las bacterias tienen que tener un efecto biológico.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Qué sustratos y qué enzima son necesarios para que un organismo como *Allivibrio* emita luz visible?
- ¿Qué es la percepción de quórum y cómo controla la bioluminiscencia?

## IDEAS PRINCIPALES

**14.1** • La diversidad filogenética es el componente de la diversidad microbiana que tiene que ver con las relaciones evolutivas entre microorganismos. En cambio, la diversidad funcional está relacionada con la diversidad de formas y funciones en cuanto que vinculada a la fisiología y la ecología microbianas. La incongruencia entre la filogenia y las características funcionales de los microorganismos puede ser consecuencia de la pérdida de genes, la transferencia horizontal de genes o la evolución convergente.

**14.2** • Los fotótrofos anoxigénicos, que no producen oxígeno, fueron los primeros organismos fotótrofos que se originaron. La transferencia horizontal de genes condicionó en gran medida la forma en que evolucionó la fotosíntesis.

**14.3** • *Cyanobacteria* es el único filo bacteriano que contiene fotótrofos oxigénicos. Todas las especies de cianobacterias pueden fijar  $\text{CO}_2$ , y muchas de ellas pueden fijar también  $\text{N}_2$ , lo que hace de estos organismos importantes productores primarios en muchos ecosistemas.

**14.4** • Las bacterias rojas del azufre son fotótrofas anoxigénicas que pertenecen a las *Gammaproteobacteria*. Estas bacterias usan sulfuro de hidrógeno y azufre elemental como donadores de electrones, y fijan  $\text{CO}_2$  mediante el ciclo de Calvin. Tienen bacterioclorofilas *a* o *b* y usan un fotosistema de tipo II.

**14.5** • Las bacterias rojas no del azufre son fotótrofas anoxigénicas que pertenecen a las *Alfaproteobacteria* o a las *Betaproteobacteria*. Son metabólicamente diversas, crecen mejor como fotoheterótrofas y también pueden crecer en la oscuridad. Estos fotótrofos pueden tener bacterioclorofilas *a* o *b* y usan un fotosistema de tipo II. Los fotótrofos anoxigénicos aerobios tienen un fotosistema de tipo II, pero solo poseen bacterioclorofila *a*.

**14.6** • Las bacterias verdes del azufre son fotótrofos anoxigénicos del filo *Chlorobi*. Usan sulfuro de hidrógeno o azufre elemental como donadores de electrones, y fijan  $\text{CO}_2$  a través del ciclo del ácido cítrico invertido. Estos fotótrofos contienen bacterioclorofilas *c*, *d* o *e* (localizadas en los

clorosomas) así como bacterioclorofila *a* en los centros de reacción, y utilizan un fotosistema de tipo I.

**14.7** • Las bacterias verdes no del azufre son fotótrofos anoxigénicos del filo *Chloroflexi* y crecen mejor como fotoheterótrofos. Estos fotótrofos contienen bacterioclorofila *c* en los clorosomas (igual que las bacterias verdes del azufre) y bacterioclorofila *a* y utilizan un fotosistema de tipo II (como las bacterias rojas fotótrofas).

**14.8** • Las heliobacterias son fotótrofos anoxigénicos del filo *Firmicutes* que crecen como fotoheterótrofos, o en la oscuridad como quimiótrofos. Producen bacterioclorofila *g* y tienen un fotosistema de tipo I. *Chloracidobacterium thermophilum* es una acidobacteria fotótrofa anoxigénica que crece fotoheterotróficamente, tiene bacterioclorofila *a* y *c* así como clorosomas, y utiliza un fotosistema de tipo I.

**14.9** • Los organismos reductores de sulfato desasimiladores son anaerobios estrictos que crecen reduciendo sulfato con hidrógeno o compuestos orgánicos sencillos como donadores de electrones. La mayoría de los reductores de sulfato pertenecen a las *Deltaproteobacteria*. Se conocen dos tipos fisiológicos de bacterias reductoras de sulfato: las oxidadoras completas, que oxidan acetato a  $\text{CO}_2$ , y las oxidadoras incompletas, que no pueden hacerlo.

**14.10** • Los reductores del azufre desasimiladores son organismos metabólicamente y filogenéticamente diversos que crecen reduciendo azufre elemental y otros compuestos oxidados de azufre como aceptores de electrones, pero no pueden reducir sulfato.

**14.11** • Los quimiolitótrofos del azufre, la mayoría de los cuales pertenecen a las *Proteobacteria*, oxidan sulfuro de hidrógeno y otros compuestos reducidos del azufre en el metabolismo energético, con oxígeno molecular o nitrato como aceptores de electrones, y utilizan  $\text{CO}_2$  o compuestos orgánicos como fuentes de carbono. Estas bacterias usan diversas estrategias ecológicas para obtener energía a partir de sulfuro de hidrógeno y oxígeno, sustancias que, de otra forma, reaccionarían espontáneamente entre sí.

**14.12** • Los diazótrofos son bacterias que asimilan nitrógeno molecular mediante la actividad de la enzima nitrogenasa. Son metabólicas y filogenéticamente diversos y utilizan distintas adaptaciones para proteger la nitrogenasa del oxígeno, que la inactiva.

**14.13** • Las bacterias nitrificantes son quimiolitótrofos aerobios que oxidan amoníaco a nitrito (prefijo *Nitroso-*) o nitrito a nitrato (prefijo *Nitro-*). Los oxidadores de amoníaco pertenecen a *Proteobacteria* o a *Thaumarchaeota*, mientras que los oxidadores de nitrito forman parte de *Proteobacteria* o *Nitrospira*. Los desnitrificantes son aerobios facultativos y quimioorganótrofos metabólicas y filogenéticamente diversos, que reducen nitrato a los productos gaseosos óxido nítrico, óxido nitroso y nitrógeno molecular.

**14.14** • Los organismos reductores de hierro desasimiladores reducen aceptores de electrones insolubles mediante algún tipo de respiración anaerobia. La mayoría de las especies pueden crecer anaerobiamente reduciendo hierro férrico con hidrógeno o compuestos orgánicos sencillos como donadores de electrones. Entre los géneros mejor caracterizados se encuentran *Geobacter*, que comprende exclusivamente anaerobios estrictos, y *Shewanella*, que comprende aerobios facultativos.

**14.15** • Los oxidadores de hierro desasimiladores obtienen la energía de la oxidación aerobia del hierro ferroso. Estos organismos emplean varias estrategias ecológicas para sortear la inestabilidad química del hierro ferroso en hábitats óxicos a pH neutro. Los oxidadores de hierro se encuentran en cuatro grupos fisiológicos: acidófilos aerobios, neutrófilos aerobios, quimiótrofos anaerobios y fotótrofos anaerobios.

**14.16** • Las bacterias del hidrógeno oxidan hidrógeno molecular con oxígeno como aceptor de electrones y fijan  $\text{CO}_2$  mediante el ciclo de Calvin. Algunas bacterias del hidrógeno, las carboxidobacterias, oxidan monóxido de carbono. La mayoría de estas bacterias también pueden crecer con compuestos orgánicos.

**14.17** • Los metilótrofos crecen con compuestos orgánicos que carecen de enlaces carbono-carbono. Algunos también son metanótrofos, organismos que pueden catabolizar metano. La mayoría de los metanótrofos son miembros de las *Proteobacteria* que contienen extensas membranas internas e incorporan carbono por las rutas de la serina o del monofosfato de ribulosa.

**14.18** • Las bacterias del ácido acético *Acetobacter* y *Gluconobacter* son aerobias estrictas que producen acetato mediante la oxidación del etanol. Estas bacterias acidotolerantes se encuentran a menudo en los fluidos fermentados de las bebidas alcohólicas. Los acetógenos son anaerobios estrictos que utilizan la ruta de la acetil-CoA para obtener energía y producir acetato.

**14.19** • Los depredadores bacterianos como *Bdellovibrio* y *Myxococcus* se alimentan de otros microorganismos. Las mixobacterias tienen un ciclo de desarrollo complejo que implica la formación de cuerpos fructíferos que contienen mixosporas.

**14.20** • El filo *Spirochaetes* contiene bacterias helicoidales que presentan una forma novedosa de motilidad que les permite «taladrar» materiales viscosos. Estos organismos son habituales en hábitats anóxicos y son la causa de muchas enfermedades humanas bien conocidas, como la sífilis.

**14.21** • Las bacterias formadoras de yemas y con prostecas son células con apéndices que forman pedúnculos o prostecas que utilizan para adherirse o absorber nutrientes, y son fundamentalmente acuáticas. *Hyphomicrobium*, *Caulobacter* y *Gallionella* son géneros importantes y pertenecen todos a *Proteobacteria*.

**14.22** • Las bacterias con vaina son proteobacterias filamentosas cuyas células individuales forman cadenas recubiertas por una cubierta externa llamada vaina. *Sphaerotilus* y *Leptothrix* son géneros importantes de bacterias con vaina y pueden oxidar metales como  $\text{Fe}^{2+}$  y  $\text{Mn}^{2+}$ .

**14.23** • Los magnetosomas son estructuras magnéticas especializadas presentes en las bacterias magnetotácticas. Los magnetosomas orientan las células a lo largo de las líneas del campo magnético de la Tierra, y esto les permite usar su respuesta quimiotáctica normal para desplazarse verticalmente de manera dirigida a través de sedimentos o de sistemas acuáticos estratificados.

**14.24** • Las especies *Vibrio*, *Aliivibrio* y *Photobacterium* son bacterias marinas, algunas de las cuales son patógenas y bioluminiscentes. La bioluminiscencia, catalizada por la enzima luciferasa, está controlada por un mecanismo de percepción de quórum que asegura que no se emite luz a menos que la población de células sea grande.

## GLOSARIO DE TÉRMINOS

**Acetógeno:** organismo anaerobio estricto que produce acetato mediante el ciclo reductor de la acetil-CoA.

**Autoinducción:** mecanismo regulador de genes en el que intervienen moléculas de señal pequeñas y difundibles que se producen en mayor cantidad a medida que crece el tamaño de la población.

**Bacterias del ácido acético:** organismos aerobios estrictos que producen acetato a partir de alcoholes; se utilizan para producir vinagre.

**Bacterias rojas del azufre:** grupo de bacterias fotótrofas que poseen bacterioclorofila *a* o *b* y un fotosistema de tipo II, y que pueden oxidar el sulfuro de hidrógeno a azufre.

**Bacterias rojas no del azufre:** grupo de bacterias fotótrofas que poseen bacterioclorofila *a* o *b* y un fotosistema de tipo II, y crecen mejor como fotoheterótrofos.

**Bacterias verdes del azufre:** fotótrofos anoxigénicos que contienen clorosomas, un fotosistema de tipo I, bacterioclorofilas *c*, *d* o *e* como clorofilas captadoras de luz, y normalmente crecen con sulfuro de hidrógeno como donador de electrones.

**Bacterias verdes no del azufre:** fotótrofos anoxigénicos que contienen clorosomas, un fotosistema de tipo II, bacterioclorofilas *a* y *c* como clorofilas captadoras de luz, y normalmente crecen mejor como fotoheterótrofos.

**Bioluminiscencia:** producción enzimática de luz visible por parte de organismos vivos.

**Carboxisoma:** inclusión poliédrica celular de bisfosfato de ribulosa-carboxilasa (rubisco) cristalina, la enzima fundamental del ciclo de Calvin.

**Cianobacterias:** procariotas fotótrofos oxigénicos que poseen clorofila *a* y ficobilinas.

**Clorosoma:** estructura en forma de puro rodeada por una membrana no unitaria y que contiene las bacterioclorofilas captadoras de luz (*c*, *d* o *e*) en las bacterias verdes del azufre y *Chloroflexus*.

**Consorcio:** asociación de bacterias de dos o más miembros, que normalmente viven en simbiosis estrecha.

**Desnitrificante:** organismo que lleva a cabo la respiración anaerobia con nitrato reduciéndolo a los productos gaseosos óxido nítrico, óxido nitroso y nitrógeno molecular.

**Diazótrofo:** organismo que puede asimilar nitrógeno molecular a biomasa mediante la acción de la enzima nitrogenasa.

**Diversidad funcional:** componente de la diversidad biológica relacionado con las formas y funciones de los organismos en cuanto que vinculadas con sus diferencias en fisiología y ecología.

**Espirilos:** células helicoidales.

**Espiroqueta:** bacteria gramnegativa alargada y muy enrollada del filo *Spirochaetes*, caracterizada por tener endoflagelos, que utiliza para moverse.

**Evolución convergente:** circunstancia por la cual una característica o un conjunto de características que son similares en forma, función o ambas cosas en dos organismos no han sido heredadas a partir de un antepasado común (es decir, características que son similares pero no homólogas).

**Ficobilina:** proteína que contiene el pigmento ficocianina o ficoeritrina, que actúa como pigmento fotosintético accesorio en las cianobacterias.

**Fotótrofo anoxigénico aerobio:** organismo heterótrofo aerobio que utiliza la fotosíntesis anoxigénica como fuente complementaria de energía.

**Heliobacterias:** fotótrofos anoxigénicos que contienen bacterioclorofila *g*.

**Metanótrofo:** organismo que puede oxidar metano ( $\text{CH}_4$ ) como donador de electrones en el metabolismo energético.

**Metilótrofo:** organismo que puede oxidar compuestos orgánicos que no contengan enlaces carbono-carbono; si puede oxidar metano también es metanótrofo.

**Mixótrofo:** organismo que obtiene la energía de la oxidación de compuestos inorgánicos pero necesita compuestos orgánicos como fuente de carbono.

**Nitrificante:** quimiolitótrofo capaz de llevar a cabo la transformación  $\text{NH}_3 \rightarrow \text{NO}_2^-$ , o  $\text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO}_3^-$ .

**Oxidador de azufre desasimilador:** microorganismo que obtiene energía para crecer mediante la oxidación de compuestos reducidos de azufre.

**Proclorófito:** fotótrofo oxigénico bacteriano que contiene clorofilas *a* y *b* pero carece de ficobilinas.

**Prosteca:** extrusión del citoplasma, a menudo formando distintos apéndices, envuelta por pared celular.

**Quimiolitótrofo:** organismo que puede oxidar compuestos inorgánicos (como hidrógeno, hierro ferroso, azufre elemental o amonio) como fuentes de energía (donadores de electrones).

**Reductor de azufre desasimilador:** microorganismo anaerobio que obtiene energía para el crecimiento a través de la reducción de azufre elemental pero no puede reducir sulfato.

**Reductor de sulfato desasimilador:** microorganismo anaerobio que obtiene energía a través de la reducción de sulfato.

**Transferencia horizontal de genes:** transferencia unidireccional de genes entre organismos no emparentados; puede causar la dispersión de genes homólogos en una filogenia.

## PREGUNTAS DE REPASO

1. ¿Qué es la evolución convergente y en qué se diferencia de la transferencia horizontal de genes? (Sección 14.1)
2. ¿Qué filos bacterianos contienen fotótrofos? (Sección 14.2)
3. ¿En qué se diferencia el proclorófito *Prochlorococcus* de otras cianobacterias? (Sección 14.3)
4. Compare el metabolismo, la morfología y la filogenia de las bacterias rojas del azufre y las rojas no del azufre. (Secciones 14.4 y 14.5)
5. Compare el metabolismo de las bacterias rojas no del azufre con el de los fotótrofos anoxigénicos aerobios. (Sección 14.5)
6. ¿En qué grupo de organismos esperaría encontrar clorosomas? (Sección 14.6)
7. ¿Qué características comparten las bacterias verdes no del azufre con las bacterias verdes del azufre y con las bacterias rojas del azufre? (Sección 14.7)

8. ¿En qué se parece *Chloracidobacterium thermophilum* a las bacterias verdes del azufre y en qué se diferencia? (Sección 14.8)
9. En cuanto a las bacterias reductoras de sulfato, ¿cuál es la diferencia entre oxidadores completos e incompletos? (Sección 14.9)
10. ¿En qué se diferencian las bacterias reductoras de azufre de las bacterias reductoras de sulfato y en qué se parecen? (Secciones 14.9 y 14.10)
11. Indique algunas estrategias ecológicas que utilizan los oxidadores de sulfuro aerobios para competir con la oxidación química del sulfuro de hidrógeno por parte del oxígeno atmosférico. (Sección 14.11)
12. Cite algunas maneras que tienen los diazótrofos para proteger la nitrogenasa del oxígeno. (Sección 14.12)
13. Compare el metabolismo del nitrógeno de los nitrificantes con el de los desnitrificantes. (Sección 14.13)
14. ¿En qué se parecen y en qué se diferencian las bacterias reductoras de hierro desasimiladoras *Shewanella* y *Geobacter*? (Sección 14.14)
15. Compare el metabolismo de *Gallionella* con el de *Geobacter*. ¿En qué hábitats podría encontrar estos organismos? (Secciones 14.14 y 14.15)
16. ¿Qué grupo de oxidadores de hierro desasimiladores es el menos diverso y en qué forma está esto relacionado con el oxígeno y el pH? (Sección 14.15)
17. ¿Por qué la mayoría de las bacterias aerobias oxidadoras de hidrógeno son microaerófilas? (Sección 14.16)
18. ¿Qué diferencia hay entre los metanótrofos de tipo I y los de tipo II? (Sección 14.17)
19. Compare las características metabólicas de las bacterias del ácido acético y los acetógenos. ¿Qué características comparten y en qué se diferencian? (Sección 14.18)
20. Compare el ciclo biológico de *Myxococcus* con el de *Bdellovibrio*. (Sección 14.19)
21. Compare la motilidad de las espiroquetas con la de los espirilos. (Sección 14.20)
22. Compare el ciclo biológico de *Hyphomicrobium* con el de *Caulobacter*. (Sección 14.21)
23. ¿Qué material se puede encontrar en la vaina sintetizada por *Leptothrix*? (Sección 14.22)
24. ¿Cómo controlan los magnetosomas el movimiento de las bacterias magnetotácticas? (Sección 14.23)
25. Describa de qué manera la densidad celular regula la producción de luz en las bacterias luminiscentes. (Sección 14.24)

## EJERCICIOS PRÁCTICOS

1. Describa una característica fisiológica fundamental de las siguientes bacterias que la diferencie del resto: *Acetobacter*, *Methylococcus*, *Azotobacter*, *Photobacterium*, *Desulfovibrio* y *Spirillum*.
2. Describa el metabolismo de cada una de las bacterias siguientes y diga si el organismo es aerobio o anaerobio: *Thiobacillus*, *Nitrosomonas*, *Ralstonia eutropha*, *Methylomonas*, *Pseudomonas*, *Acetobacter* y *Gallionella*.



D

E:  
er  
re  
de  
m  
ca  
ar  
er  
es  
fil  
16  
m  
se

las  
ori  
el  
cu  
en  
lo  
pe  
bid  
ac

fue  
He  
cal  
mic  
cej  
qui  
veg

'Lee  
pigr  
tes  
ted

# 15 • Diversidad en *Bacteria*

MICROBIOLOGÍA

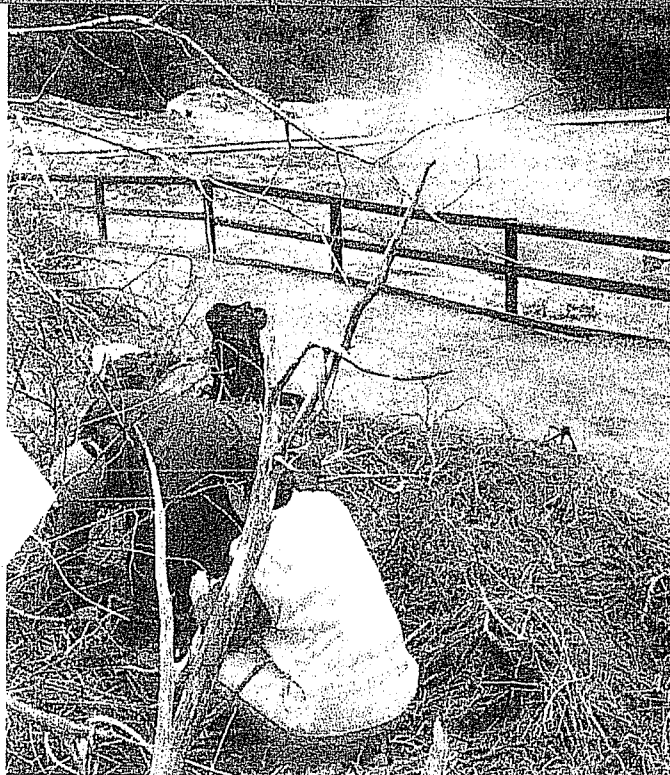
actual

## Descubrimiento de nuevos filos microbianos

Es bien conocido que muchas plantas y animales no pueden vivir en cautividad porque ocupan hábitats singulares, o porque requieren establecer interacciones biológicas complejas que no pueden ser reproducidas en un zoo o en un jardín botánico. Muchos microorganismos también son difíciles de aislar o mantener en cautividad debido a las íntimas relaciones que establecen con su ambiente. Estos microorganismos no-cultivados se desconocían en gran parte antes del desarrollo de las técnicas moleculares que estudian la diversidad microbiana. En 1987 solo se conocían 12 filos de *Bacteria*, pero tras la secuenciación de los genes del RNA 16S de muestras recogidas en ambientes naturales ahora conocemos más de 80 filos, la mayor parte de los cuales carece de representantes cultivables.

Un éxito reciente ocurrió con el filo OP10, llamado así porque las secuencias de genes del RNA ribosómico 16S se obtuvieron originalmente de una fuente termal denominada Obsidian Pool en el Parque Nacional de Yellowstone (Estados Unidos)<sup>1</sup>. Tras su descubrimiento, se observaron secuencias de genes 16S del filo OP10 en distintos ambientes termales de todo el mundo, pero nunca se lograba un cultivo de organismos de ese filo. Sin embargo, con persistencia y con las mejoras de las técnicas de cultivo, los microbiólogos consiguieron finalmente cultivar especies del filo OP10, actualmente conocido como filo *Armatimonadetes*<sup>1</sup>.

Una de las primeras especies de *Armatimonadetes* cultivadas fue la bacteria *Chthonomonas calidirosea*, aislada de un suelo de Hell's Gate (Nueva Zelanda), que recibe calor geotérmico (foto). *C. calidirosea* es un termófilo, con una temperatura óptima de crecimiento a 68 °C, y degrada aeróbicamente celulosa y xilano. Las cepas con estas características producen con frecuencia enzimas que son útiles en procesos industriales que transforman la biomasa vegetal en energía o en otros productos de interés.

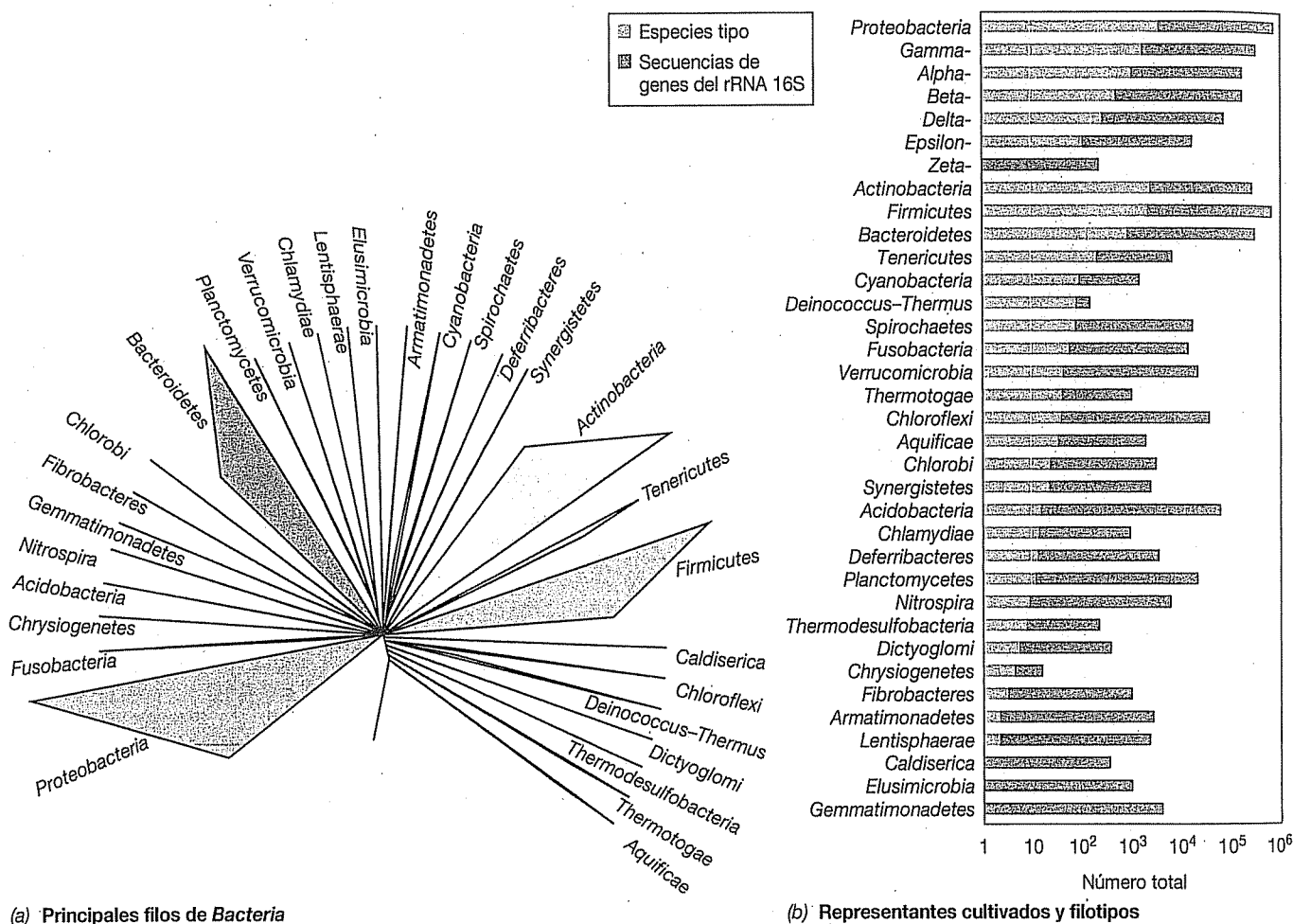


<sup>1</sup>Lee, K.C.-Y., et al. 2011. *Chthonomonas calidirosea* gen. nov., sp. nov., an aerobic, pigmented, thermophilic microorganism of a novel bacterial class, *Chthonomonadetes* classis nov., of the newly described phylum *Armatimonadetes* originally designated candidate division OP10, *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 61: 2482-2490.

En el capítulo precedente examinamos la diversidad microbiana con respecto a la diversidad *funcional*. En este capítulo y los dos siguientes variamos nuestro enfoque para referirnos a la diversidad *filogenética*. Examinaremos los principales linajes del dominio *Bacteria* (Figura 15.1a) y los de las *Archaea* y los *Eukarya* microbianos se tratarán en los Capítulos 16 y 17, respectivamente.

En *Bacteria* se pueden distinguir alrededor de 80 filos, si se incluyen aquellos de los que solo se conocen las secuencias de genes del RNA ribosómico 16S (rRNA), obtenidos de ambientes naturales (↔ Sección 22.6). Sin embargo, menos de la mitad de estos filos contienen especies que se hayan podido caracterizar

en cultivos de laboratorio (Figura 15.1b). Hay que destacar que más del 90 % de los géneros y especies de *Bacteria* que han sido caracterizados pertenecen a tan solo cuatro filos: *Proteobacteria*, *Actinobacteria*, *Firmicutes*, y *Bacteroidetes* (Figura 15.1b). Con más de 10.000 especies de bacterias descritas, obviamente, no podemos presentarlas todas. Por tanto, empleando árboles filogenéticos para centrar la exposición, exploraremos algunas de las especies mejor conocidas dentro de una gran diversidad de filos. En este capítulo consideraremos especies de más de 20 filos bacterianos, centrándonos en aquellos que cuentan con el mayor número de especies caracterizadas. Comenzamos nuestro viaje considerando el filo *Proteobacteria*.

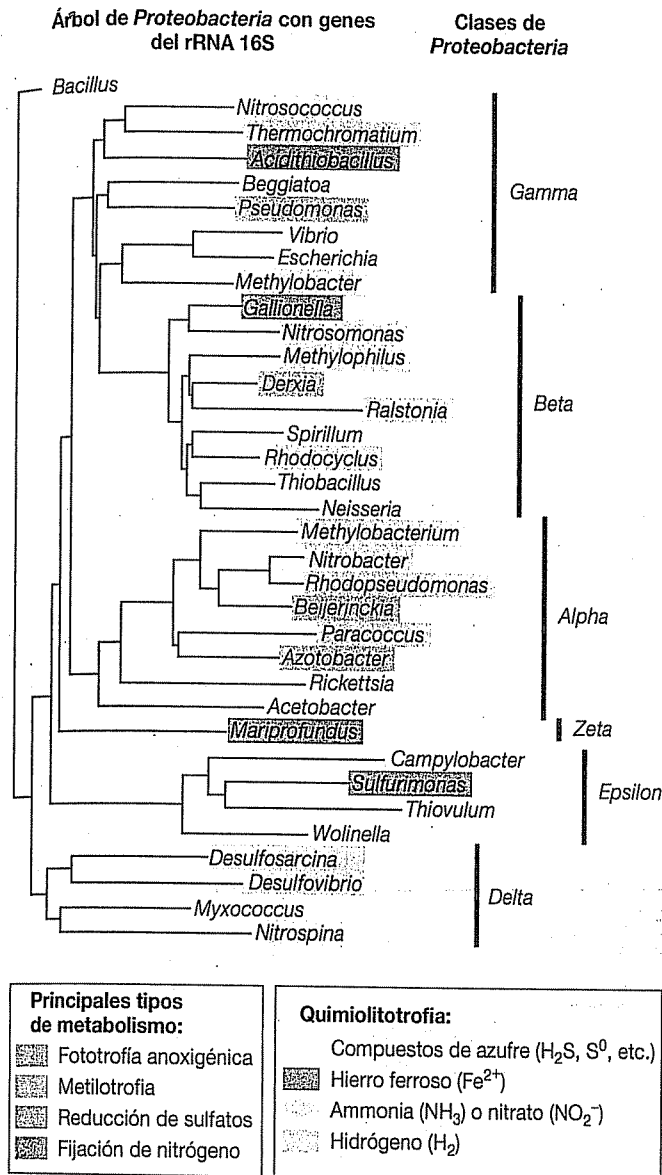


**Figura 15.1 Algunos filos importantes del dominio *Bacteria* basados en comparaciones de las secuencias del rRNA 16S.** (a) Principales filos de *Bacteria* con especies que han sido cultivadas. Los análisis de secuencias de genes del rRNA 16S en ambientes naturales sugieren la existencia de más de 80 filos bacterianos. (b) Número de especies cultivadas y caracterizadas (barras verdes) y secuencias conocidas de genes del rRNA 16S (filotipos, barras rojas) para cada uno de los 29 filos bacterianos que tienen al menos una especie caracterizada en cultivo axénico. También se muestran esos datos para las diferentes clases de *Proteobacteria*. Las diferencias en el tamaño de las barras rojas y verdes indican el grado en que los miembros de cada grupo son frecuentes en ambientes naturales, aunque son difíciles de cultivar aisladamente. Obsérvese que la abscisa está en escala logarítmica.

## I • *Proteobacteria*

Las *Proteobacteria* son, con mucho, el filo más extenso y metabólicamente más diversificado de *Bacteria* (Figura 15.2). Más de un tercio de las especies de *Bacteria* que han sido caracterizadas se incluyen en este grupo (Figura 15.1b). Las *Proteobacteria*, por otra parte, constituyen la mayoría de las bacterias conocidas con relevancia médica, industrial o agrícola.

Como grupo, todas las *Proteobacteria* son gramnegativas. Muestran una excepcional variedad en cuanto a mecanismos de generación de energía, con especies que son quimiolitótrofas, quimioorganótrofas y fotótrofas (Figura 15.2). En el Capítulo 13 ya hemos considerado la gran diversidad en cuanto al metabolismo energético que emplean diferentes representantes de este



**Figura 15.2** Árbol filogenético y relaciones metabólicas de algunos géneros destacados de *Proteobacteria*. Filogenia de géneros representativos de *Proteobacteria* revelada por análisis de las secuencias de genes de rRNA 16S. Obsérvese que metabolismos idénticos se distribuyen a menudo en géneros filogenéticamente distintos, lo que sugiere que la transferencia horizontal de genes ha sido extensa en las *Proteobacteria*. Algunos organismos indicados pueden tener varias propiedades; por ejemplo, algunos quimiolitótrofos del azufre lo son también del hierro o del hidrógeno, y hay varios organismos que pueden fijar nitrógeno. Los análisis filogenéticos y la construcción del árbol se deben a Marie Asao, de la Ohio State University.

grupo. Las *Proteobacteria* son igualmente diversas en lo que se refiere a su relación con el oxígeno ( $O_2$ ), con especies conocidas que son anaerobias, microaerófilas y aerobias facultativas. Morfológicamente, también son muy variables en cuanto a forma, e incluyen bacilos rectos y curvados, cocos, espirilos, formas filamentosas, otras formadoras de yemas, o con apéndices.

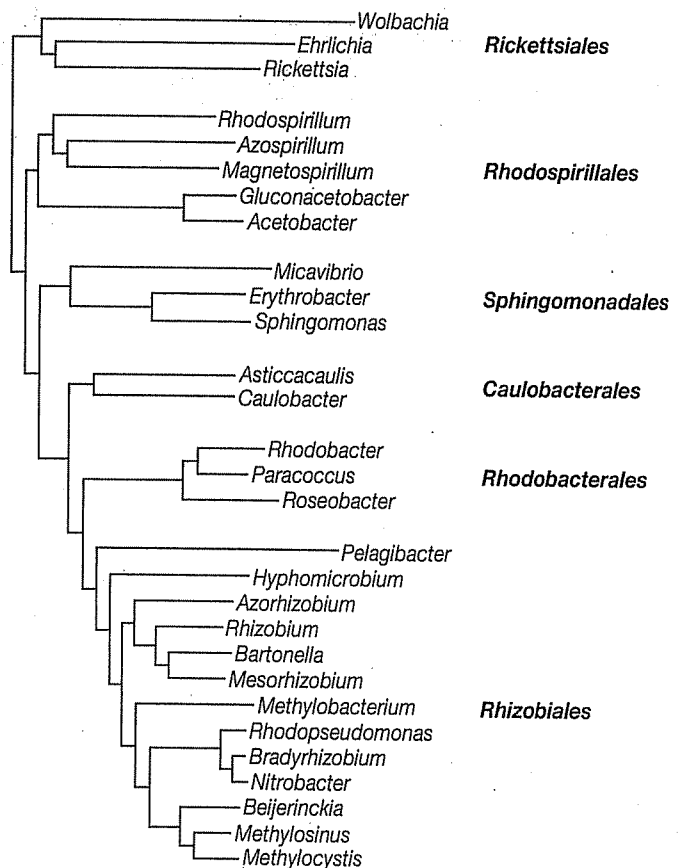
El filo *Proteobacteria* puede dividirse en seis clases basándose en las secuencias de los genes del rRNA 16S: *Alpha*-, *Beta*-, *Gamma*-, *Delta*-, *Epsilon*-, y *Zetaproteobacteria*. Cada clase contiene muchos géneros, excepto *Zetaproteobacteria*, que incluye una sola especie, la bacteria marina oxidadora de hierro *Mariprofundus ferrooxydans* (Sección 14.15). Pese a la amplitud filogenética de las *Proteobacteria*, las especies

de diferentes clases tienen a menudo metabolismos parecidos. Por ejemplo, la fototrofia y la metilotrofia se dan en tres clases diferentes de *Proteobacteria*, y las bacterias nitrificantes se distribuyen en cuatro clases (Sección 14.1). Esto sugiere que la transferencia horizontal de genes (Sección 6.12) ha desempeñado un papel importante en la determinación de la diversidad metabólica de este filo. La constatación que diferentes clases de *Proteobacteria* comparten rasgos metabólicos nos recuerda que el fenotipo y la filogenia a menudo proporcionan diferentes visiones de la diversidad procariota (Sección 14.1).

## 15.1 Alphaproteobacteria

Las *Alphaproteobacteria*, con casi mil especies descritas, es la segunda clase más amplia dentro de las *Proteobacteria* (Figura 15.1b). Las *Alphaproteobacteria* muestran una gran diversidad funcional (Figura 15.2, Sección 14.1) y muchos géneros de este grupo ya se han considerado en el Capítulo 14. La mayoría de las especies son aerobias estrictas o facultativas, y muchas son también **oligótrofas**, que crecen con preferencia en hábitats que tienen una baja concentración de nutrientes. Dentro de las *Alphaproteobacteria* se han descrito 10 órdenes, pero la gran mayoría de especies se encuentran incluidas en las *Rhizobiales*, las *Rickettsiales*, las *Rhodobacterales*, las *Rhodospirillales*, las *Caulobacterales*, y las *Sphingomonadales* (Figura 15.3, Tabla 15.1).

### Alphaproteobacteria



**Figura 15.3** Principales órdenes de *Proteobacteria* incluidos en la clase *Alphaproteobacteria*. El árbol filogenético se dedujo de las secuencias de genes del rRNA 16S de géneros representativos de *Alphaproteobacteria*. Los nombres de los órdenes se indican en negrita.

Tabla 15.1 Generos destacados de *Alphaproteobacteria*

| Familia          | Géneros                 | Características destacadas                                                              |
|------------------|-------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------|
| Caulobacterales  | <i>Caulobacter</i>      | División asimétrica y formación de prostecas                                            |
| Rickettsiales    | <i>Rickettsia</i>       | Parásitos intracelulares estrictos transmitidos por artrópodos                          |
|                  | <i>Wolbachia</i>        | Viven dentro de artrópodos y alteran su reproducción                                    |
| Rhizobiales      | <i>Bartonella</i>       | Parásitos intracelulares estrictos, transmitidos por artrópodos                         |
|                  | <i>Bradyrhizobium</i>   | Forman nódulos radiculares en la soja y otras leguminosas                               |
|                  | <i>Brucella</i>         | Parásitos intracelulares facultativos de animales, patógenos de zoonosis                |
|                  | <i>Hyphomicrobium</i>   | Células pedunculadas, de metabolismo muy versátil                                       |
|                  | <i>Mesorhizobium</i>    | Forman nódulos radiculares en diversas leguminosas                                      |
|                  | <i>Methylobacterium</i> | Metilótrofos en plantas y suelos                                                        |
|                  | <i>Nitrobacter</i>      | Bacteria nitrificante que oxida $\text{NO}_2^-$ a $\text{NO}_3^-$                       |
|                  | <i>Pelagibacter</i>     | Quimioorganótrofo oligótrofo; muy abundante en la superficie del mar                    |
|                  | <i>Rhodopseudomonas</i> | Bacteria roja no del azufre de metabolismo versátil                                     |
| Rhodobacterales  | <i>Paracoccus</i>       | Especie tomada como modelo para el estudio de la desnitrificación                       |
|                  | <i>Rhodobacter</i>      | Bacteria roja no del azufre de metabolismo versátil                                     |
|                  | <i>Roseobacter</i>      | Fotótrofo aerobio anoxigénico                                                           |
| Rhodospirillales | <i>Acetobacter</i>      | Usado para la producción industrial de ácido acético                                    |
|                  | <i>Azospirillum</i>     | Diazótrofo aerobio estricto                                                             |
|                  | <i>Gluconobacter</i>    | Usado para la producción industrial de ácido acético                                    |
|                  | <i>Magnetospirillum</i> | Bacteria magnética                                                                      |
| Sphingomonadales | <i>Sphingomonas</i>     | Degradador aerobio de compuestos aromáticos, biodegradador                              |
|                  | <i>Zymomonas</i>        | Fermenta azúcares a etanol, de aplicación potencial en la producción de biocombustibles |

## Rhizobiales

**Generos principales:** *Bartonella*, *Methylobacterium*, *Pelagibacter*, *Rhizobium*, *Agrobacterium*

Dentro de las *Alphaproteobacteria*, las *Rhizobiales* (Figura 15.3) constituyen el orden más amplio y metabólicamente más diverso. Contiene fotótrofos (p. ej., *Rhodopseudomonas*), quimiolitótrofos (p. ej., *Nitrobacter*), simbioses (p. ej., rizobios), fijadores de nitrógeno de vida libre (p. ej., *Beijerinckia*), unos cuantos patógenos de plantas y animales, y diversos quimioorganótrofos. El grupo toma el nombre de los rizobios, que son una colección *polifilética* de géneros que forman nódulos radiculares y fijan nitrógeno en asociación simbiótica con plantas leguminosas (↗ Sección 22.3).

Entre las *Rhizobiales* hay nueve géneros que contienen rizobios: *Bradyrhizobium*, *Ochrobactrum*, *Azorhizobium*, *Devosia*, *Methylobacterium*, *Mesorhizobium*, *Phyllobacterium*, *Sinorhizobium*, y *Rhizobium*. Suelen ser quimioorganótrofos y aerobios estrictos, y los genes que confieren la capacidad de formar nódulos radiculares se han distribuido entre estos géneros claramente por transferencia horizontal. Cada género presenta un espectro distinto de hospedadores vegetales que son susceptibles de ser colonizados (↗ Tabla 22.1). Los rizobios pueden aislarse aplastando nódulos y extendiendo su contenido en un medio sólido enriquecido; las colonias producen normalmente gran cantidad de un material viscoso de naturaleza exopolisacáridica (Figura 15.4).

El organismo *Agrobacterium tumefaciens* (también llamado *Rhizobium radiobacter*) está muy relacionado con las especies de *Rhizobium* formadoras de nódulos, pero es un patógeno vegetal que forma en plantas unos tumores conocidos como



Figura 15.4 Colonias de *Rhizobium mongolense*. Las colonias de rizobios con frecuencia producen abundante secreción de exopolisacáridos. Estas colonias de *Rhizobium mongolense* se cultivaron en un medio con baja concentración de nitrógeno y con sacarosa como fuente de carbono.

agallas de corona (↗ Sección 22.4). *Agrobacterium tumefaciens* es incapaz de formar nódulos en las raíces, y los genes que codifican la formación de agallas de corona no guardan ninguna relación con los que median la formación de nódulos.

El género *Methylobacterium* es uno de los más extensos de los *Rhizobiales*. Sus especies se denominan a menudo «metilótrofos facultativos con pigmentación rosa» (↗ Sección 14.17), debido al color de sus colonias cuando crecen con metanol. Son especies que se encuentran normalmente en la superficie de plantas, en suelos y en sistemas de agua dulce. También se encuentran a menudo en cuartos de baño y aseos, donde su crecimiento ocasiona la formación de biofilms rosáceos en cortinas de duchas, en las juntas de cemento de los azulejos y en la tazas del retrete. Las especies de *Methylobacterium* se aíslan con facilidad presionando la superficie de una hoja de una planta sobre una placa Petri con agar que contenga metanol como única fuente de carbono.



*Bartonella* es otro género destacable de las *Rhizobiales*. Estos organismos, que se clasificaban antes como *Rickettsiales*, son patógenos intracelulares que pueden causar varias enfermedades en la especie humana y en otros vertebrados. *Bartonella quintana* es el agente causal de la fiebre de las trincheras, una enfermedad que diezmó las tropas de la Primera Guerra Mundial. Otras especies de *Bartonella* pueden originar bartonelosis, la enfermedad del arañazo del gato, y diversas enfermedades inflamatorias. La transmisión de la enfermedad ocurre mediante artrópodos vectores como las pulgas, los piojos y los dípteros psicódidos (unos pequeños mosquitos, que chupan sangre). Las especies de *Bartonella* son exigentes y difíciles de cultivar, y el aislamiento se suele realizar usando agar sangre. Cuando crecen en cultivo de tejidos, las células de *Bartonella* lo hacen con preferencia en la superficie externa de las células eucariotas hospedadoras, y no en el citoplasma o en el núcleo.

Finalmente, el género *Pelagibacter* también pertenece a las *Rhizobiales*. *Pelagibacter ubique* es un oligótrofo y quimiorganótrofo aerobio estricto que habita la zona iluminada de los océanos de la Tierra. Este organismo puede representar hasta el 25 % de las células bacterianas que se encuentran en la superficie del mar, y alcanza el 50 % de las células durante el verano en aguas templadas; por consiguiente, *P. ubique* probablemente sea la especie bacteriana más abundante de la Tierra (↗ Sección 19.11).

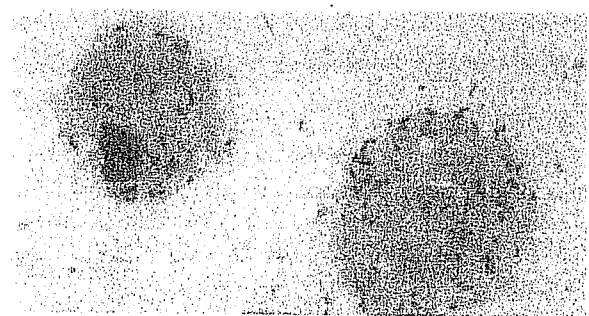
## Rickettsiales

**Géneros principales:** *Rickettsia*, *Wolbachia*

Todas las *Rickettsiales* (Figura 15.3) son parásitos intracelulares estrictos o mutualistas de células animales. Las especies de este orden no han sido aún cultivadas sin células hospedadoras (Figura 15.5) y deben cultivarse en huevo embrionado de pollo o en cultivo de tejidos de las células hospedadoras. Típicamente, las *Rickettsiales* guardan una estrecha relación con los artrópodos. Los géneros que causan enfermedades, como *Rickettsia* y *Ehrlichia*, se transmiten por picadura de artrópodos; otros géneros, como *Wolbachia*, son parásitos obligados o mutualistas de insectos o de otros artrópodos.

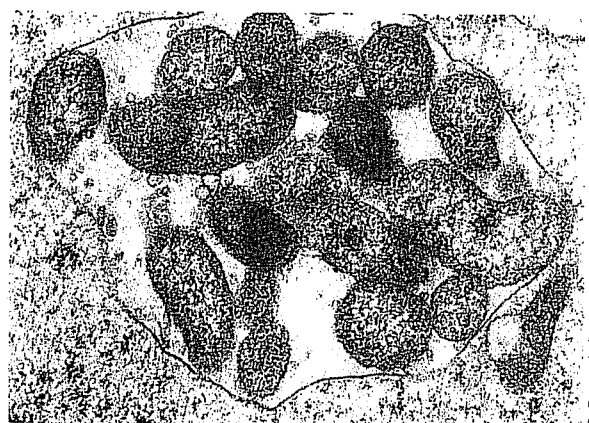
Las especies del género *Rickettsia* son agentes que causan varias enfermedades humanas, como el tifo (*Rickettsia prowazekii*) o la fiebre maculosa (*Rickettsia rickettsii*) (↗ Sección 30.3), más conocida como fiebre de las Montañas Rocosas. Estos organismos se transmiten por garrapatas, pulgas, piojos y ácaros. La mayoría de las rickettsias están especializadas metabólicamente: solamente pueden oxidar los aminoácidos glutamato o glutamina y son incapaces de oxidar glucosa o ácidos orgánicos. Tampoco pueden sintetizar algunos metabolitos, que deben por tanto obtener de las células hospedadoras. No sobreviven mucho fuera de las células y esto puede explicar por qué deben transmitirse de animal a animal a través de artrópodos vectores.

Las microfotografías de secciones finas de células de rickettsias muestran una morfología procariótica típica con pared celular (Figura 15.5b). La penetración de una célula por una rickettsia es un proceso activo que requiere que tanto la célula hospedadora como el parásito sean viables y estén metabólicamente activos. Una vez dentro de la célula, la bacteria se multiplica fundamentalmente en el citoplasma y continua dividiéndose hasta que la célula hospedadora está repleta de parásitos (Figura 15.5; ↗ Figura 30.6). Entonces la célula hospedadora explota y libera las células bacterianas.



Willy Burgdorfer

(a)



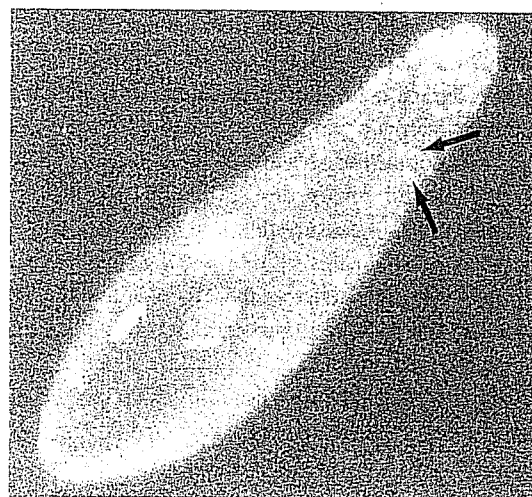
G. Devauchelle

(b)

**Figura 15.5** *Rickettsias* creciendo dentro de sus células

hospedadoras. (a) *Rickettsia rickettsii* en cultivo de tejidos. Las células miden unos 0,3 mm de diámetro. (b) Microfotografía electrónica de células de *Rickettsiella popilliae* dentro de una célula sanguínea de su hospedador, el escarabajo *Melolontha melolontha*. Obsérvese que las bacterias están creciendo dentro de una vacuola de la célula hospedadora.

El género *Wolbachia* comprende parásitos intracelulares de muchos insectos (Figura 15.6), un gran grupo zoológico que constituye el 70 % de todas las especies de artrópodos conocidas. Las especies de *Wolbachia* pueden causar varios efectos en sus insectos hospedadores. Pueden inducir la partenogénesis (desarrollo de huevos sin fecundar), la muerte de los machos, o la feminización (conversión de los insectos macho en hembras).



Richard Struelens and Marjín Salverda

**Figura 15.6** *Wolbachia*. Microfotografía de una tinción DAPI de un huevo de la avispa parásita *Trichogramma kaykai* infectada por *Wolbachia pipientis*, que induce la partenogénesis. Las células de *W. pipientis* se localizan principalmente en el extremo estrecho del huevo (flechas).

La especie más estudiada de este género es *Wolbachia pipientis*. Sus células colonizan el huevo del insecto (Figura 15.6) y se multiplican en vacuolas rodeadas por una membrana que origina la célula hospedadora. Las células de *W. pipientis* se transmiten desde la hembra infectada a su descendencia a través de esta infección del huevo. La partenogénesis inducida por *Wolbachia* se produce en varias especies de avispas. En estos insectos, los machos se originan normalmente de huevos no fecundados (que contienen solo un juego de cromosomas), mientras que las hembras se desarrollan a partir de huevos fecundados (que contienen dos juegos de cromosomas). Sin embargo, en los huevos no fecundados infectados por *Wolbachia*, el organismo de alguna manera induce la duplicación del número de cromosomas, originándose por tanto solamente hembras. Como es de esperar, si los insectos hembras se alimentan con antibióticos que destruyen a *Wolbachia*, deja de haber partenogénesis.

## Otros órdenes de *Alphaproteobacteria*

**Géneros principales:** *Rhodobacter*, *Acetobacter*, *Caulobacter* y *Sphingomonas*

Las familias *Rhodobacterales* y *Rhodospirillales* (Figura 15.3) comprenden organismos de metabolismo variado que han sido comentados previamente, como las bacterias rojas no del azufre (*Rhodobacter* y *Rhodospirillum*, ⇨ Sección 14.5), bacterias fotótrofas aerobias anoxigénicas (*Roseobacter*, ⇨ Sección 14.5), bacterias fijadoras de nitrógeno (*Azospirillum*, ⇨ Sección 14.12), desnitrificantes (*Paracoccus*, ⇨ Sección 14.13), metilótrofos (*Methylobacterium*, ⇨ Sección 14.17), bacterias del ácido acético (*Acetobacter* and *Gluconobacter*, ⇨ Sección 14.18), y bacterias magnéticas (*Magnetospirillum*, ⇨ Sección 14.23).

Las *Caulobacterales* son normalmente organismos oligótrofos y quimioorganótrofos aerobios estrictos. Las especies forman prostecas o pedúnculos (⇨ Sección 14.21) y muchas presentan formas asimétricas de división celular. El género más característico es *Caulobacter*, cuyo ciclo de vida hemos presentado previamente (⇨ Secciones 7.12 y 14.21).

Las *Sphingomonadales* incluyen quimioorganótrofos aerobios y facultativos diversos, así como especies de fotótrofos aerobios anoxigénicos (*Erythrobacter*), y unos pocos anaerobios estrictos. El género principal es *Sphingomonas*, formado por aerobios estrictos y especies versátiles en cuanto a su nutrición, que están muy distribuidas en medios acuáticos y terrestres, y son notables por su capacidad de metabolizar una extensa gama de compuestos orgánicos que incluye muchos compuestos aromáticos que son contaminantes ambientales frecuentes (como tolueno, nonilfenol, dibenzo-*p*-dioxina, naftaleno y antraceno). Por consiguiente, las esfingomonas han sido muy bien estudiadas como posibles agentes de bioremediación (⇨ Sección 21.5). Estos organismos suelen ser fáciles de cultivar y crecen bien en diversos medios de cultivo complejos.

### MINIRREVISIÓN

- ¿De qué manera las especies de *Wolbachia* pueden afectar a los insectos?
- ¿Qué organismos pueden formar las manchas rosadas que se encuentran en los bordes de una bañera? ¿Cómo intentaría cultivar estos organismos?

## 15.2 *Betaproteobacteria*

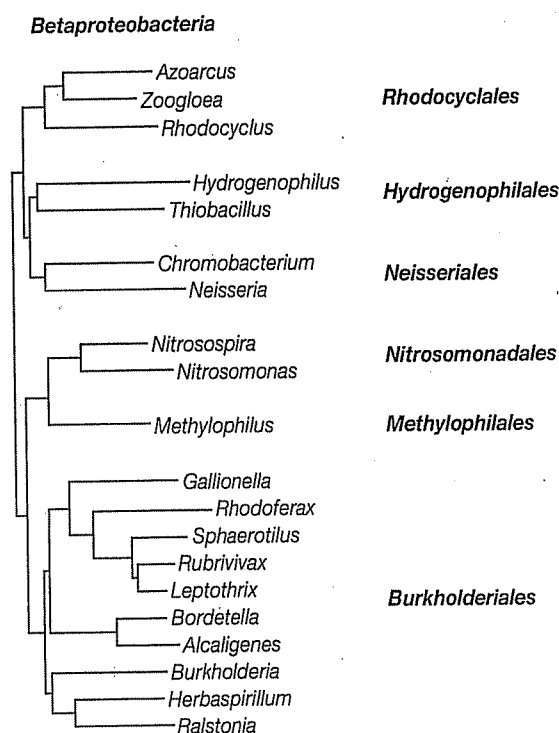
Con casi 500 especies descritas, las *Betaproteobacteria* son la tercera clase más extensa de *Proteobacteria* (Figura 15.7). Presentan una inmensa variedad de diversidad funcional (Figura 15.2 y ⇨ Figura 14.1) y muchas especies de este grupo ya se han considerado en el Capítulo 14. La clase *Betaproteobacteria* tiene seis órdenes, que contienen muchas especies descritas. Nos centraremos en ellos; son: *Burkholderiales*, *Hydrogenophila*, *Methylophilales*, *Neisseriales*, *Nitrosomonadales*, y *Rhodocyclales*.

### *Burkholderiales*

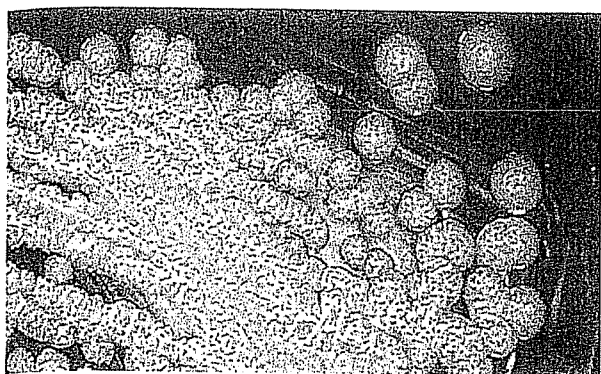
**Género principal:** *Burkholderia*

Las *Burkholderiales* son especies que presentan una gran variedad de propiedades metabólicas y ecológicas. Hay especies quimioorganótrofas que son aerobias estrictas, facultativas o anaerobias estrictas, otras son fotótrofas anoxigénicas, quimio-litótrofas estrictas o facultativas, fijadoras de nitrógeno de vida libre, y patógenas de plantas, de animales o de humanos.

El género tipo de las *Burkholderiales* es *Burkholderia*, que agrupa diversas especies quimioorganótrofas con metabolismo respiratorio estricto. Todas las especies pueden crecer aeróbicamente, aunque algunas también lo hacen anaeróbicamente con nitrato como aceptor de electrones, y muchas cepas son capaces de fijar  $N_2$ . La versatilidad metabólica de las especies de *Burkholderia* respecto a los compuestos orgánicos, y en particular respecto a los aromáticos, ha despertado interés en su uso en procesos de biorremediación (⇨ Sección 21.5). Algunas cepas de *Burkholderia* también inducen el crecimiento en plantas. Sin embargo, muchas pueden ser patógenas para las plantas o para los animales.



**Figura 15.7 Principales órdenes de *Proteobacteria* incluidos en la clase *Betaproteobacteria*.** El árbol filogenético se dedujo de las secuencias de genes del rRNA 16S de géneros representativos de *Betaproteobacteria*. Los nombres de los órdenes se indican en negrita.



**Figura 15.8** Colonias de *Burkholderia*. Fotografía de colonias de *B. cepacia* creciendo en un medio sólido.

Una de las especies patógenas mejor conocidas es *Burkholderia cepacia*, que es fundamentalmente una bacteria de suelos, pero también un patógeno oportunista (Figura 15.8). A menudo se encuentra en la rizosfera de las plantas y puede producir compuestos antifúngicos, así como contra nematodos, por lo que su capacidad para colonizar las raíces de las plantas supone una protección que favorece el crecimiento de la planta. Sin embargo, *B. cepacia* también puede ser un patógeno vegetal en determinadas circunstancias, y es la principal causa de la podredumbre de la cebolla. Esta especie también ha emergido como oportunista en infecciones hospitalarias humanas y es difícil de erradicar de los ambientes clínicos. *Burkholderia cepacia* puede ocasionar infecciones pulmonares secundarias en pacientes inmunodeprimidos, o que padezcan neumonía o fibrosis quística. Su capacidad para formar biofilms en el pulmón y su resistencia natural a muchos antibióticos hace que este organismo sea particularmente peligroso para los pacientes con fibrosis quística (↗ Sección 19.4).

### Rhodocyclales

**Géneros principales:** *Rhodocyclus*, *Zoogloea*

Como las *Burkholderiales*, el orden *Rhodocyclales* contiene especies con características metabólicas y ecológicas muy diversas. El género tipo de este orden es *Rhodocyclus*, una bacteria roja no del azufre (↗ Sección 14.5). Como la mayoría de las bacterias rojas no del azufre, las especies de *Rhodocyclus* crecen mejor como fotoheterótrofas, pero muchas pueden crecer también como fotoautótrofas con  $H_2$  como donador de electrones. Hay especies que pueden crecer también mediante respiración en la oscuridad, pero normalmente se encuentran en ambientes anóxicos iluminados y con materia orgánica presente.

*Zoogloea* es otro género importante de las *Rhodocyclales*. Comprende especies aerobias y quimioorganótrofas que son peculiares por producir una espesa cápsula gelatinosa que mantiene unidas las células en una matriz compleja que muestra ramificaciones y proyecciones en forma de dedo. Esta matriz gelatinosa puede causar *floculación*, es decir, la formación de partículas macroscópicas que sedimentan en la solución. *Zoogloea ramigera* es particularmente importante en la depuración aerobia de aguas residuales (↗ Sección 21.6), porque degrada gran cantidad del carbono orgánico de dichas aguas y favorece la floculación y la sedimentación, que son pasos esenciales en la purificación del agua.

### Neisseriales

**Géneros principales:** *Chromobacterium*, *Neisseria*

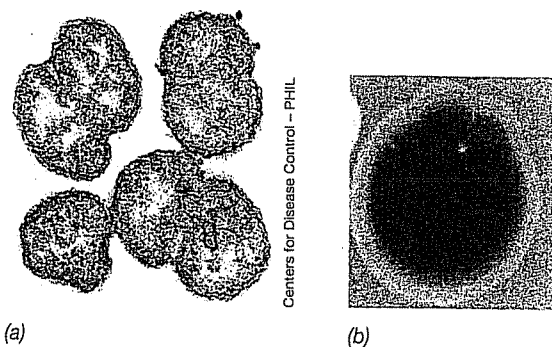
El orden *Neisseriales* comprende al menos 29 géneros de quimioorganótrofos diversos. Las especies mejor conocidas se incluyen en los géneros *Neisseria* y *Chromobacterium*. Las especies de *Neisseria*, que son siempre cocos (Figura 15.9a), se aíslan con frecuencia de animales y algunas son patógenas. Otras son saprófitas de vida libre y se encuentran en la cavidad oral y en otras zonas húmedas del cuerpo de los animales. Algunas son patógenos importantes, como *Neisseria meningitidis*, que puede causar una inflamación grave de las meninges, a veces mortal (meningitis, ↗ Sección 29.5). Trataremos la microbiología clínica de *Neisseria gonorrhoeae* —el agente causal de la gonorrea— en la Sección 27.3, y la patogenia de esta enfermedad en la Sección 29.12.

*Chromobacterium* está estrechamente relacionado con *Neisseria*, pero tiene una morfología de bacilo. La especie más conocida es *C. violaceum*, un organismo pigmentado de color morado (Figura 15.9b) que se encuentra en suelos y aguas, y ocasionalmente en heridas purulentas en humanos y en otros animales. *Chromobacterium violaceum* y algunas otras cromobacterias producen el pigmento *violaceína* (Figura 15.9b), que es insoluble en agua y presenta propiedades antimicrobianas y antioxidantes. *Chromobacterium* es aerobio facultativo, crece por fermentación de azúcares y aeróbicamente con diversas fuentes de carbono.

### Hydrogenophilales, Methylophilales y Nitrosomonadales

**Géneros principales:** *Hydrogenophilus*, *Thiobacillus*, *Methylophilus*, *Nitrosomonas*

Estos tres órdenes contienen organismos con capacidades metabólicas bastante especializadas, que incluyen quimiolitótrofos y metilitótrofos; la mayoría son aerobios estrictos y muchos son autótrofos. *Hydrogenophilus thermoluteolus* es un aerobio estricto que puede crecer como quimiolitótrofo usando  $H_2$  como donador de electrones en la respiración (↗ Secciones 13.7 y 14.16) y el ciclo de Calvin para fijar  $CO_2$ . Esta especie es un quimiolitótrofo facultativo y puede crecer también como quimioorganótrofo con fuentes de carbono sencillas. *Thiobacillus* es otro género importante de las *Hydrogenophilales* y sus especies pueden ser quimioorganótrofas o quimiolitótrofas. Las



**Figura 15.9** *Neisseria* y *Chromobacterium* (a) Microfotografía electrónica de transmisión de células de *Neisseria gonorrhoeae*, que muestran la típica disposición de las células en diplococos. (b) Una gran colonia de *Chromobacterium violaceum*.

especies quimiolitótrofas de *Thiobacillus* son bacterias del azufre (↗ Secciones 13.8 y 14.11) que oxidan compuestos reducidos de azufre como donadores de electrones y crecen mediante respiración aerobia o desnitrificación (↗ Secciones 13.17 y 14.13). Algunas especies también pueden fijar CO<sub>2</sub> por el ciclo de Calvin y se encuentran por lo general en suelos, manantiales de aguas sulfurosas, hábitats marinos y otros lugares donde haya disponibles compuestos reducidos de azufre.

Los órdenes *Methylophilales* y *Nitrosomonadales* comprenden microorganismos de metabolismo especializado. Las especies de *Methylophilus* son metilótrofos obligados o facultativos (↗ Sección 14.17), que crecen con metanol o con otros compuestos C<sub>1</sub>, pero no con metano. Las especies que son facultativas pueden crecer como quimiorganótrofos mediante respiración aerobia de azúcares sencillos. El orden *Nitrosomonadales* agrupa bacterias quimiolitótrofas estrictas que oxidan amoníaco, y los géneros principales son *Nitrosomonas* y *Nitrospira* (↗ Sección 14.13).

### MINIRREVISIÓN

- Indique tres especies de *Betaproteobacteria* que sean patógenas para los humanos.
- Señale tres géneros de *Betaproteobacteria* que contengan quimiolitótrofos.

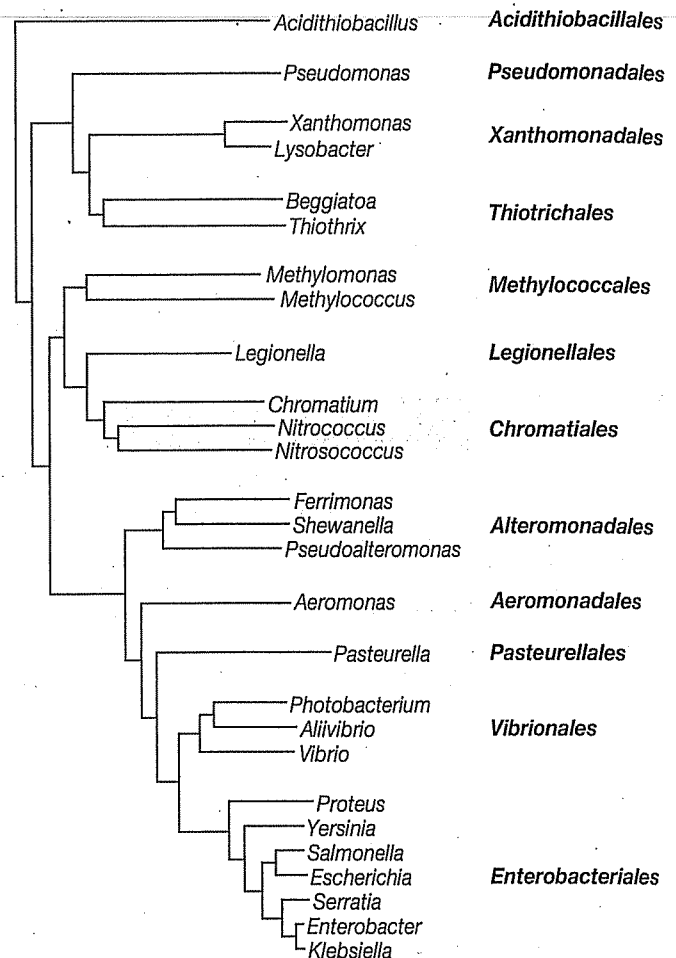
## 15.3 Gammaproteobacteria- Enterobacteriales

**Géneros principales:** *Enterobacter*, *Escherichia*, *Klebsiella*, *Proteus*, *Salmonella*, *Serratia*, *Shigella*

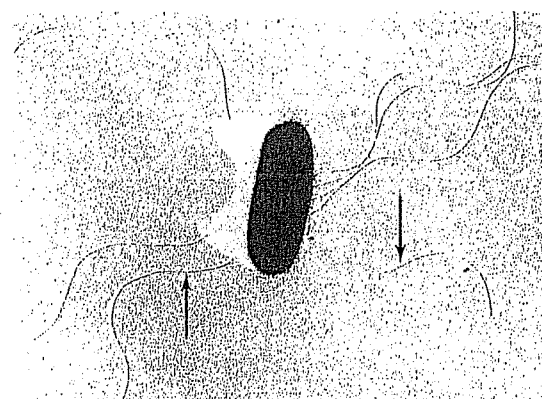
Las *Gammaproteobacteria* constituyen la clase más extensa y variada de las *Proteobacteria*, y contienen casi la mitad de las bacterias descritas del filo. La clase comprende más de 1.500 especies descritas en sus 15 órdenes (Figura 15.10, Figura 15.1b). Son especies con propiedades metabólicas y ecológicas muy variadas (Figura 15.2 y ↗ Figura 14.1) y algunas son patógenos humanos bien conocidos. Los miembros de este grupo pueden ser fotótrofos (como las bacterias rojas del azufre, ↗ Sección 14.4), quimiorganótrofos o quimiolitótrofos y pueden presentar metabolismo respiratorio o fermentador. Suelen crecer con facilidad en medios de cultivo en el laboratorio, y pueden aislarse de una gran diversidad de hábitats. En esta sección consideraremos las *Enterobacteriales*, uno de los órdenes más extensos y mejor conocidos dentro de las *Gammaproteobacteria*.

Las *Enterobacteriales*, comúnmente llamadas **bacterias entéricas**, comprenden un grupo filogenético relativamente homogéneo dentro de las *Gammaproteobacteria* formado por bacilos gramnegativos aerobios facultativos, que no esporulan y que son inmóviles o móviles por flagelos peritricos (Figura 15.11). Para diferenciar las bacterias entéricas de otras muchas *Gammaproteobacteria* se usan la prueba de la oxidasa y la prueba de la catalasa, que son ensayos rutinarios para caracterizar bacterias (↗ Sección 27.3). La prueba de la oxidasa determina la presencia de la citocromo *c*-oxidasa, una enzima presente en muchas bacterias respiradoras. La prueba de la catalasa detecta la enzima catalasa, que detoxifica el peróxido de hidrógeno y

### Gammaproteobacteria



**Figura 15.10 Principales órdenes de *Proteobacteria* incluidos en la clase *Gammaproteobacteria*.** El árbol filogenético se dedujo de las secuencias de genes del rRNA 16S de géneros representativos de *Gammaproteobacteria*. Los nombres de los órdenes se indican en negrita.



**Figura 15.11 Bacteria entérica productora de butanodiol.**

Microfotografía electrónica de una preparación de células de la enterobacteria productora de butanodiol *Erwinia carotovora*. La célula mide aproximadamente 0,8 µm de ancho. Obsérvense los flagelos peritricos (flechas) típicos de bacterias entéricas.

que se encuentra en bacterias que crecen en presencia de oxígeno (↗ Sección 5.16 y Figura 5.31). Las bacterias entéricas son oxidasa negativas y catalasa positivas. También producen ácido a partir de la glucosa y reducen nitratos pero solo hasta

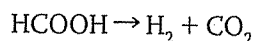
nitritos. Tienen exigencias nutricionales relativamente sencillas y fermentan azúcares originando productos finales variados.

Entre las bacterias entéricas hay muchas especies patógenas para los humanos, para otros animales o para plantas, y otras tienen importancia industrial. *Escherichia coli*, que es el organismo mejor conocido, es la bacteria entérica clásica. Por su importancia médica, se han estudiado con detalle muchas bacterias entéricas, y se ha descrito un gran número de géneros y especies, principalmente para facilitar su identificación en microbiología clínica. Sin embargo, como las bacterias entéricas guardan una estrecha relación genética, su identificación correcta presenta con frecuencia una considerable dificultad. En los laboratorios clínicos, la identificación suele basarse en el análisis combinado de un número elevado de pruebas diagnósticas realizadas utilizando kits miniaturizados de medios para diagnóstico, junto a análisis inmunológicos y genómicos para identificar proteínas distintivas o genes de una especie concreta (Capítulo 27).

### Tipos de fermentación en las bacterias entéricas

Una importante característica taxonómica que distingue los diversos géneros de bacterias entéricas es el tipo y la proporción de los productos finales que se generan durante la fermentación de la glucosa. Se conocen dos tipos generales de fermentación, la *fermentación ácido-mixta* y la *fermentación butanodiolica* (Figura 15.12).

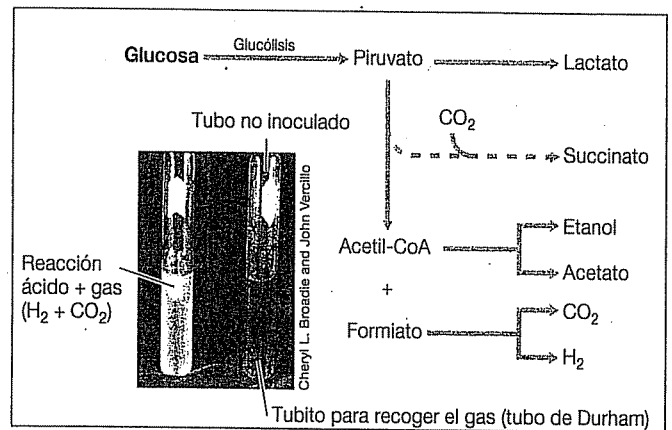
En la fermentación ácido-mixta se forman cantidades significativas de tres ácidos: acético, láctico y succínico. También se forma etanol,  $\text{CO}_2$  y  $\text{H}_2$ , pero no butanodiol. En la fermentación butanodiolica se forman pequeñas cantidades de ácidos y los principales productos son butanodiol, etanol,  $\text{CO}_2$  y  $\text{H}_2$  (véase Figura 13.32). Como consecuencia de la fermentación ácido-mixta se forman cantidades iguales de  $\text{CO}_2$  y  $\text{H}_2$ , mientras que en la fermentación butanodiolica se produce mucho más  $\text{CO}_2$  que  $\text{H}_2$ . Esto se debe a que los fermentadores de tipo ácido-mixto solo producen  $\text{CO}_2$  a partir del ácido fórmico, por medio de la enzima formato-hidrogenoliasa:



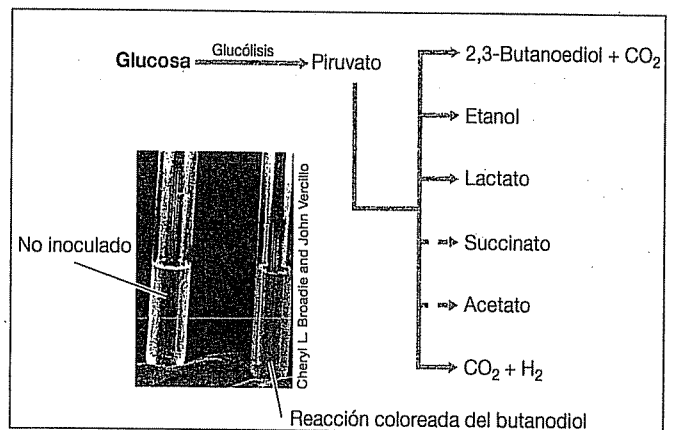
Esta reacción produce cantidades equimoleculares de  $\text{CO}_2$  y  $\text{H}_2$ . Los fermentadores de tipo butanodiolico también producen  $\text{CO}_2$  y  $\text{H}_2$  a partir del ácido fórmico, pero originan dos moléculas más de  $\text{CO}_2$  durante la formación de cada molécula de butanodiol (Figura 15.12b). La fermentación butanodiolica es característica de *Enterobacter*, *Klebsiella*, *Erwinia* y *Serratia*, mientras que la fermentación ácido-mixta se presenta en *Escherichia*, *Salmonella*, *Shigella*, *Citrobacter*, *Proteus* y *Yersinia*.

### Fermentación ácido-mixta: *Escherichia*, *Salmonella*, *Shigella* y *Proteus*

Las especies de *Escherichia* son habitantes casi universales del intestino humano y de otros animales de sangre caliente, aunque no son los organismos dominantes en dicho hábitat. *Escherichia* puede desempeñar un papel nutritivo en el intestino, donde sintetiza vitaminas, en particular la vitamina K. Como aerobio facultativo, probablemente ayuda a consumir  $\text{O}_2$  y hacer anóxico el intestino. Las cepas silvestres de *Escherichia* no suelen requerir factores de crecimiento, y pueden crecer con muchos tipos de fuente de carbono y energía como azúcares, aminoácido o ácidos orgánicos.



(a) Fermentación ácido-mixta (por ejemplo, *Escherichia coli*)



(b) Fermentación butanodiolica (por ejemplo, *Enterobacter aerogenes*)

**Figura 15.12 Tipos de fermentación entérica.** Distinción entre (a) la fermentación ácido-mixta y (b) la fermentación butanodiolica, en enterobacterias (véase Figura 13.32). Las flechas gruesas marcan las reacciones que dan lugar a los principales productos. Las flechas discontinuas marcan los productos secundarios. (a) La foto muestra la producción de ácido (amarillo) y gas (en el tubo de Durham invertido) en un cultivo de *Escherichia coli* que lleva a cabo una fermentación ácido-mixta (el tubo de color más oscuro no está inoculado). (b) La foto muestra el color rojo-rosado en la prueba de Voges-Proskauer (VP), lo que indica producción de butanodiol, como consecuencia del crecimiento de *Enterobacter aerogenes*. El tubo izquierdo (amarillo) no está inoculado. Obsérvese que la fermentación ácido-mixta produce menos  $\text{CO}_2$  pero más productos ácidos a partir de glucosa que la fermentación del butanodiol.

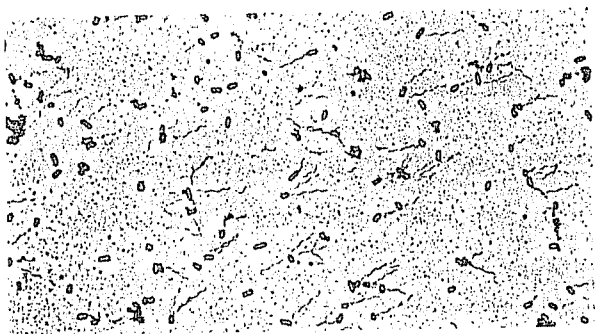
Algunas cepas de *Escherichia* son patógenas y causan enfermedades diarreicas, especialmente en la infancia; las diarreas son un importante problema de salud pública en países en vías de desarrollo (véase Sección 31.11). *Escherichia* es también una causa importante de infecciones urinarias en las mujeres. Las cepas enteropatógenas de *E. coli* son cada vez más frecuentes como causa de infecciones gastrointestinales y fiebre generalizada. Algunas cepas, como las *E. coli* enterohemorrágicas, con la cepa O157:H7 como representante importante, causan brotes esporádicos de enfermedades graves transmitidas por alimentos. La infección se debe principalmente al consumo de alimentos contaminados, como carne picada cruda o poco cocinada, leche no pasteurizada o agua contaminada. En un pequeño porcentaje de casos, *E. coli* O157:H7 origina complicaciones que pueden ser letales debido a la producción de una enterotoxina muy potente.

*Salmonella* y *Escherichia* guardan una estrecha relación. Sin embargo, a diferencia de *Escherichia*, las especies de *Salmonella*



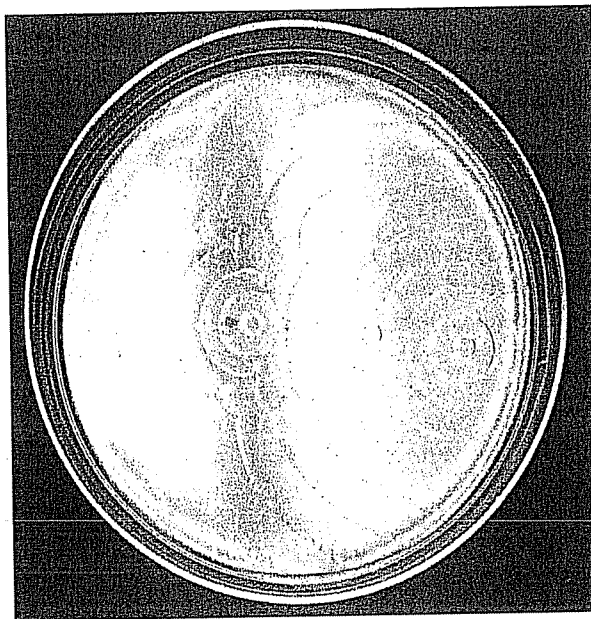
son casi siempre patógenas para los humanos o para otros animales de sangre caliente (*Salmonella* también se encuentra en el intestino de animales de sangre fría, como tortugas o lagartos). En los humanos, las enfermedades más frecuentes causadas por salmonelas son la fiebre tifoidea y gastroenteritis (⇨ Secciones 31.5 y 31.10). Las shigelas también guardan una estrecha relación con *Escherichia*; los análisis genómicos indican que *Shigella* y *Escherichia* han intercambiado un número significativo de genes por transmisión horizontal. No obstante, a diferencia de *Escherichia*, las especies de *Shigella* son normalmente patógenas para los humanos, y causa una gastroenteritis grave llamada *dysenteria bacilar*. Un buen ejemplo de esto es *Shigella dysenteriae*, que se transmite por la alimentación y por el agua. Esta bacteria, que contiene una endotoxina, invade las células del epitelio intestinal y excreta una neurotoxina que causa un dolor intestinal agudo.

El género *Proteus* normalmente presenta células con una gran motilidad (Figura 15.13) y que producen la enzima *ureasa*. A diferencia de *Salmonella* y *Shigella*, *Proteus* tiene una relación lejana con *E. coli*. *Proteus* origina con frecuencia infecciones de las vías urinarias en los humanos y probablemente saque provecho de su gran capacidad para degradar la urea mediante



(a)

D. E. Snyder



(b)

James Shapiro

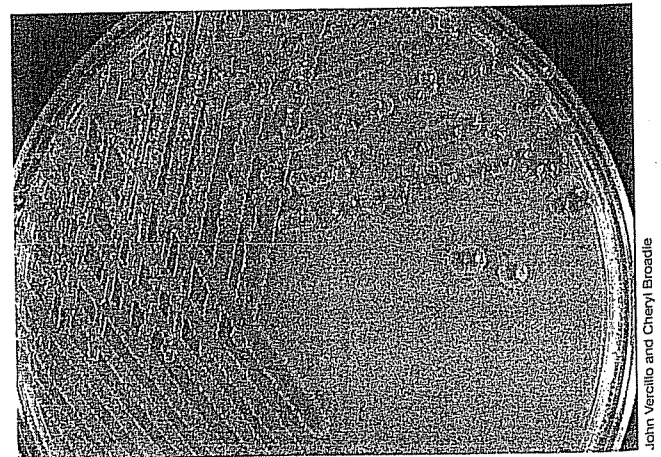
**Figura 15.13 Desplazamiento en enjambre de *Proteus*.** (a) Células de *Proteus mirabilis* marcadas con una tinción flagelar; los flagelos peritricos de cada célula se agrupan en un haz para rotar en sincronía. (b) Foto de una colonia con desplazamiento en enjambre de *Proteus vulgaris*. Obsérvense los anillos concéntricos.

la ureasa. Debido a la gran motilidad de las células de *Proteus*, las colonias que crecen en medio sólido suelen mostrar un fenotipo característico en enjambre (*swarming*) (Figura 15.13b). Las células del borde de la colonia en crecimiento se desplazan más deprisa que las del centro de la colonia. Las del borde se desplazan en masa a una corta distancia de la colonia y luego sufren su motilidad se reduce, se detienen y se dividen, formando una nueva población de células móviles, que de nuevo se desplazan en masa. Como consecuencia, la colonia madura se muestra como una serie de círculos concéntricos, que corresponden a altas concentraciones de células que alternan con bajas concentraciones celulares (Figura 15.13b).

### Fermentación butanodiólica: *Enterobacter*, *Klebsiella* y *Serratia*

Los fermentadores butanodiólicos suelen guardar una relación más estrecha entre sí que con los que tienen fermentación ácido-mixta, lo que concuerda con las diferencias fisiológicas que muestran (Figura 15.12). *Enterobacter aerogenes* es una especie corriente en el agua y en aguas residuales así como en el intestino de animales de sangre caliente y de vez en cuando causa infecciones urinarias. Una especie de *Klebsiella*, *K. pneumoniae*, causa a veces neumonías en los humanos, pero las klebsiellas se encuentran más frecuentemente en el suelo y en el agua. La mayoría de las cepas de *Klebsiella* también fijan nitrógeno (⇨ Sección 3.17), una propiedad que no es característica de otras bacterias entéricas.

El género *Serratia* forma una serie de pigmentos pirrólicos rojos llamados *prodigiosinas* (Figura 15.14). Las prodigiosinas se producen durante la fase estacionaria como metabolitos secundarios y son de interés porque contienen un anillo pirrólico que también se encuentra en los pigmentos que transfieren energía: porfirinas, clorofilas, bacterioclorofilas y ficobilinas (⇨ Secciones 13.1-13.3). Sin embargo, no está claro si la prodigiosina desempeña algún papel en la transferencia de energía y se desconoce su función exacta. Se pueden aislar especies de *Serratia* del agua y del suelo, así como del intestino de varios insectos y vertebrados, y en ocasiones del intestino humano. *Serratia marcescens* es también un patógeno humano y puede causar infecciones en muchas partes del cuerpo. Se la relaciona con infecciones causadas por algunas técnicas médicas invasivas y es un contaminante ocasional de líquidos intravenosos.



John Vercillo and Cheryl Broadie

**Figura 15.14 Colonias of *Serratia marcescens*.** La pigmentación rojo-anaranjada se debe al pigmento pirrólico prodigiosina.

## MINIRREVISIÓN

- ¿Qué es una fermentación ácido-mixta y que significado tiene para las bacterias entéricas?
- ¿Qué propiedades emplearía para distinguir entre *Escherichia coli* y *Klebsiella pneumoniae*?

## 15.4 Gammaproteobacteria-Pseudomonadales y Vibrionales

### Géneros principales: *Allivibrio*, *Pseudomonas*, *Vibrio*

La diversidad filogenética y metabólica de las *Gammaproteobacteria* hace difícil la selección de muchas especies notables en esta clase de *Proteobacteria*. Aquí nos centraremos en las *Pseudomonadales* y las *Vibrionales*, ya que estos grupos (junto con las *Enterobacteriales*) representan tres de los órdenes más abundantes y frecuentes de las *Gammaproteobacteria* (Figura 15.10).

### *Pseudomonadales*

Las *Pseudomonadales* son bacterias exclusivamente quimioorganótrofas que realizan metabolismo respiratorio. Todas las especies pueden crecer como aerobias y normalmente son oxidasa y catalasa positivas, aunque algunas pueden también respirar anaeróbicamente con nitrato como aceptor de electrones. La mayoría de las especies pueden usar una gran diversidad de compuestos orgánicos como fuente de carbono y energía para el crecimiento. Estos organismos son muy frecuentes en el suelo y en sistemas acuáticos, y muchas especies causan enfermedades a plantas y animales, incluidos los humanos. El género tipo es *Pseudomonas* y las especies principales se definen según la filogenia y diversas propiedades fisiológicas y fenotípicas, como se indica en la Tabla 15.2. El término **pseudomonas** se usa

a menudo para describir cualquier bacilo gramnegativo aerobio y con flagelación polar que puede usar varias fuentes de carbono. Tipos de *pseudomonas* pueden encontrarse en diferentes grupos de *Proteobacteria*, pero aquí consideraremos tan solo aquellos organismos que pertenecen al orden *Pseudomonadales*.

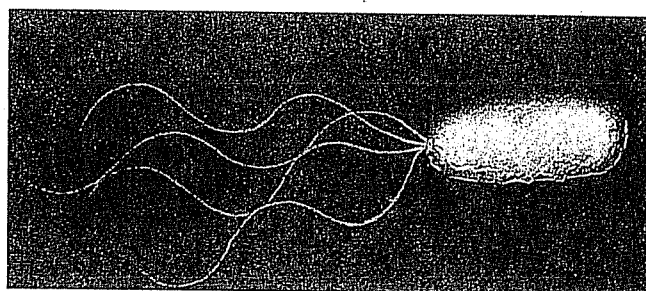
Varias especies de *Pseudomonas* son patógenas (Tabla 15.2). Entre estas, *Pseudomonas aeruginosa* (Figura 15.15) produce frecuentemente infecciones urinarias y respiratorias en los humanos. *Pseudomonas aeruginosa* no es un patógeno estricto, sino más bien un oportunista, que inicia las infecciones en individuos con el sistema inmunitario debilitado. Es una causa frecuente de infecciones hospitalarias (nosocomiales), por el uso de catéteres, traqueotomías, punciones lumbares o infusiones intravenosas (gota a gota) y a menudo se encuentra en pacientes sometidos a tratamientos prolongados con inmunosupresores. También es un patógeno frecuente en pacientes que reciben tratamiento por quemaduras graves u otros daños traumáticos en la piel, y en personas afectadas de fibrosis quística. Además de producir infecciones localizadas, *P. aeruginosa* también puede causar infecciones sistémicas, por lo general en individuos que padecen lesiones cutáneas extensas.

*Pseudomonas aeruginosa* es resistente a muchos de los antibióticos usados normalmente, de modo que el tratamiento de estas infecciones suele ser difícil. La resistencia se debe normalmente a un plásmido de resistencia (plásmido R) (véase Secciones 4.3 y 27.17), cuyos genes codifican proteínas que desactivan diversos antibióticos o los transportan fuera de la célula. La polimixina, que es un antibiótico de uso poco corriente en humanos porque es tóxico, resulta eficaz contra *P. aeruginosa* y se emplea en situaciones médicas críticas.

Algunas especies de *Pseudomonas* son organismos patógenos de plantas (fitopatógenas) bien conocidos (Tabla 15.2). Las especies fitopatógenas habitan frecuentemente en plantas no hospedadoras (en las que los síntomas de la enfermedad no son aparentes) y desde allí se transmiten a las hospedadoras, donde inician la infección. Los síntomas de la enfermedad varían considerablemente según la especie fitopatógena concreta y la planta hospedadora. El patógeno libera toxinas, enzimas líticas, factores de crecimiento y otras sustancias que destruyen o deforman el tejido vegetal liberando nutrientes para uso de la bacteria. En muchos casos los síntomas de la enfermedad ayudan a identificar el patógeno. Así, *P. syringae* suele aislarse de hojas que muestran lesiones cloróticas (amarillentas) mientras que *P. marginalis*, un patógeno que produce podredumbre, infecta tallos y brotes, pero raramente hojas.

**Tabla 15.2** Características de algunas especies importantes de *Pseudomonas*

| Especie                        | Características                                                                                                                                                                              |
|--------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <i>Pseudomonas aeruginosa</i>  | Producción de piocianina; crece hasta 43 °C; un único flagelo polar; desnitrificante; principalmente organismo del suelo, pero también frecuente en infecciones hospitalarias (nosocomiales) |
| <i>Pseudomonas fluorescens</i> | No produce piocianina ni crece a 43 °C; penacho de flagelos polares; principalmente organismo del suelo, raramente patógeno                                                                  |
| <i>Pseudomonas marginalis</i>  | Degrada pectina, causa podredumbre en varias plantas                                                                                                                                         |
| <i>Pseudomonas putida</i>      | Similar a <i>P. fluorescens</i> , pero no degrada la gelatina y crece con bencilamina                                                                                                        |
| <i>Pseudomonas syringae</i>    | No tiene arginina dihidrolasa; oxidasa-negativo; patógeno de plantas que causa clorosis y lesiones necróticas en hojas                                                                       |
| <i>Pseudomonas stutzeri</i>    | Saprófito del suelo; potente desnitrificante y no fluorescente                                                                                                                               |



**Figura 15.15** Morfología celular de las pseudomonas. Microfotografía electrónica de transmisión de una célula de *Pseudomonas*. La célula mide aproximadamente 1 µm de diámetro.

## Vibrionales

Las *Vibrionales* comprenden bacilos (rectos y curvados) aerobios facultativos que muestran un metabolismo fermentador. Una importante diferencia entre este grupo y las bacterias entéricas es que los *Vibrio* son oxidasa positivos, mientras que las bacterias entéricas son oxidasa negativas. Aunque las especies de *Pseudomonas* son también oxidasa positivas, no son fermentadoras y por tanto se diferencian claramente de las especies de *Vibrio*. Los géneros mejor conocidos de este grupo son *Vibrio*, *Aliivibrio*, y *Photobacterium*, que contienen varias especies bioluminiscentes (↗ Sección 14.24).

La mayoría de los vibrios y bacterias relacionadas son acuáticos y se encuentran en hábitats marinos, salobres y dulces. *Vibrio cholerae* causa el cólera en los humanos (↗ Secciones 28.10 y 31.3) y no suele causar enfermedades en otros hospedadores. El cólera es una de las enfermedades más comunes en países en vías de desarrollo y se transmite casi exclusivamente por el agua.

*Vibrio parahaemolyticus* vive en ambientes marinos y es la principal causa de gastroenteritis en Japón, donde se consume mucho pescado crudo; este organismo se ha relacionado también con brotes de gastroenteritis en otras partes del mundo, incluidos los Estados Unidos. Se puede aislar directamente del agua marina o de moluscos y crustáceos, y su hábitat principal probablemente sean los animales marinos, mientras que los humanos serían hospedadores accidentales.

## MINIRREVISIÓN

- ¿Qué especie de *Pseudomonas* suele causar infecciones pulmonares en pacientes con fibrosis quística?
- ¿Cuál es la principal característica que podría considerarse para diferenciar cepas de *Pseudomonas* de las de *Vibrio*?

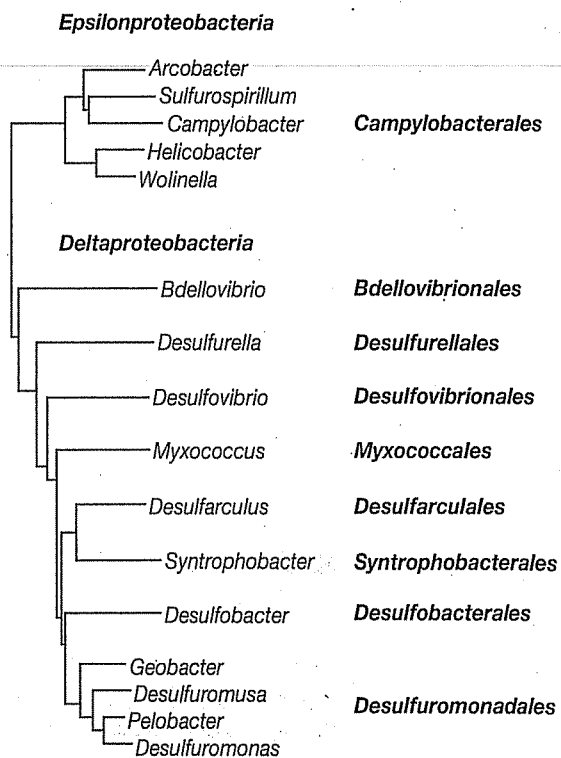
## 15.5 Deltaproteobacteria y Epsilonproteobacteria

Estas clases de *Proteobacteria* contienen menos especies y menor diversidad funcional que las que se encuentran en las *Alpha*-, *Beta*-, y *Gamma*proteobacteria (Figura 15.2 y ↗ Figura 14.1). Las *Deltaproteobacteria* son fundamentalmente bacterias reductoras de sulfato y azufre (↗ Secciones 14.9 y 14.10), reductoras de hierro desasimiladoras (↗ Sección 14.14) y depredadoras de otras bacterias (↗ Sección 14.19). En cambio, las *Epsilonproteobacteria* contienen muchas especies que oxidan el  $H_2S$  producido por las reductoras de sulfato y de azufre. De la última clase de *Proteobacteria*, la clase de las *Zetaproteobacteria*, solo se ha descrito una especie (la oxidadora de hierro *Mariprofundus ferrooxydans*), que ya se ha considerado en el capítulo anterior (↗ Sección 14.15).

### Deltaproteobacteria

**Géneros principales:** *Bdellovibrio*, *Myxococcus*, *Desulfovibrio*, *Geobacter*, *Syntrophobacter*

Dentro de las *Deltaproteobacteria* se han establecido ocho órdenes (Figura 15.16). El orden más extenso y común, que contiene organismos reductores de sulfato, es el de los *Desulfovibrionales*. Estos organismos se cultivan fácilmente a partir de sedimentos marinos y ambientes anóxicos ricos en nutrientes



**Figura 15.16 Principales órdenes de *Proteobacteria* incluidos en las clases *Deltaproteobacteria* y *Epsilonproteobacteria*.** El árbol filogenético se dedujo de las secuencias de genes del rRNA 16S de géneros representativos de *Deltaproteobacteria* y *Epsilonproteobacteria*. Los nombres de los órdenes se indican en negrita.

y que contengan sulfatos. Las especies de este orden suelen ser oxidadoras incompletas (↗ Sección 14.9). Todas usan sulfato como aceptor terminal de electrones y requieren compuestos orgánicos sencillos, como lactato, como fuente de carbono y de energía para el crecimiento. Las especies de los órdenes *Desulfobacterales* y *Desulfarcuales* normalmente también reducen sulfato pero, a diferencia de las *Desulfovibrionales*, estas especies pueden ser oxidadoras completas o incompletas de acetato (↗ Sección 14.9). Además de sulfato, algunas especies de estos tres órdenes también reducen sulfito, tiosulfato o nitrato, y las hay que pueden llevar a cabo algún tipo de fermentación.

El último orden que contiene reductores de sulfato es el de las *Syntrophobacterales*, algunas de cuyas especies, pero no todas, pueden reducir sulfato. Sin embargo, en la naturaleza, estos organismos interaccionan principalmente con bacterias que consumen  $H_2$  en una relación metabólica llamada *sintrófia* (↗ Secciones 13.15 y 20.2). Por ejemplo, una especie sintrófica como *Syntrophobacter wolinii* oxida propionato produciendo acetato,  $CO_2$  y  $H_2$ . Sin embargo, tal tipo de crecimiento solo es posible si en el medio está presente un consumidor de  $H_2$ . Si hay sulfatos, *S. wolinii* puede crecer como reductor de sulfato sin necesidad de un socio. Esta especie también puede crecer sin la necesidad de otro organismo asociado si fermenta piruvato, fumarato o malato.

### Epsilonproteobacteria

**Géneros principales:** *Campylobacter*, *Helicobacter*

El grupo de las *Epsilonproteobacteria* (Figura 15.16) comprendía originalmente solo unas cuantas bacterias patógenas, en concreto, especies de *Campylobacter* y *Helicobacter*. Sin embargo, estudios ambientales de hábitats microbianos marinos y terrestres han

mostrado que en la naturaleza existe una diversidad de *Epsilonproteobacteria*, cuyo número y capacidades metabólicas sugieren que pueden desempeñar funciones ecológicas importantes (Tabla 15.3). Las especies de las *Epsilonproteobacteria* son particularmente abundantes en la interfase entre la zona óxica y la anóxica de los ambientes ricos en azufre, y desempeñan un papel importante en la oxidación de compuestos de azufre en la naturaleza.

### **Campylobacter y Helicobacter**

Estos dos géneros de las *Epsilonproteobacteria* comparten algunas características. Las especies de *Campylobacter* y *Helicobacter* son espirilos móviles gramnegativos, oxidasa y catalasa positivos y la mayoría son patógenas para los humanos y otros animales (Tabla 15.3). Además, estos organismos son también microaerófilos (↗ Sección 5.16), y por tanto deben cultivarse a partir de muestras clínicas con concentraciones bajas de O<sub>2</sub> (3-15 %) y altas de CO<sub>2</sub> (3-10 %).

Se ha descrito más de una docena de especies de *Campylobacter*, que causan una gastroenteritis aguda, y que normalmente se manifiesta por una diarrea sanguinolenta. La patogenia se debe a varios factores, entre ellos una enterotoxina parecida a la toxina colérica. *Helicobacter pylori*, también patógeno, causa gastritis agudas y crónicas que llevan a la formación de úlceras pépticas. Estudiaremos con más detalle estas enfermedades, con su modo de transmisión y síntomas clínicos, en las Secciones 29.10 y 31.12.

### **Sulfurospirillum y Wolinella**

Las especies de *Sulfurospirillum*, género que está relacionado con *Campylobacter*, son microaerófilas, no patógenas y de vida libre, que se encuentran en hábitats marinos y de agua dulce (Tabla 15.3). Estas bacterias también realizan diferentes tipos de respiración anaerobia, usando azufre elemental (S<sup>0</sup>), seleniato o arseniato como aceptores de electrones (↗ Secciones 13.18 y 13.21).

*Wolinella* es una bacteria anaerobia aislada del rumen de bóvidos (Tabla 15.3; ↗ Sección 22.7). A diferencia de otras *Epsilonproteobacteria*, la única especie conocida, *W. succinogenes*, crece mejor como anaerobio y realiza respiración anaerobia usando fumarato o nitrato como aceptores de electrones, y con H<sub>2</sub> o formiato como donadores. Aunque hasta ahora *W. succinogenes* solo se ha encontrado en el rumen, su genoma muestra muchas homologías con los de *Campylobacter* y *Helicobacter*, aunque contiene genes adicionales que codifican la fijación de nitrógeno, muchos mecanismos de transducción de señales y rutas metabólicas casi completas, que están ausentes en esos otros genomas. Esto sugiere que *Wolinella* puede vivir en ambientes diversos fuera del rumen.

### **Epsilonproteobacteria del ambiente**

Además de los géneros representativos cultivables indicados más arriba, y de muchos otros géneros y especies no considerados aquí, dentro de esta clase existen grandes grupos que solo se conocen por las secuencias del RNA 16S obtenidas del ambiente (↗ Sección 18.5). Mediante estudios de secuenciación y los esfuerzos que se están haciendo por cultivarlas, se empieza a ver que las especies de *Epsilonproteobacteria* son ubicuas en ambientes terrestres y marinos en los hábitats donde hay actividades relacionadas con el ciclo del azufre, particularmente en los hábitats de las fuentes hidrotermales de las grandes profundidades marinas, donde se mezclan aguas oxigenadas y aguas ricas en sulfuro (↗ Sección 19.13). Además, se ha encontrado una gran variedad de *Epsilonproteobacteria* no cultivables adheridas a la superficie de animales como el gusano tubular *Alvinella* y la crustáceo *Rimicaris*, que viven próximos a las fuentes hidrotermales. Mediante su metabolismo del azufre, estas bacterias pueden eliminar el H<sub>2</sub>S, que de otro modo sería perjudicial para sus hospedadores, permitiendo así a estos

**Tabla 15.3 Características de los géneros principales de *Epsilonproteobacteria***

| Género                  | Hábitat                                                                                                                                                                                       | Caracteres distintivos                                                                                    | Fisiología y metabolismo                                                                                                                                                        |
|-------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <i>Campylobacter</i>    | Órganos reproductores, cavidad oral e intestino humano y de otros animales; patógeno                                                                                                          | Bacilos delgados curvados en espiral; motilidad a modo de sacacorchos mediante un solo flagelo polar      | Microaerófilo; quimiorganótrofo                                                                                                                                                 |
| <i>Arcobacter</i>       | Hábitats diversos (ambientes de agua dulce, aguas residuales, ambientes salinos, aparato reproductor de animales, plantas); algunas especies son patógenas para los humanos y otros animales. | Bacilos delgados y curvados, móviles por un solo flagelo polar                                            | Microaerófilo; aerotolerante o aerobio; quimiorganótrofo; oxidación de sulfuro a azufre elemental (S <sup>0</sup> ) en algunas especies; una especie es fijadora de nitrógeno   |
| <i>Helicobacter</i>     | Intestino y cavidad oral de los humanos y otros animales; patógeno                                                                                                                            | Bacilares o espirales no flexibles; algunas especies tienen fibras periplasmáticas enrolladas fuertemente | Microaerófilos, quimiorganótrofos; producen mucha ureasa (asimilación del nitrógeno)                                                                                            |
| <i>Sulfurospirillum</i> | En hábitats de aguas dulce o marinas con azufre                                                                                                                                               | Células con forma de vibrio o espiral, móviles por flagelos polares                                       | Microaerófilo; reduce azufre elemental (S <sup>0</sup> )                                                                                                                        |
| <i>Thiovulum</i>        | En hábitats de aguas dulces o marinas con azufre, no aislado en cultivo axénico (Figura 14.29)                                                                                                | Las células contienen gránulos rómbicos de S <sup>0</sup> ; motilidad rápida por flagelos peritricos      | Microaerófilo, quimiolitótrofo oxidador de H <sub>2</sub> S                                                                                                                     |
| <i>Wolinella</i>        | Rumen de los bóvidos                                                                                                                                                                          | Muy móvil con flagelo polar, solo se conoce la especie <i>W. succinogenes</i>                             | Anaerobio; respiración anaerobia con fumarato, nitrato u otros compuestos como aceptores terminales de electrones, y con H <sub>2</sub> o formiato como donadores de electrones |

animales vivir en un ambiente químicamente hostil para ellos (¿? Sección 22.12). La investigación futura sobre la filogenia, la actividad metabólica y la función ecológica de las *Epsilonproteobacteria* probablemente conducirán al descubrimiento de nuevos aspectos apasionantes de la diversidad procariota.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Qué cuatro propiedades metabólicas son comunes en las especies de *Deltaproteobacteria*?
- ¿Por qué es *Wolinella* diferente fisiológicamente dentro de las *Epsilonproteobacteria*?

## II • Firmicutes, Tenericutes y Actinobacteria

Continuamos nuestro viaje por la diversidad filogenética procariota con las bacterias grampositivas de los filos *Actinobacteria* y *Firmicutes*, y el filo *Tenericutes*, que guarda relación con ellos (Figura 15.17). Estos tres filos contienen casi la mitad de todas las especies de *Bacteria* descritas (Figura 15.1b).

En las *Actinobacteria* se incluyen los actinomicetos, un enorme grupo de bacterias del suelo, mayoritariamente filamentosas. Una característica distintiva de las *Actinobacteria* es que contienen genomas de alto contenido en GC y por ello se denominan también **bacterias grampositivas con elevado**

**contenido de GC.** Las *Tenericutes* incluyen células que carecen de pared celular y las *Firmicutes* contienen las bacterias formadoras de endósporas, las bacterias del ácido láctico y varios grupos más. A diferencia de las *Actinobacteria*, los genomas de las *Firmicutes* tienen generalmente menos contenido de GC y son también denominadas **bacterias grampositivas con bajo contenido de GC.**

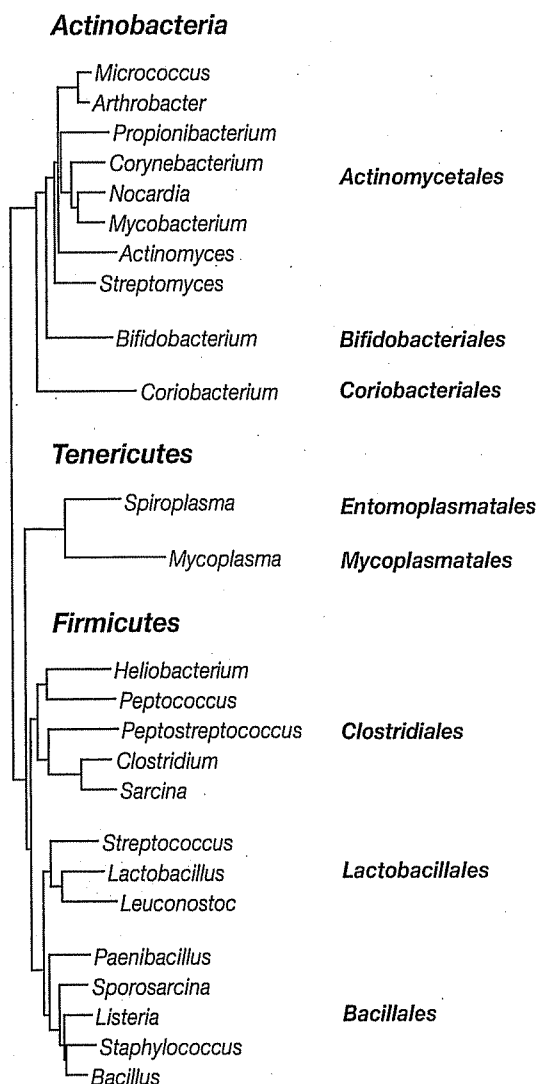
Comenzamos analizando las *Firmicutes* que no forman endósporas.

### 15.6 Firmicutes-Lactobacillales

**Géneros principales:** *Lactobacillus*, *Streptococcus*

El orden de las *Lactobacillales* comprende las **bacterias del ácido láctico**, organismos fermentadores que producen ácido láctico como producto final mayoritario de su metabolismo. Estos organismos se utilizan mucho en la producción y conservación de alimentos. Las bacterias del ácido láctico son bacilos o cocos oxidasa y catalasa negativos, que no esporulan, y muestran un metabolismo exclusivamente fermentador. Todas las bacterias del ácido láctico producen este compuesto como el principal o único producto fermentador. Los miembros de este grupo carecen de porfirinas y citocromos, no realizan fosforilación oxidativa y, por tanto, obtienen energía solo por fosforilación a nivel de sustrato. Sin embargo, a diferencia de muchos anaerobios, la mayoría no son sensibles al oxígeno ( $O_2$ ) y pueden crecer en su presencia, por lo que se llaman **anaerobios aerotolerantes**.

La mayoría de las bacterias del ácido láctico obtienen energía solamente del metabolismo de azúcares y, por consiguiente, su distribución está normalmente limitada a ambientes en los que hay azúcares presentes. Suelen tener limitadas capacidades biosintéticas y sus exigencias nutritivas son complejas, requiriendo aminoácidos, vitaminas, purinas y pirimidinas (por ejemplo, véase la ¿? Tabla 3.2 para *Leuconostoc mesenteroides*). Una diferencia importante para establecer subgrupos entre las bacterias del ácido láctico reside en el tipo de productos formados en la fermentación de los azúcares. Un grupo, los llamados **homofermentadores**, producen un único tipo de compuesto, **ácido láctico**. Otro grupo, los **heterofermentadores**, producen más de un compuesto, principalmente etanol y  $CO_2$ , además de lactato (la ¿? Sección 13.12 proporciona más información sobre las rutas homofermentadora y heterofermentadora).

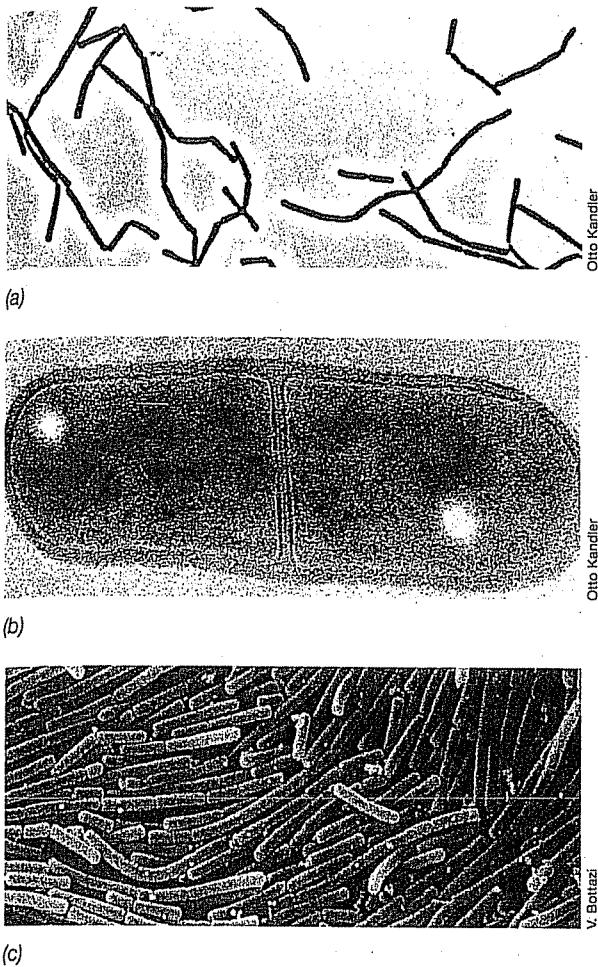


**Figura 15.17 Principales órdenes de bacterias grampositivas y bacterias relacionadas.** El árbol filogenético se dedujo de las secuencias de genes del rRNA 16S de géneros representativos de *Actinobacteria*, *Firmicutes*, y *Tenericutes*. Los nombres de los órdenes se indican en negrita.

### *Lactobacillus*

Los lactobacilos son normalmente bacilos que crecen en cadenas; su morfología puede variar entre bacilos largos y delgados o cortos y curvados (Figura 15.18), y la mayoría son





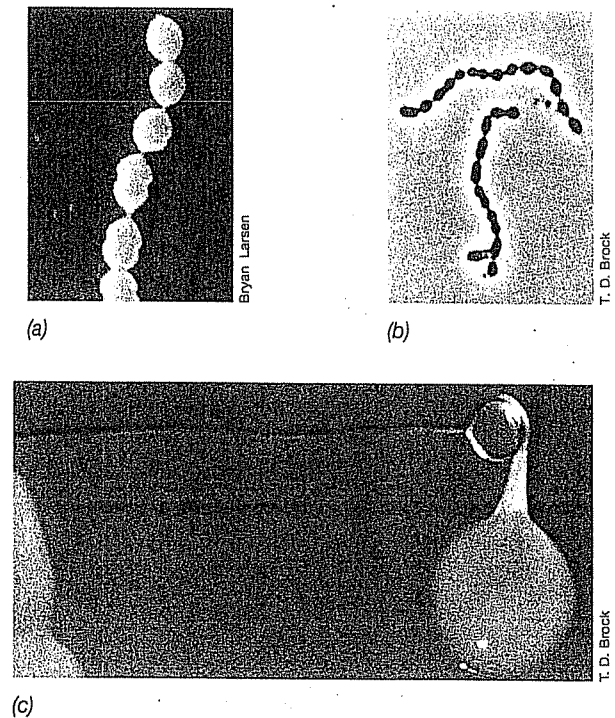
**Figura 15.18 Especies de *Lactobacillus*.** (a) *Lactobacillus acidophilus*, en contraste de fase. Las células miden  $0,75\ \mu\text{m}$  de ancho. (b) *Lactobacillus brevis*, micrografía electrónica de transmisión. Cada célula mide aproximadamente  $0,8 \times 2\ \mu\text{m}$ . (c) *Lactobacillus delbrueckii*, micrografía electrónica de barrido. Cada célula mide aproximadamente  $0,7\ \mu\text{m}$  de diámetro.

homofermentadores. Son comunes en los productos lácteos y algunas cepas se utilizan en la preparación de productos derivados de la leche fermentada. Por ejemplo, *Lactobacillus acidophilus* (Figura 15.18a) se usa en la producción de leche ácida; *Lactobacillus delbrueckii* (Figura 15.18c) en la producción de yogur; y otras especies se emplean en la producción de «coles ácidas», forraje ensilado y encurtidos (↗ Sección 31.6).

Los lactobacilos son normalmente más resistentes a las condiciones ácidas que el resto de bacterias del ácido láctico y pueden crecer bien a valores de pH tan bajos como 4. Por esto, pueden obtenerse en cultivos de enriquecimiento selectivos a partir de productos lácteos y de material vegetal fermentado con medios de cultivo ácidos que contengan carbohidratos. La resistencia de los lactobacilos al ácido les permite continuar creciendo durante las fermentaciones naturales, incluso cuando el pH ha bajado demasiado y no permite el crecimiento de otras bacterias del ácido láctico. Por consiguiente, suelen ser los responsables de las fases finales de la mayoría de las fermentaciones de este tipo. Casi nunca son patógenos.

### ***Streptococcus* y otros cocos**

Los géneros *Lactococcus* y *Streptococcus* (Figura 15.19) contienen especies homofermentadoras de bacterias del ácido láctico de forma cocoide, que viven en hábitats muy variados y



**Figura 15.19 Cocos grampositivos.** (a) *Streptococcus* sp., micrografía electrónica de barrido. (b) *Lactococcus lactis*, micrografía de contraste de fases. Las células tanto en (a) como en (b) miden entre  $0,5$  y  $1\ \mu\text{m}$  de diámetro. (c) Colonia de *Leuconostoc mesenteroides*, que muestra la abundante producción de dextrano por células cultivadas con sacarosa.

llevan a cabo actividades de considerable importancia práctica para los humanos. Algunas especies son patógenas para la especie humana y otros animales (↗ Sección 29.2). Las especies de *Streptococcus* (Figura 15.19a) tienen una morfología celular característica; son cocos que forman cadenas o tétradas por lo que se distinguen fácilmente de los lactobacilos. Como productores de ácido láctico, otros estreptococos desempeñan papeles importantes en la producción de suero de mantequilla (o mazada), forraje ensilado y otros productos fermentados (↗ Sección 31.6); además, determinadas especies producen caries dental (↗ Sección 23.3).

Hay otros géneros de cocos homofermentadores. El género *Lactococcus* (Figura 15.19b) contiene estreptococos de importancia en las industrias lácteas, mientras que *Enterococcus* incluye estreptococos principalmente de origen fecal y que pueden ser patógenos para los humanos. Las especies de los géneros *Peptococcus* y *Peptostreptococcus* son anaerobios estrictos que fermentan proteínas en vez de azúcares.

Los estreptococos se han dividido en dos grupos con especies relacionadas: el subgrupo *pyogenes*, representado por *Streptococcus pyogenes*, que causa infecciones de garganta (↗ Sección 29.2), y el subgrupo *viridans*, caracterizado por *Streptococcus mutans*, que causa la caries dental (↗ Sección 23.3). La hemólisis en agar sangre es importante en la subdivisión del género en especies. Por ejemplo, las especies que producen los factores de virulencia estreptolisina O o S forman colonias rodeadas por una amplia zona de hemólisis completa de los glóbulos rojos cuando se cultivan en agar sangre, una propiedad llamada  $\beta$ -hemólisis (↗ Figura 23.18a). La  $\beta$ -hemólisis es una prueba diagnóstica para estreptococos del subgrupo *pyogenes*. En cambio, los estreptococos del subgrupo *viridans* causan una

hemólisis incompleta en agar sangre, lo que origina un color verdoso del agar bajo las colonias. Los estreptococos también se dividen en grupos inmunológicos (designados por letras como A, B, C, F, G), según la presencia de carbohidratos específicos antigénicos (es decir, sustancias que inducen una respuesta inmunitaria). Los estreptococos  $\beta$ -hemolíticos hallados en los humanos normalmente contienen antígeno del grupo A, mientras que los enterococos contienen antígeno del grupo D.

Los lactococos heterofermentadores forman el género *Leuconostoc*, cuyas cepas producen también los condimentos saborizantes diacetil y acetoina mediante el catabolismo del citrato, y que se usan como cultivos iniciadores en fermentaciones lácticas. Algunas cepas de *Leuconostoc* producen grandes cantidades de un polisacárido viscoso formado por glucosa o fructosa, especialmente cuando se cultivan con sacarosa como fuente de carbono y energía (Figura 15.19c); varios de estos polímeros tienen uso médico como sustitutos del plasma en transfusiones sanguíneas.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Cómo se diferencian fisiológicamente las bacterias homofermentadoras y las heterofermentadoras?
- ¿En qué se distingue *Streptococcus pyogenes* de *Streptococcus mutans*?

## 15.7 Firmicutes-Bacillales y Clostridiales no formadores de endósporas

**Géneros principales:** *Listeria*, *Staphylococcus*, *Sarcina*

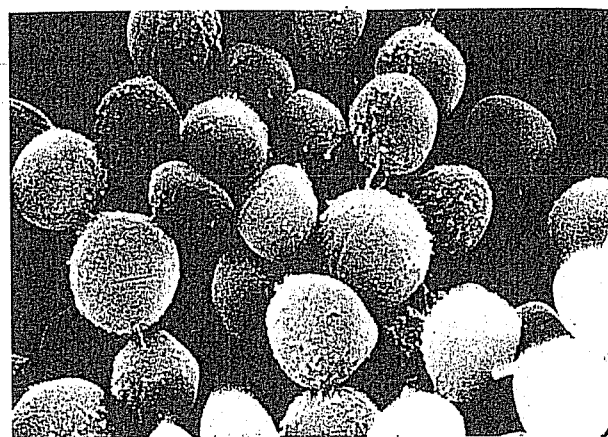
Los Firmicutes que forman endósporas están en los órdenes Bacillales y Clostridiales. Sin embargo, muchos Bacillales y Clostridiales son incapaces de formar endósporas y consideraremos aquí algunos de estos.

### Listeria

El orden Bacillales contiene quimioorganótrofos aerobios y facultativos. En este grupo se encuentran pocos patógenos humanos, pero el género *Listeria* es una notable excepción. Los miembros de *Listeria* son cocobacilos grampositivos, catalasa positivos y aerobios estrictos, que suelen formar cadenas de tres a cinco células (véase Figura 31.16). Aunque se conocen varias especies de *Listeria*, la más destacada es *L. monocytogenes*, porque causa una importante enfermedad transmitida por los alimentos, la listeriosis (véase Sección 31.13). Este organismo se transmite por alimentos contaminados listos para el consumo, como queso o salchichas, y puede causar desde una enfermedad leve a una forma de meningitis mortal. A menudo, las especies de *Listeria* crecen a baja temperatura, lo que permite su crecimiento en alimentos refrigerados.

### Staphylococcus

*Staphylococcus* (Figura 15.20) es un aerobio facultativo que muestra un típico metabolismo respiratorio, pero que puede crecer también por fermentación. Las células suelen disponerse en grupos, a veces con forma de racimo, de donde viene el nombre *staphylo*, y producen ácido a partir de glucosa, tanto



(a)



(b)

**Figura 15.20 Staphylococcus.** (a) Microfotografía electrónica de barrido de células típicas de *Staphylococcus aureus*, que muestran la disposición irregular de los agrupamientos de células. Cada célula mide unos 0,8  $\mu\text{m}$  de diámetro. (b) Microfotografía electrónica de transmisión de una célula en división de *S. aureus*. Obsérvese la gruesa pared celular grampositiva.

aeróbicamente como anaeróbicamente. Las especies de *Staphylococcus* son catalasa positivas y esto permite diferenciarlas de *Streptococcus* y otros géneros de bacterias del ácido láctico. Los estafilococos son relativamente resistentes a potenciales de agua bajos y toleran bastante bien la desecación y concentraciones altas de sal (NaCl). Su capacidad de crecimiento en medios con sal proporciona un método selectivo de aislamiento. Por ejemplo, si un inóculo apropiado, como un frotis epidérmico, suelo seco o polvo de una habitación, se extiende sobre una placa con un medio de agar rico que contenga 7,5 % de NaCl, y la placa se incuba luego aeróbicamente, las colonias predominantes suelen ser cocos grampositivos. Muchas especies son pigmentadas y esto es una ayuda adicional para su selección.

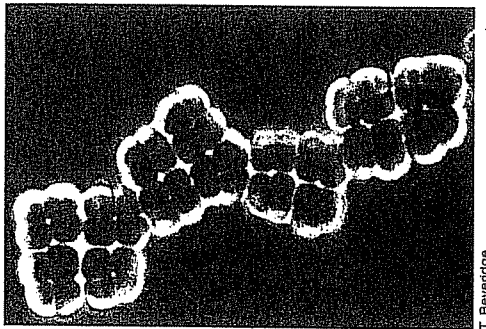
Los estafilococos son comensales y parásitos corrientes de los humanos y de otros animales, y de vez en cuando causan infecciones graves. En los humanos hay dos especies importantes, *Staphylococcus epidermidis*, un organismo no pigmentado

y no patógeno que normalmente se encuentra en la piel y en las membranas mucosas, y *Staphylococcus aureus* (Figura 15.20), con pigmentación amarilla y frecuentemente asociada a condiciones patológicas como forúnculos, espinillas, neumonía, osteomielitis, meningitis y artritis. Estudiaremos la patogenia de *S. aureus* en la Sección 23.2 y las enfermedades estafilocócicas en las Secciones 29.9 y 31.8.

### Sarcina

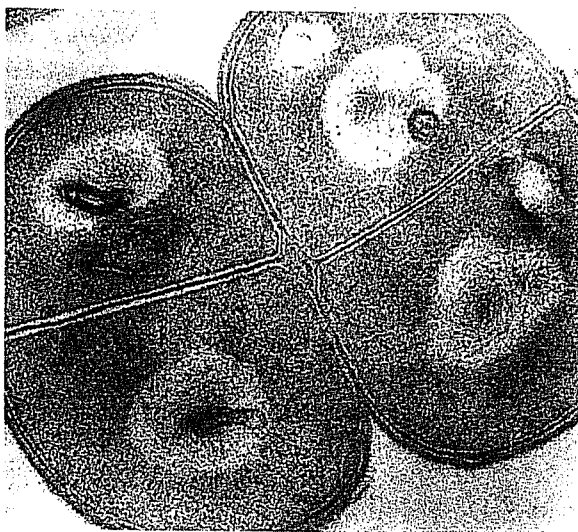
El género *Sarcina* agrupa anaerobios estrictos que son catalasa negativos y se incluye en el orden *Clostridiales*. Las especies de *Sarcina* se dividen en tres planos perpendiculares, lo que origina paquetes de ocho o más células; esto les da una morfología característica (Figura 15.21). También son muy tolerantes al ácido y son capaces de fermentar azúcares y crecer en medios a un pH tan bajo como 2. Las células de una especie, *Sarcina ventriculi*, presentan una gruesa capa fibrosa de celulosa rodeando la pared celular (Figura 15.21b). Las capas celulósicas de células adyacentes se unen formando un material cementante que mantiene unidos paquetes de células de *S. ventriculi*.

Las especies de *Sarcina* se pueden aislar del suelo, barro, heces y contenido estomacal. Por su extremada tolerancia al ácido, *S. ventriculi* es una de las pocas bacterias que pueden habitar y crecer en el estómago de los humanos y de otros animales monogástricos. En el estómago de personas que sufren



(a)

T. Beveridge



(b)

T. Beveridge

**Figura 15.21** *Sarcina*. (a) Microfotografía de contraste de fase de células típicas del coco grampositivo *Sarcina*. Cada célula mide unos 2  $\mu\text{m}$  de diámetro. (b) Micrografía electrónica de una sección fina de *S. ventriculi*. La capa más externa de la célula está compuesta de celulosa.

trastornos gastrointestinales, como ulceraciones del píloro, se observa un rápido crecimiento de esta bacteria. Estas condiciones patológicas retardan el flujo del alimento hacia el intestino y su corrección a menudo requiere tratamiento quirúrgico.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Cómo pueden diferenciarse las especies de *Staphylococcus* de las de *Streptococcus*?
- ¿Qué propiedades diferencian *Sarcina* de *Staphylococcus*?

## 15.3 Firmicutes: Bacillales y Clostridiales formadores de endósporas

**Géneros principales:** *Bacillus*, *Clostridium*, *Sporosarcina*

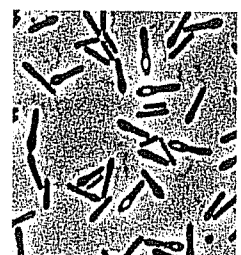
Todas las bacterias formadoras de endósporas son especies grampositivas de las *Bacillales* o las *Clostridiales*. La capacidad de formación de endósporas se originó una sola vez en un antepasado común de las *Bacillales*, las *Clostridiales* y las *Lactobacillales* (Figura 15.17). Sin embargo, muchas *Bacillales* y *Clostridiales*, y el orden *Lactobacillales* completo, no pueden formar endósporas. La capacidad de formación de endósporas requiere muchos genes (→ Secciones 2.16 y 7.11), que no se han adquirido por transferencia horizontal. Por tanto, parece ser que la distribución filogenética de las endósporas contempla muchos casos en los que la capacidad para formar endósporas se ha perdido a lo largo de la evolución.

Las bacterias que forman endósporas (Tabla 15.4) pueden distinguirse entre ellas por su morfología, y por el tamaño y la posición intracelular de la endóspora (Figura 15.22), además de por su relación con el  $\text{O}_2$  y su metabolismo energético. Los dos géneros



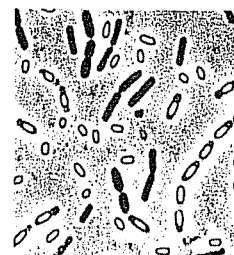
(a)

Hans Hippe



(b)

Hans Hippe



(c)

Hans Hippe

**Figura 15.22** Especies de *Clostridium* y localización de las endósporas. (a) *Clostridium cadaveris*, con endósporas terminales. Cada célula mide unos 0,9  $\mu\text{m}$  de ancho. (b) *Clostridium sporogenes*, endósporas subterminales. Cada célula mide aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de ancho. (c) *Clostridium bifermentans*, endósporas centrales. Cada célula mide aproximadamente 1,2  $\mu\text{m}$  de ancho. Todas las microfotografías son de contraste de fases.

**Tabla 15.4** Principales géneros de bacterias formadoras de endósporas

| Características                                                                              | Género                                                          |
|----------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------|
| <b>I. Bacilos</b>                                                                            |                                                                 |
| Aerobios o facultativos, catalasa-positivos                                                  | <i>Bacillus</i>                                                 |
|                                                                                              | <i>Paenibacillus</i>                                            |
| Microaerófilo, catalasa-negativos; con fermentación ácido láctica homofermentadora           | <i>Sporolactobacillus</i>                                       |
| <b>Anaerobios:</b>                                                                           |                                                                 |
| Reductor de sulfato                                                                          | <i>Desulfotomaculum</i>                                         |
| Noreductores de sulfato, fermentador                                                         | <i>Clostridium</i>                                              |
| Termófilos, temperatura óptima 65-70 °C, fermentador                                         | <i>Thermoanaerobacter</i>                                       |
| Gramnegativo; crece como homoacetógeno con $H_2 + CO_2$                                      | <i>Sporomusa</i>                                                |
| Halófilo, aislado del Mar Muerto                                                             | <i>Sporohalobacter</i>                                          |
| Produce hasta cinco esporas por célula; fija $N_2$                                           | <i>Anaerobacter</i>                                             |
| Acidófilo, pH óptimo 3                                                                       | <i>Alicyclobacillus</i>                                         |
| Alcalófilo, pH óptimo 9                                                                      | <i>Amphibacillus</i>                                            |
| Fotótrofo (Sección 14.8)                                                                     | <i>Heliobacterium</i> , <i>Heliophilum</i> , <i>Heliorestis</i> |
| Sintrófico, degrada ácidos grasos pero solo en co-cultivo con una bacteria que utilice $H_2$ | <i>Syntrophospora</i>                                           |
| Elimina el cloro de clorofenoles por reducción                                               | <i>Desulfitobacterium</i>                                       |
| <b>II. Cocos</b>                                                                             |                                                                 |
| Disposición en tétradas o paquetes, aerobio                                                  | <i>Sporosarcina</i> (Figura 15.24)                              |

más conocidos son *Bacillus*, cuyas especies son aerobias o facultativas, y *Clostridium*, que comprende especies fermentadoras anaerobias estrictas. Todas las bacterias que forman endósporas están relacionadas ecológicamente, puesto que en la naturaleza se encuentran fundamentalmente en el suelo. Incluso las especies que son patógenas para los humanos u otros animales son principalmente organismos saprófitos del suelo que infectan a los animales solo accidentalmente. Por supuesto, la capacidad de producir endósporas resulta ventajosa para los microorganismos del suelo, puesto que el suelo es un ambiente muy variable en cuanto a nutrientes, temperatura y actividad del agua.

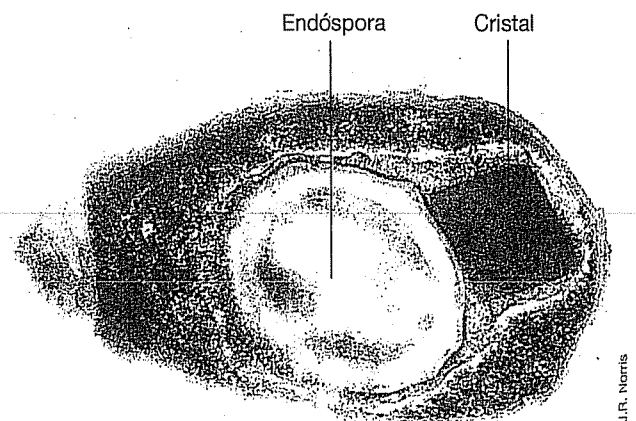
Las bacterias formadoras de endósporas se pueden aislar de forma selectiva a partir del suelo, alimentos, polvo y otros materiales mediante calentamiento de la muestra a 80 °C durante 10 minutos, un tratamiento que mata las células vegetativas pero permite que las endósporas presentes continúen siendo viables. Extendiendo esas muestras tratadas con calor sobre placas con el medio adecuado e incubando aerobia o anaeróbicamente se obtienen de modo selectivo especies de *Bacillus* o *Clostridium*, respectivamente.

### ***Bacillus* y *Paenibacillus***

La Tabla 15.5 presenta una lista de representantes del grupo *Bacillus*. Las especies de *Bacillus* y *Paenibacillus* crecen bien en medios definidos que contengan una adecuada fuente de carbono. Muchos bacilos producen enzimas hidrolíticas extracelulares que hidrolizan polímeros complejos, como polisacáridos, ácidos nucleicos o lípidos, lo que permite que estos organismos utilicen estos productos como fuentes de carbono y donadores de electrones. Muchos producen antibióticos, como la bacitracina, la polimixina, la tirocidina, la gramicidina y la circulina. En

la mayoría, los antibióticos se liberan cuando el cultivo alcanza la fase estacionaria de crecimiento y comienza la esporulación.

Algunos bacilos, especialmente *Paenibacillus popilliae* y *Bacillus thuringiensis*, producen proteínas tóxicas con actividad insecticida. *Paenibacillus popilliae* causa una enfermedad letal llamada enfermedad lechosa en larvas del escarabajo japonés y de otros escarabajos de la familia *Scarabaeidae*. *Bacillus thuringiensis* causa una enfermedad también letal en muchos grupos diferentes de insectos. Estos dos patógenos de insectos forman una proteína cristalina durante la esporulación llamada *cuerpo paraesporal*, que se deposita en el esporangio pero fuera de la propia endóspora (Figura 15.23). En *B. thuringiensis*,



**Figura 15.23** El cristal paraesporal tóxico en el patógeno de insectos *Bacillus thuringiensis*. Microfotografía electrónica de una sección fina de la célula esporulando. La proteína cristalina (toxina Bt) es tóxica para ciertos insectos al causar la lisis de sus células intestinales.

Tabla 15.5 Características de especies representativas de bacilos

| Características                                                                            | Género/especie                         | Posición de la endospora |
|--------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------|--------------------------|
| I. Endosporas ovales o cilíndricas, anaeróbios facultativos, hidrolizan caseína y almidón. |                                        |                          |
| Esporangios no hinchados, pared de la endospora fina                                       |                                        |                          |
| Termófilos y acidófilos                                                                    | <i>Bacillus coagulans</i>              | Central o terminal       |
|                                                                                            | <i>Alicyclobacillus acidocaldarius</i> | Terminal                 |
| Mesófilos                                                                                  | <i>Bacillus licheniformis</i>          | Central                  |
|                                                                                            | <i>Bacillus cereus</i>                 | Central                  |
|                                                                                            | <i>Bacillus anthracis</i>              | Central                  |
|                                                                                            | <i>Bacillus megaterium</i>             | Central                  |
|                                                                                            | <i>Bacillus subtilis</i>               | Central                  |
| Patógenos de insectos                                                                      | <i>Bacillus thuringiensis</i>          | Central                  |
| Esporangios claramente hinchados, pared de la espora gruesa                                |                                        |                          |
| Termófilos                                                                                 | <i>Geobacillus stearothermophilus</i>  | Terminal                 |
| Mesófilos                                                                                  | <i>Paenibacillus polymyxa</i>          | Terminal                 |
|                                                                                            | <i>Bacillus macerans</i>               | Terminal                 |
|                                                                                            | <i>Bacillus circulans</i>              | Central o terminal       |
| Patógenos de insectos                                                                      | <i>Paenibacillus larvae</i>            | Central o terminal       |
|                                                                                            | <i>Paenibacillus popilliae</i>         | Central                  |
| II. Endosporas esféricas, aerobios estrictos, no hidrolizan caseína ni almidón             |                                        |                          |
| Esporangios hinchados                                                                      | <i>Bacillus sphaericus</i>             | Terminal                 |
| Esporangios no hinchados                                                                   | <i>Sporosarcina pasteurii</i>          | Terminal                 |

el cuerpo paraesporal es una protoxina que se convierte en toxina en el intestino del insecto. La toxina se une a receptores específicos en las células del epitelio intestinal de ciertos insectos e induce la formación de poros que causan el escape del contenido citoplásmico de las células hospedadora y su lisis posterior. Distintas cepas de *B. thuringiensis* pueden producir diferentes tipos de toxinas que tienen especificidad sobre distintos grupos de insectos. Las preparaciones de endósporas de *B. thuringiensis* y *P. popilliae* se comercializan como insecticidas biológicos.

Los genes *cry* que codifican las proteínas cristalinas se han aislado de varias cepas de *B. thuringiensis*. Los genes para esta proteína (conocida comercialmente como «toxina Bt») se han introducido en cultivos modificados genéticamente (como maíz, soja o algodón) para obtener plantas resistentes a los insectos. Tales «cultivos Bt», modificados genéticamente, están distribuidos por todo el mundo. También se han desarrollado por ingeniería genética toxinas Bt alteradas genéticamente, que aumentan la toxicidad para insectos y reducen la resistencia (⇒ Sección 11.13).

### Clostridium

Los clostridios carecen de cadena respiratoria y, a diferencia de las especies de *Bacillus*, obtienen el ATP por fosforilación a nivel de sustrato. En los clostridios se conocen muchos mecanismos anaerobios generadores de energía (⇒ Sección 13.13) y la separación del género *Clostridium* en subgrupos se basa

en estas propiedades y en el sustrato fermentable utilizado (Tabla 15.6). Hay clostridios que son *sacarolíticos* y fermentan azúcares produciendo ácido butírico como principal producto final. Algunos de estos también producen acetona y butanol, como *Clostridium pasteurianum*, que es una bacteria con una gran actividad como fijadora de nitrógeno.

Un grupo de clostridios que comprende las especies *C. thermocellum*, *C. cellulolyticum*, y *C. cellulovorans* fermenta la celulosa con formación de ácidos y alcoholes. Estas especies son probablemente los principales organismos descomponedores de celulosa en ambientes anóxicos, como el rumen o sedimentos. Los clostridios celulolíticos poseen *celulosomas*, una compleja estructura multienzimática que se encuentra en la superficie externa de la pared celular. El celulosoma facilita la unión de celulosa insoluble y la degrada hasta productos solubles que se transportan al citoplasma, donde son metabolizados. Este mecanismo es común en bacterias que degradan la celulosa anaeróbicamente.

Otro grupo de clostridios son *proteolíticos* y obtienen energía por fermentación de aminoácidos. Algunas especies fermentan aminoácidos individuales, pero otras solo lo hacen fermentando pares de aminoácidos. Los productos habituales de la fermentación de aminoácidos son acetato, butirato, CO<sub>2</sub> y H<sub>2</sub>. El catabolismo acoplado de un par de aminoácidos se llama *reacción de Stickland*; por ejemplo, un aminoácido funciona como donador de electrones y se oxida, mientras que otro es el aceptor y se reduce (⇒ Figura 13.34). Muchos de los



Tabla 15.6 Características de algunos grupos de clostridios

| Características clave                                             | Otras características                                                                                                                                                                                     | Especie                                                                                                                                        |
|-------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Fermentan carbohidratos                                           |                                                                                                                                                                                                           |                                                                                                                                                |
| Fermentan celulosa                                                | Productos de fermentación: acetato, lactato, succinato, etanol, CO <sub>2</sub> , H <sub>2</sub>                                                                                                          | <i>C. cellobioparum</i> <sup>a</sup><br><i>C. thermocellum</i>                                                                                 |
| Fermentan azúcares, almidón y pectina; algunos fermentan celulosa | Productos de fermentación: acetona, butanol, etanol, isopropanol, butirato, acetato, propionato, succinato, CO <sub>2</sub> , H <sub>2</sub> ; algunos fijan N <sub>2</sub>                               | <i>C. butyricum</i><br><i>C. cellobioparum</i><br><i>C. acetobutylicum</i><br><i>C. pasteurianum</i><br><i>C. perfringens</i>                  |
| Fermentan azúcares principalmente a ácido acético                 | Síntesis total de acetato a partir de CO <sub>2</sub> ; citocromos presente en algunas especies                                                                                                           | <i>C. acetium</i><br><i>Moorella thermoacetica</i><br><i>C. formicaceticum</i>                                                                 |
| Fermenta solo pentosas o metilpentosas                            | Células con forma de anillo, cadenas helicoidales; productos de la fermentación: acetato, propionato, <i>n</i> -propanol, CO <sub>2</sub> , H <sub>2</sub>                                                | <i>C. methylpentosum</i>                                                                                                                       |
| Fermentan aminoácidos                                             | Productos de fermentación: acetato, otros ácidos grasos, NH <sub>3</sub> , CO <sub>2</sub> , a veces H <sub>2</sub> ; algunos también fermentan azúcares a butirato y acetato; pueden producir exotoxinas | <i>C. sporogenes</i><br><i>C. histolyticum</i><br><i>C. putrefaciens</i><br><i>C. tetani</i><br><i>C. botulinum</i><br><i>C. tetanomorphum</i> |
|                                                                   | Fermenta aminoácidos de tres carbonos (por ejemplo, alanina) a propionato, acetato y CO <sub>2</sub>                                                                                                      | <i>C. propionicum</i>                                                                                                                          |
| Fermenta carbohidratos o aminoácidos                              | Productos de la fermentación a partir de glucosa: acetato, fórmico, pequeñas cantidades de isobutirato e isovalerato                                                                                      | <i>C. bif fermentans</i>                                                                                                                       |
| Fermentadores de purinas                                          | Fermenta ácido úrico y otras purinas, dando lugar a acetato, CO <sub>2</sub> , NH <sub>3</sub>                                                                                                            | <i>C. acidurici</i>                                                                                                                            |
| Fermentación de etanol a ácidos grasos                            | Produce butirato, caproato y H <sub>2</sub> ; requiere acetato como aceptor de electrones; no utiliza azúcares, aminoácidos o purinas                                                                     | <i>C. kluyveri</i>                                                                                                                             |

<sup>a</sup> Todos los listados que comienzan con «C.» son especies del género *Clostridium*.

productos de la fermentación de aminoácidos por los clostridios son sustancias de olor nauseabundo, y el que resulta de la putrefacción es debido sobre todo a la acción de los clostridios. Además de ácido butírico, otros compuestos de fuerte olor producidos por estos organismos son los ácidos isobutírico, isovalérico y caproico, el sulfuro de hidrógeno, el metilmercaptano (a partir de aminoácidos con azufre), la cadaverina (a partir de lisina), la putresceína (a partir de ornitina) y el amoniaco.

El hábitat principal de los clostridios es el suelo, donde viven principalmente en nichos anóxicos originados por el metabolismo previo de bacterias aerobias facultativas o estrictas. Además, varios clostridios viven en el ambiente anóxico del intestino de los mamíferos. Hay clostridios que pueden causar enfermedades graves en humanos, como se verá en las Secciones 23.9 y 30.9. Por ejemplo, el botulismo está causado por *Clostridium botulinum*, el tétanos por *Clostridium tetani*, y la gangrena gaseosa por *Clostridium perfringens* y otros clostridios fermentadores de azúcares y de aminoácidos. Estos clostridios patógenos no parecen diferentes desde el punto de vista metabólico, pero lo son en tanto que producen toxinas específicas o, en el caso de la gangrena gaseosa, un grupo de toxinas. *Clostridium perfringens* y otras especies relacionadas pueden causar también gastroenteritis en los humanos y en animales domésticos (☞ Sección 31.9) y los brotes de botulismo son comunes en aves, como patos, y en otros animales.

## Sporosarcina

El género *Sporosarcina* (Figura 15.24) es especial entre los formadores de endósporas porque las células son cocos en vez de bacilos. Sus células, esféricas u ovales, son aerobias estrictas y se dividen en dos o tres planos perpendiculares formando tétradas o paquetes de ocho o más células. La especie principal es *Sporosarcina ureae*. Esta bacteria puede aislarse del

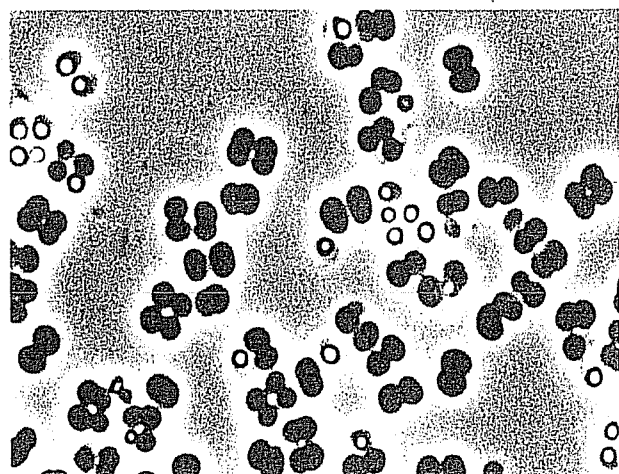


Figura 15.24 *Sporosarcina ureae*. Microfotografía de contraste de fases. Cada célula mide unos 2 μm de ancho. Obsérvese la brillante refracción de las endósporas. La mayoría de los paquetes contiene ocho células.

suelo sembrando diluciones de una muestra pasteurizada del suelo sobre agar nutritivo alcalino enriquecido con 8 % de urea e incubando aeróbicamente. La mayoría de las bacterias del suelo se inhiben incluso con tan solo un 2 % de urea. Sin embargo, *S. ureae* tolera esto y cataboliza la urea a  $\text{CO}_2$  y amoníaco ( $\text{NH}_3$ ), lo que eleva mucho el pH. Es una bacteria que tolera muy bien la alcalinidad y puede crecer hasta a pH 10, y esta propiedad puede aprovecharse para su enriquecimiento a partir de suelos.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Cuál es la principal diferencia fisiológica entre las especies de *Bacillus* y *Clostridium*?
- ¿Qué es la proteína cristalina producida por *Bacillus thuringiensis* y qué importancia tiene en la agricultura?

## 15.9 *Tenericutes*: los micoplasmas

### Géneros principales: *Mycoplasma*, *Spiroplasma*

Las *Tenericutes*, que solo contienen la clase *Mollicutes*, son bacterias que carecen de pared celular (*mollis* en latín es «blando») y son algunos de los organismos más pequeños conocidos. Este grupo se llama con frecuencia grupo de los *micoplasmas* porque el mejor caracterizado del filo es *Mycoplasma*, un género destacado con varios patógenos humanos (Tabla 15.7).

Aunque no son bacterias grampositivas (pues carecen de pared celular) están relacionadas filogenéticamente con las *Firmicutes*. Los micoplasmas suelen vivir asociados a animales y plantas, y esto puede eliminar la necesidad de una pared celular grampositiva. Además, estos organismos tienen genomas muy pequeños (cuyo tamaño varía de 600 a 2.200 pares de bases), lo que es una característica de los simbioses estrictos (véase Secciones 6.5 y 22.9).

### Propiedades de los micoplasmas

En los micoplasmas, la ausencia de paredes celulares se ha confirmado por microscopía electrónica y por análisis químicos que muestran ausencia de peptidoglicano. Los micoplasmas parecen protoplastos (bacterias tratadas para eliminar su pared celular), pero son más resistentes a la lisis osmótica y sobreviven en condiciones en las que se lisan los protoplastos. Esta capacidad de resistencia a la lisis osmótica se debe, al menos en parte, a la presencia de esteroides, que hacen que las membranas citoplásmicas de los micoplasmas sean más estables que las de otras bacterias. Algunos micoplasmas requieren esteroides en su medio de cultivo y esta dependencia sirve de ayuda para su clasificación (Tabla 15.7).

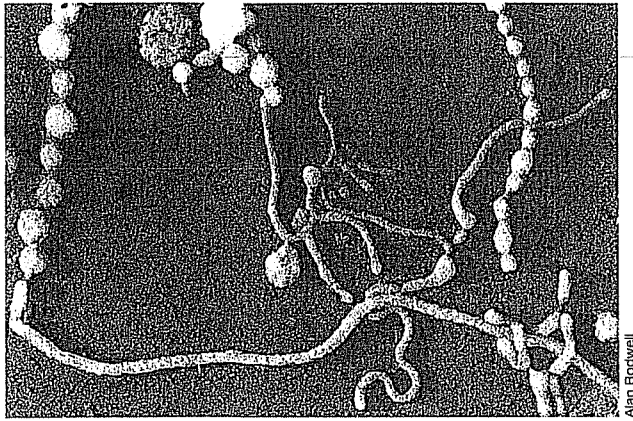
Además de esteroides, determinados micoplasmas contienen *lipoglicanos* (Tabla 15.7), que son heteropolisacáridos de cadena larga unidos covalentemente a lípidos de membrana y que se presentan embebidos en la membrana citoplásmica. De algún modo, los lipoglicanos recuerdan los lipopolisacáridos de la membrana externa de las bacterias gramnegativas, pero carecen de lípido A (véase Sección 2.11). Los lipoglicanos tienen como función ayudar a estabilizar la membrana citoplásmica y también parecen facilitar la adherencia de los micoplasmas a los receptores de la superficie de las células animales.

### Crecimiento de los micoplasmas

Los micoplasmas pueden cultivarse en el laboratorio y son células pleomórficas pequeñas. Un cultivo aislado puede contener elementos cocoides pequeños, formas mayores e hinchadas, y formas filamentosas a menudo muy ramificadas (Figura 15.25). Los elementos cocoides menores (0,2-0,3  $\mu\text{m}$ ) están entre las células de vida libre más pequeñas (véase Sección 2.6). El modo de crecimiento difiere si se cultivan en medio líquido o sólido (agar). En agar, los organismos suelen crecer de modo que quedan embebidos en el medio y las colonias muestran un aspecto característico de «huevo frito», con una zona central densa, que

**Tabla 15.7** Características principales de micoplasmas

| Género                         | Propiedades                                                                                                                                                                                                                                 | Tamaño del genoma<br>(kilopares de bases) | Presencia de<br>lipoglicanos |
|--------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------|------------------------------|
| <b>Requieren esteroides</b>    |                                                                                                                                                                                                                                             |                                           |                              |
| <i>Mycoplasma</i>              | Muchos son patógenos; anaerobios facultativos (véase Figura 15.25)                                                                                                                                                                          | 600-1.350                                 | +                            |
| <i>Anaeroplasm</i>             | Pueden requerir esteroides o no; anaerobios estrictos; degradan almidón, produciendo ácido acético, ácido láctico y ácido fórmico más etanol y $\text{CO}_2$ ; se inhiben por acetato de talio; se encuentran en el rumen de vacas y ovejas | 1.500-1.600                               | +                            |
| <i>Spiroplasma</i>             | Células espirales; asociadas con varias condiciones fitopatogénicas (enfermedades de plantas)                                                                                                                                               | 940-2.200                                 | -                            |
| <i>Ureaplasma</i>              | Cocos; asociados ocasionalmente en grupos y cadenas cortas; crecimiento óptimo a pH 6; reacción ureasa fuerte; asociados a ciertas infecciones urinarias en humanos; se inhiben por acetato de talio                                        | 750                                       | -                            |
| <i>Entomoplasm</i>             | Anaerobio facultativo; asociados con insectos y plantas                                                                                                                                                                                     | 790-1.140                                 | Desconocido                  |
| <b>No requieren esteroides</b> |                                                                                                                                                                                                                                             |                                           |                              |
| <i>Acholeplasma</i>            | Anaerobios facultativos                                                                                                                                                                                                                     | 1.500                                     | +                            |
| <i>Asteroleplasma</i>          | Anaerobio estricto; aislados de rumen de vacas y ovejas                                                                                                                                                                                     | 1.500                                     | +                            |
| <i>Mesoplasma</i>              | Filogenéticamente y ecológicamente relacionados con <i>Entomoplasm</i>                                                                                                                                                                      | 870-1.100                                 | Desconocido                  |



Alan Rodwell

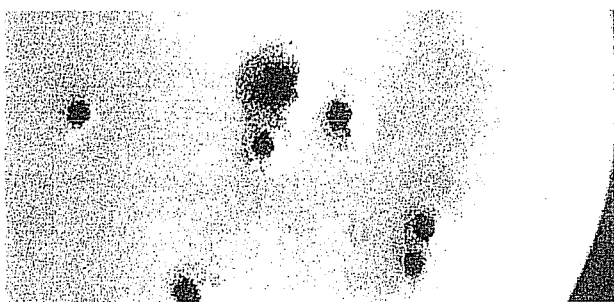
**Figura 15.25** *Mycoplasma mycoides*. Microfotografía electrónica de transmisión. Obsérvense los elementos cocoidales y en forma de hifa. El diámetro medio de las células que forman las cadenas es de unos 0,5  $\mu\text{m}$ .

penetra hacia abajo en el agar, rodeada por una zona circular de color más suave (Figura 15.26). Como es de esperar en células sin pared celular, el crecimiento de los *Mollicutes* no se ve afectado por los antibióticos que inhiben la síntesis de la pared celular. Sin embargo, como la mayoría de *Bacteria*, los micoplasmas son sensibles a los antibióticos cuya diana es distinta de la pared celular.

Los medios para el cultivo de micoplasmas suelen ser muy complejos y para muchas especies el crecimiento es pobre o nulo, incluso en medios con extracto de levadura-peptona-infusión de corazón de buey. También se necesita suero fresco o líquido ascítico (fluido peritoneal), y hay que proporcionarles ácidos grasos no saturados y esteroides. Sin embargo, algunos micoplasmas, pueden cultivarse en medios relativamente simples e incluso hay medios definidos para algunas especies. La mayoría usan carbohidratos como fuente de carbono y energía, y requieren vitaminas, aminoácidos, purinas y pirimidinas como factores de crecimiento. El metabolismo energético de los micoplasmas es variable; algunas especies son aerobias estrictas, mientras otras son facultativas o anaerobias estrictas (Tabla 15.7).

### *Spiroplasma*

El género *Spiroplasma* comprende *Mollicutes* con forma helicoidal o espiral. Curiosamente, aunque carecen de pared celular y de flagelos, los espiroplasmas tienen motilidad causada por un movimiento rotacional de rosca o por una suave ondulación. Se han observado fibrillas intracelulares que parecen



T. D. Brock

**Figura 15.26** Colonias de una especie de *Mycoplasma* crecidas en medio sólido. Obsérvense el típico aspecto de «huevo frito» de las colonias, que tienen unos 0,5 mm de diámetro.



David L. Williamson

**Figura 15.27** *Espiroplasma* de la «proporción de sexos» (relación machos/hembras) de la hemolinfa de la mosca *Drosophila pseudoobscura*. Micrografía de campo oscuro. Las moscas hembras infectadas con el espiroplasma solo producen descendencia femenina. Cada célula de espiroplasma mide unos 0,15  $\mu\text{m}$  de diámetro.

relacionadas con la movilidad. El organismo se ha aislado de garrapatas, de la hemolinfa e intestino de varios insectos (Figura 15.27), de fluidos de plantas vasculares y de insectos que ingieren estos líquidos, así como de la superficie de flores y otras partes de vegetales. Por ejemplo, *Spiroplasma citri* se ha aislado de hojas de cítricos, en los que causa la llamada enfermedad persistente de los cítricos, y desarrolla deformaciones, y de plantas de maíz, donde producen enanismo. Otros organismos parecidos a micoplasmas se han detectado por microscopía electrónica en plantas enfermas, lo que indica que puede existir un gran grupo de *Mollicutes* asociados a plantas. Se conocen algunas especies de *Spiroplasma* que causan enfermedades en insectos, como la espiroplasmosis de la abeja y la enfermedad letárgica del escarabajo *Melolontha*.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Por qué los micoplasmas necesitan una membrana citoplásmica más resistente que otras bacterias?
- Los espiroplasmas móviles no pueden tener un flagelo bacteriano normal ¿Por qué?

## 15.10 *Actinobacteria*: bacterias corineformes y del ácido propiónico

**Géneros principales:** *Arthrobacter*, *Corynebacterium*, *Propionibacterium*

Otro grupo importante de bacterias grampositivas es el de las *Actinobacteria*, que forma su propio filo dentro de *Bacteria*. Las *Actinobacteria* contienen sobre todo bacterias aerobias bacilares o filamentosas, y son habitantes normales del suelo y de materiales vegetales. En su mayoría son comensales inofensivos, con la notable excepción de especies de *Mycobacterium* (por ejemplo, *Mycobacterium tuberculosis*). Algunos tienen gran valor económico por producir antibióticos o determinados productos lácteos fermentados. Aunque hay nueve órdenes de *Actinobacteria*, la mayor cantidad de especies se agrupa

en el orden *Actinomycetales* (Figura 15.17). Aquí trataremos de las bacterias corineformes, que son especies de *Actinomycetales* con un modo de división celular poco frecuente, y de las bacterias del ácido propiónico, que son agentes importantes en la maduración del queso suizo.

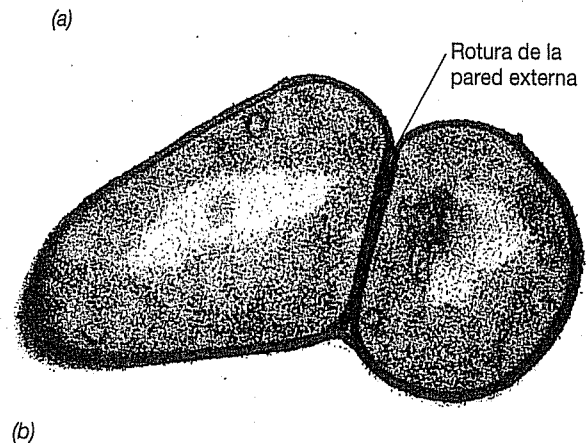
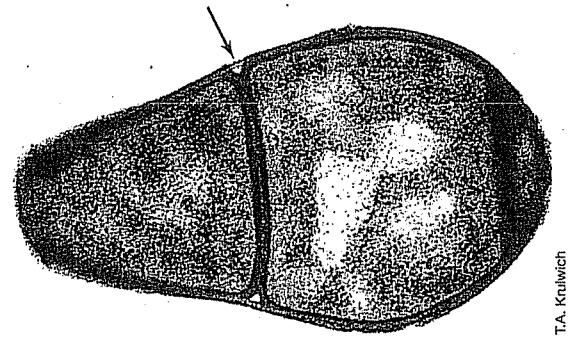
### Bacterias corineformes

Las bacterias corineformes son organismos grampositivos, aerobios, inmóviles, con forma de bacilos que adoptan disposiciones irregulares, y en forma de bastón o de V durante el crecimiento. La forma de V se produce por un brusco movimiento que ocurre inmediatamente después de la división celular en un proceso que se llama *división por fractura* (Figura 15.28). La división por fractura se produce porque la pared celular tiene dos capas; solamente la interna participa en la formación del tabique de separación y tras su formación las dos células hijas permanecen unidas por la capa externa de la pared. La ruptura localizada de esta capa externa en solo un lado ocasiona la flexión de las dos células en dirección opuesta al punto de ruptura (Figura 15.29) y por tanto adoptan la morfología en V.

Los principales géneros de bacterias corineformes son *Corynebacterium* y *Arthrobacter*. El género *Corynebacterium* comprende un grupo de bacterias muy diversificado, que incluye patógenos de plantas y de animales, y también bacterias saprófitas. Algunas especies, como *Corynebacterium diphtheriae*, son patógenas (difteria, ver Sección 29.3). El género *Arthrobacter*, formado esencialmente por organismos del suelo, se distingue de *Corynebacterium* por un ciclo de desarrollo que consiste en la conversión de bacilo a coco y viceversa (Figura 15.30). Sin embargo, algunas corinebacterias son pleomórficas y forman células cocoides durante el crecimiento, de modo que la distinción entre los dos géneros basándose en el ciclo biológico no es



**Figura 15.28** División por fractura en *Arthrobacter*. Micrografía de contraste de fases de los grupos celulares con la característica forma de V en *Arthrobacter crystallopoietes*, que se generan por división por fractura. Las células miden unos 0,9  $\mu\text{m}$  de diámetro.



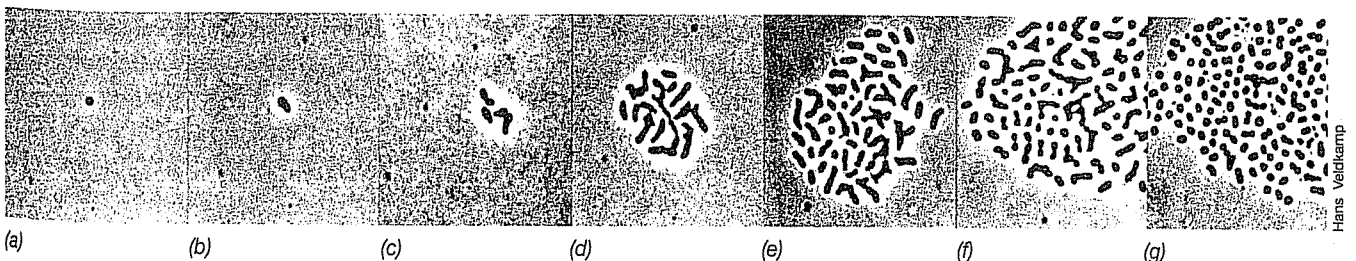
**Figura 15.29** División celular en *Arthrobacter*. Micrografía electrónica de transmisión de la división celular de *Arthrobacter crystallopoietes*, que muestra cómo se produce la división por fractura y cómo surgen los grupos de células en forma de V. (a) Antes de la ruptura de la capa externa de la pared celular (flecha). (b) Después de la ruptura de la capa externa en uno de los lados. Las células miden 0,9-1  $\mu\text{m}$  de diámetro.

siempre segura. Las células de *Corynebacterium* tienen con frecuencia un extremo hinchado, lo que le da un aspecto de palo de golf, mientras que las especies de *Arthrobacter* no es frecuente que tengan esa forma.

Junto con las *Acidobacteria* (Sección 15.21), las especies de *Arthrobacter* son las bacterias del suelo más comunes. Son extremadamente resistentes a la desecación y a la falta de nutrientes, aunque no forman esporas ni otras formas de reposo. Son un grupo heterogéneo muy versátil en cuanto a la nutrición y se han aislado cepas que descomponen herbicidas, cafeína, nicotina, fenoles y otros compuestos orgánicos poco comunes.

### Bacterias del ácido propiónico

Las bacterias del ácido propiónico (género *Propionibacterium*) se descubrieron en un queso suizo (Emmentaler), en el



**Figura 15.30** Etapas del ciclo biológico de *Arthrobacter globiformis* observados en un cultivo sobre portaobjetos. (a) Elemento cocoidal individual; (b-e) transformación a bacilo y crecimiento de una microcolonia compuesta predominantemente por bacilos; (f-g) transformación de bacilos a cocos. Las células miden unos 0,9  $\mu\text{m}$  de diámetro.

que la producción de  $\text{CO}_2$  por fermentación origina los característicos agujeros y el ácido propiónico que producen es responsable en gran medida del aroma exclusivo de este queso. Las bacterias de este grupo son grampositivas y anaerobias, fermentan ácido láctico, carbohidratos y polihidroxialcoholes, y producen principalmente ácido propiónico, ácido acético y  $\text{CO}_2$  (↗ Sección 13.13).

La fermentación del lactato es interesante porque el lactato mismo es un producto final de la fermentación de muchas bacterias (Sección 15.6). El cultivo iniciador del queso suizo consiste en una mezcla de lactobacilos y estreptococos homofermentadores, además de bacterias del ácido propiónico. Los organismos homofermentadores realizan la primera fermentación de la lactosa hasta ácido láctico durante la formación de la cuajada (proteína y grasa). Después de eliminar el suero de la cuajada, las bacterias del ácido propiónico se desarrollan rápidamente. Los ojos o agujeros característicos del queso suizo se forman por la acumulación de  $\text{CO}_2$ , ya que este gas se difunde por la cuajada y se acumula en los puntos más débiles. Por tanto, las bacterias del ácido propiónico pueden obtener energía anaeróbicamente a partir de un compuesto que otras bacterias han producido por fermentación. Esta estrategia metabólica se llama *fermentación secundaria*.

El propionato también se forma por fermentación a partir del succinato por la bacteria *Propionigenium*. Este organismo no está relacionado filogenéticamente ni ecológicamente con *Propionibacterium*, pero los aspectos energéticos de su fermentación tienen un considerable interés. Ya se trató el mecanismo fermentador de *Propionigenium* en la Sección 13.14.

### MINIRREVISIÓN

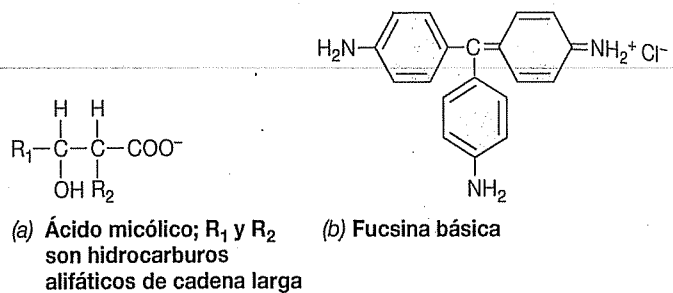
- ¿Qué es la división por fractura y qué organismo la presenta?
- ¿Qué organismo interviene en la elaboración del queso suizo Emmentale y qué productos determinan el sabor y la aparición de los agujeros de ese queso?

## 15.11 Actinobacteria: *Mycobacterium*

### Género principal: *Mycobacterium*

El género *Mycobacterium* incluye varios patógenos humanos importantes, entre los que destaca *Mycobacterium tuberculosis*, que causa la tuberculosis (↗ Sección 29.4). Estas especies son bacilos que en alguna fase de su ciclo de crecimiento poseen una propiedad de tinción exclusiva llamada **ácido-resistencia**. Esta propiedad se debe a la presencia de unos lípidos especiales llamados *ácidos micólicos*, que solo se encuentran en especies de *Mycobacterium*, en la superficie de sus células. Los ácidos micólicos son un grupo de lípidos hidroxilados y ramificados complejos (Figura 15.31a), que están unidos covalentemente al peptidoglicano de la pared celular formando un complejo que proporciona a la superficie celular una consistencia cerosa e hidrófoba.

Debido a su superficie cerosa, las micobacterias no se tiñen bien con la tinción de Gram. En la tinción de ácido-resistencia (Ziehl-Neelsen) se usa el colorante rojo fucsina básica y fenol. El colorante se introduce en las células por calentamiento lento y el fenol actúa favoreciendo la penetración de la fucsina en los lípidos. Tras lavar con agua destilada, la preparación se decolora con ácido y alcohol y se añade azul de metileno como colorante



**Figura 15.31 Tinción ácido-alcohol resistente.** Estructura de (a) ácido micólico y (b) fucsina básica, el colorante utilizado en la tinción ácido-alcohol resistente. El colorante fucsina se une a los ácidos micólicos de la pared celular mediante enlaces iónicos entre  $\text{COO}^-$  y  $\text{NH}_2^+$ .

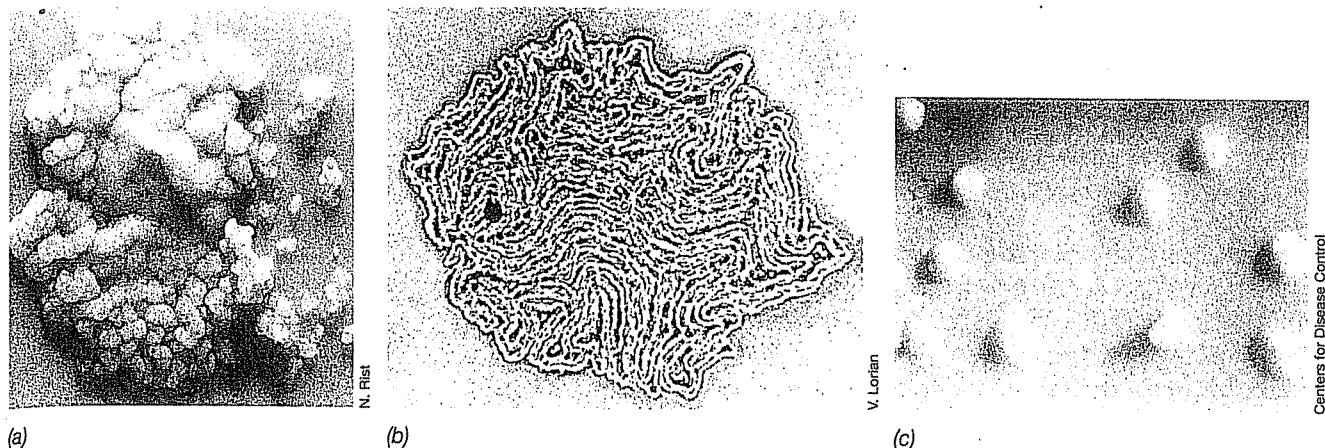
de contraste. Las células de los organismos ácido-resistentes aparecen rojas, mientras que el fondo y los organismos que no son ácido-resistentes aparecen azules (↗ Figura 29.15a).

Las micobacterias son algo pleomórficas y pueden mostrar ramificaciones e incluso crecimiento filamentosos. Sin embargo, a diferencia de los filamentos de los actinomicetos (Sección 15.12), los de las micobacterias no forman un verdadero micelio. Las micobacterias se pueden dividir en dos grupos principales: las de crecimiento lento (como *M. tuberculosis*, *M. avium*, *M. bovis*, y *M. goodii*) y las de crecimiento rápido (como *M. smegmatis*, *M. phlei*, *M. chelonae*, y *M. parafortuitum*). *Mycobacterium tuberculosis* es un ejemplo de crecimiento lento y solo se producen colonias visibles con un inóculo diluido tras días o semanas de incubación. Cuando crecen en medios sólidos, las micobacterias forman colonias duras y compactas, a menudo rugosas (Figura 15.32). Esta morfología probablemente se deba al alto contenido de lípidos y la naturaleza hidrófoba de la superficie celular, que facilita que las células se mantengan unidas.

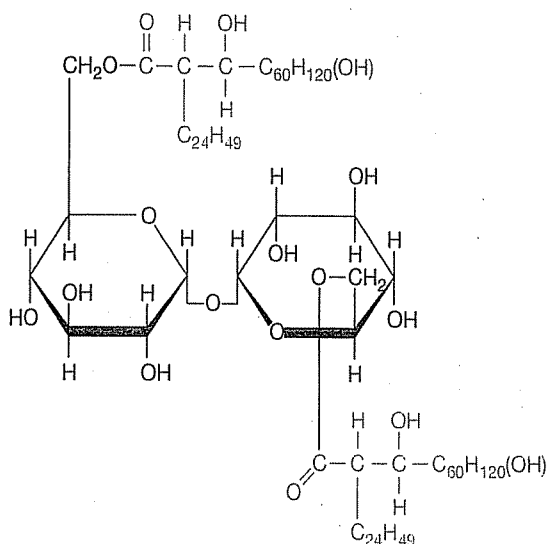
En su mayoría, las micobacterias muestran exigencias nutritivas relativamente sencillas. Muchas crecen aeróbicamente en un medio con sales minerales sencillas con amoníaco como fuente de nitrógeno y glicerol o acetato como fuente de carbono y donador de electrones único. El crecimiento de *M. tuberculosis* es más difícil y se estimula con lípidos y ácidos grasos. La virulencia de *M. tuberculosis* en cultivo se ha correlacionado con la formación de unas estructuras largas en forma de cuerda (Figura 15.32b) que se forman por agregación lateral de largas cadenas entremezcladas de bacterias. El crecimiento en cuerda refleja la presencia en la superficie celular de un glicolípido característico, el *factor cuerda* (Figura 15.33). La patogenia de la tuberculosis, junto a otra enfermedad originada por micobacterias, la lepra, se presenta en la Sección 29.4.

Algunas micobacterias producen pigmentos carotenoides de color amarillo (Figura 15.32c), y la pigmentación puede ayudar en la identificación. Las micobacterias pueden ser no pigmentadas (*M. tuberculosis*, *M. bovis*, *M. smegmatis*, *M. chelonae*), pueden formar pigmento solo cuando se cultivan a la luz, una propiedad llamada *fotocromogénesis* (*M. parafortuitum*), o pueden formar pigmento incluso cuando se cultivan en la oscuridad, una propiedad llamada *escotocromogénesis* (*M. goodii*, *M. phlei*). La fotocromogénesis es inducida por la región azul del espectro visible y se caracteriza por la fotoinducción de una de las primeras enzimas que intervienen en la biosíntesis de carotenoides. Como ocurre en otras bacterias con carotenoides,





**Figura 15.32** Morfología colonial característica de las micobacterias. (a) *Mycobacterium tuberculosis*, que muestra la apariencia compacta y arrugada de la colonia. La colonia mide unos 7 mm de diámetro. (b) Una colonia de *M. tuberculosis* virulento en un estadio temprano, que muestra el crecimiento característico en cordón. Las células miden unos 0,5  $\mu\text{m}$  de diámetro. (Véanse también los dibujos históricos realizados por Robert Koch,  $\Rightarrow$  Figura 1.22). (c) Colonias de una cepa de *Mycobacterium avium* aislada como patógeno oportunista de un enfermo de sida.



**Figura 15.33** Estructura del factor cuerda, un glicolípido de las micobacterias: 6,6'-di-O-mycolil trehalosa. Los dos grupos dialcohol de cadena larga idénticos se muestran en violeta.

es probable que estos compuestos protejan a las micobacterias del daño oxidativo causado por el singlete de oxígeno ( $\Rightarrow$  Sección 5.16).

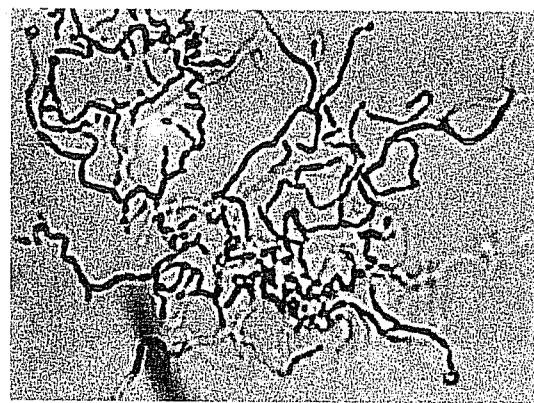
### MINIRREVISIÓN

- ¿Que es un ácido micólico y qué propiedades confiere a las micobacterias?

## 15.12 Actinobacteria filamentosas: *Streptomyces* y géneros relacionados

**Géneros principales:** *Streptomyces*, *Actinomyces*, *Nocardia*

Los actinomicetos forman un gran grupo de bacterias grampositivas aerobias y filamentosas, relacionadas filogenéticamente y que son abundantes en el suelo. Muchos actinomicetos tienen



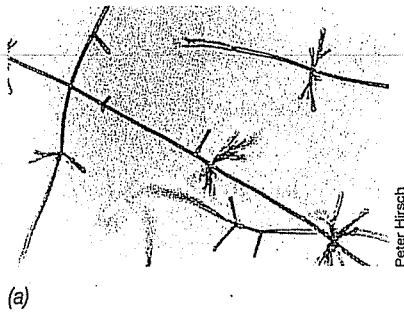
**Figura 15.34** *Nocardia*. Colonia joven de un actinomiceto del género *Nocardia*, que muestra la típica estructura celular filamentosa (micelio). Cada filamento mide entre 0,8 y 1  $\mu\text{m}$  de diámetro.

un ciclo de desarrollo característico que culmina con la producción de esporas resistentes a la desecación. Los filamentos se alargan por sus extremos y forman *hifas* ramificadas. Este crecimiento ocasiona una red de hifas llamada *micelio* (Figura 15.34), análogo al formado por los hongos filamentosos ( $\Rightarrow$  Sección 17.9). Cuando se agotan los nutrientes, el micelio forma hifas aéreas que se diferencian dando esporas para la supervivencia y dispersión. Nos centramos aquí en el género *Streptomyces*, que es el más importante de este grupo.

### *Streptomyces*

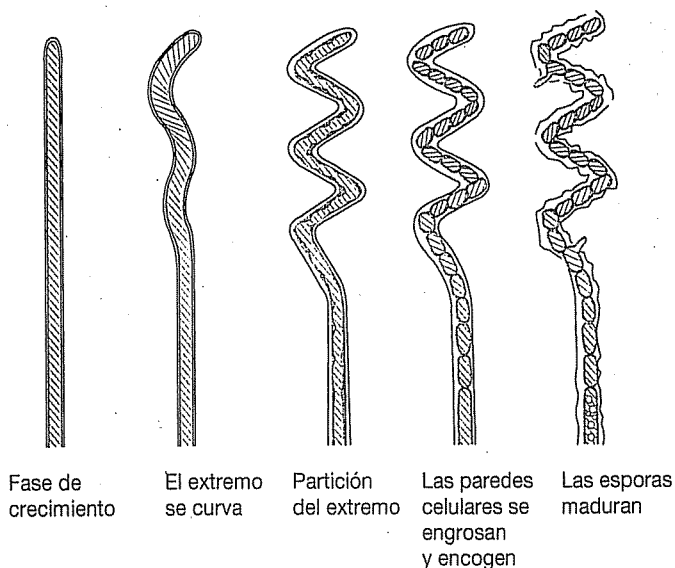
Se conocen más de 500 especies de *Streptomyces*. Sus filamentos suelen tener un diámetro de 0,5-1,0  $\mu\text{m}$ , una longitud indefinida y normalmente carecen de septos en la fase vegetativa. *Streptomyces* crece por los ápices de los filamentos y a menudo se ramifica. Así, la fase vegetativa consta de una matriz compleja y muy entrelazada que origina un micelio compacto y enrevesado y la consiguiente colonia. Cuando la colonia envejece, se forman unos filamentos aéreos característicos llamados *esporóforos*, que sobresalen de la superficie de la colonia y originan esporas (Figura 15.35).

Las esporas de *Streptomyces*, llamadas *conidios*, son muy diferentes de las endosporas de *Bacillus* y *Clostridium*. A diferencia

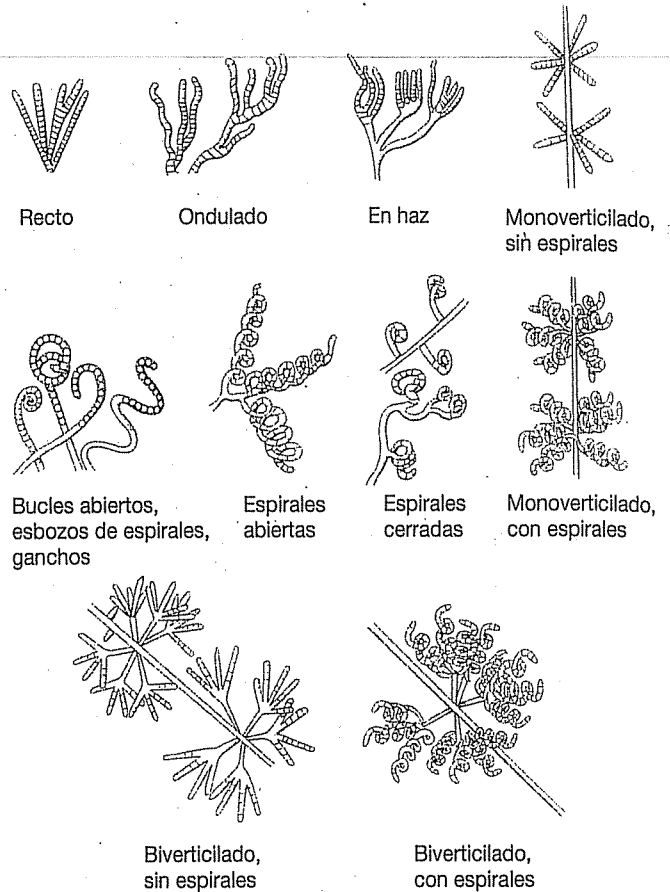


**Figura 15.35 Estructuras portadoras de esporas en actinomicetos.** Microfotografía de contraste de fases. Compárense estas fotos con los dibujos de la Figura 15.37. (a) *Streptomyces*, tipo monoverticilado. (b) *Streptomyces*, tipo espiral cerrada. Los filamentos miden unos 0,8  $\mu\text{m}$  de ancho en ambos tipos.

de la elaborada diferenciación celular que conduce a la formación de una endóspora, los conidios se forman por la aparición de septos en los esporóforos multinucleados, a la que sigue la separación directa de las células como esporas (Figura 15.36). Entre los caracteres fundamentales para la clasificación de especies de *Streptomyces* se consideran las diferencias en la forma



**Figura 15.36 Formación de esporas en *Streptomyces*.** Diagrama de los estadios de la transformación de una hifa aérea de *Streptomyces* (esporóforo) en esporas (conidios).



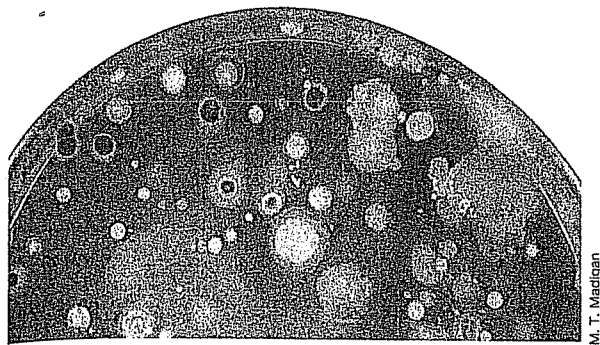
**Figura 15.37 Morfología de las estructuras portadoras de esporas en estreptomicetos.** Cada especie de *Streptomyces* produce un solo tipo morfológico de estructura portadora de esporas.

y disposición de las estructuras que llevan las esporas (Figura 15.37). Los conidios y los esporóforos suelen estar pigmentados y contribuyen a la coloración característica de la colonia madura (Figura 15.38). La apariencia pulverulenta de las colonias maduras, su naturaleza compacta y su color hacen relativamente fácil la detección de colonias de *Streptomyces* en placas de agar (Figura 15.38b).

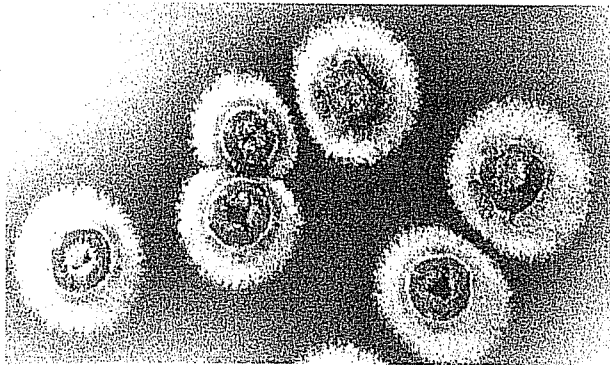
### Ecología y aislamiento de *Streptomyces*

Aunque unos pocos estreptomicetos viven en ambientes acuáticos, son fundamentalmente organismos del suelo. De hecho, el olor característico del suelo se debe a la producción por los estreptomicetos de una serie de metabolitos complejos denominados *geosminas*. Los suelos alcalinos y neutros son más favorables que los ácidos para el desarrollo de *Streptomyces*. Además, se encuentran muchos *Streptomyces* en suelos bien drenados (como gredas y suelos que recubren formaciones calcáreas), donde las condiciones pueden ser aerobias, con preferencia a los suelos pantanosos, que rápidamente se convierten en ambientes anóxicos.

El aislamiento de *Streptomyces* del suelo es relativamente fácil. Se diluye una suspensión de suelo en agua estéril y se extiende sobre medio sólido selectivo, y las placas se incuban aeróbicamente a 25 °C (Figura 15.38). Los medios selectivos para *Streptomyces* contienen sales minerales y, como nutrientes orgánicos, sustancias poliméricas como el almidón o la caseína. Normalmente, los estreptomicetos producen enzimas



(a)



(b)

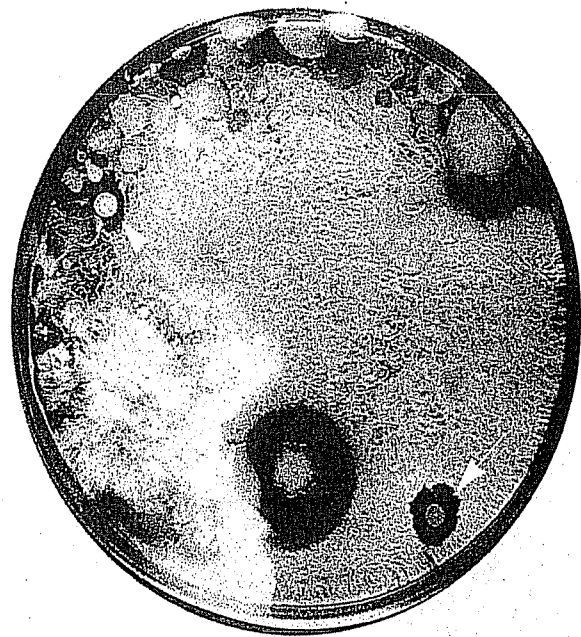
**Figura 15.38** *Streptomicetos*. (a) Colonias de *Streptomyces* y otras bacterias del suelo obtenidas al extender una dilución de tierra en una placa de agar con caseína y almidón. Las colonias de *Streptomyces* tienen distintos colores (cerca de la parte superior de la placa se ven varias colonias negras de *Streptomyces*) pero pueden identificarse fácilmente por su aspecto opaco, rugoso y poco extenso. (b) Foto ampliada de colonias de *Streptomyces coelicolor*.

hidrolíticas extracelulares que permiten la utilización de polisacáridos (almidón, celulosa y hemicelulosa), proteínas y grasas; algunas cepas pueden usar hidrocarburos, lignina, taninos y otros polímeros. Después de cinco a siete días de incubación se examinan las placas para buscar la presencia de las colonias características de *Streptomyces* (Figura 15.38) y las esporas de las colonias pueden ser sembradas para obtener cultivos axénicos.

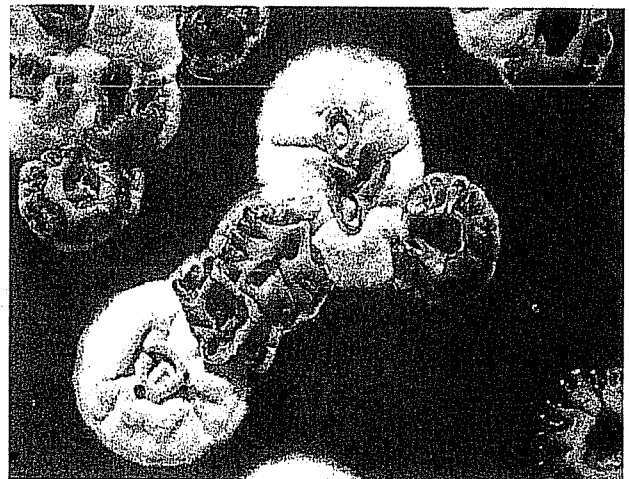
### Antibióticos de *Streptomyces*

La propiedad fisiológica más llamativa de los estreptomicetos es la gran capacidad que tienen de producir *antibióticos* (Tabla 15.8). La prueba de esta producción se ve a menudo en las placas empleadas para su aislamiento inicial: las colonias adyacentes de otras bacterias muestran zonas de inhibición (Figura 15.39a).

Casi el 50 % de todos los *Streptomyces* aislados producen antibióticos. Los estreptomicetos producen más de 500 antibióticos distintos y se supone que pueden ser más; la mayor parte se han identificado químicamente (Figura 15.39b). Algunas especies producen más de un antibiótico y con frecuencia los diferentes antibióticos producidos por un mismo organismo no están relacionados químicamente. Aunque un productor de antibiótico es resistente a su propio antibiótico, normalmente es sensible a los producidos por otros estreptomicetos. Se necesitan muchos genes para codificar las enzimas que sintetizan antibióticos, y por esto los genomas de



(a)



(b)

**Figura 15.39** Antibióticos de *Streptomyces*. (a) Efecto antibiótico de microorganismos del suelo en una placa con muchas colonias. Las más pequeñas rodeadas por halos de inhibición (flechas) son estreptomicetos; las mayores y extendidas son de especies de *Bacillus*, y algunas de ellas también producen antibióticos. (b) El antibiótico de color rojizo undecilprodigiosina es excretado por colonias de *Streptomyces coelicolor*.

las especies de *Streptomyces* son generalmente muy grandes (8 Mbp o más, ver Tabla 6.1). En medicina humana y veterinaria se emplean más de 60 antibióticos de estreptomicetos; algunos de los más usados frecuentemente se indican en la Tabla 15.8.

Paradójicamente, a pesar de la extensa investigación realizada sobre los actinomicetos por la industria de antibióticos y de que los antibióticos de *Streptomyces* muevan miles de millones de dólares anualmente, se conoce poco de la ecología de *Streptomyces*. Las interacciones de estos organismos con otras bacterias y la base ecológica de la producción de antibióticos es un tema importante, pero poco conocido. Una hipótesis para explicar por qué las especies de *Streptomyces* producen antibióticos es que la formación de esta sustancia, que está ligada a la esporulación (proceso que a su vez se induce por la falta

© Eli Lilly &amp; Co. Used with permission.

**Tabla 15.8** Algunos antibióticos comúnmente sintetizados por especies de *Streptomyces*

| Clase química   | Nombre común      | Producido por                      | Activo contra <sup>a</sup>                                                                     |
|-----------------|-------------------|------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Aminoglicósidos | Estreptomina      | <i>S. griseus</i> <sup>b</sup>     | Mayoría de bacterias gramnegativas                                                             |
|                 | Espectinomina     | <i>Streptomyces</i> spp.           | <i>M. tuberculosis</i> , <i>N. gonorrhoeae</i> productora de penicilina                        |
|                 | Neomicina         | <i>S. fradiae</i>                  | Amplio espectro, habitualmente utilizada en aplicaciones tópicas por su toxicidad              |
| Tetraciclinas   | Tetraciclina      | <i>S. aureofaciens</i>             | Amplio espectro, grampositivas y gramnegativas bacterias, rickettsias y clamidias, Micoplasmas |
|                 | Clortetraciclinas | <i>S. aureofaciens</i>             | Como la tetraciclina                                                                           |
| Macrólidos      | Eritromicina      | <i>Saccharopolyspora erythraea</i> | Mayoría de bacterias grampositivas, frecuentemente utilizadas en lugar de la penicilina        |
|                 | Clindamicina      | <i>S. lincolnensis</i>             | Efectiva contra anaerobios estrictos, especialmente <i>Bacteroides fragilis</i>                |
| Polienos        | Nistatina         | <i>S. noursei</i>                  | Hongos, especialmente infecciones por <i>Candida</i>                                           |
|                 | Anfotericina B    | <i>S. nodosus</i>                  | Hongos                                                                                         |
| Ninguno         | Cloranfenicol     | <i>S. venezuelae</i>               | Amplio espectro; tratamiento principal contra las fiebres tifoideas                            |

<sup>a</sup> La mayoría de los antibióticos son efectivos contra varias bacterias diferentes. Las entradas en esta columna hacen referencia a la aplicación clínica más común de cada antibiótico. Las estructuras y modo de acción de muchos de estos antibióticos se discuten en las Secciones 27.11-27.14.

<sup>b</sup> Todos los listados que comienzan por «S.» son especies del género *Streptomyces*.

de nutrientes), podría ser un mecanismo para inhibir el crecimiento de otros organismos competidores los nutrientes limitantes. Esto permitiría a *Streptomyces* completar la esporulación y formar estructuras de reposo que aumentarían las posibilidades de supervivencia.

### MINIRREVISIÓN

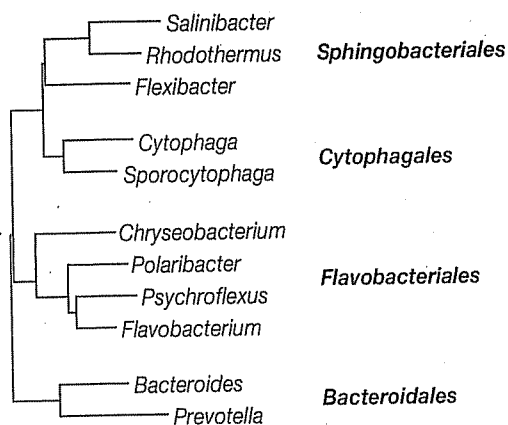
- Defina los términos *aumento* y *resolución*.
- ¿Cuál es el límite superior de aumento para un microscopio de campo claro? ¿Por qué?

## III • Bacteroidetes

El filo *Bacteroidetes* contiene más de 700 especies descritas, distribuidas en cuatro órdenes: *Bacteroidales*, *Cytophagales*, *Flavobacteriales*, y *Sphingobacteriales* (Figura 15.40). Los *Bacteroidetes* son bacilos gramnegativos no esporulados; sus especies, que son normalmente sacarolíticas, y pueden ser aerobias o fermentadoras, comprenden aerobios estrictos, aerobios

facultativos y anaerobios estrictos. El desplazamiento por deslizamiento (⇒ Sección 2.18) está extendido en este filo, aunque muchas especies son inmóviles y otras cuantas poseen flagelos. El género *Bacteroides* ha sido especialmente bien estudiado, porque comprende organismos que son un componente principal de la comunidad microbiana del intestino humano.

### Bacteroidetes



**Figura 15.40 Principales órdenes de Bacteroidetes.** El árbol filogenético se dedujo de las secuencias de genes del rRNA 16S de géneros representativos de *Bacteroidetes*. Los nombres de los órdenes se indican en negrita.

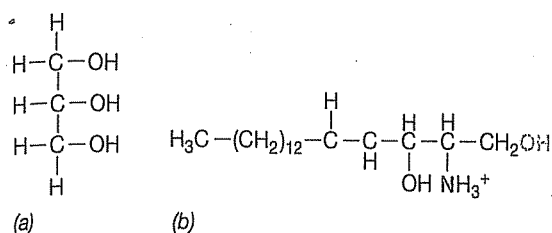
### 15.13 Bacteroidetes

#### Género principal: *Bacteroides*

El orden *Bacteroidales* contiene principalmente especies anaerobias estrictas que son fermentadoras. El género tipo es *Bacteroides*, con especies que son sacarolíticas y que fermentan azúcares o proteínas (según la especie) hasta acetato y succinato como productos principales de la fermentación. Los *Bacteroides* son normalmente comensales en el intestino de los humanos y de otros animales. En realidad, las especies de *Bacteroides* son las bacterias dominantes, en cuanto a su número, en el intestino grueso humano, donde se alcanza hasta  $10^{10}$ - $10^{11}$  células procariotas por gramo de heces (⇒ Sección 22.6). Sin embargo, las especies de *Bacteroides* a veces pueden ser patógenas, y son las bacterias anaerobias más importantes asociadas con infecciones como la *bacteremia* (presencia de bacterias en la sangre).

*Bacteroides thetaiotaomicron* es una de las especies más destacadas de *Bacteroides* que se encuentran en el lumen del





**Figura 15.41 Esfingolípidos.** Comparación de (a) glicerol, con (b) esfingosina. En los esfingolípidos, característicos de las especies de *Bacteroides*, la esfingosina es el alcohol esterificado; un ácido graso está unido por un enlace peptídico por su átomo de N (que se muestra en rojo) y el grupo —OH terminal (que se muestra en verde) puede ser cualquiera de una serie de compuestos como la fosfatidilcolina (esfingomielina), o diversos azúcares (cerebrósidos y gangliósidos).

intestino grueso y está especializada en la degradación de polisacáridos complejos. La mayor parte de su genoma está dedicada a codificar enzimas que degradan polisacáridos. La diversidad y el número de genes para el metabolismo de carbohidratos que contiene su genoma exceden con mucho al de cualquier otra especie bacteriana. *Bacteroides thetaiotaomicron* produce muchas enzimas que no están codificadas por el genoma humano y aumenta por tanto enormemente la diversidad de polímeros vegetales que se pueden degradar en el tracto digestivo humano.

Las especies de *Bacteroides* son singulares porque constituyen uno de los pocos grupos de bacterias que sintetiza un tipo especial de lípidos llamados *esfingolípidos* (Figura 15.41), caracterizados por el alcohol de cadena larga esfingosina que sustituye al glicerol en la formulación lipídica. Los esfingolípidos como la esfingomielina, los cerebrósidos y los gangliósidos son comunes en los tejidos de mamíferos, especialmente en el cerebro y otros tejidos nerviosos, pero son raros en las bacterias. La producción de esfingolípidos se da también en otros géneros del filo *Bacteroidetes*, como *Flectobacillus*, *Prevotella*, *Porphyromonas*, y *Sphingobacterium*.

### MINIRREVISIÓN

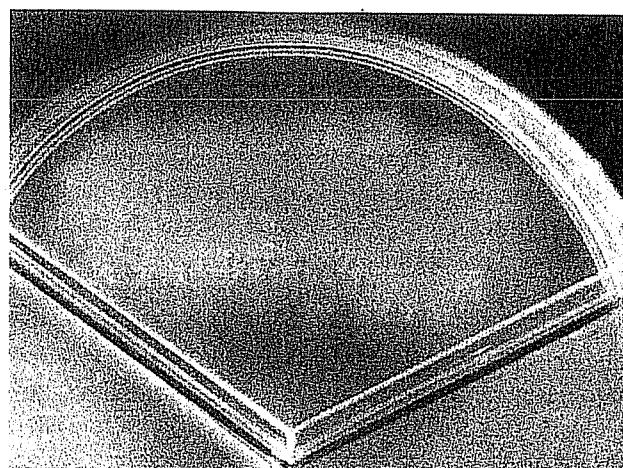
- ¿Cuál es el papel de *Bacteroides thetaiotaomicron* en el intestino humano?

## 15.14 Cytophagales, Flavobacteriales, y Sphingobacteriales

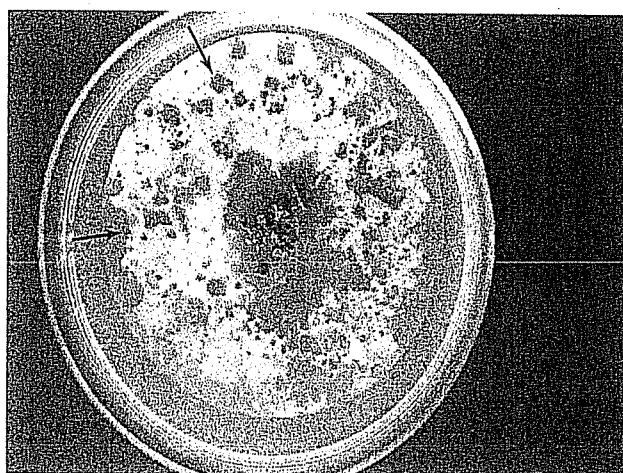
**Géneros principales:** *Cytophaga*, *Flavobacterium*, *Flexibacter*

### Cytophagales

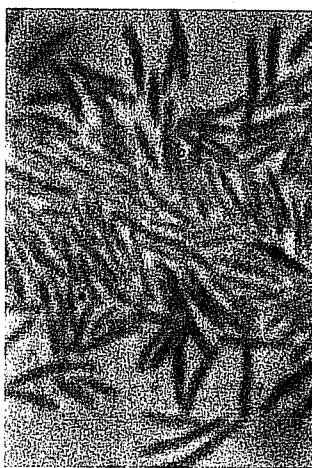
El orden *Cytophagales* (Figura 15.40) comprende casi exclusivamente aerobios estrictos, aunque algunas especies tienen capacidades fermentadoras limitadas. Las células suelen ser bacilos gramnegativos largos y delgados que a menudo presentan extremos puntiagudos y que se desplazan por deslizamiento (Figura 15.42). Las especies de este orden están especializadas en la degradación de polisacáridos complejos. Están muy distribuidas por suelos óxicos y ambientes de agua dulce, donde probablemente llevan a cabo gran parte de la digestión bacteriana de la celulosa. Los organismos celolíticos pueden aislarse con



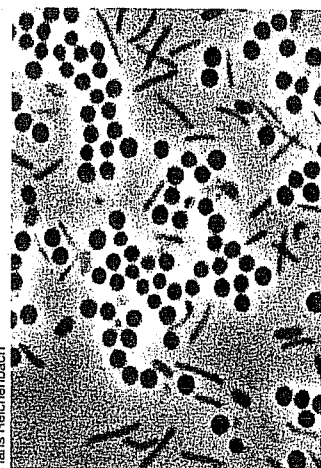
(a)



(b)



(c)



(d)

**Figura 15.42 Cytophaga y Sporocytophaga.** (a) Siembra en estrias de una especie marina agarolítica de *Cytophaga*, hidrolizando el agar en una placa de Petri. (b) Colonias de *Sporocytophaga* que crecen con celulosa. Obsérvense las zonas de claridad (flechas) donde se ha degradado la celulosa. (c) Microfotografía de contraste de fases de células de *Cytophaga hutchinsonii* cultivadas sobre un papel de filtro de celulosa (cada célula mide aproximadamente 1,5 µm de diámetro). (d) Microfotografía de contraste de fases de las células en forma de bacilo y los microcistos esféricos de *Sporocytophaga myxococcoides* (cada célula mide unos 0,5 µm de diámetro y los microcistos 1,5 µm de diámetro). Aunque los microcistos de *Sporocytophaga* son solo ligeramente más resistentes a la temperatura que las células vegetativas, son muy resistentes a la desecación, lo que facilita la supervivencia del organismo en el suelo en períodos secos.



facilidad colocando pequeñas muestras de suelo sobre filtros de papel de celulosa depositados sobre la superficie de un medio mineral solidificado. Las bacterias se adhieren a las fibras de celulosa y las digieren formando colonias expansivas (Figura 15.42c).

La degradación de celulosa por citofagas puede producirse de dos modos diferentes. El mecanismo típico se debe a celulasas libres que la célula secreta como enzimas extracelulares llamadas *exoenzimas* y que degradan la celulosa fuera de la célula. Se secreta una mezcla compleja de enzimas que contiene, entre otras, *endocelulasas*, que rompen enlaces glucosídicos  $\beta$ -1,4 *internos*, y *exocelulasas*, que rompen enlaces glucosídicos  $\beta$ -1,4 *terminales* liberando celobiosa. Estas *exoenzimas* degradan la celulosa, que es insoluble, hasta polisacáridos y disacáridos solubles, que pueden ser fácilmente asimilados por la célula. *Cytophaga hutchinsonii* no produce celulasas para que degrade la celulosa parece requerir el contacto físico entre las fibras de celulosa y las celulasas localizadas en la parte externa de su pared celular.

El género *Cytophaga* contiene especies que, además de degradar la celulosa, (Figura 15.42c), degradan también el agar (Figura 15.42a) y la quitina. En cultivo axénico, *Cytophaga* puede crecer en agar que contenga fibras de celulosa embebidas en el medio (Figura 15.42b). El género relacionado *Sporocytophaga* es similar a *Cytophaga* en morfología y fisiología, pero las células forman estructuras esféricas quiescentes llamadas *microcistos* (Figura 15.42d), semejantes a las producidas por algunas mioxobacterias (véase Sección 14.19).

Varias especies de *Cytophaga* son patógenas de peces y causan graves problemas en la acuicultura. Dos de las enfermedades más importantes son la *enfermedad columnar*, causada por *C. columnaris* y el *síndrome del agua fría*, causado por *C. psychrophila*. Ambas enfermedades afectan preferentemente a peces en condiciones de estrés, por ejemplo a aquellos que viven en aguas contaminadas o en situaciones de confinamiento y superpoblación, como ocurre en piscifactorías y criaderos. Los peces infectados muestran tejidos necrosados, frecuentemente alrededor de las agallas, debido probablemente a la actividad proteolítica de *Cytophaga*.

### Flavobacteriales y Sphingobacteriales

Los órdenes *Flavobacteriales* y *Sphingobacteriales* (Figura 15.40) comprenden normalmente quimiorganótrofos aerobios estrictos y aerobios facultativos. Como la mayoría de *Bacteroidetes*, estos organismos son bacilos gramnegativos y sacarolíticos, con muchas especies que se desplazan por deslizamiento. Las especies se encuentran ampliamente distribuidas en el suelo y en hábitats acuáticos, donde suelen degradar polisacáridos complejos.

Las *Flavobacteriales* pueden ser particularmente abundantes en aguas marinas; entre otros, en los sistemas acuáticos de ambientes polares. Las especies de *Flavobacterium* se encuentran principalmente en ambientes acuáticos, tanto marinos como de agua dulce, así como en alimentos y en plantas de procesamiento de alimentos. La mayoría de las especies son aerobias estrictas, aunque algunas especies reducen los nitratos por respiración anaerobia. Las flavobacterias tienen frecuentemente pigmentación amarilla y generalmente son sacarofílicas; la mayoría pueden degradar también almidón y proteínas. Aunque rara vez son patógenas, hay una especie, *Flavobacterium meningosepticum*, que se ha asociado con casos de meningitis infantil, y se conocen también varios patógenos de peces.

Algunas *Flavobacteriales* son psicrófilas o psicrotolerantes (véase Sección 5.12). En particular, los géneros *Polaribacter* y *Psychroflexus*, son organismos que normalmente se aíslan de ambientes permanentemente fríos, como las aguas polares y el hielo marino. Muchos géneros relacionados pueden también crecer bien por debajo de 20 °C, y por tanto pueden causar el deterioro de alimentos. Ninguno es patógeno.

Las *Sphingobacteriales* son parecidas, en cuanto a su fenotipo, a muchas *Flavobacteriales*. En cuanto a su fisiología, por lo general las especies de las *Sphingobacteriales* degradan un espectro más amplio de polisacáridos complejos que las *Flavobacteriales*, y en esto se parecen a las especies de *Cytophagales*. El género *Flexibacter* es el modelo de muchos géneros de *Sphingobacteriales*. Las especies de *Flexibacter* se diferencian de las citofagas en que normalmente necesitan medios complejos para crecer bien y no son celulolíticas. Las células de algunas especies de *Flexibacter* también sufren cambios de morfología celular, que va de filamentos largos deslizantes en forma de hebras y sin tabicación a bacilos cortos sin capacidad de desplazamiento. Muchas especies están pigmentadas por carotenoides situados en la membrana citoplasmática o por otros pigmentos relacionados denominados *flexirrubinas*, localizados en la membrana externa de la pared gramnegativa. Las especies de *Flexibacter* son saprófitos comunes en suelos y agua dulce, donde degradan polisacáridos, y ninguna ha sido identificada como patógeno.

#### MINIRREVISIÓN

- Describa un método para aislar especies de *Cytophaga* de la naturaleza.
- ¿Por qué las penicilinas no matan a las especies de *Archaea*?

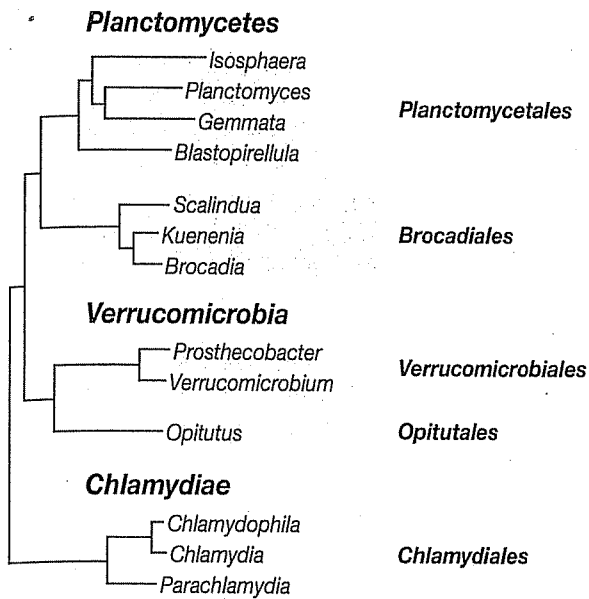
## IV • Chlamydiae, Planctomycetes y Verrucomicrobia

Los filos *Chlamydiae*, *Planctomycetes* y *Verrucomicrobia* comparten un antepasado común y guardan una mayor relación entre sí que con otros filos bacterianos (Figura 15.43). Estos tres grupos contienen organismos que pueden encontrarse en hábitats variados, como suelos, ambientes acuáticos y en asociación con hospedadores eucariotas. Consideramos primero las clamidias, que son un grupo de pequeñas bacterias gramnegativas que causan algunas enfermedades graves a los humanos y a otros animales.

### 15.15 Chlamydiae

**Géneros principales:** *Chlamydia*, *Chlamydophila*, *Parachlamydia*

El filo *Chlamydiae* consta de un solo orden, *Chlamydiales*, que comprende parásitos intracelulares estrictos de eucariotas. Aunque las especies patógenas de los humanos han sido las más estudiadas, el filo presenta algunas especies que interactúan con una gran variedad de hospedadores eucariotas. Las especies son normalmente cocos muy pequeños, de aproximadamente



**Figura 15.43 Principales órdenes de *Chlamydiae*, *Planctomycetes*, y *Verrucomicrobia*.** El árbol filogenético se dedujo de las secuencias de genes del rRNA 16S de géneros representativos de *Chlamydiae*, *Planctomycetes*, y *Verrucomicrobia*. Los nombres de los órdenes se indican en negrita.

0,5  $\mu\text{m}$  de diámetro y muestran un ciclo de vida peculiar. Como ocurre con muchos parásitos estrictos y con simbioses, el genoma de las *Chlamydiae* es reducido, con un tamaño que va de 550 a 1.000 pares de kilobases (↔ Sección 6.4).

### Ciclo biológico de las *Chlamydiae*

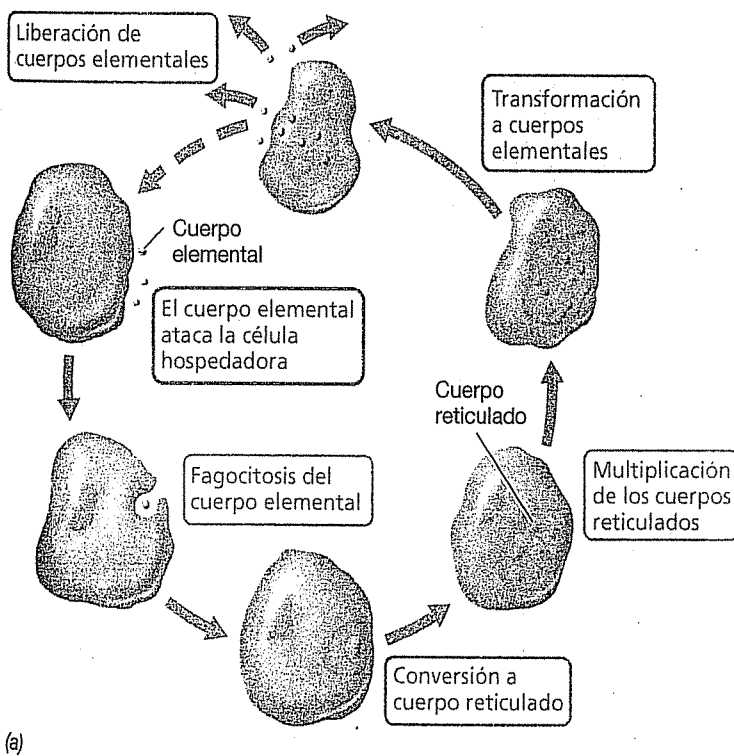
Todas las especies de *Chlamydiae* muestran un ciclo biológico particular (Figura 15.44), con dos tipos de células: (1) una célula

pequeña y densa, denominada *cuerpo elemental*, que es relativamente resistente a la desecación y actúa como medio de dispersión y (2) una célula más grande y menos densa, denominada *cuerpo reticulado*, que se divide por fisión binaria y actúa como forma vegetativa.

Los cuerpos elementales son células que no se replican y están especializadas en la transmisión de la infección. En cambio, los cuerpos reticulados son formas no infecciosas cuya única función es multiplicarse dentro de las células del hospedador, generando un gran inóculo para la transmisión. A diferencia de las rickettsias, las clamidias no se transmiten por artrópodos, sino por el aire e invaden el aparato respiratorio —de ahí la importancia de la resistencia a la desecación que presentan los cuerpos elementales. La Figura 15.45 muestra la división de un cuerpo reticulado. Después de unas cuantas divisiones, las células vegetativas se transforman en cuerpos elementales, que son liberados cuando la célula hospedadora se desintegra (Figura 15.44b) y pueden entonces infectar otras células cercanas. El tiempo de generación de los cuerpos reticulados se ha calculado de dos a tres horas, considerablemente más rápidos que los tiempos de generación de las rickettsias (Sección 15.1).

### Géneros destacados de *Chlamydiae*

Las *Chlamydiae* están particularmente bien adaptadas para invadir y colonizar células eucariotas, y diferentes especies pueden invadir una gran diversidad de hospedadores eucariotas. *Parachlamydia acanthamoebae* infecta amebas de vida libre, sobre todo amebas del género *Acanthamoeba*, y muestra el típico ciclo de vida durante esta infección (Figura 15.44). La mayoría de las especies de las *Chlamydiae* se multiplican o sobreviven en el interior de amebas de vida libre, que son por tanto importantes para la supervivencia y la dispersión de



**Figura 15.44 Ciclo infeccioso de una *Chlamydia*.** (a) Diagrama esquemático del ciclo: el ciclo se completa en unas 48 h. (b) Infección de *Chlamydia* en humanos. Los cuerpos elementales (unos 0,3  $\mu\text{m}$  de diámetro) son la forma infecciosa y los cuerpos reticulados (aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de diámetro) son la forma multiplicativa. Una célula de una trompa de Falopio infectada estalla y libera cuerpos elementales maduros.



**Figura 15.45** *Chlamydia*. Micrografía electrónica de una sección fina de un cuerpo reticulado en división de *Chlamydia psittaci* dentro de una célula de ratón en cultivo de tejidos. Cada célula de *Chlamydia* mide aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de diámetro.

estas bacterias en la naturaleza. En medios naturales se detectan secuencias variadas del gen del rRNA 16S de *Chlamydia*, lo que sugiere que estos organismos están muy extendidos y que aún no se han identificado muchos de sus hospedadores naturales. Aunque las amebas son los hospedadores naturales de *P. acanthamoebae*, esta especie también puede afectar a los humanos, aunque de manera más débil que las *Chlamydiae*, cuyos hospedadores naturales son los humanos.

Los patógenos humanos mejor estudiados pertenecen a los géneros *Chlamydia* y *Chlamydophila*. Se reconocen varias especies dentro de estos géneros: *Chlamydophila psittaci*, agente causal de la psitacosis; *Chlamydia trachomatis*, agente causal del tracoma y otra serie de enfermedades en humanos, y *Chlamydophila pneumoniae*, causante de varios síndromes respiratorios. La psitacosis es una enfermedad epidémica de las aves que ocasionalmente se transmite a los humanos, en los cuales produce síntomas parecidos a una neumonía. El tracoma es una enfermedad ocular crónica que se caracteriza por la vascularización, ulceración y cicatrización de la córnea, y es la causa principal de ceguera en humanos. Otras cepas de *C. trachomatis* infectan el aparato genitourinario, y actualmente las infecciones por *Chlamydia* constituyen las enfermedades más comunes de transmisión sexual (↗ Sección 29.13).

### Propiedades moleculares y metabólicas

De todas las especies conocidas de *Bacteria*, las clamidias están entre las que tienen más limitaciones bioquímicas. Su genoma, de un tamaño aproximado de 1 Mbp, parece aún más limitado que el de las rickettsias, el otro grupo de parásito intracelulares estrictos en *Bacteria* (Sección 15.1). Curiosamente, el genoma de *C. trachomatis* carece del gen que codifica la proteína FtsZ, una proteína clave para la formación del septo durante la división celular (↗ Sección 5.2), que se considera indispensable para el crecimiento de todos los procariotas. La pared celular de *C. trachomatis* también parece carecer de peptidoglicano, aunque en su genoma posee los genes para su biosíntesis. Algunos genes de *C. trachomatis* son claramente eucariotas, lo que indica la existencia de transferencia horizontal del hospedador a la bacteria; estos genes pueden codificar funciones que facilitan el estilo de vida patogénico de *C. trachomatis*.

(↗ Sección 29.13). En resumen, las clamidias parecen haber desarrollado una estrategia eficaz de supervivencia que incluye el parasitismo de los recursos del hospedador y la producción de formas celulares de resistencia para su transmisión.

### MINIRREVISIÓN

- ¿En qué se parecen *Chlamydia* y *Mycoplasma* (Sección 15.9)? ¿Y en qué se diferencian?
- ¿Cuál es la diferencia entre un cuerpo elemental y un cuerpo reticular?

## 15.16 Planctomycetes

**Géneros principales:** *Planctomyces*, *Blastopirellula*, *Gemmata*, *Brocadia*

El filo *Planctomycetes* contiene varias bacterias de morfología singular que se agrupan principalmente en dos órdenes, *Planctomycetales* y *Brocadiales* (Figura 15.43).

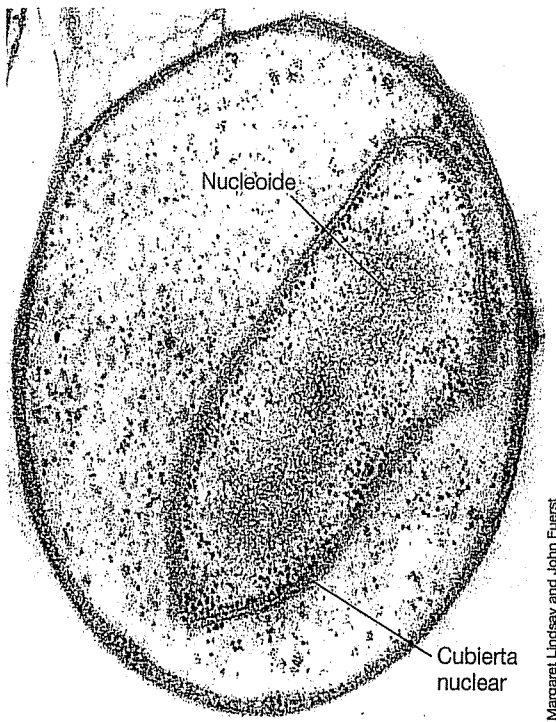
Las *Planctomycetes* son bacterias gramnegativas y muchas de ellas se dividen por gemación. A menudo presentan pedúnculos o apéndices y las células se disponen en rosetas. Una característica de las *Planctomyces* que no es habitual en las bacterias es que su pared celular carece de peptidoglicano y es del tipo capa S (↗ Sección 2.12). Como es de esperar en organismos que carecen de peptidoglicano, estas bacterias son resistentes a antibióticos como la penicilina o la cefalosporina, que alteran la síntesis de peptidoglicano. Otra característica destacable de las *Planctomycetes* es que a menudo presentan una compartimentalización interna, en el citoplasma celular, que se recuerda los orgánulos de los eucariotas.

### Compartimentalización en Planctomycetes

En la Sección 1.2 señalamos las principales diferencias estructurales entre las células procariotas y eucariotas. En particular, los eucariotas tienen un núcleo rodeado por membrana, mientras que en los procariotas el DNA se superenrolla y compacta formando el nucleóide presente en el citoplasma. Sin embargo, los *Planctomycetes* son únicos entre todos los procariotas porque muestran una extensa compartimentalización celular, en algunos casos incluso una estructura nuclear rodeada de membrana.

Todos los *Planctomycetes* producen una estructura rodeada por una membrana no unitaria; esta estructura, llamada *pirelulosa*, contiene el nucleóide, ribosomas y otros componentes citoplasmáticos necesarios. Pero en algunos *Planctomycetes*, como en la bacteria *Gemmata* (Figura 15.46), el propio nucleóide se rodea de una «envoltura nuclear» formada por una membrana de doble capa como la membrana nuclear de los eucariotas. El DNA de *Gemmata* mantiene la estructura típica de los procariotas y se presenta en forma circular, cerrada covalentemente y superenrollada (↗ Sección 4.3), pero está muy condensado y separado del citoplasma por una auténtica membrana unitaria (Figura 15.46).

Otro interesante compartimento es el *anamoxosoma* de algunos *Planctomycetes*, como *Brocadia anammoxidans*. Esta bacteria lleva a cabo la oxidación anaerobia del amoníaco ( $\text{NH}_3$ ) dentro de la estructura cerrada del anamoxosoma. La membrana de este compartimento está compuesta por lípidos



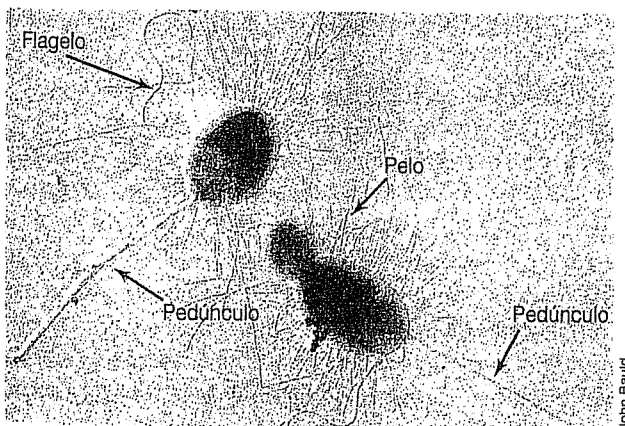
Margaret Lindsay and John Fuerst

**Figura 15.46** *Gemmata*: una bacteria con «núcleo». Micrografía electrónica de transmisión de una sección fina de una célula de *Gemmata obscuriglobus*, que muestra el nucleóide rodeado por una envoltura nuclear. Cada célula mide aproximadamente 1,5  $\mu\text{m}$  de diámetro.

exclusivos que forman un cerramiento completo, protegiendo a los componentes citoplásmicos de los intermediarios tóxicos que se forman durante la oxidación anaerobia del amoníaco (¿ Sección 13.10).

### **Planctomyces**

*Planctomyces* es el género mejor conocido dentro de los *Planctomycetes*. Como la proteobacteria pedunculada *Caulobacter*, que vimos en la Sección 14.21, *Planctomyces* es también una bacteria pedunculada (Figura 15.47). Sin embargo, a diferencia de *Caulobacter*, el pedúnculo de *Planctomyces* está formado por



John Bauld

**Figura 15.47** *Planctomyces maris*. Micrografía electrónica de transmisión de una muestra cubierta de una fina capa de metal. Cada célula mide entre 1 y 1,5  $\mu\text{m}$  de largo. Obsérvese el carácter fibrilar del pedúnculo. Los pelos también son muy abundantes. Obsérvese también los flagelos (apéndices curvados) en cada célula y la yema que se está formando en el extremo sin pedúnculo de una de las células.

proteína y no contiene una pared celular ni citoplasma (compárese la Figura 15.47 con la 14.57). Se supone que este pedúnculo tiene funciones de fijación, pero es una estructura mucho más estrecha y fina que la prosteca del pedúnculo de *Caulobacter*.

Como *Caulobacter* (¿ Figuras 7.26 y 14.57), *Planctomyces* es una bacteria que forma yemas, con un ciclo biológico complejo. Sus células móviles nadadoras se fijan a una superficie, desarrollan un pedúnculo en el punto de fijación y generan una nueva célula en el polo opuesto por gemación. Esta célula hija desarrolla un flagelo, se separa de la célula progenitora anclada y comienza un nuevo ciclo. Fisiológicamente, las especies de *Planctomyces* son quimioorganótrofos anaerobias facultativas, que crecen bien mediante fermentación o por respiración de azúcares.

El hábitat de *Planctomyces* es fundamentalmente acuático, tanto de agua dulce como de agua marina, mientras que el género *Isosphaera* es una bacteria filamentosa y deslizante de manantiales termales. El aislamiento de *Planctomyces* y otros organismos relacionados necesita medios diluidos, como sucede con *Caulobacter*. Además, dado que todos los miembros conocidos de este grupo carecen de peptidoglicano, el enriquecimiento puede hacerse aún más selectivo si se añade penicilina.

### **MINIRREVISIÓN**

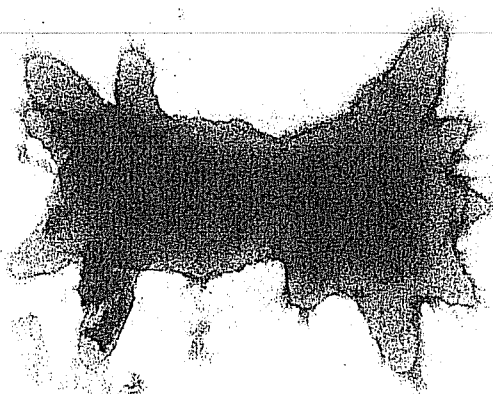
- ¿En qué se diferencia el pedúnculo de *Planctomyces* del de *Caulobacter*?
- ¿Qué tiene de especial la bacteria *Gemmata*?

### **15.17 Verrucomicrobia**

**Géneros principales:** *Verrucomicrobium*, *Prostheco bacter*

El filo *Verrucomicrobia* contiene al menos cuatro órdenes con especies conocidas, pero la mayoría pertenecen al orden *Verrucomicrobiales* (Figura 15.43). Las especies de este filo son bacterias aerobias o facultativas, con capacidad de fermentar azúcares. Una excepción es el género *Methylacidiphilum*, que comprende metanótrofos aerobios (¿ Sección 14.17). Además, algunas especies forman asociaciones simbióticas con protistas. Los miembros de *Verrucomicrobia* están muy extendidos en la naturaleza, en medios acuáticos marinos y de agua dulce, así como en suelos agrícolas y forestales. Pueden tener estructuras membranosas intracelulares similares a las encontradas en *Planctomycetes*. Normalmente forman apéndices citoplásmicos denominados *prostecas* (¿ Sección 14.21). Las especies de *Verrucomicrobia* comparten con otras especies de bacterias con prostecas la presencia de peptidoglicano en la pared celular, y esto los diferencia claramente de los *Planctomycetes*.

Los géneros *Verrucomicrobium* y *Prostheco bacter* producen dos o más prostecas por célula (Figura 15.48). A diferencia de las células de *Caulobacter* (¿ Figuras 7.26 y 14.57), que presentan una sola prosteca y producen formas nadadoras flageladas y sin prostecas, *Verrucomicrobium* y *Prostheco bacter* se dividen simétricamente de manera que tanto la célula progenitora como la hija presentan prostecas en el momento de la división celular. El nombre de género *Verrucomicrobium* deriva de la raíz griega que significa «verrugoso», lo que describe apropiadamente a las células de *Verrucomicrobium spinosum* con sus múltiples y prominentes prostecas (Figura 15.48).



Heinz Schlesner

**Figura 15.48** *Verrucomicrobium spinosum*. Micrografía electrónica de transmisión por tinción negativa. Obsérvense las prostecas con aspecto de verrugas. Cada célula mide aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de diámetro.

## V • Bacteria hipertermófilas

Cerca de la raíz del árbol filogenético de *Bacteria* se encuentran tres filos de bacterias hipertermófilas (Figura 15.1). Cada grupo está formado por uno o dos géneros principales y el rasgo fisiológico principal de la mayoría de las especies de estos géneros es la hipertermofilia —su temperatura óptima de crecimiento supera los 80 °C (véase Sección 5.13). Comenzamos la presentación con *Thermotoga* y *Thermodesulfobacterium*, que representan cada una su propio linaje.

### 15.18 *Thermotogae* y *Thermodesulfobacteria*

**Géneros principales:** *Thermotoga*, *Thermodesulfobacterium*

Las especies de *Thermotoga* son bacilos hipertermófilos que forman una especie de vaina (llamada *toga*, de donde deriva el nombre del género) (Figura 15.49a). Muestran tinción gramnegativa y no esporulan. Las especies de *Thermotoga* son anaerobias fermentadoras, que catabolizan azúcares o almidón y producen lactato, acetato,  $\text{CO}_2$  y  $\text{H}_2$  como productos de fermentación. Estos organismos también pueden crecer mediante respiración anaerobia, utilizando  $\text{H}_2$  como donante de electrones y hierro férrico como aceptor de electrones. Se han aislado especies de *Thermotoga* en fuentes de aguas termales terrestres y en chimeneas hidrotermales marinas.

Aunque se trata de una bacteria, el genoma de *Thermotoga* contiene muchos genes que muestran una notable homología con genes de arqueas hipertermófilas. De hecho, más del 20 % de los genes de *Thermotoga* se han obtenido probablemente por transferencia horizontal (véase Secciones 6.12 y 12.15) de especies hipertermófilas de arqueas. Aunque en los genomas de otras bacterias se han identificado unos cuantos genes similares a los de arqueas y viceversa, hasta el momento solo en *Thermotoga* se ha podido detectar un intercambio tan extenso de genes por transferencia horizontal entre dominios.

*Thermodesulfobacterium* (Figura 15.50) es una bacteria termófila y reductora de sulfato, que en el árbol filogenético

Las especies del género *Prostheco bacter* tienen dos genes con considerable homología con los genes que codifican la tubulina de las células eucariotas. La tubulina es una proteína fundamental en la composición del citoesqueleto de las células eucariotas (véase Sección 2.22). Aunque la proteína FtsZ, importante en la división celular (véase Sección 5.2), es también homóloga de la tubulina, las proteínas de *Prostheco bacter* son estructuralmente más parecidas a la tubulina eucariota de lo que lo es la proteína FtsZ. No se conoce la función que desempeñan en *Prostheco bacter* las proteínas tipo tubulina, ya que no se ha observado en estos organismos un citoesqueleto como el de los eucariotas.

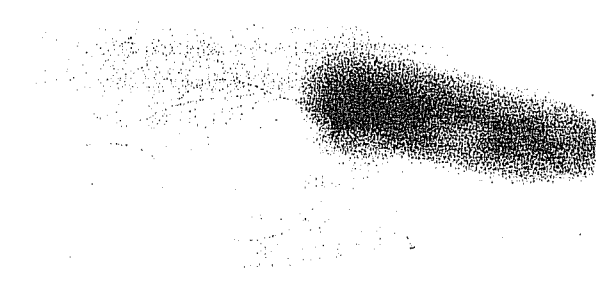
### MINIRREVISIÓN

- Describa dos diferencias entre *Verrucomicrobia* y *Planctomycetes*.



(a)

R. Rachel and K. O. Stetter



(b)

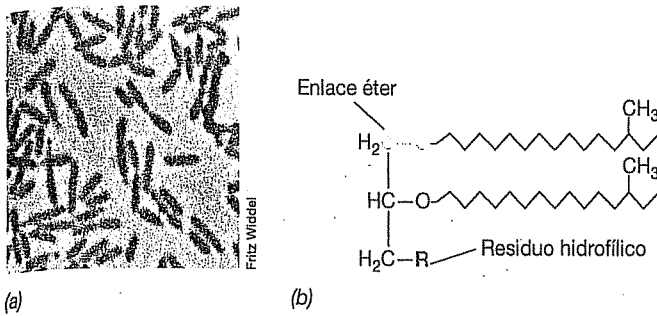
R. Rachel and K. O. Stetter

**Figura 15.49** Bacterias hipertermófilas. Micrografías electrónicas de dos bacterias hipertermófilas (a) *Thermotoga maritima* (temperatura óptima, 80 °C). Obsérvese la cubierta externa, denominada toga. (b) *Aquifex pyrophilus* (temperatura óptima, 85 °C). Las células de *Thermotoga* miden 0,6  $\times$  3,5  $\mu\text{m}$ ; las células de *Aquifex* miden 0,5  $\times$  2,5  $\mu\text{m}$ .

constituye un filo independiente, situado entre *Thermotoga* y *Aquifex* (Figura 15.1). *Thermodesulfobacterium* es anaerobio estricto y usa lactato, piruvato y etanol (pero no acetato) como donadores de electrones, como hacen otras bacterias reductoras de sulfato como *Desulfovibrio* (véase Sección 14.9), reduciendo  $\text{SO}_4^{2-}$  hasta  $\text{H}_2\text{S}$ .

Un rasgo bioquímico poco común de las especies de *Thermodesulfobacterium* es la presencia de lípidos con enlaces éter. Recordemos que dichos lípidos son un sello distintivo de las arqueas, y que una cadena poliisoprenoide  $\text{C}_{20}$  (fitanilo)





**Figura 15.50** *Thermodesulfobacterium*. (a) Micrografía de células de *Thermodesulfobacterium thermophilum*. (b) Estructura de uno de los lípidos de *T. mobile*. Obsérvese que aunque las dos cadenas laterales hidrófobas presentan enlaces éter, no son unidades de fitanilo como en las arqueas. «R» designa un residuo hidrófilo, como un grupo fosfato.

reemplaza al ácido graso como cadena lateral en los lípidos de arqueas (véase Sección 2.7). Sin embargo, los lípidos unidos con enlace éter de *Thermodesulfobacterium* son inusuales en tanto que las cadenas laterales del glicerol no son grupos fitanilo como lo son en las arqueas, sino que están formados por un hidrocarburo C<sub>17</sub>, específico, junto a ciertos ácidos grasos (Figura 15.50b). Así, en *Thermodesulfobacterium* nos encontramos con un linaje filogenético muy antiguo (Figura 15.1) y un perfil lipídico que combina características de bacterias y de arqueas. Sin embargo, unas cuantas bacterias más también tienen lípidos unidos a éter; por tanto, este tipo de lípidos podría ser más frecuente entre las bacterias que lo que se pensaba.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Qué tienen de especial el genoma de *Thermotoga* y los lípidos de *Thermodesulfobacterium*?

## 15.19 Aquificae

### Géneros principales: *Aquifex*, *Thermocrinis*

El género *Aquifex* (Figura 15.49b) es un hipertermófilo, autótrofo y quimiolitótrofo estricto, y la bacteria más termófila de todas las conocidas. Diversas especies de *Aquifex* utilizan H<sub>2</sub>, azufre (S<sup>0</sup>) o tiosulfato (S<sub>2</sub>O<sub>3</sub><sup>2-</sup>) como donadores de electrones y O<sub>2</sub> o nitrato (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>) como aceptores de electrones; estas células habitan ambientes de hasta 95 °C de temperatura. *Aquifex* solo puede soportar concentraciones de O<sub>2</sub> muy bajas (microaerófilo), y es incapaz de oxidar todos los compuestos orgánicos que se han probado. *Hydrogenobacter* es un organismo relacionado con *Aquifex* que muestra casi las mismas propiedades, pero es un aerobio estricto.

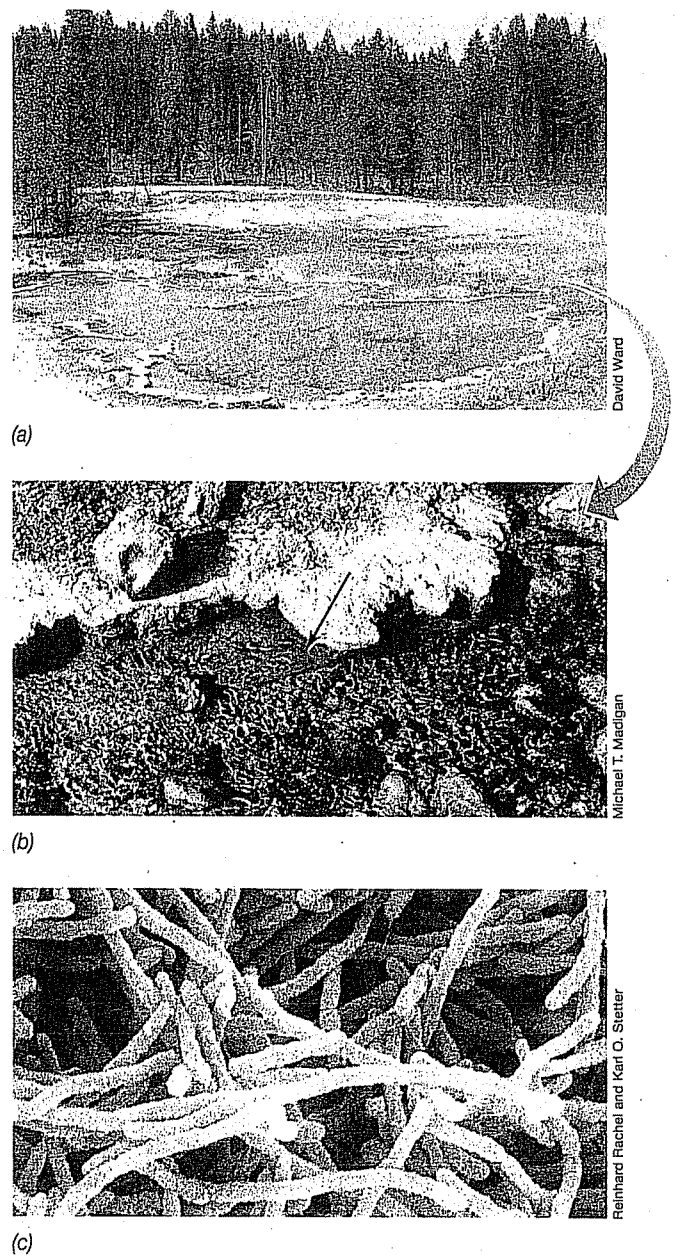
### *Aquifex* y la autotrofia

La autotrofia de *Aquifex* se basa en las enzimas del ciclo de Krebs inverso, una serie de reacciones que se habían descrito previamente solo en las bacterias verdes del azufre (véase Sección 13.3 y Sección 14.6), dentro del dominio *Bacteria*. Se ha secuenciado el genoma completo de *Aquifex aeolicus*, cuyo estilo de vida quimiolitótrofo y autótrofo está codificado por un genoma muy pequeño, de tan solo 1,55 Mbp (un tercio del tamaño del genoma de *Escherichia coli*). El descubrimiento de que tantas

especies hipertermófilas de arqueas y bacterias, como *Aquifex*, son quimiolitótrofos del H<sub>2</sub>, combinado con el hallazgo de que se separan como linajes muy antiguos en sus respectivos árboles filogenéticos (Figura 15.1), sugiere que el H<sub>2</sub> fue un donador de electrones fundamental para el metabolismo energético de los organismos primitivos que aparecieron en la Tierra primigenia (véase Secciones 12.1 y 16.14).

### *Thermocrinis*

*Thermocrinis* (Figura 15.51) es un género emparentado con *Aquifex* y con *Hydrogenobacter*. Este organismo es un hipertermófilo (con temperatura óptima de 80 °C) quimiolitótrofo, que oxida



**Figura 15.51** *Thermocrinis*. (a) Octopus Spring, en el parque Nacional de Yellowstone (Estados Unidos). El agua de esta fuente termal alcalina y silícea mana a una temperatura de 92 °C. (b) Células de *Thermocrinis ruber*, que crecen como serpentina filamentosas (flecha) adheridas a conglomerados silíceos en la corriente de salida (85 °C). (c) Micrografía electrónica de barrido de células de *T. ruber* con forma bacilar crecidas sobre un cubreobjetos recubierto de silicio. Cada célula de *T. ruber* mide aproximadamente 0,4 µm de diámetro y de 1 a 3 µm de largo.

$H_2$ , tiosulfato ( $S_2O_3^{2-}$ ) o azufre ( $S^0$ ) como donadores de electrones, y utilizando  $O_2$  como aceptor. La única especie conocida es *Thermocrinis ruber*, que crece en el agua que fluye de ciertos manantiales termales del Parque Nacional de Yellowstone (Estados Unidos), donde forma unas «serpentin» de color de rosa constituidas por una forma celular filamentosa fijada a conglomerados silíceos (Figura 15.51b). En un cultivo sin agitación, las células de *T. ruber* crecen individualmente en forma de bacilos (Figura 15.51c). Sin embargo, cuando se cultivan en un sistema de flujo en el que el medio de cultivo se va derramando de manera continua sobre una superficie sólida de cristal a la que las células pueden adherirse, *Thermocrinis* adopta la morfología de serpentina que forma cuando se encuentra en el flujo constante de su hábitat natural.

*Thermocrinis ruber* es una especie de significado histórico en microbiología, porque fue uno de los organismos estudiados en la década de 1960 por Thomas Brock, pionero en el campo de la microbiología termal. El descubrimiento de Brock de que las serpentin» rosas (Figura 15.51b) contenían proteínas y ácidos

nucleicos, indicaba claramente que se trataba de organismos vivos y no tan solo de detritos minerales. Además, la existencia de serpentin» en el agua que fluye de los manantiales termales a 80-90 °C, pero no en los que tienen una temperatura inferior, apoyaba la hipótesis de Brock de que aquellos organismos necesitaban realmente calor para crecer y que probablemente podrían encontrarse incluso en agua hirviendo o sobrecalentada. Ambas conclusiones fueron respaldadas por el descubrimiento de Brock y otros investigadores de docenas de géneros de bacterias hipertermófilas viviendo en manantiales termales, chimeneas hidrotermales y otros ambientes similares. Véase más información sobre hipertermófilos en las Secciones 5.11, 5.13, y en el Capítulo 16.

#### MINIRREVISIÓN

- ¿Cuál es el significado evolutivo de que los organismos del linaje *Aquifex* sean tanto hipertermófilos como quimiolitótrofos del  $H_2$ ?

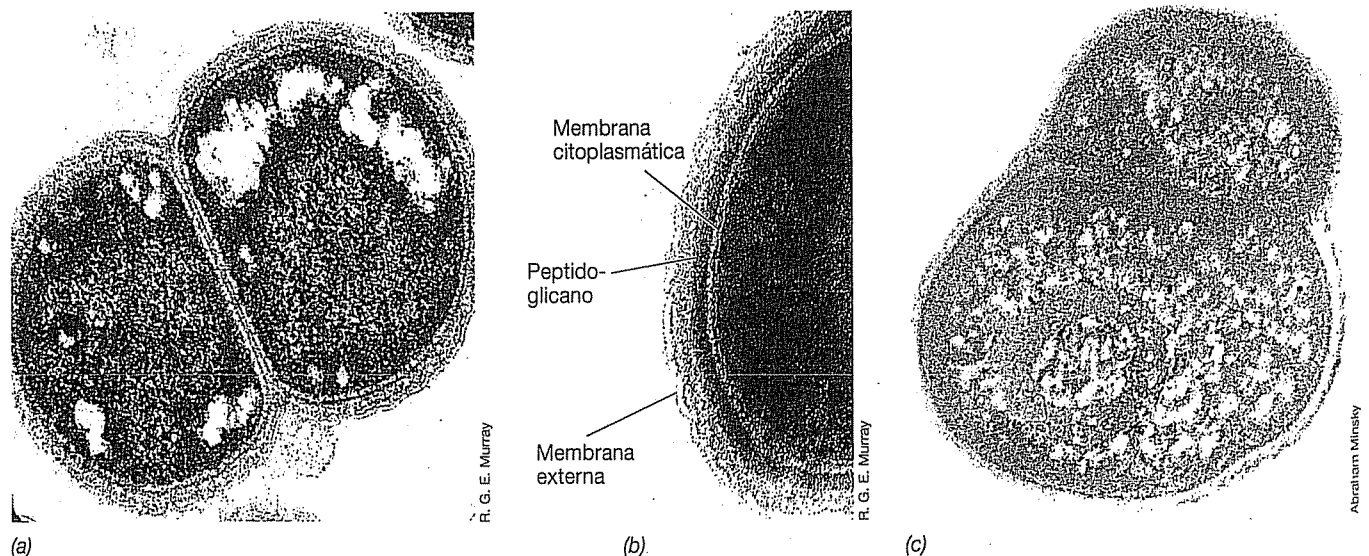
## VI • Otras Bacteria

En este capítulo hemos visto hasta ahora filos que tienen muchas especies caracterizadas (Figura 15.1). Pero más allá de estos filos mayoritarios hay otros muchos que no tienen más que una especie descrita, o como mucho un pequeño grupo de especies (Figura 15.1b). Además, se conoce la existencia de muchos otros filos solamente por el muestreo de genes del rRNA 16S en la naturaleza (¿? Sección 18.5). No podemos referirnos a todos y en esta unidad final del capítulo consideramos un filo que ha sido bien estudiado y a continuación resumimos algunos otros filos que se empiezan a conocer y están emergiendo entre los grupos principales de la diversidad microbiana.

### 15.20 *Deinococcus-Thermus*

**Géneros principales:** *Deinococcus*, *Thermus*

El grupo de los deinococos incluye solamente unos pocos géneros dentro de dos órdenes, el orden *Deinococcales* y el orden *Thermales*. Los miembros de este grupo son quimiorganótrofos aerobios que metabolizan azúcares, aminoácidos y ácidos orgánicos, o diversas mezclas complejas. Aunque los deinococos se tiñen como grampositivos, la estructura de su pared celular es de tipo gramnegativo (Figura 15.52). La pared está formada por varias capas, entre ellas una membrana externa, que es característica de las bacterias gramnegativas (¿? Sección



**Figura 15.52** *Deinococcus radiodurans*, coco resistente a la radiación. Cada célula mide unos 2,5  $\mu m$  de diámetro. (a) Micrografía electrónica de transmisión de *D. radiodurans*. Obsérvese la capa de la membrana externa. (b) Micrografía de gran aumento de la pared. (c) Micrografía electrónica de transmisión de células de *D. radiodurans*, coloreada para mostrar la morfología toroidal del nucleóide (en verde).

2.11): Sin embargo, a diferencia de la membrana externa de bacterias como *Escherichia coli*, la de los deinococos carece de lípido A. Además, los deinococos contienen una forma especial de peptidoglicano en el que la ornitina reemplaza al ácido diaminopimélico en los enlaces entre los aminoácidos del *N*-acetilmurámico (↪ Sección 2.10).

Las especies que pertenecen al orden *Thermales* normalmente son termófilas o hipertermófilas y el género tipo es *Thermus*. *Thermus aquaticus*, descubierta en la década de 1960 por Thomas Brock en un manantial termal del Parque Nacional de Yellowstone (Estados Unidos), es un organismo modelo para estudiar la vida a altas temperaturas. Con posterioridad, *T. aquaticus* se ha aislado de muchos sistemas geotérmicos y es el origen de la polimerasa *Taq*. Debido a su termoestabilidad, la polimerasa *Taq* hizo posible la técnica de la reacción en cadena de la polimerasa (PCR, del inglés *polymerase chain reaction*), que permitió la automatización de la técnica de amplificación del DNA (↪ Sección 11.3), lo que ha supuesto un avance que ha revolucionado toda la biología

### Resistencia a la radiación de *Deinococcus radiodurans*

Las especies de las *Deinococcales* tienen la peculiaridad de ser extremadamente resistentes a la radiación y *Deinococcus radiodurans* es la especie mejor estudiada a este respecto. La mayoría de los deinococos son rojos o rosados por la presencia de carotenoides, y muchas cepas son muy resistentes a las radiaciones y a la desecación. Su resistencia a la radiación ultravioleta (UV) puede aprovecharse para su aislamiento. Estos organismos tan especiales pueden aislarse por selección a partir del suelo, de carne picada, de polvo y de aire filtrado, si se somete la muestra correspondiente a una intensa radiación UV (o incluso a radiación gamma) y luego se siembra en medio rico, con triptona y extracto de levadura. Por ejemplo, las células de *D. radiodurans* pueden sobrevivir a una exposición de hasta 15.000 grays (Gy) de radiación ionizante (1 Gy = 100 rad). Esta dosis sería suficiente para destruir el cromosoma de cualquier otro organismo en cientos de fragmentos. (Una persona, por ejemplo, puede morir por una exposición de menos de 10 Gy).

Además de su impresionante resistencia a la radiación, *D. radiodurans* es resistente al efecto mutagénico de muchos agentes mutágenos. Los únicos mutágenos químicos que parecen hacer efecto sobre *D. radiodurans* son compuestos del tipo de la nitrosoguanidina, que induce delecciones en el DNA. Aparentemente, las delecciones no se reparan en este organismo tan eficientemente como las mutaciones puntuales y este es el método apropiado para aislar mutantes de *D. radiodurans*.

### Reparación del DNA en *Deinococcus radiodurans*

El estudio de *D. radiodurans* ha demostrado que es muy eficaz reparando el DNA dañado y para ello cuenta con varias enzimas distintas. Además de la enzima reparadora de DNA RecA (↪ Sección 10.4), *D. radiodurans* tiene varios sistemas de reparación independientes de RecA, que pueden reparar cortes de cadena simple y de doble cadena, así como escindir y reparar bases incorporadas incorrectamente. Son procesos de reparación tan eficientes que incluso pueden reensamblar el cromosoma a partir de sus fragmentos.

Se cree que la peculiar disposición del DNA en las células de *D. radiodurans* puede contribuir a su resistencia a la radiación.

Las células de esta bacteria siempre forman parejas o tétradas (Figura 15.52a). En lugar de tener el DNA disperso por todo el interior de la célula, como sucede con el nucleóide típico, el DNA de *D. radiodurans* está organizado en una estructura toroidal (en espiral o anillos apilados) (Figura 15.52c). La reparación se ve facilitada por la fusión de nucleóides situados en compartimentos adyacentes, ya que la estructura toroidal proporciona una plataforma para la recombinación homóloga. Gracias al gran alcance de este proceso de recombinación se puede recuperar un cromosoma reparado, de manera que la célula que lo contenga puede seguir creciendo y dividiéndose.

### MINIRREVISIÓN

- Describa una aplicación comercial de *Thermus aquaticus*.
- Describa una característica biológica especial de *Deinococcus radiodurans*.

## 15.21 Otros filos notables de Bacteria

A continuación presentamos las propiedades básicas de otros siete filos de Bacteria. Aunque la mayoría de estos tienen pocos representantes que hayan sido cultivados (Figura 15.1b), muchos pueden tener una importancia ecológica considerable. De ser así, la investigación futura sobre su cultivo y sus actividades ecológicas nos aportarán las pruebas necesarias. Hasta entonces tenemos un cuadro de estos filos poco detallado, pero que nos presenta sus principales características de un modo general.

### Acidobacteria

Las *Acidobacteria* son frecuentes en el ambiente, según revelan las secuencias de los genes del rRNA 16S obtenidas a partir de muestras de campo (Figura 15.1b). Las *Acidobacteria* abundan en el suelo, particularmente en suelos ácidos (pH < 6.0), donde a menudo representan la mayor parte de algunas comunidades del suelo. También viven en ambientes de agua dulce, en tapetes microbianos de manantiales termales, en reactores de depuradoras de aguas residuales y en sus fangos activados. Hay pruebas de que existen unos 25 subgrupos principales dentro de las *Acidobacteria*, lo que indica una importante diversidad filogenética y metabólica entre las especies de este filo. Su abundancia, su amplia distribución y su probable diversidad metabólica sugieren una gran relevancia ecológica, especialmente en el suelo. Lamentablemente, aunque abundan en el ambiente, resultan difíciles de cultivar; por consiguiente, se han aislado pocas especies (Figura 15.1b) y solo se han descrito unos pocos géneros.

Las pocas especies que han sido caracterizadas tienen un metabolismo diverso y comprenden tanto quimioorganótrofos como fotoheterótrofos, así como aerobios estrictos y anaerobios estrictos fermentadores. Se han caracterizado detalladamente tres especies de *Acidobacteria*: *Acidobacterium capsulatum*, *Geothrix fermentans* y *Holophaga foetida*; todas ellas son quimioorganótrofas gramnegativas. *Acidobacterium capsulatum* es una bacteria aerobia estricta, acidófila y capsulada, que se ha aislado de aguas ácidas de drenajes de minas, y que utiliza diversos azúcares y ácidos orgánicos. *Geothrix fermentans* es un anaerobio estricto que oxida ácidos orgánicos simples (acetato, propionato, lactato, fumarato) hasta CO<sub>2</sub>, utilizando hierro

férrico como aceptor de electrones (reducción desasimiladora del hierro,  $\Rightarrow$  Sección 14.14), y que también puede fermentar citrato produciendo acetato más succinato. *Holophaga foetida* es una bacteria anaerobia estricta homoacetógena ( $\Rightarrow$  Secciones 13.19 y 14.18), que degrada compuestos aromáticos metilados hasta acetato. Algunas *Acidobacteria* degradan polímeros como la celulosa y la quitina, y, al menos un género, *Chloracidobacterium*, es fotótrofo ( $\Rightarrow$  Sección 14.8).

### Nitrospirae, Deferribacteres y Chrysiogenetes

El filo *Nitrospirae* toma su nombre del género *Nitrospira*, un quimiolitótrofo que oxida el nitrito a nitrato y que crece autótrofamente ( $\Rightarrow$  Sección 14.13), como lo hacen las especies de la proteobacteria *Nitrobacter* ( $\Rightarrow$  Sección 13.10). *Nitrospira* vive en muchos de los ambientes en los que también se encuentra *Nitrobacter*. Sin embargo, los análisis ambientales muestran que *Nitrospira* es mucho más abundante en la naturaleza que *Nitrobacter*. Por tanto, la mayor parte del nitrito oxidado en ambientes nitrogenados, como las plantas depuradoras de aguas residuales y suelos con abundante amoníaco, probablemente se debe a *Nitrospira*. Otro género importante de este filo es *Leptospirillum*, un quimiolitótrofo aerobio y acidófilo que oxida hierro ( $\Rightarrow$  Sección 14.15), y que es frecuente en el drenaje ácido de minas asociado a la extracción de carbón y de hierro ( $\Rightarrow$  Sección 21.1).

Los filos *Deferribacteres* y *Chrysiogenetes* (Figura 15.1) contienen quimioorganótrofos anaerobios que muestran una considerable diversidad metabólica respecto a los aceptores de electrones que usan en la respiración anaerobia (Capítulo 13). La mayoría de las especies, aunque no todas, pueden crecer respirando anaeróbicamente nitrato, que pasa a nitrito o a amoníaco. El grupo de los *Deferribacteres* debe su nombre al género *Deferribacter*, que es un reductor termófilo del hierro férrico desasimilador ( $\Rightarrow$  Secciones 13.21 y 14.14) y que puede reducir también nitrato y óxidos metálicos. *Geovibrio* es un género relacionado, que puede crecer también usando azufre elemental como aceptor de electrones ( $\Rightarrow$  Sección 14.10). La bacteria *Chrysiogenes arsenatis* y otros organismos relacionados destacan por poder acoplar la oxidación del acetato y otros pocos compuestos orgánicos a la reducción de arseniato, compuesto que utiliza como aceptor terminal de electrones, reduciéndolo a arsenito. Además de arseniato, muchas especies de *Chrysiogenetes* pueden reducir seleniato, nitrito, nitrato, tiosulfato y azufre elemental mediante diferentes tipos de respiración anaerobia ( $\Rightarrow$  Sección 13.21).

### Synergistetes, Fusobacteria, Fibrobacteres

Los filos *Synergistetes*, *Fusobacteria*, y *Fibrobacteres* comprenden relativamente pocas especies caracterizadas (Figura 15.1b), pero las que han sido cultivadas tienen metabolismo

fermentador. Las especies de estos grupos viven a menudo en el tubo digestivo de animales y algunas se han asociado con determinadas enfermedades humanas.

Los *Synergistetes* son bacilos gramnegativos no esporulados, que se encuentran en asociación con animales y en sistemas marinos y ambientes terrestres anóxicos. Las especies que se han descrito son normalmente anaerobias estrictas que degradan proteínas y pueden fermentar aminoácidos. En los animales, se encuentran con frecuencia en el tubo digestivo; por ejemplo *Synergistes jonesii* habita en el rumen. En los humanos, varias especies de *Synergistetes* se han relacionado con abscesos y heridas en tejidos blandos, con la placa dental y con enfermedades periodontales.

Las *Fusobacteria* son bacilos gramnegativos no esporulados, que se encuentran en sedimentos y en el tracto gastrointestinal y la cavidad oral de animales. Estas bacterias son anaerobias estrictas y fermentan carbohidratos, péptidos y aminoácidos. Las especies de *Fusobacterium* son componentes usuales del microbioma humano como colonizadores de membranas mucosas. Se pueden encontrar diferentes especies en la cavidad oral, en la zona gástrica e intestinal, y en la vagina. *Fusobacterium nucleatum* se encuentra a menudo en los huesos de las encías. Algunas especies pueden ser patógenas de los humanos y *F. nucleatum* aparece con frecuencia en pacientes que padecen enfermedad periodontal.

Aunque los genes del rRNA 16S de los *Fibrobacteres* se detectan en muchos tipos de ambiente, las pocas especies caracterizadas proceden del rumen o del tubo digestivo de animales. El género *Fibrobacter* comprende anaerobios estrictos que son fermentadores y gramnegativos. Sin embargo, a diferencia de la mayoría de las especies de los filos *Fusobacteria* y *Synergistetes*, las especies de *Fibrobacter* no pueden fermentar proteínas o aminoácidos y se especializan, en cambio, en la fermentación de carbohidratos, como la celulosa. En el rumen, la celulosa es la principal fuente de energía, y en tal ambiente se encuentran no solo bacterias celulolíticas como *Fibrobacter*, sino muchas anaerobias no celulolíticas que pueden usar la glucosa liberada de la degradación de la celulosa.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Cuál es el principal hábitat de muchas especies de *Acidobacteria*?
- ¿En qué se diferencian *Nitrospira* y *Deferribacter* respecto al tipo de vida y al metabolismo?
- ¿Qué características metabólicas comparten la mayoría de las *Synergistetes*, *Fusobacteria*, y *Fibrobacteres*, y qué enfermedades humanas se han relacionado con la presencia de *Synergistetes* y *Fusobacteria*?

## IDEAS PRINCIPALES

**15.1** • Las *Alphaproteobacteria* constituyen la segunda clase más extensa de las *Proteobacteria* y tienen un metabolismo variado. Los géneros principales son: *Rhizobium*, *Rickettsia*, *Rhodobacter*, y *Caulobacter*.

**15.2** • Las *Betaproteobacteria* forman la tercera clase más extensa de las *Proteobacteria* y tienen un metabolismo variado. Los géneros principales son: *Burkholderia*, *Rhodocyclus*, *Neisseria*, y *Nitrosomonas*.



**15.3** • Las *Gammaproteobacteria* son la clase más extensa y diversa de las *Proteobacteria* y contiene muchos patógenos humanos. Las *Enterobacteriales*, o bacterias entéricas, son las más estudiadas de todas las bacterias. Los géneros principales son: *Escherichia* y *Salmonella*.

**15.4** • Las *Pseudomonadales* y *Vibrionales* son *Gammaproteobacteria* muy comunes. Los géneros principales son: *Pseudomonas* y *Vibrio*.

**15.5** • Las *Deltaproteobacteria* y las *Epsilonproteobacteria* son las clases más reducidas y menos diversas metabólicamente de entre las *Proteobacteria*. Los géneros principales de *Deltaproteobacteria* son: *Myxococcus*, *Desulfovibrio*, y *Geobacter*. Los géneros principales de *Epsilonproteobacteria* son *Campylobacter* y *Helicobacter*.

**15.6** • Las bacterias del ácido láctico, como *Lactobacillus* y *Streptococcus*, producen lactato como principal producto final de la fermentación, y pueden tener importancia en la producción y conservación de alimentos. Los *Firmicutes* son uno de los dos filos principales de las bacterias grampositivas.

**15.7** • Muchos géneros de *Firmicutes* en los órdenes *Bacillales* y *Clostridiales*, como *Staphylococcus*, *Listeria*, y *Sarcina*, no forman endósporas.

**15.8** • La producción de endósporas, que solo se da en el filo *Firmicutes*, es una característica distintiva de dos géneros importantes, *Bacillus* y *Clostridium*.

**15.9** • El filo *Tenericutes* comprende los micoplasmas, organismos que carecen de pared celular y tienen genomas muy pequeños. Muchas especies son patógenas para los humanos, para otros animales y para las plantas. El género principal es *Mycoplasma*.

**15.10** • El segundo filo más importante de bacterias grampositivas es de las *Actinobacteria*. *Corynebacterium* y *Arthrobacter* son bacterias grampositivas comunes en el suelo. *Propionibacterium* fermenta lactato a propionato y es el principal agente que causa el aroma y la textura característicos del queso suizo.

**15.11** • Las especies de *Actinobacteria* que pertenecen al género *Mycobacterium* son en su mayoría saprófitas inocuas del suelo, pero *Mycobacterium tuberculosis* causa la tuberculosis.

**15.12** • Los estreptomicetos son un gran grupo de bacterias grampositivas filamentosas que forman esporas en el extremo de hifas aéreas y pertenecen al filo *Actinobacteria*. Muchos antibióticos de uso clínico, como la tetraciclina y la neomicina, se obtienen de especies de *Streptomyces*.

**15.13** • El filo *Bacteroidetes* comprende bacilos gramnegativos que no forman esporas, y muchos se desplazan por deslizamiento. La mayoría de las especies del orden *Bacteroidales* son anaerobios estrictos que fermentan carbohidratos en ambientes anóxicos. El género *Bacteroides* comprende especies que son frecuentes en el tubo digestivo de animales.

**15.14** • Las *Cytophagales* las *Flavobacteriales* son órdenes de los *Bacteroidetes* que comprenden bacterias capaces de degradar polisacáridos complejos como la celulosa. Estas bacterias son importantes en la descomposición de la materia orgánica.

**15.15** • El filo *Chlamydiae* comprende pequeños parásitos intracelulares estrictos que invaden células eucarióticas. Muchas especies causan enfermedades diversas en humanos y en otros animales.

**15.16** • Los *Planctomycetes* son un grupo de bacterias pedunculadas y formadoras de yemas que forman compartimentos intracelulares de varios tipos, en algunos casos indistinguibles del núcleo de las células eucarióticas.

**15.17** • Las especies de *Verrucomicrobia* se distinguen por las múltiples células con prosteca y por su particular filogenia.

**15.18** • Los linajes de *Thermotogae* y *Thermodesulfobacteria* forman dos filos que se separan muy pronto en la evolución dentro del dominio *Bacteria*. Estas bacterias hipertermófilas demuestran que se ha producido una extensa transferencia horizontal de genes desde *Archaea* a *Bacteria* (*Thermotoga*) y que los lípidos con enlace éter no son exclusivos de *Archaea* (*Thermodesulfobacterium*).

**15.19** • El filo de *Aquifex* comprende un grupo de bacterias hipertermófilas que oxidan  $H_2$  y representan la rama más antigua del árbol del dominio *Bacteria*.

**15.20** • *Deinococcus* y *Thermus* son los principales géneros de un filo diferente de *Bacteria*. *Thermus* es el productor de la enzima fundamental en la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) automatizada, mientras que *Deinococcus* es la bacteria conocida más resistente a la radiación, superando incluso a las esporas a este aspecto.

**15.21** • Las *Acidobacteria* se encuentran en muchos ambientes, especialmente en el suelo, y muestran diversos tipos fisiológicos. El género *Nitrospira* comprende bacterias oxidadoras de nitritos, mientras que las de *Deferribacteres* y *Chrysiogenetes* tienen varias formas de respiración anaerobia especializada. Las especies de *Synergistetes*, *Fusobacteria*, y *Fibrobacteres* son anaerobios fermentadores que habitan en el tubo digestivo y otros nichos anóxicos de animales.



## MasteringMicrobiology®

Revise lo que sabe y descubra lo que ha aprendido con MasteringMicrobiology. Acceda a material de estudio, revisiones de los capítulos, animaciones y tutoriales de microbiología práctica en el Área de Estudio y asegúrese de que ha asimilado todo el contenido de este capítulo.

## GLOSARIO DE TÉRMINOS

**Ácido-alcohol resistencia:** propiedad de las especies de *Mycobacterium* por la cual las células teñidas con el colorante básico fucsina resisten la decoloración por ácido-alcohol.

**Actinomicetos:** término para referirse a las bacterias aerobias filamentosas del filo *Actinobacteria*.

**Bacterias corineformes:** bacilos grampositivos, aerobios e inmóviles, que presentan la característica de formar agrupaciones irregulares de células con forma de palo de golf o en disposiciones en V, típicas de varios géneros de *Actinobacteria* unicelulares.

**Bacterias del ácido láctico:** bacterias fermentadoras productoras de ácido láctico, incluidas en las *Firmicutes*, y que son importantes en la producción y conservación de muchos alimentos.

**Bacterias del ácido propiónico:**

bacterias fermentadoras grampositivas que producen propionato como producto final de la fermentación y son importantes en la fabricación del queso.

**Bacterias entéricas:** un gran grupo de bacterias gramnegativas con forma de bacilo, caracterizadas por su metabolismo aerobio facultativo y que se encuentran normalmente en el intestino de animales.

**Bacterias grampositivas con alto contenido de GC:** término que hace referencia a las bacterias del grupo de las *Actinobacteria*.

**Bacterias grampositivas con bajo contenido de GC:** término que hace referencia a las bacterias del grupo de las *Firmicutes*.

**Heterofermentadoras:** con relación a las bacterias del ácido láctico, que pueden originar más de un producto de la fermentación.

**Homofermentadoras:** con relación a las bacterias del ácido láctico, que solamente producen ácido láctico como producto de la fermentación.

**Oligotróficos:** término que se refiere a organismos que crecen mejor en condiciones de baja concentración de nutrientes.

**Proteobacteria:** el grupo más extenso de bacterias y con el metabolismo más variado.

**Pseudomonas:** término empleado para referirse a cualquier bacilo aerobio, gramnegativo y con flagelación polar capaz de usar una gran variedad de fuentes de carbono.

## PREGUNTAS DE REPASO

1. ¿Qué cuatro filos de bacterias contienen la mayor parte de las especies que se han descrito? (Sección 15.1)
2. ¿Qué filo contiene la mayoría de las bacterias gramnegativas conocidas? ¿A qué subgrupo de este filo pertenece *Escherichia coli*? ¿A cuál pertenece *Pseudomonas aeruginosa*? (Secciones 15.1-15.5)
3. ¿Qué propiedades morfológicas y fisiológicas distinguen a *Burkholderia cepacia* de *Pseudomonas aeruginosa*? ¿En qué ambientes comunes podrían encontrarse estos organismos? (Secciones 15.2, 15.4)
4. ¿Qué es la prueba de la catalasa? ¿Qué resultado cabría esperar en esta prueba de un aerobio estricto? ¿Y de un anaerobio estricto? (Sección 15.3)
5. ¿Qué propiedades morfológicas y fisiológicas distinguen a *Escherichia* de *Vibrio*? (Secciones 15.3, 15.4)
6. ¿En qué filos y géneros se pueden encontrar bacterias formadoras de endósporas? (Sección 15.8)
7. Señale qué propiedades fundamentales pueden considerarse para diferenciar los siguientes géneros de bacterias grampositivas: *Bacillus*, *Mycoplasma*, *Staphylococcus*, *Propionibacterium*, *Streptomyces* y *Mycobacterium* (Secciones 15.6-15.12)
8. ¿En qué filo esperarías encontrar una bacteria deslizante, anaerobia estricta, gramnegativa, no esporulada y con forma de bacilo? Cite un ambiente donde pueda encontrarse este tipo de bacteria (Secciones 15.13-15.14)
9. ¿Qué características comparten las clamidias y las rickettsias? ¿En qué se diferencian? ¿Cuál es la función de cada uno de los dos tipos de células formadas por *Chlamydia*? (Secciones 15.1, 15.15)
10. ¿Qué tienen en común las especies de *Planctomycetes* con el dominio *Archaea*? ¿Y con *Eukarya*? (Sección 15.16)
11. Describa una propiedad esencial que permitiría distinguir cada una de las siguientes bacterias: *Streptococcus*, *Planctomyces*, *Verrucomicrobium* y *Gemmata*. (Secciones 15.6, 15.16, 15.17)
12. Describa una propiedad fisiológica esencial que diferenciaría a cada una de las siguientes bacterias: *Lactobacillus*, *Nitrospira* y *Geothrix*. (Secciones 15.6, 15.21)
13. ¿Qué característica fisiológica importante comparten las especies de *Thermotoga*, *Aquifex* y *Thermocrinis*? (Secciones 15.18, 15.19)
14. ¿Por qué *Deinococcus* podría crecer bien en suelos contaminados con residuos radioactivos? (Sección 15.20)
15. Cite cuatro tipos metabólicos mediante los cuales se ha demostrado que diferentes especies de *Acidobacteria* pueden generar energía. (Sección 15.21)
16. Señale tres géneros diferentes de bacterias anaerobias capaces de degradar la celulosa (Secciones 15.8, 15.12, 15.14, 15.21)

**EJERCICIOS PRÁCTICOS**

1. Las bacterias entéricas, las del ácido láctico y las del ácido propiónico tienen rasgos metabólicos distintivos que pueden usarse para caracterizar e identificar estos organismos. Describa las propiedades metabólicas de estos organismos, cite un género de cada grupo e indique de qué modo se pueden diferenciar.
2. Los microorganismos pueden tener relaciones diferentes con el oxígeno. Describa los términos empleados para definir la respuesta de una célula frente al oxígeno y mencione un ejemplo de este capítulo de algún organismo que pueda ser descrito en cada caso por dichos términos.



# 16 • Diversidad en Archaea

microbiología actual

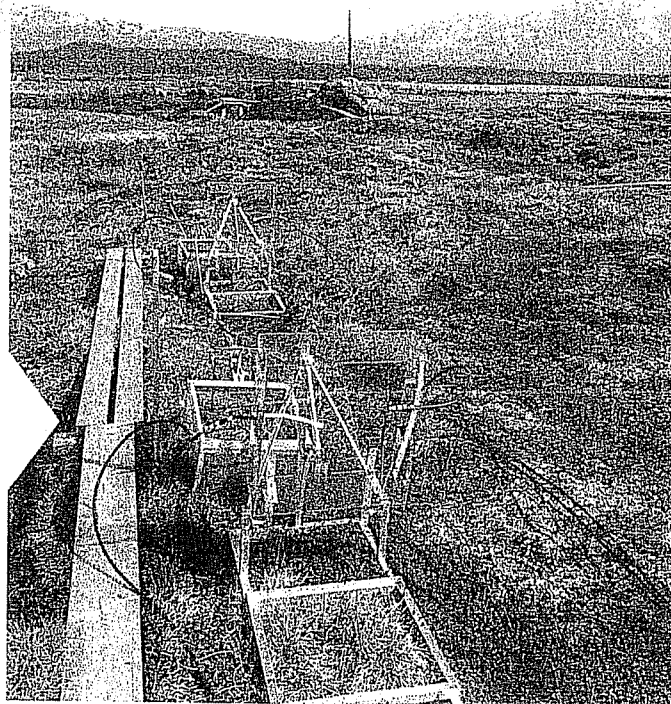
## Las arqueas y el calentamiento global

Las emisiones de  $\text{CO}_2$  de origen humano han afectado notablemente el clima global. Sin embargo, los organismos de los dominios *Archaea* y *Bacteria* también han afectado a nuestro planeta y a su clima. Un ejemplo llega del Ártico, donde el suelo está permanentemente congelado formando el permafrost. El permafrost puede alcanzar una profundidad de 100 metros y representa el 25 % de la superficie terrestre de nuestro planeta. En su interior se acumula una ingente cantidad de carbono orgánico, que en su mayor parte ha estado encerrado en el hielo durante más de 20.000 años. Pero este hielo está comenzando a fundirse y el resultado podría tener consecuencias globales.

El Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático predice que la temperatura en el Ártico habrá aumentado 7 °C en el año 2100. Cuando el permafrost se descongela, se convierte en humedales, que son los principales hábitats para las *Archaea* que producen metano (metanógenos). El metano es un gas con efecto invernadero con un potencial de calentamiento 25 veces mayor que el  $\text{CO}_2$ . Por tanto, si el calentamiento del Ártico continúa a la velocidad actual, gran parte del carbono que contiene el permafrost podría convertirse en metano y acelerar de manera significativa el cambio climático global.

En Stordalen Mire, al norte de Suecia, los microbiólogos están estudiando los metagónenos del permafrost descongelado<sup>1</sup>. Se usan cámaras para atrapar y medir el metano producido en los humedales que han sustituido al permafrost descongelado (foto). Se ha encontrado que el origen de la mayor parte del metano se debe a un nuevo metanógeno, *Methanoflorens stordalenmirensis*, que crece rápidamente en el permafrost descongelado. Este microorganismo representa un nuevo orden de metanógenos previamente denominado «Rice Cluster II». Son metanógenos que se encuentran en humedales por todo el mundo, pero *M. stordalenmirensis* es la primera especie descrita de esta nueva familia taxonómica, las *Methanoflorentaceae*.

Además de la influencia de la actividad humana sobre el clima, el control del cambio climático en el futuro puede depender en gran medida de lo que se conozca acerca de la ecología de la metanogénesis llevada a cabo por *M. stordalenmirensis*.



- I Euryarchaeota 554
- II Thaumarchaeota, Nanoarchaeota y Korarchaeota 563
- III Crenarchaeota 569
- IV Evolución y vida a altas temperaturas 576

<sup>1</sup>Mondav, R., et al. 2012. Microbial dynamics in a thawing world: Linking microbial communities to increased methane flux. *Proc. 14th Int. Symp. Microbial Ecology*, Copenhagen, Denmark.

Consideraŕnos ahora los organismos del dominio *Archaea*. La [Figura 16.1](#) muestra un  rbol filogen tico de las *Archaea* basado en la comparaci n de secuencias de prote nas ribos micas, que revela varios filos, como *Euryarchaeota*, *Crenarchaeota*, *Thaumarchaeota*, *Korarchaeota* y *Nanoarchaeota*. El origen exacto de estos grupos es un tema pol mico, y los  rboles filogen ticos constr uidos a partir de secuencias de los genes del RNA 16S entran a menudo en conflicto con los que se obtienen al usar otros loci gen micos (comp rense, por ejemplo, las [Figuras 12.13](#) y la [16.1](#))

La historia evolutiva de las *Archaea* es antigua y compleja, presentando transferencia horizontal de genes dentro de los fillos y entre los fillos. Los rasgos comunes que comparten todas las *Archaea* son lípidos con enlace éter, ausencia de peptidoglicano en la pared celular (Capítulo 2), y la presencia de RNA polimerasas de estructura compleja, que se parecen a las de los *Eukarya* (↻ Figura 4.21). Pero, además, las *Archaea* muestran una enorme diversidad fenotípica.

Entre los miembros de *Archaea* hay especies que realizan metabolismo quimiorganótrofo o quimiolitótrofo, y que pueden ser aerobias o anaerobias (véase un resumen más adelante, Tabla 16.6). La quimiorganotrofia está muy distribuida entre las *Archaea*, y las fermentaciones y la respiración anaerobia son frecuentes. La quimiolitotrofia está también bien establecida, y el  $H_2$

es un donador de electrones común (Sección 16.14); además en especies de *Thaumarchaeota* se da la oxidación de amoníaco. La respiración anaerobia, especialmente en las formas que emplean azufre elemental ( $S^0$ ) como aceptor de electrones, es predominante en las *Archaea*, sobre todo en *Crenarchaeota*. En cambio, la respiración aerobia se da sobre todo en *Thaumarchaeota* y es frecuente en unos cuantos grupos de *Euryarchaeota*, pero aparece solo en unas cuantas especies de *Crenarchaeota*.

Muchas características metabólicas de las arqueas se encuentran también en las bacterias, pero otros son exclusivos de las arqueas. Los **metanógenos**, por ejemplo, son *Euryarchaeota* que obtienen energía de la producción de metano (⇨ Sección 13.20). La **metanogénesis** es un proceso importante a escala global que es exclusivo de las arqueas (⇨ Secciones 13.20, 20.1, y 20.2). Las *Archaea* también destacan por comprender muchas especies **extremófilas**, entre las que hay **hipertermófilas** (organismos cuya temperatura óptima es superior a 80 °C), *halófilas* y *acidófilas* (Capítulo 5). Sin embargo, muchas especies de *Euryarchaeota* y la mayoría de *Thaumarchaeota* no son extremófilas y se encuentran en suelos, en sedimentos, en el mar, en lagos, en asociación con animales e incluso en el intestino humano.

Con esta breve introducción y teniendo en cuenta la filogenia de *Archaea* (Figura 16.1), estudiaremos la diversidad de organismos en este fascinante dominio de la vida.

## I • Euryarchaeota

Las *Euryarchaeota* forman un gran grupo diversificado fisiológicamente dentro del dominio *Archaea*. Este filo comprende metanógenos así como muchos géneros de organismos halófilos extremos, dos grupos destacados como ejemplos de contrastes

fisiológicos. Los metanógenos son anaerobios estrictos, mientras que los halófilos extremos suelen ser aerobios estrictos. Otros grupos de euriarqueotas están representados por los hipertermófilos *Thermococcus* y *Pyrococcus*, el metanógeno

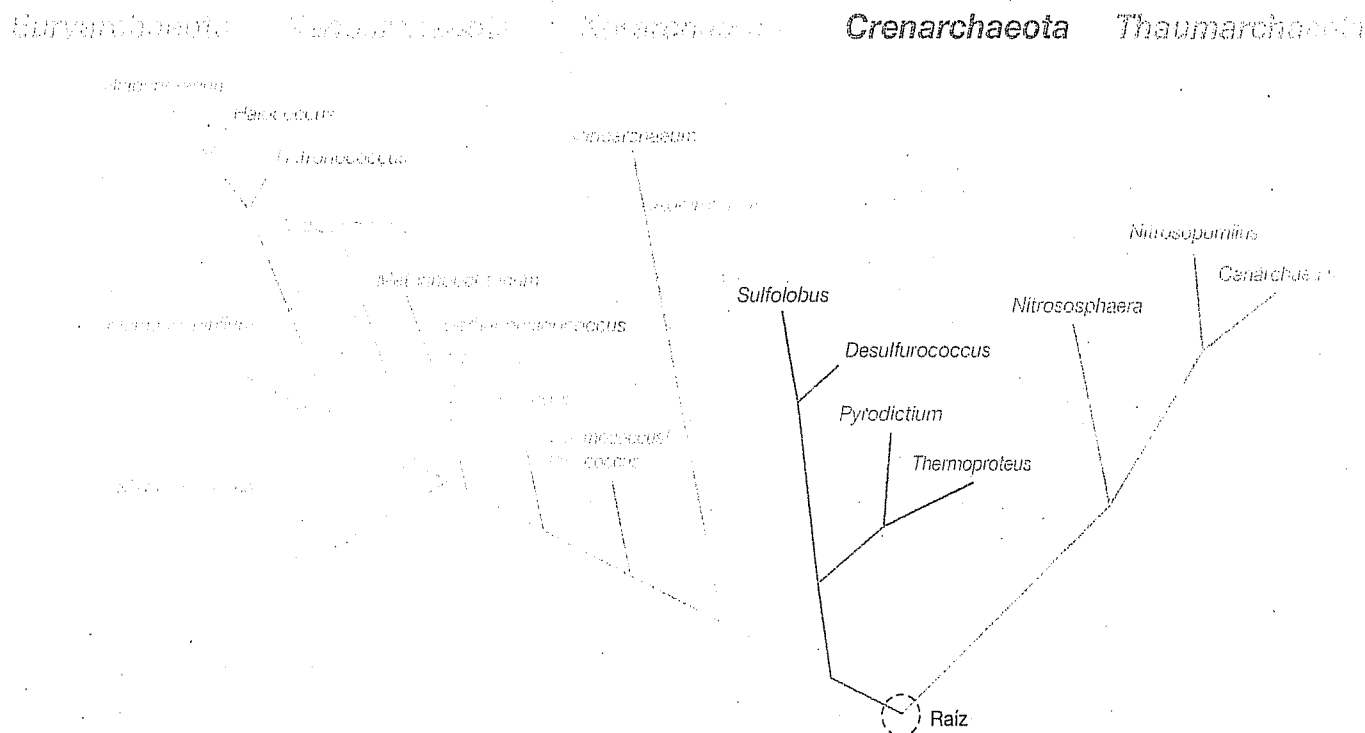


Figura 16.1 Árbol filogenético detallado del dominio *Archaea*, basado en la comparación de proteínas ribosómicas de genomas secuenciados. Cada uno de los cinco filos de arqueas se indica en un color diferente. Las *Korarchaeota* y las *Nanoarchaeota* contienen en cada caso una sola especie conocida.



hipertermófilo *Methanopyrus*, y por *Thermoplasma*, un organismo que carece de pared celular y que en este sentido es semejante fenotípicamente a los micoplasmas (↗ Sección 15.9). Comenzaremos el análisis de las *Euryarchaeota* estudiando las *Archaea* halófilas.

## 16.1 *Archaea* halófilas extremas

**Géneros principales:** *Halobacterium*, *Haloferax*, *Natronobacterium*

Las arqueas halófilas extremas, a veces denominadas haloarqueas, son un grupo variado de procariotas que habitan en ambientes naturales de elevada salinidad, como los estanques de evaporación de las salinas y lagos salados, o en ambientes salinos artificiales, como la superficie de salazones de carne o pescado. Dichos hábitats se denominan *hipersalinos* (Figura 16.2). El término **halófilo extremo** se emplea para indicar que estos

organismos, además de vivir en ambientes de elevada salinidad, necesitan concentraciones de sal muy altas, en algunos casos rondando la saturación (↗ Figura 5.26).

Se considera a un organismo como halófilo extremo si necesita al menos 1,5 M (alrededor del 9 %) de cloruro sódico (NaCl) para crecer. La mayoría de las especies de halófilos extremos necesitan entre 2 M y 4 M de NaCl (12-23 %) para un crecimiento óptimo. Prácticamente todos los halófilos extremos pueden crecer hasta 5,5 M de NaCl (32 %, el límite de saturación para el NaCl), aunque algunas especies crecen muy lentamente a esta salinidad. Algunos organismos relacionados filogenéticamente con las arqueas halófilas extremas, por ejemplo, especies de *Haloferax* y *Natronobacterium*, pueden crecer a salinidades mucho menores, similares a la del agua marina (aproximadamente un 2,5 % NaCl); sin embargo, estos organismos están relacionados filogenéticamente con otros halófilos extremos.



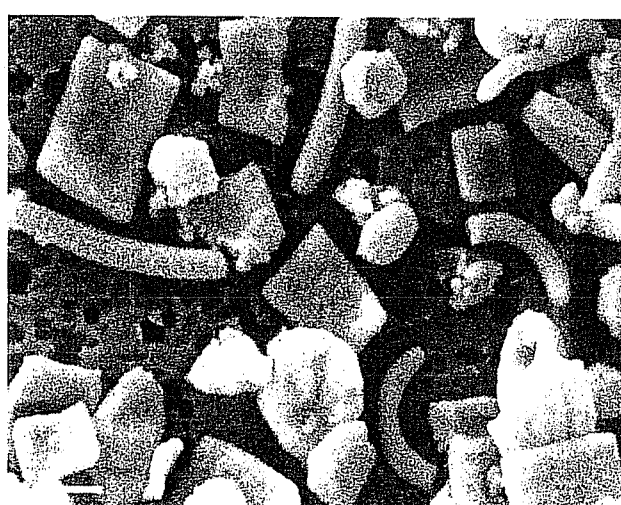
(a)



(b)



(c)



(d)

**Figura 16.2 Hábitats hipersalinos de arqueas halófilas.** (a) El Gran Lago Salado de Utah, un lago hipersalino en el que la proporción de iones es parecida a la del agua de mar, pero en el que las concentraciones absolutas de iones son varias veces más altas. El color verde se debe fundamentalmente a células de cianobacterias y de algas verdes. (b) Vista aérea de la bahía de San Francisco, en California, donde pueden verse balsas de evaporación de agua marina de las que se obtiene la sal. El color rojizo se debe fundamentalmente a las bacteriorruberrinas y la bacteriorrodopsina de las células de haloarqueas. (c) Lago Hamara, Wadi El Natroun, Egipto. El color se debe a una floración de haloalcalófilos pigmentados creciendo en este lago alcalino a pH 10. Obsérvense los depósitos de natrón ( $\text{NaHCO}_3 \cdot \text{Na}_2\text{CO}_3 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ ) en los bordes del lago. (d) Microfotografía con el microscopio electrónico de barrido que muestra bacterias halófilas, incluyendo algunas bacterias de forma cuadrada, de una salina en España.

## Ambientes hipersalinos: química y productividad

Los ambientes hipersalinos son habituales por todo el mundo, pero los ambientes extremadamente hipersalinos son poco frecuentes. La mayoría se localiza en regiones del planeta secas y cálidas. Los lagos salados varían considerablemente en su composición iónica. Los iones predominantes en un lago hipersalino dependen de la topografía del terreno circundante, la geología y las condiciones climáticas generales.

Por ejemplo, el Gran Lago Salado de Utah (Estados Unidos) (Figura 16.2a), es básicamente agua marina concentrada; las proporciones relativas de los distintos iones (como sodio,  $\text{Na}^+$ , cloruro,  $\text{Cl}^-$  y sulfato,  $\text{SO}_4^{2-}$ ) son las mismas que en el agua de mar, aunque la concentración total de iones sea mucho más alta. Además, el pH de este lago hipersalino es ligeramente alcalino. Los lagos alcalinos (*soda lakes*, en inglés), en cambio, son ambientes hipersalinos de pH muy alto. La química del agua de los lagos alcalinos recuerda la de lagos hipersalinos, como el Gran Lago Salado, pero debido a los altos niveles de carbonatos en los estratos circundantes, el pH de los lagos alcalinos es bastante alto. En este tipo de ambientes es fácil que el agua tenga un pH de 10 a 12 (Figura 16.2c). Además, en estos lagos el  $\text{Ca}^{2+}$  y el  $\text{Mg}^{2+}$  están prácticamente ausentes, porque precipitan a pH alto y a elevadas concentraciones de carbonatos.

La química tan variada de los ambientes hipersalinos ha favorecido la selección de una gran diversidad de microorganismos halófilos. Algunos se circunscriben a un solo ambiente, mientras que otros se extienden por diversos hábitats. Además, a pesar de sus condiciones extremas, los lagos salinos pueden ser ecosistemas muy productivos (en el sentido de un alto nivel de fijación de  $\text{CO}_2$ ). Las arqueas no son los únicos microorganismos presentes en ese ambiente. Un organismo eucariota, el alga

*Dunaliella* (⇨ Figura 17.33a), es el principal, si no el único, fotótrofo oxigénico en la mayoría de los lagos salinos. En los lagos que son muy alcalinos, donde no existe *Dunaliella*, predominan las bacterias rojas fotótrofas anoxigénicas de los géneros *Ectothiorhodospira* y *Halorhodospira* (⇨ Sección 14.5). La materia orgánica procedente de la producción primaria de fotótrofos oxigénicos o anoxigénicos prepara el terreno para el crecimiento de haloarqueas, que son quimioorganótrofas. Además, unas cuantas bacterias halófilas extremas y quimioorganótrofas, como *Halanaerobium*, *Halobacteroides* y *Salinibacter*, prosperan en estos ambientes.

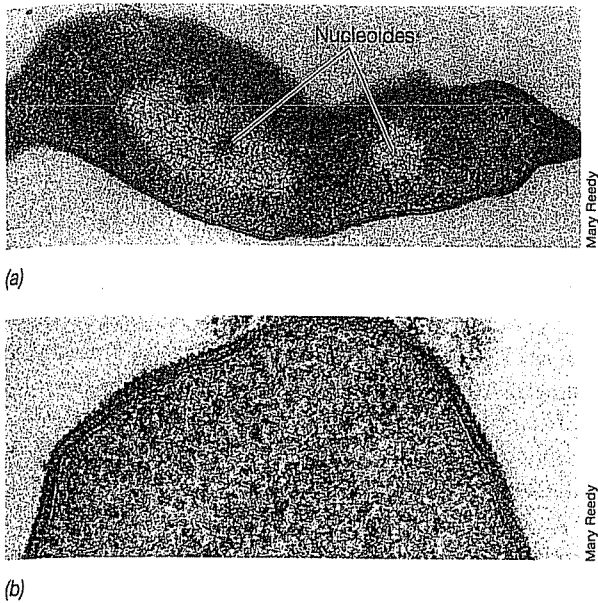
Las salinas marinas también son el hábitat de halófilos extremos. Dichas salinas están formadas por balsas pequeñas y cerradas, llenas de agua de mar, que se dejan evaporar al sol para obtener la sal marina (Figura 16.2b, d). Conforme las salinas se van acercando al límite mínimo de salinidad para las haloarqueas, su agua se vuelve de un color rojizo debido al crecimiento masivo —denominado *floración* (*bloom*, en inglés)— de arqueas halófilas. (El color rojo que se ve en las Figuras 16.2b y c se debe a los carotenoides y otros pigmentos que se tratarán más adelante.) En las salinas se encuentran a menudo arqueas de morfología especial, como algunas especies de forma cuadrada, o en forma de copa (Figura 16.2a). Los halófilos extremos también están presentes en alimentos muy salados, como ciertos tipos de salchichas, pescado marino o cerdo salado.

## Taxonomía y fisiología de *Archaea* halófilas extremas

La Tabla 16.1 enumera varios géneros de arqueas halófilas extremas reconocidos hasta el momento. Además del término haloarqueas, estas arqueas son a veces denominadas

Tabla 16.1 Algunos géneros de *Archaea* halófilos extremos

| Género                    | Morfología         | Hábitat                                                                 |
|---------------------------|--------------------|-------------------------------------------------------------------------|
| <b>Halófilas extremas</b> |                    |                                                                         |
| <i>Halobacterium</i>      | Bacilo             | Salazones; pieles; lagos hipersalinos; salinas                          |
| <i>Halorubrum</i>         | Bacilo             | Mar muerto; salinas                                                     |
| <i>Halobaculum</i>        | Bacilo             | Mar muerto                                                              |
| <i>Haloferax</i>          | Disco aplanado     | Mar muerto; salinas                                                     |
| <i>Haloarcula</i>         | Disco irregular    | Piscinas saladas, Valle de la Muerte, California, EEUU; salinas marinas |
| <i>Halococcus</i>         | Coco               | Salazones; salinas                                                      |
| <i>Haloquadratum</i>      | Coco               | Salinas solares                                                         |
| <i>Haloterrigena</i>      | Bacilo ovalado     | Suelo salino                                                            |
| <i>Haloquadratum</i>      | Cuadrados planos   | Salinas                                                                 |
| <b>Haloalcalófilos</b>    |                    |                                                                         |
| <i>Natronobacterium</i>   | Bacilo             | Lagos alcalinos altamente salados                                       |
| <i>Natrinema</i>          | Bacilo             | Salazones; pieles                                                       |
| <i>Natrialba</i>          | Bacilo             | Lagos alcalinos; arena de playa                                         |
| <i>Natronomonas</i>       | Bacilo             | Lagos alcalinos                                                         |
| <i>Natronococcus</i>      | Coco               | Lagos alcalinos                                                         |
| <i>Natronorubrum</i>      | Células aplastadas | Lagos alcalinos                                                         |



**Figura 16.3** Microfotografía con el microscopio electrónico de secciones finas del halófilo extremo *Halobacterium salinarum*. Cada célula mide aproximadamente 0,8  $\mu\text{m}$  de diámetro. (a) Sección longitudinal de una célula en división que muestra los nucleoides. (b) Microfotografía con el microscopio electrónico de gran aumento que muestra la estructura de subunidades de glicoproteínas de la pared celular.

«halobacterias», porque el género *Halobacterium* (Figura 16.3) fue el primero descrito en este grupo y todavía sigue siendo su representante mejor conocido. *Natronobacterium*, *Natronomonas* y otros organismos relacionados se diferencian de otros halófilos extremos en que además de halófilos, también son alcalófilos extremos. Como corresponde a su hábitat en lagos alcalinos (Tabla 16.1 y Figura 16.2c), el crecimiento de las natronobacterias es óptimo a concentraciones muy bajas de  $\text{Mg}^{2+}$  y a pH alto (9-11).

Las haloarqueas son gramnegativas, se reproducen por fisión binaria y no forman esporas u otras formas de resistencia. Las células de los diversos géneros que han podido cultivarse tienen morfología de bacilo, coco, o en forma de copa, e incluso se conocen células de forma cuadrada (Figura 16.2d). Las células de *Haloquadratum* son cuadradas y de tan solo 0,1  $\mu\text{m}$  de espesor y presentan vesículas gaseosas que les permiten flotar en el hábitat hipersalino, probablemente para estar en contacto con el aire, porque, como la mayoría de los halófilos extremos, son aerobias estrictas.

Muchas otras arqueas halófilas extremas también producen vesículas de gas. La mayoría de las especies carecen de flagelos pero hay unas pocas cepas que se mueven débilmente mediante unos flagelos que rotan para impulsar la célula hacia adelante (Sección 2.17). El genoma de *Halobacterium* y el de *Haloquadratum* presentan la particularidad de tener grandes plásmidos que contienen hasta el 30 % del DNA celular total y la relación GC de estos plásmidos (aproximadamente 60 %) difiere significativamente de la del DNA cromosómico (66-68 % GC). Los plásmidos de los halófilos extremos se encuentran entre los de mayor tamaño que se conocen.

La mayor parte de las especies de arqueas halófilas extremas son aerobias estrictas. La mayor parte de las haloarqueas utilizan aminoácidos o ácidos orgánicos como donadores de electrones y necesitan una serie de factores de crecimiento, por

ejemplo, vitaminas, para un crecimiento óptimo. Unas cuantas haloarqueas oxidan carbohidratos aeróbicamente, aunque esto no es muy frecuente, y son incapaces de fermentar azúcares. *Halobacterium* tiene cadenas de transporte de electrones con citocromos *a*, *b* y *c*, y durante el crecimiento aerobio la energía se capta a través de la fuerza protonmotriz generada por el transporte de electrones. Se ha visto que algunas haloarqueas crecen anaeróbicamente, ya que en ciertas especies se ha demostrado que crecen mediante respiración anaerobia (Sección 13.16) acoplada a la reducción de nitrato o fumarato.

### Equilibrio hídrico en halófilos extremos

Las arqueas halófilas extremas necesitan una gran cantidad de NaCl para crecer. Detallados estudios sobre salinidad de *Halobacterium* han demostrado que su necesidad de  $\text{Na}^+$  no puede ser satisfecha por ningún otro ion, ni siquiera por el ion  $\text{K}^+$ , parecido químicamente. No obstante, las células de *Halobacterium* necesitan para crecer tanto  $\text{Na}^+$  como  $\text{K}^+$ , porque cada uno de ellos cumple un importante cometido en el mantenimiento del equilibrio osmótico.

Como vimos en la Sección 5.15, las células microbianas deben soportar fuerzas osmóticas inherentes a su estilo de vida. Para conseguirlo en un ambiente con tan elevada concentración de soluto como el de los hábitats con tanta sal de *Halobacterium*, los organismos deben acumular o sintetizar solutos intracelularmente. Este tipo de solutos se denominan **solutos compatibles**. Estos compuestos contrarrestan la tendencia de la célula a deshidratarse en condiciones de alta presión osmótica, al permitir a la célula alcanzar un equilibrio hídrico positivo respecto a su entorno. Sin embargo, las células de *Halobacterium* no sintetizan ni acumulan compuestos orgánicos, sino que bombean grandes cantidades de  $\text{K}^+$  del ambiente hacia el interior del citoplasma. Esto asegura que la concentración de  $\text{K}^+$  en el interior de la célula sea incluso mayor que la concentración de  $\text{Na}^+$  en el exterior (Tabla 16.2). Esta distribución de iones mantiene un balance hídrico positivo.

La pared celular de *Halobacterium* (Figura 16.3b) está formada por glicoproteínas estabilizada por  $\text{Na}^+$ . Los iones de sodio se unen a la superficie externa de la pared de *Halobacterium* y son absolutamente esenciales para mantener la integridad celular. Cuando no hay suficiente  $\text{Na}^+$ , la pared celular se disgrega y la célula se lisa. Esto es consecuencia del contenido excepcionalmente alto de aspartato y glutamato, que son aminoácidos cargados negativamente, en la glicoproteína de la pared celular de *Halobacterium*. Las cargas negativas de los

**Tabla 16.2** Concentración de iones en células de *Halobacterium salinarum*<sup>a</sup>

| Ion              | Concentración en el medio (M) | Concentración en la célula (M) |
|------------------|-------------------------------|--------------------------------|
| $\text{Na}^+$    | 4,0                           | 1,4                            |
| $\text{K}^+$     | 0,032                         | 4,6                            |
| $\text{Mg}^{2+}$ | 0,13                          | 0,12                           |
| $\text{Cl}^-$    | 4,0                           | 3,6                            |

<sup>a</sup>Datos de *Biochim. Biophys. Acta* 65: 506-508 (1962).

grupos carboxilo de estos aminoácidos se unen a  $\text{Na}^+$ . Cuando el  $\text{Na}^+$  se diluye, las zonas de las proteínas cargadas negativamente se repelen entre sí, provocando a la lisis celular.

### Componentes citoplasmáticos de los halófilos

Como las proteínas de la pared celular, las proteínas citoplasmáticas de *Halobacterium* son muy ácidas, pero es el  $\text{K}^+$  y no el  $\text{Na}^+$ , el ion que necesita para su actividad. Esto, resulta lógico porque el  $\text{K}^+$  es el catión predominante en el citoplasma de las células de esta arquea (Tabla 16.2). Las proteínas citoplasmáticas de *Halobacterium*, además de tener una composición más rica en aminoácidos cargados negativamente que las proteínas de organismos no halófilos, también contienen habitualmente niveles más bajos de aminoácidos hidrofóbicos y de lisina, un aminoácido cargado positivamente (básico). Esto también es previsible, porque en un citoplasma con alto contenido de iones, las proteínas polares suelen mantenerse en solución, mientras que las proteínas no polares suelen agregarse y quizás pierden actividad. Los ribosomas de *Halobacterium* también necesitan altos niveles de  $\text{K}^+$  para su estabilidad, mientras que los ribosomas de organismos no halófilos no lo necesitan.

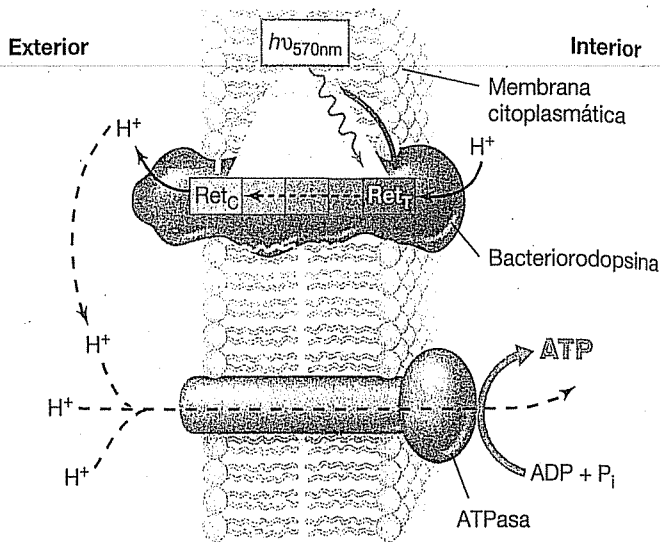
Las arqueas halófilas extremas están por tanto bien adaptadas, tanto interna como externamente, a la vida en ambientes de alto contenido en iones. Los componentes celulares expuestos al medio externo necesitan una alta concentración de  $\text{Na}^+$  para su estabilidad, mientras que los componentes internos necesitan una alta concentración de  $\text{K}^+$ . En ningún grupo de procariotas se presenta esta necesidad particular de altas concentraciones de cationes específicos, con la excepción de unos pocos miembros halófilos extremos de *Bacteria*, que también utilizan KCl como soluto compatible.

### Bacteriorrodopsina y la síntesis de ATP mediada por la luz en las halobacterias

Ciertas especies de haloarqueas pueden llevar a cabo la síntesis de ATP mediada por la luz. Esto sucede en ausencia de pigmentos clorofílicos y por tanto no se considera fotosíntesis. No obstante, intervienen otros pigmentos sensibles a la luz, como carotenoides rojos y naranjas —principalmente pigmentos  $\text{C}_{50}$  denominados *bacteriorrubertas*— y pigmentos inducibles, que intervienen en la conservación de la energía, como analizaremos ahora.

En condiciones de baja aireación, *Halobacterium salinarum* y algunas otras haloarqueas sintetizan una proteína denominada **bacteriorrodopsina**, que insertan en su membrana citoplasmática. La bacteriorrodopsina se denomina así por su parecido estructural y funcional con la rodopsina, el pigmento visual del ojo. La bacteriorrodopsina tiene conjugada una molécula de retinal, un carotenoide que puede absorber energía luminosa y bombear un protón a través de la membrana citoplasmática. El retinal confiere a la bacteriorrodopsina un tono rojizo. Por esto, cuando las células de *Halobacterium* pasan de crecer en condiciones de mucha aireación a otras en las que el oxígeno resulta limitante (lo que dispara la síntesis de bacteriorrodopsina), cambian su color gradualmente de rojo anaranjado a rojo violáceo, conforme sintetizan bacteriorrodopsina y la integran en sus membranas citoplasmáticas.

La bacteriorrodopsina absorbe luz verde, con un máximo de absorción de unos 570 nm. Después de absorber la luz, el retinal de la bacteriorrodopsina, que normalmente se encuentra en



**Figura 16.4** Modelo del mecanismo de funcionamiento de la bacteriorrodopsina. La luz a 570 nm ( $h\nu_{570}$ ) transforma el retinal protonado de la bacteriorrodopsina desde su configuración *trans* ( $\text{Ret}_T$ ) hasta su configuración *cis* ( $\text{Ret}_C$ ), simultáneamente a la translocación de un protón hacia la superficie externa de la membrana citoplasmática, generando de este modo una fuerza protonmotriz. La actividad de la ATPasa será impulsada por dicha fuerza protonmotriz.

configuración *trans* ( $\text{Ret}_T$ ), se excita y pasa a adoptar una configuración *cis* ( $\text{Ret}_C$ ) (Figura 16.4). Esta transformación está acoplada a la translocación de un protón a través de la membrana citoplasmática. Posteriormente la molécula de retinal vuelve a su configuración *trans* al mismo tiempo que capta un protón del citoplasma, lo que completa el ciclo. La bomba de protones está de nuevo lista para repetir el ciclo (Figura 16.4). Conforme se van acumulando protones en la superficie externa de la membrana, se genera una fuerza protonmotriz que se acopla a la síntesis de ATP mediante la actividad de una ATPasa translocadora de protones (↔ Sección 3.11; Figura 16.4).

La producción de ATP mediada por la bacteriorrodopsina en *H. salinarum* permite un crecimiento lento de este organismo en condiciones anóxicas. La bomba de protones estimulada por la luz también sirve para bombear  $\text{Na}^+$  fuera de la célula mediante la actividad de un sistema de cotransporte bidireccional  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  y también para impulsar la captación de nutrientes, como el  $\text{K}^+$  que se necesita para alcanzar el equilibrio osmótico. En *H. salinarum*, la captación de aminoácidos está igualmente impulsada de modo indirecto por la luz, porque los aminoácidos entran a la célula junto con el  $\text{Na}^+$ , mediante un cotransportador unidireccional (↔ Sección 2.9); la expulsión de  $\text{Na}^+$  del interior de la célula se produce por medio de un cotransportador bidireccional  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  impulsado por la luz.

### Otras rodopsinas

Además de la bacteriorrodopsina, en la membrana citoplasmática de *H. salinarum* hay al menos otras tres rodopsinas. La **halorrodopsina** es una bomba impulsada por la luz que bombea cloruro ( $\text{Cl}^-$ ) al interior de la célula como anión para el  $\text{K}^+$ . El retinal de la halorrodopsina se une al  $\text{Cl}^-$  y lo transporta al interior de la célula. En *H. salinarum* también hay otros dos sensores de luz, denominados *rodopsinas sensoras*, que controlan la fototaxis (el movimiento hacia la luz, ↔ Sección 2.19) de



este organismo. Las rodopsinas sensoras modulan la rotación flagelar, por medio de la interacción de una cascada de proteínas parecida a las de quimiotaxia (↔ Secciones 2.19 y 7.8), de tal modo que las células de *H. salinarum* se desplazan hacia la luz, donde la bacteriorrodopsina pueda funcionar para producir ATP (Figura 16.4).

Cuando analicemos la microbiología marina (↔ Secciones 19.9 y 19.11), veremos que varias *Proteobacteria* (del dominio *Bacteria*) que habitan en las capas superiores del mar contienen proteínas parecidas a la bacteriorrodopsina, denominadas *proteorrodopsinas*. Por lo que se sabe, las proteorrodopsinas funcionan de forma similar a la bacteriorrodopsina; de todos modos, existen diversas formas espectrales de proteorrodopsinas, cada una de las cuales absorbe luz a una diferente longitud de onda. Las proteorrodopsinas constituyen un mecanismo para la conservación de la energía con un claro sentido ecológico para las bacterias marinas, ya que en mar abierto el nivel de materia orgánica disuelta es habitualmente muy bajo, lo que hace difícil un modo de vida estrictamente quimiorganótrofo.

### MINIRREVISIÓN

- Si las células de *Halobacterium* necesitan niveles elevados de  $\text{Na}^+$  para crecer ¿por qué esto no se cumple para los enzimas citoplásmicos del organismo?
- ¿Qué beneficios aporta la bacteriorrodopsina a las células de *Halobacterium salinarum*?

## 16.2 Archaea metanógenas

**Géneros principales:** *Methanobacterium*, *Methanocaldococcus*, *Methanosarcina*

Muchas especies de *Euryarchaeota* son metanógenas, es decir microorganismos que producen metano ( $\text{CH}_4$ ) como parte integral de su metabolismo energético (la producción de metano se denomina *metanogénesis*). En la Sección 13.20 estudiamos la bioquímica de metanogénesis. Más adelante veremos que la metanogénesis es la fase terminal de la biodegradación de la materia orgánica en muchos hábitats anóxicos de la naturaleza (↔ Sección 20.2). La Tabla 16.3 indica las principales fuentes de metano en la naturaleza.

**Tabla 16.3 Hábitats de metanógenos**

- Sedimentos anóxicos: marismas, pantanos y sedimentos lacustres, arrozales, terrenos encharcados
- Tracto digestivo animal<sup>a</sup>:
  - Rumen de rumiantes, como vacas, ovejas, alces, ciervos y camellos
  - Ciego de animales, como caballos y conejos
  - Intestino grueso de animales monogástricos, como humanos, cerdos y perros
  - Intestino posterior de insectos celulolíticos (por ejemplo, termitas)
- Fuentes geotérmicas de  $\text{H}_2 + \text{CO}_2$ : chimeneas hidrotermales
- Instalaciones artificiales de biodegradación: digestores de aguas residuales
- Endosimbiontes de protozoos anaerobios

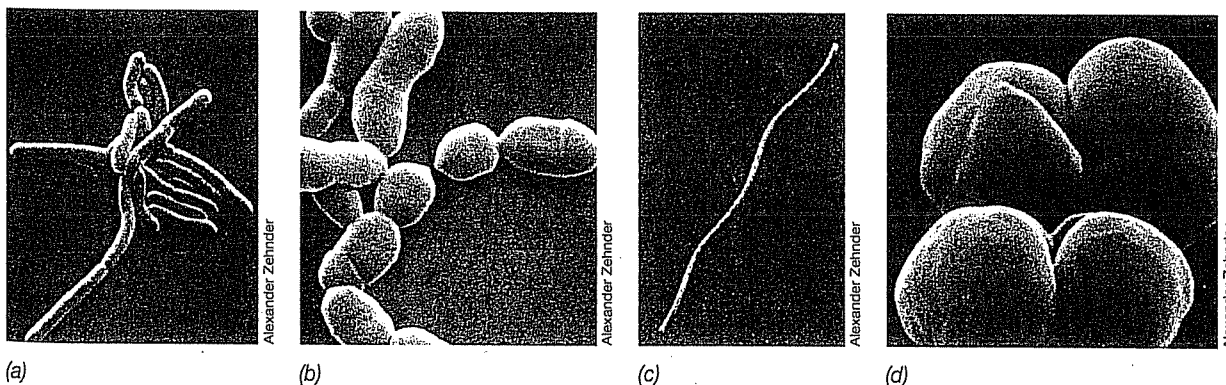
<sup>a</sup> Véanse las Secciones 22.6 y 22.7 y las Figuras 22.27 y 22.28.

### Diversidad y fisiología de los metanógenos

Los metanógenos muestran diversas morfologías (Figura 16.5 y Tabla 16.4). Su taxonomía se basa en análisis fenotípicos y filogenéticos y existen varios órdenes taxonómicos reconocidos (en taxonomía, un orden comprende grupos de familias relacionadas, cada una de las cuales tiene uno o más géneros, ↔ Sección 12.10).

La composición química de la pared celular de los metanógenos es variada. Por ejemplo, las paredes de las especies de *Methanobacterium* y organismos relacionados (Figura 16.6a) son de pseudomureína; las paredes de *Methanosarcina* (Figura 16.6b) y organismos relacionados son de metanocondroitina (así denominada por su parecido estructural con la condroitina, el polímero del tejido conjuntivo de vertebrados); las paredes de las especies de *Methanocaldococcus* (Figura 16.7a) y *Methanoplanus*, son de proteínas o de glicoproteínas, respectivamente; y las paredes de *Methanospirillum* son de capa S (Figura 16.5c; ↔ Sección 2.12).

Fisiológicamente, los metanógenos son anaerobios estrictos y para cultivarlos se requiere utilizar técnicas anóxicas rigurosas. La mayoría son mesófilos y no halófilos, aunque se han descrito también especies que crecen de modo óptimo a temperaturas muy altas (Figura 16.7) o muy bajas, a concentraciones salinas elevadas o a valores extremos de pH. Varios sustratos pueden resultar convertidos en  $\text{CH}_4$  por los metanógenos, pero es extraño que entre esos sustratos no haya compuestos



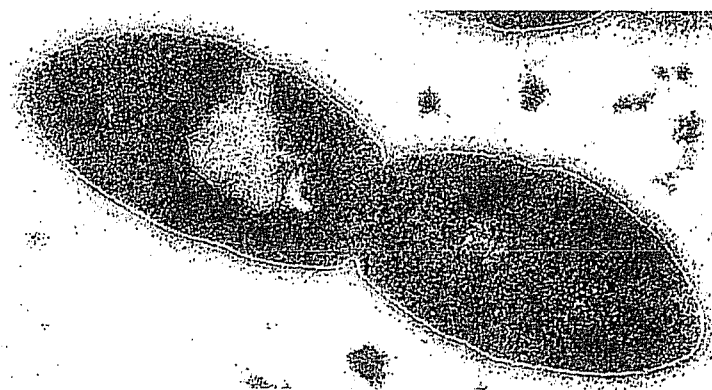
**Figura 16.5** Microfotografía con el microscopio electrónico de barrido de varias células de *Archaea* metanogénicas. (a) *Methanobrevibacter ruminantium*. Cada célula mide aproximadamente 0,7  $\mu\text{m}$  de diámetro. (b) *Methanobrevibacter arborophilus*. Cada célula mide aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de diámetro. (c) *Methanospirillum hungatei*. Cada célula mide aproximadamente 0,4  $\mu\text{m}$  de diámetro. (d) *Methanosarcina barkeri*. Cada célula mide aproximadamente 1,7  $\mu\text{m}$  de ancho.



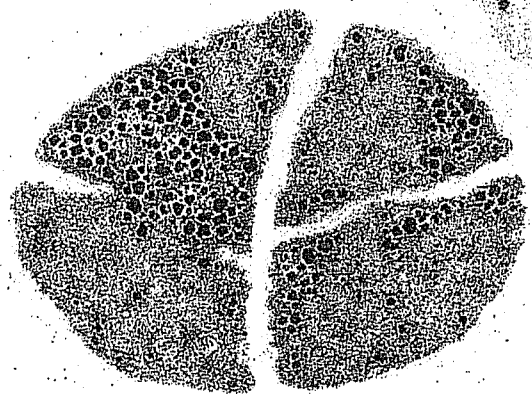
Tabla 16.4 Características de algunas Archaea metanogénicas<sup>a</sup>

| Orden/Género                       | Morfología                                                   | Sustratos de metanogénesis                                                                  |
|------------------------------------|--------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>Methanobacteriales</b>          |                                                              |                                                                                             |
| <i>Methanobacterium</i>            | Bacilos largos                                               | H <sub>2</sub> + CO <sub>2</sub> , fórmico                                                  |
| <i>Methanobrevibacter</i>          | Bacilos cortos                                               | H <sub>2</sub> + CO <sub>2</sub> , fórmico                                                  |
| <i>Methanosphaera</i>              | Cocos                                                        | Metanol + H <sub>2</sub> (ambos necesarios)                                                 |
| <i>Methanothermus</i>              | Bacilos                                                      | H <sub>2</sub> + CO <sub>2</sub>                                                            |
| <i>Methanothermobacter</i> Bacilos | Bacilos                                                      | H <sub>2</sub> + CO <sub>2</sub> , fórmico                                                  |
| <b>Methanococcales</b>             |                                                              |                                                                                             |
| <i>Methanococcus</i>               | Cocos irregulares                                            | H <sub>2</sub> + CO <sub>2</sub> , piruvato + CO <sub>2</sub> , fórmico                     |
| <i>Methanothermococcus</i>         | Cocos                                                        | H <sub>2</sub> + CO <sub>2</sub> , fórmico                                                  |
| <i>Methanocaldococcus</i>          | Cocos                                                        | H <sub>2</sub> + CO <sub>2</sub>                                                            |
| <i>Methanotorris</i>               | Cocos                                                        | H <sub>2</sub> + CO <sub>2</sub>                                                            |
| <b>Methanomicrobiales</b>          |                                                              |                                                                                             |
| <i>Methanomicrobium</i>            | Bacilos cortos                                               | H <sub>2</sub> + CO <sub>2</sub> , fórmico                                                  |
| <i>Methanogenium</i>               | Cocos irregulares                                            | H <sub>2</sub> + CO <sub>2</sub> , fórmico                                                  |
| <i>Methanospirillum</i>            | Espirilos                                                    | H <sub>2</sub> + CO <sub>2</sub> , fórmico                                                  |
| <i>Methanoplanus</i>               | Células con forma de placa —placas finas con bordes afilados | H <sub>2</sub> + CO <sub>2</sub> , fórmico                                                  |
| <i>Methanocorpusculum</i>          | Cocos irregulares                                            | H <sub>2</sub> + CO <sub>2</sub> , fórmico, alcoholes                                       |
| <i>Methanoculleus</i>              | Cocos irregulares                                            | H <sub>2</sub> + CO <sub>2</sub> , alcoholes, fórmico                                       |
| <i>Methanofollis</i>               | Cocos irregulares                                            | H <sub>2</sub> + CO <sub>2</sub> , fórmico                                                  |
| <i>Methanolacinia</i>              | Bacilos irregulares                                          | H <sub>2</sub> + CO <sub>2</sub> , alcoholes                                                |
| <b>Methanosarcinales</b>           |                                                              |                                                                                             |
| <i>Methanosarcina</i>              | Grandes cocos irregulares en paquetes                        | H <sub>2</sub> + CO <sub>2</sub> , metanol, metilaminas, acetato                            |
| <i>Methanobus</i>                  | Cocos irregulares en agregados                               | Metanol, metilaminas                                                                        |
| <i>Methanohalobium</i>             | Cocos irregulares                                            | Metanol, metilaminas                                                                        |
| <i>Methanococcoides</i>            | Cocos irregulares                                            | Metanol, metilaminas                                                                        |
| <i>Methanohalophilus</i>           | Cocos irregulares                                            | Metanol, metilaminas, metilsulfatos                                                         |
| <i>Methanosaeta</i>                | Bacilos largos a filamentosos                                | Acetato                                                                                     |
| <i>Methanosalsum</i>               | Cocos irregulares                                            | Metanol, metilaminas, dimetilsulfatos                                                       |
| <i>Methanosalsum</i>               | Cocos irregulares                                            | Metanol, metilaminas (necesitan H <sub>2</sub> necesario con cualquier sustrato metanógeno) |
| <b>Methanopyrales</b>              |                                                              |                                                                                             |
| <i>Methanopyrus</i>                | Bacilos en cadenas                                           | H <sub>2</sub> + CO <sub>2</sub>                                                            |

<sup>a</sup>Los órdenes taxonómicos están en negrita. Una orden es un rango taxonómico que se compone de varias familias; las familias se componen de varios géneros.

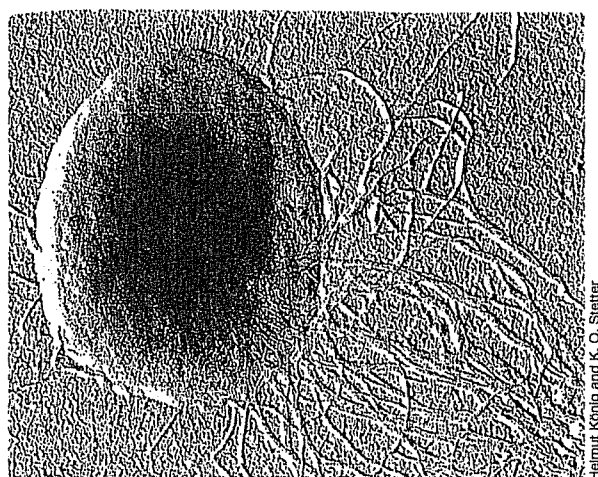


(a)

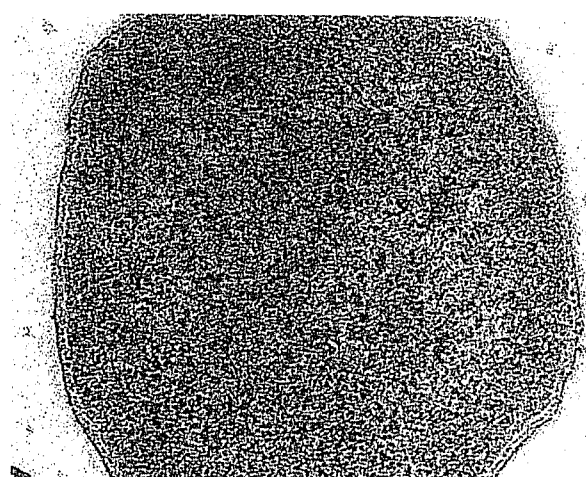


(b)

Figura 16.6 Microfotografía con el microscopio electrónico de transmisión de secciones finas de arqueas metanogénicas. (a) *Methanobrevibacter ruminantium*. Cada célula mide aproximadamente 0,7 µm de diámetro. (b) *Methanosarcina barkeri*, que muestra su gruesa pared celular y el modo de segmentación celular y de formación del septo. Cada célula mide aproximadamente 1,7 µm de diámetro.



(a)



(b)



(c)



(d)

**Figura 16.7 Metanógenos termófilos e hipertermófilos.** (a) *Methanocaldococcus jannaschii* (temperatura óptima, 85 °C), microfotografía con el microscopio electrónico. Cada célula mide aproximadamente 1 µm de diámetro. (b) *Methanoterris igneus* (temperatura óptima, 88 °C), sección fina. Cada célula mide aproximadamente 1 µm de diámetro. (c) *Methanothermus fervidus* (temperatura óptima, 88 °C), microfotografía con el microscopio electrónico de una sección fina. Cada célula mide aproximadamente 0,4 µm de diámetro. (d) *Methanosaeta thermophila* (temperatura óptima, 60 °C), microfotografía de contraste de fase. Cada célula mide aproximadamente 1 µm de diámetro. Los cuerpos refráctiles en el interior de las células son vesículas de gas.

tan comunes como la glucosa, ácidos orgánicos o ácidos grasos (aparte del acetato y el piruvato). Compuestos como la glucosa pueden convertirse en metano, pero solo mediante la cooperación entre metanógenos y otros organismos anaerobios. Con una mezcla adecuada de microorganismos, prácticamente cualquier compuesto orgánico, incluso hidrocarburos, puede ser convertido en metano y  $\text{CO}_2$  (véase Sección 20.2).

La lista de sustratos que se muestra en la Tabla 16.5 incluye tres clases de compuestos. Estas clases corresponden a los sustratos tipo  $\text{CO}_2$ , sustratos metilados y acetato. Entre los sustratos tipo

$\text{CO}_2$  está por supuesto el propio  $\text{CO}_2$ , que es reducido a metano usando  $\text{H}_2$  como donador de electrones. Otros sustratos de esta clase son el formiato (que es  $\text{CO}_2 + \text{H}_2$  en una forma combinada) y el monóxido de carbono (CO). Los sustratos metilados comprenden el metanol ( $\text{CH}_3\text{OH}$ ) y muchos otros (Tabla 16.5). El metanol ( $\text{CH}_3\text{OH}$ ) puede reducirse empleando un donador de electrones externo como por ejemplo el  $\text{H}_2$ . Alternativamente y en ausencia de  $\text{H}_2$ , parte del  $\text{CH}_3\text{OH}$  puede oxidarse hasta  $\text{CO}_2$  para generar los electrones que se necesitan para reducir otras moléculas de  $\text{CH}_3\text{OH}$  hasta  $\text{CH}_4$  (véase Figura 13.50a). El último proceso metanogénico es la rotura del acetato hasta  $\text{CO}_2 + \text{CH}_4$ , lo que se denomina reacción acetotrófica. Muy pocos metanógenos son acetótrofos (Tablas 16.4 y 16.5), aunque el acetato es una fuente importante de metano en la naturaleza. La bioquímica de la metanogénesis de cada una de las tres clases de sustratos se estudia en la Sección 13.20, además de la manera cómo está acoplada la formación del  $\text{CH}_4$  a la captación de energía.

**Tabla 16.5 Sustratos convertidos a metano por diversas Archaea metanógenas**

|                                                                                                             |  |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--|
| I. Sustratos tipo $\text{CO}_2$                                                                             |  |
| Dióxido de carbono, $\text{CO}_2$ (con electrones derivados de $\text{H}_2$ , algunos alcoholes o piruvato) |  |
| Formiato, $\text{HCOO}^-$                                                                                   |  |
| Monóxido de carbono, CO                                                                                     |  |
| II. Sustratos metilados                                                                                     |  |
| Metanol, $\text{CH}_3\text{OH}$                                                                             |  |
| Metilamina, $\text{CH}_3\text{NH}_2^+$                                                                      |  |
| Dimetilamina, $(\text{CH}_3)_2\text{NH}_2^+$                                                                |  |
| Trimetilamina, $(\text{CH}_3)_3\text{NH}^+$                                                                 |  |
| Metilmercaptano, $\text{CH}_3\text{SH}$                                                                     |  |
| Dimetilsulfuro, $(\text{CH}_3)_2\text{S}$                                                                   |  |
| III. Sustratos acetótrofos                                                                                  |  |
| Acetato, $\text{CH}_3\text{COO}^-$                                                                          |  |
| Piruvato, $\text{CH}_3\text{COCOO}^-$                                                                       |  |

### *Methanocaldococcus jannaschii* como modelo de metanógeno

Se han secuenciado el genoma del metanógeno hipertermófilo *Methanocaldococcus jannaschii* (Figura 16.7a) y los de muchos otros metanógenos. El genoma de *M. jannaschii*, un organismo empleado como modelo en el estudio molecular de la metanogénesis y de la movilidad en Archaea (véase «La liebre y la tortuga arqueanas», página 27), es circular y tiene 1,66 Mbp; contiene aproximadamente 1.700 genes, de

los cuales ya se han identificado los que codifican enzimas de la metanogénesis y los de varias funciones celulares esenciales. Curiosamente, la mayoría de los genes de *M. jannaschii* que codifican funciones tales como las rutas metabólicas esenciales o la división celular son parecidos a los de *Bacteria*. En cambio, la mayoría de los genes de *M. jannaschii* que codifican procesos moleculares básicos, como la transcripción o la traducción, se parecen más a los de los eucariotas. Estos descubrimientos reflejan los diversos rasgos compartidos entre organismos de los tres dominios celulares y son coherentes con la noción que tenemos de cómo evolucionaron los tres dominios celulares, como se trató en el Capítulo 12. No obstante, el análisis del genoma de *M. jannaschii* también demuestra que al menos el 40 % de sus genes no tienen equivalentes entre los genes de ninguno de los otros dominios. Por supuesto, algunos de estos genes son los que codifican la metanogénesis, pero muchos otros probablemente codifican nuevas funciones celulares ausentes en las células de los otros dos dominios, o puede que codifiquen funciones redundantes llevadas a cabo por tipos de enzimas distintas de las encontradas en *Bacteria* y en *Eukarya*.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Cuáles son los principales sustratos para la metanogénesis?
- ¿Qué resulta especial en el genoma de *Methanocaldococcus jannaschii*?

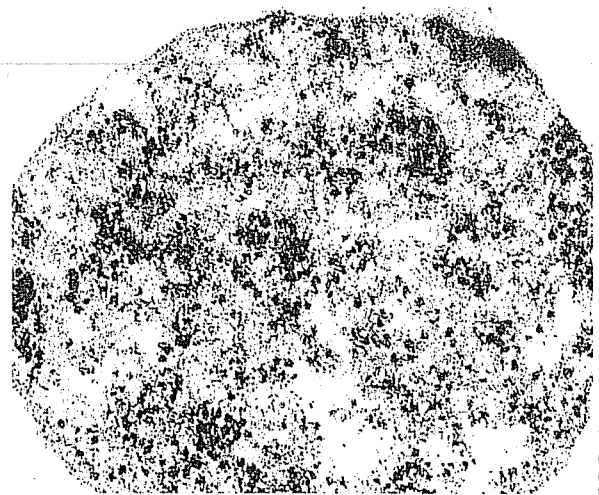
## 16.3 Thermoplasmatales

**Géneros principales:** *Thermoplasma*, *Picrophilus*, *Ferroplasma*

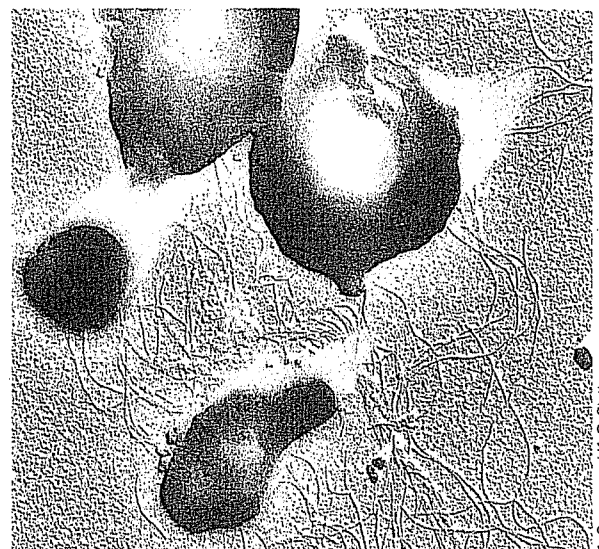
Una línea filogenética clara de arqueas incluye géneros termófilos y acidófilos extremos: *Thermoplasma*, *Ferroplasma* y *Picrophilus* (Figura 16.1). Estos procariotas se encuentran entre los más acidófilos de todos los microorganismos conocidos, hasta el extremo de que *Picrophilus* es capaz de crecer incluso a pH por debajo de 0. La mayoría son también termófilos. Además, forman su propio orden taxonómico dentro de las *Euryarchaeota*: las *Thermoplasmatales*. Comenzaremos con una descripción de *Thermoplasma* y *Ferroplasma*, dos organismos con cierto parecido a los micoplasmas.

### Arqueas carentes de pared celular

*Thermoplasma* y *Ferroplasma* carecen de pared celular, y en este aspecto se parecen a los micoplasmas (⇒ Sección 15.9). *Thermoplasma* (Figura 16.8) es un quimiorganótrofo que crece en medios complejos a una temperatura óptima de 55 °C y pH 2. Se han descrito dos especies de *Thermoplasma*, *T. acidophilum* y *T. volcanium*. Las especies de *Thermoplasma* son aerobios facultativos, que crecen aerobia o anaeróbicamente mediante la respiración de azufre (⇒ Sección 13.18). La mayoría de las cepas de *T. acidophilum* se han obtenido de pilas de residuos de carbón que se autocalientan. Los residuos de carbón contienen fragmentos de carbón, pirita ( $\text{FeS}_2$ ) y otros materiales orgánicos extraídos del carbón. Cuando se amontonan en las minas a cielo abierto, los residuos de carbón se calientan a consecuencia del metabolismo microbiano que los llevan a la temperatura de combustión (Figura 16.9). Esto prepara el terreno para el crecimiento de *Thermoplasma*, que probablemente



(a)



(b)

**Figura 16.8 Especies de *Thermoplasma*.** (a) *Thermoplasma acidophilum*, una arquea termófila y acidófila parecida a los micoplasmas. Microfotografía con el microscopio electrónico de una sección fina. El diámetro de las células es muy variable, desde 0,2 hasta 5  $\mu\text{m}$ . La célula de la imagen tiene alrededor de 1  $\mu\text{m}$  de diámetro. (b) Preparación de células de *Thermoplasma volcanium* aisladas de manantiales termales. Las células miden 1-2  $\mu\text{m}$  de diámetro. Obsérvense los abundantes flagelos y la morfología irregular de la célula.



**Figura 16.9 Una pila típica de residuos de carbón autocalentados, como hábitat de *Thermoplasma*.** La pila de desechos que contiene restos de carbón, pirita y otros sustratos microbianos, se mantiene caliente como consecuencia del metabolismo de los microorganismos.

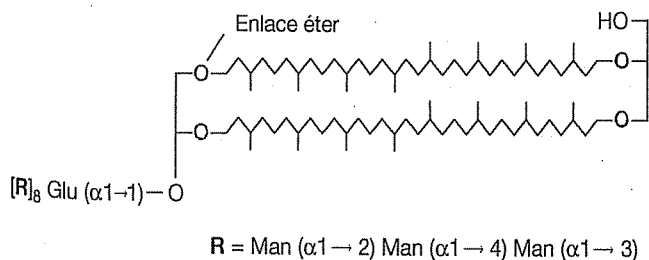
metaboliza los compuestos orgánicos que se filtran desde los residuos de carbón calientes. La otra especie, *Thermoplasma volcanium*, se ha aislado en suelos ácidos calientes de todo el mundo y tiene una gran movilidad gracias a sus múltiples flagelos (Figura 16.8b).

Para sobrevivir el estrés osmótico inherente a la vida sin una pared celular y para soportar el doble carácter extremo de su ambiente, con bajo pH y alta temperatura, *Thermoplasma* ha desarrollado una membrana citoplásmica con una estructura peculiar. Esta membrana está formada por un material de tipo lipopolisacárido denominado *lipoglicano* (Sección 16.3). Esta sustancia consiste en una membrana monocapa de lípido tetraéter con manosa y glucosa (Figura 16.10). Esta molécula constituye una proporción importante de la composición total de lípidos de *Thermoplasma*. La membrana también contiene glicoproteínas, pero no esteroides. Estas moléculas estabilizan la membrana de *Thermoplasma* frente a las condiciones ácidas y la temperatura alta.

Como los micoplasmas (véase Sección 15.9), *Thermoplasma* tiene un genoma relativamente pequeño (1,5 Mbp). Además, el DNA de *Thermoplasma* está asociado con una proteína de unión a DNA muy básica, que organiza el DNA en partículas globulares que recuerdan a los nucleosomas de las células eucariotas. Esta proteína es homóloga a la proteína HU de las bacterias, que se une a DNA, es similar a las histonas y desempeña un papel importante en la organización del DNA celular. En cambio, otros miembros de las *Euryarchaeota* contienen proteínas básicas homólogas a las histonas de unión a DNA de las células eucariotas.

### Ferroplasma

*Ferroplasma* es un pariente quimiolitótrofo de *Thermoplasma*. *Ferroplasma* es un acidófilo extremo; sin embargo no es termófilo, ya que crece a una temperatura óptima de 35 °C. Para obtener energía, *Ferroplasma* oxida hierro ferroso ( $\text{Fe}^{2+}$ ) a hierro férrico ( $\text{Fe}^{3+}$ ), en una reacción que produce ácido (Figura 16.18d), y emplea  $\text{CO}_2$  como fuente de carbono (autotrofia). *Ferroplasma* vive en residuos mineros que contengan pirita ( $\text{FeS}$ ), que es su fuente de energía. La acidofilia extrema de *Ferroplasma* le permite bajar el pH de su hábitat hasta valores extremadamente ácidos. Una vez que se ha generado una acidez moderada por medio de la oxidación del  $\text{Fe}^{2+}$  por organismos acidófilos, como por ejemplo *Acidithiobacillus ferrooxidans* y *Leptospirillum ferrooxidans* (véase Sección 20.5), *Ferroplasma* se activa y acaba generando el pH extremadamente bajo propio del drenaje ácido de las minas. La actividad de *Ferroplasma* puede llegar a producir agua ácida a pH 0.



**Figura 16.10** Estructura del lipoglicano tetraéter de *Thermoplasma acidophilum*. Glu, Glucosa; Man, manosa. Fíjese en los enlaces éter (marcados en rosa) y observe que este lípido tiende a formar una membrana monocapa en lugar de una membrana bicapa (compare con la Figura 2.17e).

### Picrophilus

*Picrophilus* es un organismo relacionado filogenéticamente con *Thermoplasma* y *Ferroplasma*. Aunque *Thermoplasma* y *Ferroplasma* son acidófilos extremos, *Picrophilus* lo es aún más, dado que su pH óptimo de crecimiento es de 0,7 y es capaz de crecer a valores de pH por debajo de 0. *Picrophilus* sí que tiene pared celular (una pared S; véase Sección 2.12) y su DNA presenta una proporción de GC mucho más baja que la de *Thermoplasma* o *Ferroplasma*. Aunque están relacionados filogenéticamente, *Thermoplasma*, *Ferroplasma* y *Picrophilus* tienen genomas bastante diferentes. Se han aislado dos especies de *Picrophilus* de solfataras ácidas en Japón y, como *Thermoplasma*, ambas crecen como heterótrofos en medios complejos.

La fisiología de *Picrophilus* resulta interesante como modelo de tolerancia a condiciones extremas de acidez. El análisis de su membrana citoplásmica revela una disposición inusual de lípidos, lo que conforma una membrana muy impermeable a los ácidos a un pH muy bajo. En cambio, a una acidez moderada, como por ejemplo pH 4, las membranas de las células de *Picrophilus* empiezan a perder consistencia y se desintegran. Resulta obvio que estos organismos han evolucionado para sobrevivir tan solo en hábitats muy ácidos.

### MINIRREVISIÓN

- ¿En qué se parecen *Thermoplasma* y *Picrophilus*? ¿En qué se diferencian?
- ¿Cómo refuerza *Thermoplasma* su membrana citoplásmica para sobrevivir sin pared celular?

## 16.4 Thermococcales y Methanopyrus

**Géneros principales:** *Thermococcus*, *Pyrococcus*, *Methanopyrus*

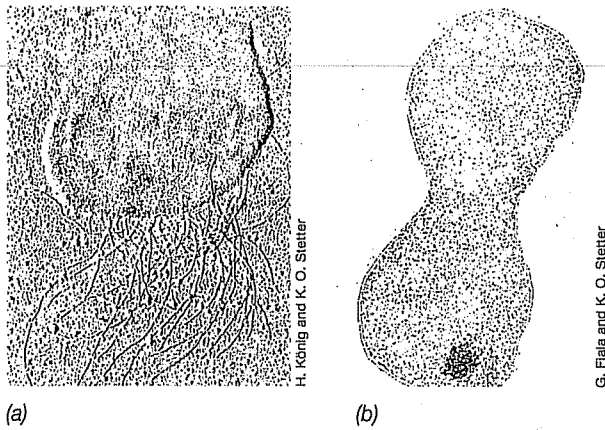
Hay unas cuantas euriarqueotas que crecen muy bien en ambientes termales y algunas son hipertermófilas. Analizaremos aquí tres euriarqueotas hipertermófilas que se separan muy cerca de la raíz del árbol filogenético de las *Euryarchaeota* (Figura 16.1). Dos de estos organismos, *Thermococcus* y *Pyrococcus*, forman el orden taxonómico de las *Thermococcales*. El tercer organismo, *Methanopyrus*, es un metanógeno que en su fisiología básica se parece mucho a otros metanógenos (Sección 16.2 y Tabla 16.4), pero su hipertermofilia, composición lipídica y localización filogenética son especiales (Figura 16.1).

### Thermococcus y Pyrococcus

*Thermococcus* es una *Euryarchaeota* hipertermófila esférica, que vive en aguas termales anóxicas en diversos lugares de la Tierra. Sus células esféricas tienen un penacho de flagelos polares y son por tanto muy móviles (Figura 16.11). *Thermococcus* es un quimioorganótrofo anaerobio estricto, que metaboliza proteínas y otras mezclas orgánicas complejas (también algunos azúcares) utilizando  $\text{S}^0$  como donador de electrones, a temperaturas que varían entre 55 y 95 °C.

Por su morfología, *Pyrococcus* es parecido a *Thermococcus* (Figura 16.11b), pero se diferencian fundamentalmente en que *Pyrococcus* necesita temperaturas más altas, ya que crece mejor entre 70 y 106 °C, con 100 °C como temperatura óptima. Metabólicamente, *Thermococcus* y *Pyrococcus* son también muy parecidos. Oxidan proteínas, almidón o maltosa como



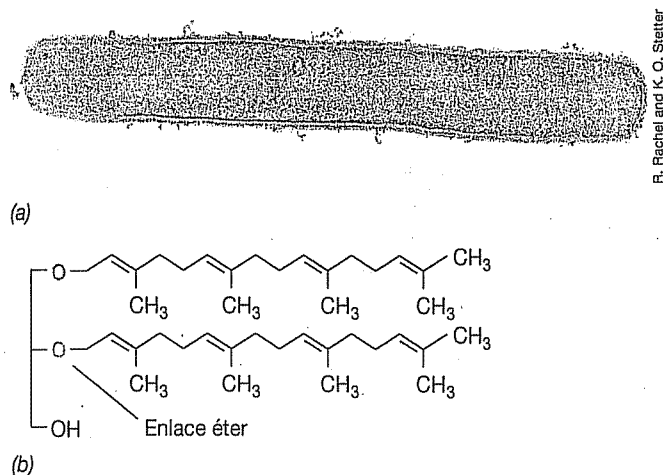


**Figura 16.11 Euriarqueas hipertermófilas esféricas de regiones volcánicas submarinas.** (a) *Thermococcus celer*. Microfotografía con el microscopio electrónico de una preparación de células (observe en los mechones de flagelos). (b) Célula de *Pyrococcus furiosus* en división. Microfotografía con el microscopio electrónico de una sección fina. Las células de ambos organismos miden aproximadamente 0,8  $\mu\text{m}$  de diámetro.

donadores de electrones y utilizan  $\text{S}^0$  como aceptor final de electrones, y lo reducen a sulfuro de hidrógeno ( $\text{H}_2\text{S}$ ). Tanto *Thermococcus* como *Pyrococcus* generan  $\text{H}_2\text{S}$  en presencia de  $\text{S}^0$ , mientras que en su ausencia generan  $\text{H}_2$  (véase la Tabla 16.6).

### *Methanopyrus*

*Methanopyrus* es un bacilo metanógeno hipertermófilo (Figura 16.12). Se ha aislado de los sedimentos calientes alrededor de fuentes hidrotermales submarinas y de las paredes de chimeneas hidrotermales (Sección 16.11;  $\Rightarrow$  Sección 19.13). *Methanopyrus* comparte características fenotípicas con los hipertermófilos y con los metanógenos. *Methanopyrus* produce metano solamente a partir de  $\text{H}_2$  y  $\text{CO}_2$  y crece muy rápidamente para ser un organismo autótrofo (a 100  $^\circ\text{C}$ , su tiempo



**Figura 16.12 *Methanopyrus*.** *Methanopyrus* crece a una temperatura óptima de 100  $^\circ\text{C}$  y solo puede producir  $\text{CH}_4$  a partir de  $\text{CO}_2 + \text{H}_2$ . (a) Microfotografía con el microscopio electrónico de una célula de *Methanopyrus kandleri*, el más termófilo de todos los metanógenos (límite superior de temperatura, 110  $^\circ\text{C}$ ). Esta célula mide 0,5  $\times$  8  $\mu\text{m}$ . (b) Estructura del inusual lípido de *M. kandleri*. Se trata del lípido con enlace éter habitual de las arqueas, excepto en que sus cadenas laterales están constituidas por una forma insaturada de fitanilo denominada geranilgeraniol.

de generación es menor de 1 h). En recipientes especiales con alta presión, se ha logrado cultivar una cepa de *Methanopyrus* a 122  $^\circ\text{C}$ , la temperatura más elevada que se ha demostrado que permite el crecimiento microbiano.

Otra particularidad de *Methanopyrus* es que contiene lípidos de membrana que no se encuentran en ningún otro organismo conocido. Recordemos que, en los lípidos de las arqueas, las cadenas laterales de glicerol contienen **fitanilo** en lugar de ácidos grasos unidos al glicerol mediante enlaces éter ( $\Rightarrow$  Sección 2.7). En *Methanopyrus*, el lípido unido mediante enlace éter es una forma *insaturada* de los tetraéteres de dibifitanilo, a diferencia de los éteres normalmente saturados que se encuentran en otras arqueas hipertermófilas. Estos lípidos poco comunes pueden ayudar a estabilizar la membrana citoplasmática de *Methanopyrus* a temperaturas de crecimiento tan elevadas.

## 16.5 Arqueoglobales

**Géneros principales:** *Archaeoglobus*, *Ferroglobus*

Más adelante veremos que una serie de *Crenarchaeota* hipertermófilas llevan a cabo respiración anaerobia en la que el azufre elemental ( $\text{S}^0$ ) se emplea como aceptor de electrones y se reduce a  $\text{H}_2\text{S}$  (véase la Tabla 16.6). *Archaeoglobus* es una euriarqueota hipertermófila que puede reducir sulfato ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) y forma un linaje filogenéticamente independiente dentro de las *Euryarchaeota* (Figura 16.1).

### *Archaeoglobus*

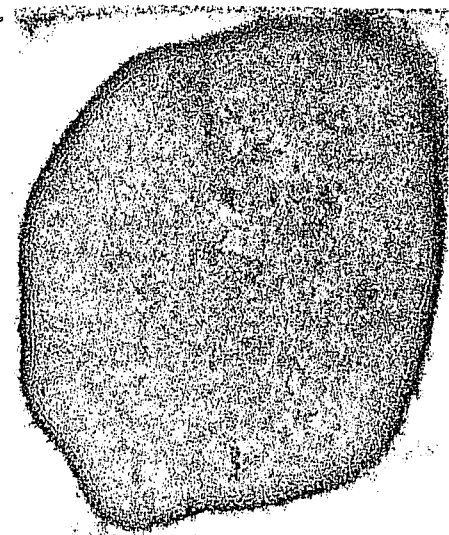
*Archaeoglobus* fue aislado de sedimentos marinos calientes en los alrededores de chimeneas hidrotermales. El metabolismo de *Archaeoglobus* acopla la oxidación de  $\text{H}_2$ , lactato, piruvato, glucosa o compuestos orgánicos complejos a la reducción de sulfato, dando sulfuro de hidrógeno. Las células de *Archaeoglobus* son cocos irregulares (Figura 16.13a) y crecen de forma óptima a 83  $^\circ\text{C}$ .

*Archaeoglobus* comparte una serie de características con los metanógenos. En la Sección 13.20 vimos la bioquímica distintiva de la metanogénesis. Resumiendo, este proceso requiere una serie de coenzimas características. Con raras excepciones, estas coenzimas solo se han encontrado en metanógenos. Sin embargo, *Archaeoglobus* también tiene muchas de estas coenzimas y de hecho los cultivos de este organismo pueden generar pequeñas cantidades de metano. Por tanto, *Archaeoglobus*, que tiene una relación filogenética cercana a los metanógenos (Figura 16.1), podría ser un tipo de organismo intermedio metabólicamente, enlazando los procesos de captación de energía de la metanogénesis con otras formas de respiración dentro de *Archaea*. No resulta sorprendente que el genoma de *Archaeoglobus*, que tiene unos 2.400 genes, comparta una serie de esos genes con los metanógenos (Sección 16.2).

### *Ferroglobus*

*Ferroglobus* (Figura 16.13b) está relacionado con *Archaeoglobus*, pero no es un reductor de sulfato, sino un quimiolitótrofo oxidador de hierro, que obtiene energía de la oxidación de  $\text{Fe}^{2+}$  a  $\text{Fe}^{3+}$ , acoplada a la reducción de  $\text{NO}_3^-$  hasta  $\text{NO}_2^-$  y  $\text{NO}$  (véase la Tabla 16.6). Crece autotróficamente y también puede utilizar  $\text{H}_2$  o  $\text{H}_2\text{S}$  como donadores de electrones en su metabolismo energético. *Ferroglobus* fue aislado en chimeneas hidrotermales de fondos marinos someros y crece a una temperatura óptima de 85  $^\circ\text{C}$ .





R. Rachel and K. O. Stetter

(a)



R. Rachel and K. O. Stetter

(b)

**Figura 16.13 Archaeoglobales.** (a) Microfotografía con el microscopio electrónico de transmisión de *Archaeoglobus fulgidus*, un hipertermófilo reductor de sulfato. Cada célula mide aproximadamente 0,7  $\mu\text{m}$  de diámetro. (b) Microfotografía con el microscopio electrónico de una muestra de criofractura del hipertermófilo *Ferroglobus placidus*, un oxidador de hierro ferroso y reductor de nitrato. La célula mide aproximadamente 0,8  $\mu\text{m}$  de diámetro.

*Ferroglobus* resulta interesante por varias razones, pero especialmente por su capacidad de oxidar  $\text{Fe}^{2+}$  hasta  $\text{Fe}^{3+}$  en condiciones anóxicas. Este proceso podría explicar la abundancia de  $\text{Fe}^{3+}$  en rocas muy antiguas, como las formaciones de hierro en bandas (véase Sección 12.2), rocas cuya datación es anterior a la aparición de las cianobacterias en la Tierra. Con organismos como *Ferroglobus* hubiera sido posible que la oxidación del  $\text{Fe}^{2+}$  continuase sin necesidad de que el oxígeno molecular actuara como aceptor de electrones. Por tanto, el metabolismo de *Ferroglobus* puede tener cierta repercusión en la datación del origen de las cianobacterias y la subsecuente oxigenación de la Tierra. Ciertas bacterias fotótrofas

anoxigénicas también pueden oxidar  $\text{Fe}^{2+}$  en condiciones anóxicas (véase Secciones 13.3 y 13.9) y, por tanto, son posibles varios orígenes anaerobios para el  $\text{Fe}^{3+}$  formado en tiempos remotos. Esto dificulta estimar el momento preciso de aparición de las cianobacterias y en qué medida los organismos no fotótrofos pudieron desencadenar la Gran Oxidación (véase Figura 12.1).

#### MINIRREVISIÓN

- Compare los metabolismos energéticos de *Archaeoglobus* y *Ferroglobus*.

## II • Thaumarchaeota, Nanoarchaeota y Korarchaeota

Nuestro conocimiento de las *Archaea* ha sufrido una revolución con el desarrollo de la filogenia molecular (véase Secciones 12.4 y 12.5) y con los métodos de estudio de los microorganismos sin necesidad de su cultivo en el laboratorio (véase Secciones 18.5-18.7). Todos los organismos pertenecientes a *Thaumarchaeota*, *Nanoarchaeota*, y *Korarchaeota* se descubrieron y caracterizaron inicialmente por medio de técnicas de análisis de los genes del rRNA 16S. Gracias a estos esfuerzos iniciales, se logró el aislamiento, o al menos el crecimiento en cultivos enriquecidos, de especies representativas de cada uno de estos tres filos. Comenzaremos la exposición de estos filos tan especiales con los *Thaumarchaeota*.

### 16.6 Thaumarchaeota y nitrificación en Archaea

**Géneros principales:** *Nitrosopumilus*, *Nitrososphaera*

Los primeros estudios sobre genes del rRNA 16S realizados sobre comunidades microbianas de mar abierto llegaron a la

sorprendente conclusión de que las *Archaea* eran muy abundantes y estaban muy extendidas en el mar. Por entonces se consideraba que el dominio de las arqueas contenía solo organismos extremófilos y anaerobios estrictos, por lo que su presencia en ambientes marinos oxigenados, templados, o incluso polares, constituía un misterio. Más notable resultó comprobar que esas nuevas arqueas también eran abundantes y estaban muy extendidas en el suelo por todo el mundo. Los análisis filogenéticos basados en las secuencias de sus genes de rRNA 16S sugirieron que se trataba de un nuevo grupo de *Archaea* que constituía un linaje profundamente divergente de las *Crenarchaeota*, un grupo de *Archaea* hipertermófilas (véase la Sección 16.9). Pero tras la secuenciación del genoma del nitrificante marino *Nitrosopumilus maritimus* quedó claro que los *Thaumarchaeota* constituyen un filo propio de las *Archaea*, y que se separaron de la línea principal de las arqueas antes de la divergencia de *Crenarchaeota* y *Euryarchaeota* (Figura 16.1).

### Características fisiológicas de *Thaumarchaeota*

La fisiología de las *Thaumarchaeota* fue un misterio hasta el aislamiento de *Nitrosopumilus maritimus* (Figura 16.14). Este organismo crece quimiolitotróficamente mediante la oxidación aerobia de amoníaco ( $\text{NH}_3$ ) hasta nitrito ( $\text{NO}_2^-$ ), el primer paso de la nitrificación (↗ Secciones 13.10, 14.13, y 20.3); usa el  $\text{CO}_2$  como única fuente de carbono (autotrofía), como hacen las *Bacteria* nitrificantes (↗ Sección 14.13). Sin embargo, a diferencia de las *Bacteria* oxidadoras de amoníaco, como *Nitrosomonas*, *Nitrosopumilus maritimus* está adaptado a la vida en condiciones extremas de limitación de nutrientes, como cabría esperar de un organismo que vive en aguas de mar abierto. *Nitrosopumilus maritimus* puede crecer con concentraciones de amoníaco que son cien veces menores que las que necesitan las bacterias nitrificantes. En realidad, su crecimiento se inhibe a las concentraciones más altas necesarias para sustentar el crecimiento de las especies nitrificantes de *Bacteria*.

Se han aislado y descrito varias especies de *Thaumarchaeota*, que tienen las propiedades comunes del grupo. Se han aislado de diversos hábitats como el mar, sedimentos marinos, un estuario, el suelo y fuentes termales. Todos los organismos aislados son quimiolitótrofos, oxidadores de amoníaco, y la mayoría de las especies, como *N. maritimus*, pueden crecer con concentraciones muy bajas de  $\text{NH}_3$ . Las membranas de todos los *Thaumarchaeota* tienen un lípido particular llamado *crenarqueol* (↗ Figura 2.17c), que solo se presenta en las especies de este filo. Además, la autotrofía de los *Thaumarchaeota* se basa en el ciclo del 3-hidroxi- $\beta$ -ketopiruvato/4-hidroxibutirato, lo que distingue aún más a estos nitrificantes arqueanos de las *Bacteria* nitrificantes que usan el ciclo de Calvin para la fijación del  $\text{CO}_2$  (↗ Sección 13.5). El ciclo del 3-hidroxi- $\beta$ -ketopiruvato/4-hidroxibutirato también permite la asimilación de carbono orgánico, y se ha demostrado que algunos nitrificantes arqueanos asimilan piruvato en crecimiento mixotrófico. La temperatura de crecimiento de las *Thaumarchaeota* es muy variable, pues hay especies que viven muy bien en ambientes polares, mientras que otras se desarrollan en fuentes termales de hasta 75 °C.

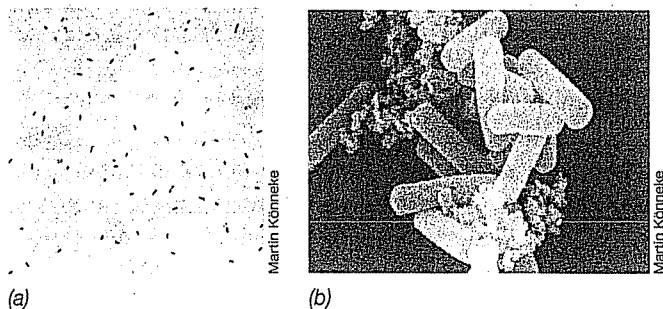
*Nitrososphaera viennensis*, que es un organismo del grupo *Thaumarchaeota* común en el suelo, puede crecer en una amplia gama de concentraciones de  $\text{NH}_3$ . Como las especies marinas de *Thaumarchaeota*, *N. viennensis* puede crecer a bajas concentraciones de amoníaco, pero, a pH neutro, también puede

tolerar concentraciones altas (de hasta 10 mM). Por tanto, *N. viennensis*, y otras arqueas nitrificantes, pueden ser activas en suelos con concentraciones bastante altas de amoníaco y en estos ambientes pueden competir directamente con las bacterias nitrificantes. Además, varias especies de *Thaumarchaeota*, como *N. viennensis*, tienen actividad ureasa. *Nitrososphaera viennensis* puede crecer con urea como única fuente de energía, hidrolizándola a amoníaco, que puede luego utilizar como donador de electrones.

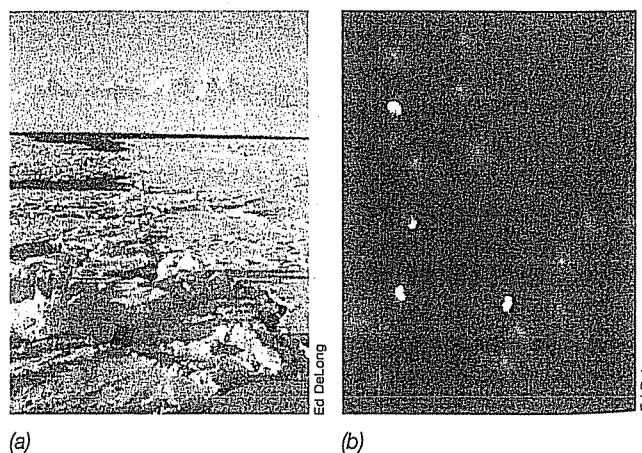
### Distribución ambiental de las *Thaumarchaeota*

Ahora sabemos que las *Thaumarchaeota*, ubicuas en el suelo y presentes a lo largo de la columna de agua en el mar, desde el Ecuador hasta los mares polares, constituyen uno de los filos más abundantes y extendidos en nuestro planeta. En análisis de muestras de suelo o de agua de mar, estos organismos suelen constituir el grupo dominante de arqueas. Usando sondas filogenéticas fluorescentes (FISH, ↗ Sección 18.4), se han detectado taumarqueas en aguas marinas oxigenadas por todo el mundo; crecen muy bien incluso en agua de mar y hielo cerca de la Antártida (Figura 16.15). Las especies marinas son planctónicas (suspendidas libremente o fijadas a partículas en suspensión en la columna de agua, Figura 16.5b) y se presentan en número elevado ( $\sim 10^4$ /ml) en aguas que son a la vez pobres en nutrientes y muy frías (0–4 °C en el agua marina y por debajo de 0 °C en el hielo marino). En los océanos de todo el planeta, las especies marinas de este grupo pueden constituir el 20 % del picoplankton (procariotas muy pequeños). Son particularmente abundantes en las profundidades oceánicas, donde también pueden representar hasta el 40 % del picoplankton (↗ Sección 19.12). La concentración de amoníaco en el agua de mar está a menudo en el límite de la nitrificación por arqueas, lo que sugiere que las taumarqueas desempeñan un papel importante en el control de la concentración de amoníaco en el mar (véase «Genómica y nuevas arqueas», en la página 191).

Estas arqueas son también comunes en el suelo, alcanzando de un 1 a un 2 % del RNA ribosómico total de las comunidades



**Figura 16.14** *Nitrosopumilus maritimus*, una especie nitrificante de *Archaea*. Este organismo puede oxidar el  $\text{NH}_3$  presente a muy bajas concentraciones en los ambientes marinos típicos. (a) Microfotografía de contraste de fases. (b) Microfotografía con el microscopio electrónico de barrido. Una célula de *N. maritimus* mide aproximadamente 0,2  $\mu\text{m}$  de diámetro.



**Figura 16.15** *Thaumarchaeota* de ambientes fríos. (a) Foto de la Península Antártica tomada desde un barco. Las aguas gélidas bajo la superficie del hielo que aquí se muestran son el hábitat de las *Thaumarchaeota* de ambientes fríos. (b) Microfotografía con el microscopio de fluorescencia de agua marina tratada con una sonda FISH (↗ Sección 18.4) específica para especies de *Thaumarchaeota* (células en verde). Las células en azul están teñidas con DAPI, un colorante que tñe todas las células.

microbianas del suelo, y en algunos suelos llegan a ser mil veces más abundantes que las bacterias nitrificantes. Se encuentran en un amplio margen de pH, de 3,5 a 8,7. Aunque están en muchos suelos, suelen ser importantes en aquellos con pH ácido ( $\text{pH} < 5,5$ ), que son más del 30 % de todos los suelos. Los nitrificantes oxidan  $\text{NH}_3$ , pero si el pH es bajo, predomina la forma  $\text{NH}_4^+$ , que no es susceptible de nitrificación. La nitrificación se produce en suelos ácidos, a menudo con un rendimiento elevado, pero las bacterias nitrificantes no parecen crecer a un pH por debajo de 6,3. En cambio, la taumarquea *Nitrosotalea devanattera*, aislada de suelos agrícolas ácidos, tiene su crecimiento óptimo a pH 4-5. La capacidad de las taumarqueas para crecer a bajas concentraciones de amoníaco explica su éxito en suelos ácidos, donde el  $\text{NH}_3$  libre está presente a muy bajas concentraciones.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Cómo obtiene energía y carbono *Nitrosopumilus maritimus*?
- ¿En qué ambientes esperarías encontrar especies de *Thaumarchaeota*?

## 16.7 Nanoarchaeota y la «bola de fuego hospitalaria»

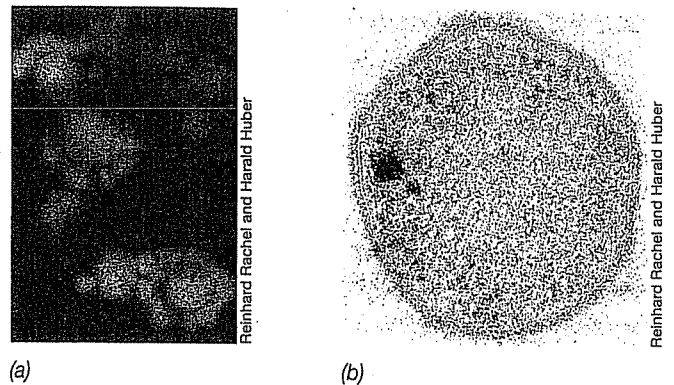
### Género principal: *Nanoarchaeum*

El filo *Nanoarchaeota* está representado por una sola especie, la extraña *Nanoarchaeum equitans*, que es uno de los organismos celulares más pequeños conocidos y que presenta el genoma menor entre las especies de *Archaea* (0,49 Mbp). Las células cocoides de *N. equitans* son muy pequeñas, de unos 0,4  $\mu\text{m}$  de diámetro, y un volumen que es tan solo el 1 % del volumen de una célula de *Escherichia coli*. No pueden crecer en cultivo axénico y solo se dividen cuando están adheridas a la superficie de su organismo hospedador, *Ignicoccus hospitalis* (Sección 16.11), una especie hipertermófila de *Crenarchaeota* cuyo nombre significa «bola de fuego hospitalaria». En cada célula de *Ignicoccus* se desarrollan diez o más células de *N. equitans*, que tienen un estilo de vida aparentemente parásito (Figura 16.16); es el único caso conocido de simbiote dentro de las arqueas.

### *Nanoarchaeum* y su hospedador

*Nanoarchaeum equitans* y su hospedador *Ignicoccus* se aislaron por primera vez de una chimenea hidrotermal submarina (↗ Sección 19.13) en el mar abierto frente a la costa de Islandia. No obstante, muestreos ambientales de genes del rRNA 16S (↗ Sección 18.5) indican que existen organismos parecidos filogenéticamente a *Nanoarchaeum* en otras chimeneas hidrotermales submarinas y en manantiales termales terrestres; por tanto, es probable que haya arqueas de este tipo distribuidas por todo el mundo en hábitats lo suficientemente calientes. *Nanoarchaeum*, al igual que su hospedador *Ignicoccus*, crece a temperaturas que varían entre los 70 y los 98 °C, con un óptimo alrededor de los 90 °C.

El metabolismo de *Nanoarchaeum* no se conoce suficientemente, pero parece depender de su hospedador para muchas funciones metabólicas. *Ignicoccus* es un autótrofo que utiliza  $\text{H}_2$  como donador de electrones y  $\text{S}^0$  como aceptor de electrones, por lo que probablemente proporcione a *N. equitans*



**Figura 16.16** *Nanoarchaeum equitans*. (a) Microfotografía con el microscopio de fluorescencia de células de *N. equitans* (en rojo) adheridas a células de *Ignicoccus* (en verde). Las células están teñidas por FISH (↗ Sección 18.4), empleando sondas de ácidos nucleicos específicas para cada organismo. (b) Microfotografía con el microscopio electrónico de transmisión de una sección fina de una célula de *Nanoarchaeum*. Obsérvese la peculiar pared celular. Las células de *Nanoarchaeum* miden aproximadamente 0,4  $\mu\text{m}$  de diámetro.

carbono orgánico. *Nanoarchaeum* no puede metabolizar  $\text{H}_2$  y  $\text{S}^0$  para obtener energía, y no está claro si genera ATP a partir de compuestos que obtiene de *Ignicoccus* o si consigue el ATP directamente de su hospedador. El aspecto de las células de *Nanoarchaeum* es el típico de las arqueas, con una pared celular compuesta por una capa S (↗ Sección 2.12), que reviste lo que parece ser un espacio periplasmático (Figura 6.16b)

Aunque la secuencia de los genes del rRNA 16S sitúa a *Nanoarchaeum* claramente dentro del dominio *Archaea*, dicha secuencia se diferencia en muchos sitios de las secuencias de los genes del rRNA 16S de otras *Archaea*, incluso en regiones de la molécula que están muy conservadas entre las *Archaea*. Estas diferencias llevaron inicialmente a la conclusión que *N. equitans* sería un linaje que se separó pronto en el árbol filogenético de las *Archaea* (↗ Figura 12.13). Sin embargo, análisis filogenéticos más detallados de genes de proteínas ribosómicas sugieren que la divergencia de *N. equitans* ocurrió cuando se formaron los *Euryarchaeota* (Figura 16.1). Algunos análisis sugieren incluso que *N. equitans* pueda ser una especie de los *Euryarchaeota*. Sin embargo, el análisis genómico muestra que el organismo carece de varios genes que codifican el proceso de la información y la división celular en *Euryarchaeota*. La situación filogenética definitiva de las *Nanoarchaeota* dependerá en gran medida del descubrimiento de más especies de este grupo.

### El genoma de *Nanoarchaeum equitans*

La secuencia del genoma de *N. equitans* proporciona información sobre el estilo de vida de parásito estricto de este organismo. Su genoma circular único solo tiene 490.885 nucleótidos; es uno de los genomas celulares más pequeños secuenciados (↗ Tabla 6.1). En el genoma de *N. equitans* faltan los genes para varias funciones metabólicas importantes, como los de la biosíntesis de aminoácidos, nucleótidos, coenzimas y lípidos. También faltan genes que codifican proteínas de rutas catabólicas muy frecuentes, como la glicólisis. Se supone que todas estas funciones las lleva a cabo para *Nanoarchaeum* su hospedador *Ignicoccus*, y desde este se transfieren las sustancias necesarias hasta las células de *Nanoarchaeum* que tiene adheridas. A

*Nanoarchaeum* le faltan también algunos de los genes necesarios para codificar ATPasa, lo que sugiere que quizás no pueda sintetizar una ATPasa funcional. Si eso fuese cierto, sería el primer caso para un organismo celular. Si no tiene ATPasa y no se produce la fosforilación a nivel de sustrato (debido a la falta de enzimas glicolíticas), entonces *Nanoarchaeum* dependería de su hospedador *Ignicoccus* tanto para la energía como para el carbono.

Son tantos los genes que le faltan, que cabe preguntarse cuáles son los que tiene el genoma de *Nanoarchaeum*. Contiene genes que codifican enzimas esenciales para la replicación del DNA, la transcripción y la traducción, así como genes que codifican las enzimas de reparación del DNA. Además de ser muy pequeño, el genoma de *Nanoarchaeum* se cuenta entre los más compactos (densos en genes) de todos los organismos conocidos; más del 95 % del cromosoma de *Nanoarchaeum* codifica proteínas. Parece que *N. equitans* está en los límites de la vida en cuanto a volumen celular y a capacidad genética.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Que aspectos de la biología de *Nanoarchaeum equitans* son especialmente interesantes desde el punto de vista evolutivo?
- ¿Por qué puede decirse que *Nanoarchaeum equitans* es un parásito del carbono y la energía?

## 16.8 Korarchaeota y el «filamento secreto»

### Género principal: *Korarchaeum*

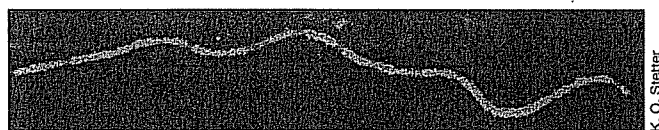
Se han descubierto secuencias de RNA ribosómico del filo *Korarchaeota* en diversos hábitats geotermales, tanto submarinos como terrestres. Sin embargo, *Korarchaeum cryptofilum* (*cryptofilum* significa «filamento secreto u oculto»), es la única especie caracterizada dentro de este filo.

*Korarchaeum cryptofilum* se observó por primera vez como un filotipo de rRNA 16S recuperado de muestras de un manantial hidrotermal denominado Obsidian Pool en el Parque Nacional de Yellowstone (Estados Unidos), y aún no se ha obtenido en

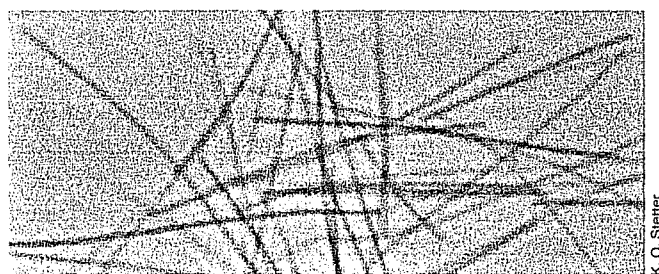
cultivo axénico, como en el caso de *N. equitans* (Sección 16.7). Sin embargo, su secuencia genómica se ha determinado por análisis metagenómico (véanse las Secciones 6.10 y 18.7) de un cultivo enriquecido. *Korarchaeum cryptofilum* es un quimioorganótrofo anaerobio estricto e hipertermófilo, que crece a 85 °C. Las células son filamentos de longitud variable largos y finos (<0,2 µm de diámetro) (Figura 16.17a-c), la mayoría de los cuales miden unos 15 µm de largo, aunque algunos alcanzan los 100 µm. Los filamentos de *K. cryptofilum* tienen una fuerte capa S paracristalina, que mantiene la integridad celular en su hábitat tan cálido.

Aunque *K. cryptofilum* no ha podido obtenerse en cultivo axénico, la secuencia de su genoma proporciona información sobre su estilo de vida y se sabe que no puede llevar a cabo respiración anaerobia (con la posible excepción de la reducción de protones, Sección 13.21) y que tiene un estilo de vida fermentativo. Como otras arqueas hipertermófilas, *K. cryptofilum* crece fermentando péptidos o aminoácidos (véase la Tabla 16.6). También carece de muchos genes fundamentales para la biosíntesis, como los que determinan la síntesis de purinas, coenzima A, y varios cofactores esenciales. Probablemente, *K. cryptofilum* obtenga estos componentes esenciales del ambiente. Su incapacidad para sintetizar moléculas esenciales para su propio crecimiento puede explicarse por la evolución de la dependencia mutua, como se ha descrito en la hipótesis de la Reina Negra (véase Explorando el mundo microbiano, Capítulo 12). Esta dependencia de otros miembros de la comunidad microbiana presente en los manantiales hidrotermales justifica la dificultad de su obtención en cultivo axénico.

Como ocurre con el filo *Nanoarchaeota*, resulta difícil situar la posición filogenética de las *Korarchaeota*. El genoma de *K. cryptofilum* comprende algunos grupos de genes que presentan afinidad con los *Euryarchaeota* y otros que la presentan con los *Crenarchaeota*. Por ejemplo, el análisis filogenético de las proteínas ribosómicas, las subunidades de la RNA polimerasa y los genes del rRNA indican que existe afinidad entre *Crenarchaeota* y *Korarchaeota*. En cambio, los genes relacionados con la división celular, la maduración del tRNA y la replicación y reparación del DNA indican que existe afinidad entre *Euryarchaeota*



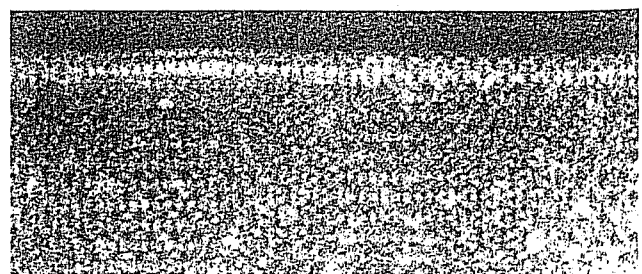
(a)



(b)



(c)



(d)

**Figura 16.17** *Korarchaeum cryptofilum*. (a) Para identificar la morfología de las *Korarchaeota* en un cultivo de enriquecimiento a 85 °C, se usó hibridación fluorescente *in situ* (FISH). (b) Imagen de filamentos de *K. cryptofilum* por contraste de fases. (c) Microfotografía de un filamento de *K. cryptofilum* visto al microscopio electrónico de barrido. (d) Microfotografía con el microscopio electrónico de transmisión de la superficie de un filamento de *K. cryptofilum* mostrando la capa S paracristalina (Sección 2.12). Los filamentos de *K. cryptofilum* tienen aproximadamente 0,17 µm de ancho y 15 µm de largo.



y *Korarchaeota*. La composición genética exclusiva de *K. cryptophilum* apoya su colocación en la base de la radiación de las arqueas (Figura 16.1), pero futuras investigaciones sobre esta interesante arquea aclarará su posición real.

### III • Crenarchaeota

Entre las arqueas cultivables en el laboratorio, las del filo *Crenarchaeota* son las más hipertermófilas y comprenden especies que crecen de modo óptimo por encima del punto de ebullición del agua. Muchos hipertermófilos son quimiolitótrofos autótrofos, y debido a que los fotótrofos no resisten esas temperaturas, estos organismos son los productores primarios en estos hábitats.

#### 16.9 Hábitats y metabolismo energético de *Crenarchaeota*

La mayoría de las arqueas hipertermófilas se han aislado de suelos o aguas calentados por energía geotérmica, que contienen azufre elemental y sulfuro de hidrógeno, y la mayoría de las

#### MINIRREVISIÓN

- ¿Cuál es la causa más probable por la que es difícil aislar *Korarchaeum cryptophilum* en cultivo axénico?

especies metabolizan el azufre de una forma u otra. En ambientes terrestres, las fuentes termales ricas en sulfuros, lodo en ebullición y ciertos suelos pueden tener temperaturas de hasta 100 °C, y pueden ser desde ambientes moderadamente ácidos hasta extremadamente ácidos, debido a la producción de ácido sulfúrico ( $H_2SO_4$ ), que procede de la oxidación biológica del  $H_2S$  y del  $S^0$  (véase Secciones 13.8 y 20.4). Estos ambientes calientes y ricos en sulfuros, denominados **solfataras**, pueden encontrarse por todo el mundo (Figura 16.18), por ejemplo en Italia, Islandia, Nueva Zelanda y el Parque Nacional de Yellowstone en Wyoming (Estados Unidos). Dependiendo de la geología del terreno circundante, las solfataras pueden ser desde moderadamente ácidas a ligeramente alcalinas (pH 5-8), o extremadamente ácidas, con valores de pH inferiores a 1. Las



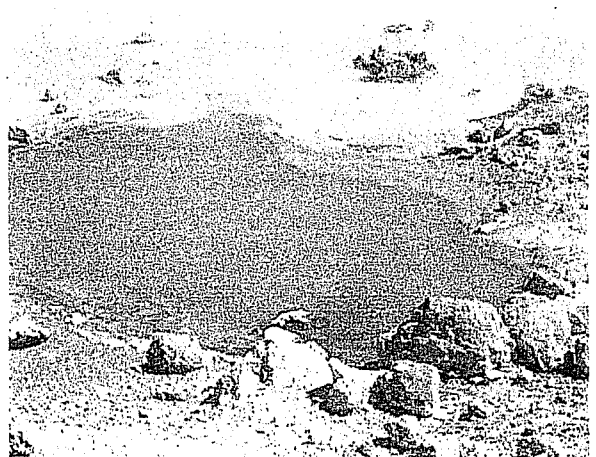
(a)



(b)



(c)



(d)

**Figura 16.18 Hábitats de *Archaea* hipertermófilas en el Parque Nacional de Yellowstone (Wyoming, Estados Unidos).** (a) Una solfatara típica; el vapor de agua rico en  $H_2S$  sube hasta la superficie. (b) Manantial termal rico en azufre, un hábitat con una densa población de *Sulfolobus*. La acidez de las solfataras y de los manantiales sulfurosos proviene de la oxidación del  $H_2S$  y  $S^0$  hasta  $H_2SO_4$  (ácido sulfúrico), por parte de *Sulfolobus* y otros procariotas relacionados. (c) Imperial Geyser, un manantial hirviente típico de pH neutro, donde pueden vivir muchas especies diferentes de *Archaea* hipertermófilas. (d) Un manantial geotermal ácido y rico en hierro, que constituye otro hábitat para *Sulfolobus*. Aquí, las condiciones ácidas están producidas por la oxidación de  $Fe^{2+}$  hasta  $Fe^{3+}$ .



crenarqueotas hipertermófilas se han obtenido en todos estos ambientes, pero la mayoría se encuentran en hábitats termales neutros o débilmente ácidos.

Las crenarqueotas hipertermófilas también viven en las fuentes termales submarinas denominadas **chimeneas hidrotermales**. Analizaremos la geología y microbiología de estos hábitats en la Sección 19.13. Aquí solo destacaremos que el agua del fondo del mar puede estar mucho más caliente que el agua de la superficie, porque el agua del fondo se encuentra sometida a una presión hidrostática. De hecho, todos los hipertermófilos cuya temperatura óptima de crecimiento supera los 100 °C han sido aislados en hábitats submarinos. Entre estos hábitats hay chimeneas de aguas someras (a una profundidad de 2-10 m), como las de la costa de Vulcano, en Italia, y de aguas profundas (entre 2.000 y 4.000 metros), cercanas a las dorsales oceánicas (Sección 16.14). Las chimeneas hidrotermales del fondo oceánico son los ambientes más calientes conocidos donde se han encontrado procariotas.

Con unas pocas excepciones, las crenarqueotas hipertermófilas son organismos anaerobios estrictos. Su metabolismo de producción de energía puede ser quimiorganótrofo o quimiolitótrofo (o de ambos tipos, por ejemplo, en *Sulfolobus*) y depende de donadores y aceptores de electrones variados. La fermentación es infrecuente y la mayoría de las estrategias

bioenergéticas implican algún tipo de respiración anaerobia (Tabla 16.6). Durante estos procesos respiratorios la energía se conserva por el mismo mecanismo general tan extendido entre las bacterias: la transferencia de electrones en la membrana citoplasmática, dirigida a la generación de fuerza protonmotriz, que se aprovecha para producir ATP por medio de ATPasas translocadoras de protones (véase Sección 3.11). En las arqueas no se conoce la clásica fosforilación a nivel de sustrato, que es una señal de identidad de las bacterias fermentadoras (véase Sección 3.7).

Muchas crenarqueotas hipertermófilas pueden crecer quimiolitótróficamente en condiciones anóxicas, con  $H_2$  como donador de electrones y  $S^0$  o  $NO_3^-$  como aceptores de electrones; unas cuantas también pueden oxidar  $H_2$  aeróbicamente (Tabla 16.6). La respiración de  $H_2$  con ion férrico ( $Fe^{3+}$ ) como aceptor de electrones se da en varias hipertermófilas. Otros estilos de vida quimiolitótrofos incluyen la oxidación de  $S^0$  y  $Fe^{2+}$  aeróbicamente, o la de  $Fe^{2+}$  anaeróbicamente con  $NO_3^-$  como aceptor de electrones (Tabla 16.6). Solo se conoce un hipertermófilo reductor de sulfato (*Archaeoglobus*, de las *Euryarchaeae*, Sección 16.5). La única opción bioenergética que no parece posible es la fotosíntesis, un medio de captación de energía que parece ser que está limitado a temperaturas por debajo de 74 °C (véase la Figura 16.28).

**Tabla 16.6** Reacciones de producción de energía en *Archaea* hipertermófilas

| Clase nutricional | Reacción energética                                                                     | Tipo metabólico <sup>a</sup> | Ejemplo <sup>b</sup>                                                                                         |
|-------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Quimiorganótrofo  | Compuesto orgánico + $S^0 \rightarrow H_2S + CO_2$                                      | AnR                          | <i>Thermoproteus</i> , <i>Thermococcus</i> , <i>Desulfurococcus</i> , <i>Thermofilum</i> , <i>Pyrococcus</i> |
|                   | Compuesto orgánico + $SO_4^{2-} \rightarrow H_2S + CO_2$                                | AnR                          | <i>Archaeoglobus</i>                                                                                         |
|                   | Compuesto orgánico + $O_2 \rightarrow H_2O + CO_2$                                      | AeR                          | <i>Sulfolobus</i>                                                                                            |
|                   | Compuesto orgánico $\rightarrow CO_2 + H_2$ + ácidos grasos                             | AnR                          | <i>Staphylothermus</i> , <i>Pyrodictium</i>                                                                  |
|                   | Compuesto orgánico + $Fe^{3+} \rightarrow CO_2 + Fe^{2+}$                               | AnR                          | <i>Pyrodictium</i>                                                                                           |
|                   | Compuesto orgánico + $NO_3^- \rightarrow CO_2 + N_2$                                    | AnR                          | <i>Pyrobaculum</i>                                                                                           |
|                   | Piruvato $\rightarrow CO_2 + H_2$ + acetato                                             | AnR                          | <i>Pyrococcus</i>                                                                                            |
|                   | Péptidos                                                                                | F                            | <i>Hyperthermus</i> , <i>Korarchaeum</i>                                                                     |
| Quimiolitótrofo   | $H_2 + S^0 \rightarrow H_2S$                                                            | AnR                          | <i>Acidianus</i> , <i>Pyrodictium</i> , <i>Thermoproteus</i> , <i>Stygiolobus</i> , <i>Ignicoccus</i>        |
|                   | $H_2 + NO_3^- \rightarrow NO_2^- + H_2O$ (algunas especies reducen $NO_2^-$ a $N_2$ )   | AnR                          | <i>Pyrobaculum</i>                                                                                           |
|                   | $4 H_2 + NO_3^- + H^+ \rightarrow NH_4^+ + 2 H_2O + OH^-$                               | AnR                          | <i>Pyrolobus</i>                                                                                             |
|                   | $H_2 + 2 Fe^{3+} \rightarrow 2 Fe^{2+} + 2 H^+$                                         | AnR                          | <i>Pyrobaculum</i> , <i>Pyrodictium</i> , <i>Archaeoglobus</i>                                               |
|                   | $2 H_2 + O_2 \rightarrow 2 H_2O$                                                        | AeR                          | <i>Acidianus</i> , <i>Sulfolobus</i> , <i>Pyrobaculum</i>                                                    |
|                   | $2 S^0 + 3 O_2 + 2 H_2O \rightarrow 2 H_2SO_4$                                          | AeR                          | <i>Sulfolobus</i> , <i>Acidianus</i>                                                                         |
|                   | $2 FeS_2 + 7 O_2 + 2 H_2O \rightarrow 2 FeSO_4 + 2 H_2SO_4$                             | AeR                          | <i>Sulfolobus</i> , <i>Acidianus</i> , <i>Metallosphaera</i>                                                 |
|                   | $2 FeCO_3 + NO_3^- + 6 H_2O \rightarrow 2 Fe(OH)_3 + NO_2^- + 2 HCO_3^- + 2 H^+ + H_2O$ | AnR                          | <i>Ferroglobus</i>                                                                                           |
|                   | $4 H_2 + SO_4^{2-} + 2 H^+ \rightarrow 4 H_2O + H_2S$                                   | AnR                          | <i>Archaeoglobus</i>                                                                                         |
|                   | $4 H_2 + CO_2 \rightarrow CH_4 + 2 H_2O$                                                | AnR                          | <i>Methanopyrus</i> , <i>Methanocaldococcus</i> , <i>Methanothermus</i>                                      |

<sup>a</sup>AnR, respiración anerobia; AeR, respiración aerobia; F, fermentación.

<sup>b</sup>La mayoría son *Crenarchaeota*; véase la Figura 16.1.

## MINIRREVISIÓN

- ¿Por qué es improbable encontrar en manantiales termales terrestres a hipertermófilos con temperatura óptima de crecimiento superior a 100 °C?
- ¿Qué tipo de metabolismo energético está extendido entre los hipertermófilos?

## 16.10 Crenarchaeota de hábitats volcánicos terrestres

**Géneros principales:** *Sulfolobus*, *Acidianus*, *Thermoproteus*, *Pyrobaculum*

Los hábitats volcánicos terrestres pueden alcanzar temperaturas de hasta 100 °C y son, por tanto, adecuados para las arqueas hipertermófilas. *Sulfolobus* y *Acidianus* son dos organismos relacionados filogenéticamente aislados de dichos ambientes.

Estos géneros forman el núcleo del orden denominado *Sulfolobales* (Tabla 16.7). Además, *Sulfolobus* es un organismo modelo para estudios de biología molecular de las arqueas.

### *Sulfolobales*

*Sulfolobus* crece en zonas con manantiales hidrotermales ácidos, ricos en azufre (Figura 16.18), a temperaturas de hasta 90 °C y a valores de pH entre 1 y 5. Es un quimiolitótrofo aerobio, que oxida  $H_2S$  o  $S^0$  hasta  $SO_4^{2-}$  y fija  $CO_2$  como fuente de carbono; también puede crecer como quimiorganótrofo. Las células de *Sulfolobus* son más o menos esféricas, pero son claramente lobuladas (Figura 16.19a) y se adhieren fuertemente a cristales de azufre, donde son visibles al microscopio si se tiñen con colorantes fluorescentes (⇨ Figura 13.21b). Además de la respiración aerobia de azufre o de compuestos orgánicos, *Sulfolobus* también puede oxidar  $Fe^{2+}$  hasta  $Fe^{3+}$ , y esta propiedad se ha aplicado en la biolixiviación a alta temperatura de mineral de hierro y de cobre (⇨ Secciones 20.5 y 21.1).

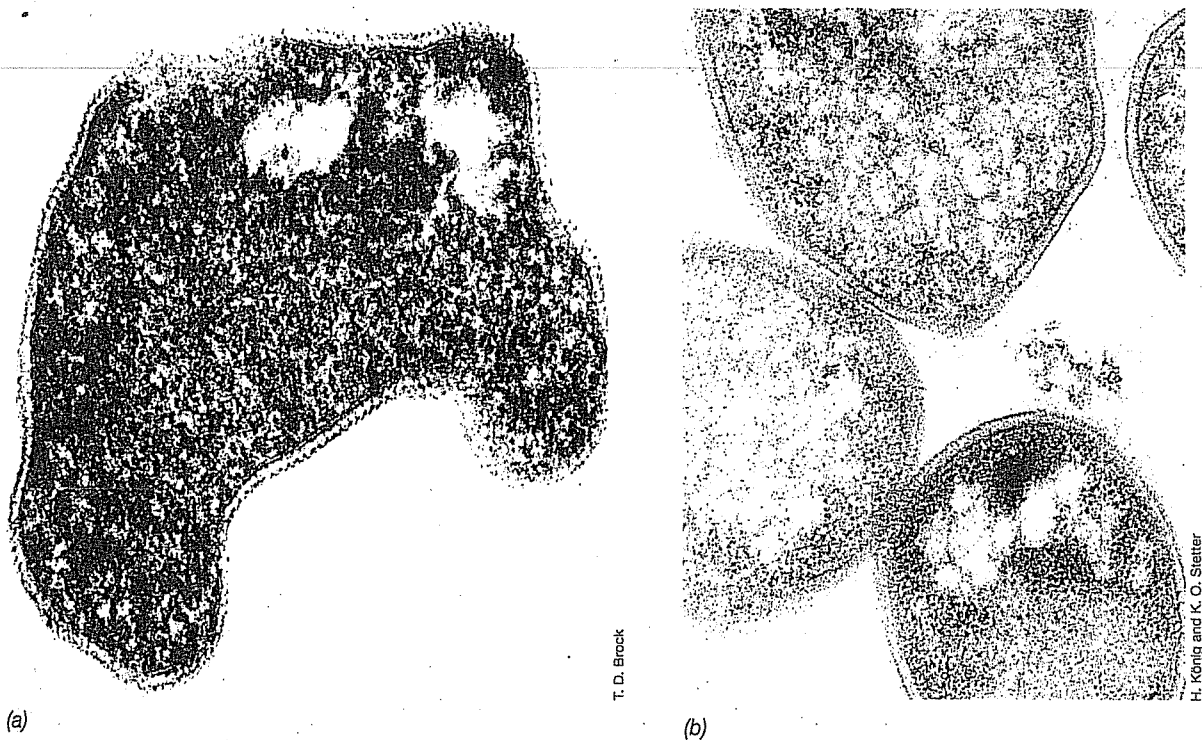
**Table 16.7** Propiedades de algunas Crenarqueotas hipertermófilas

| Orden/Género <sup>a</sup> | Morfología                    | Relación con el O <sub>2</sub> <sup>b</sup> | Temperatura |        |        | pH óptimo |
|---------------------------|-------------------------------|---------------------------------------------|-------------|--------|--------|-----------|
|                           |                               |                                             | Mínimo      | Óptimo | Máximo |           |
| <i>Sulfolobales</i>       |                               |                                             |             |        |        |           |
| <i>Sulfolobus</i>         | Coco lobulado                 | Ae                                          | 55          | 75     | 87     | 2-3       |
| <i>Acidianus</i>          | Coco                          | Fac                                         | 60          | 88     | 95     | 2         |
| <i>Metallosphaera</i>     | Coco                          | Ae                                          | 50          | 75     | 80     | 2         |
| <i>Stygiolobus</i>        | Coco lobulado                 | An                                          | 57          | 80     | 89     | 3         |
| <i>Sulfurisphaera</i>     | Coco                          | Fac                                         | 63          | 84     | 92     | 2         |
| <i>Sulfurococcus</i>      | Coco                          | Ae                                          | 40          | 75     | 85     | 2,5       |
| <i>Thermoproteales</i>    |                               |                                             |             |        |        |           |
| <i>Thermoproteus</i>      | Bacilo                        | An                                          | 60          | 88     | 96     | 6         |
| <i>Thermofilum</i>        | Bacilo                        | An                                          | 70          | 88     | 95     | 5,5       |
| <i>Pyrobaculum</i>        | Bacilo                        | Fac                                         | 74          | 100    | 102    | 6         |
| <i>Caldivirga</i>         | Bacilo                        | An                                          | 60          | 85     | 92     | 4         |
| <i>Thermocladium</i>      | Bacilo                        | An                                          | 60          | 75     | 80     | 4,2       |
| <i>Desulfurococcales</i>  |                               |                                             |             |        |        |           |
| <i>Desulfurococcus</i>    | Coco                          | An                                          | 70          | 85     | 95     | 6         |
| <i>Aeropyrum</i>          | Coco                          | Ae                                          | 70          | 95     | 100    | 7         |
| <i>Staphylothermus</i>    | Cocos en grupo                | An                                          | 65          | 92     | 98     | 6-7       |
| <i>Pyrodictium</i>        | Forma de disco con filamentos | An                                          | 82          | 105    | 110    | 6         |
| <i>Pyrolobus</i>          | Coco lobulado                 | Fac                                         | 90          | 106    | 113    | 5,5       |
| <i>Thermodiscus</i>       | Forma de disco                | An                                          | 75          | 90     | 98     | 5,5       |
| <i>Ignicoccus</i>         | Coco irregular                | An                                          | 65          | 90     | 103    | 5         |
| <i>Hyperthermus</i>       | Coco irregular                | An                                          | 75          | 102    | 108    | 7         |
| <i>Stetteria</i>          | Coco                          | An                                          | 68          | 95     | 102    | 6         |
| <i>Sulfophobococcus</i>   | Forma de disco                | An                                          | 70          | 85     | 95     | 7,5       |
| <i>Thermosphaera</i>      | Coco                          | An                                          | 67          | 85     | 90     | 7         |
| Cepa 121 <sup>c</sup>     | Coco                          | An                                          | 85          | 106    | 121    | 7         |

<sup>a</sup>Los nombres de grupo acabados en "ales" corresponden a órdenes.

<sup>b</sup>Ae, aerobio; An, anaerobio; Fac, facultativo.

<sup>c</sup>También conocido con el nombre taxonómico no oficial de "*Geodemma barossii*".



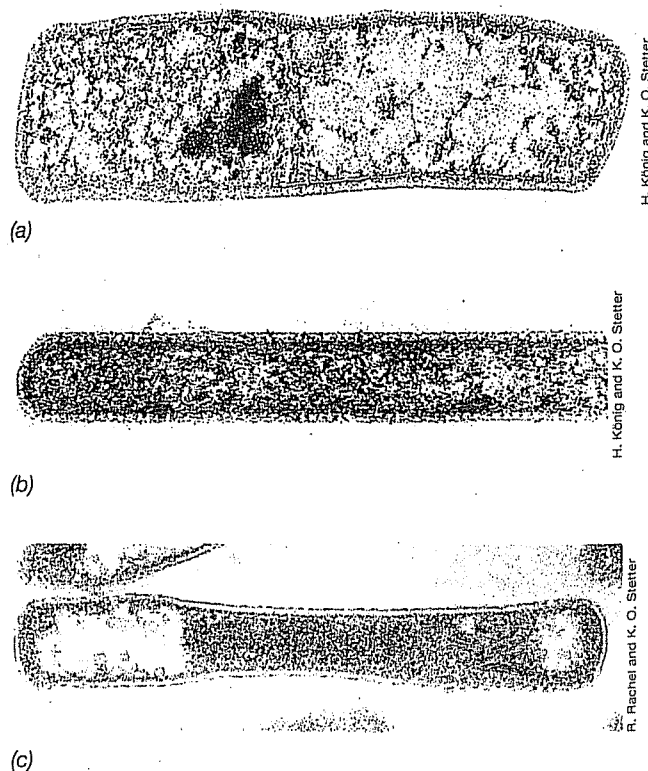
**Figura 16.19** Las *Sulfolobales*, *Archaea* hipertermófilas y acidófilas. (a) *Sulfolobus acidocaldarius*. Microfotografía con el microscopio electrónico de una sección fina. (b) *Acidianus infernus*. Microfotografía con el microscopio electrónico de una sección fina. Las células de ambos organismos varían entre los 0,8 y los 2  $\mu\text{m}$  de diámetro. Típicamente, las *Sulfolobales* tienen temperaturas óptimas por debajo de 90 °C (Tabla 16.7).

Existe un aerobio facultativo que también vive en solfataras ácidas y se parece a *Sulfolobus*. Este organismo, llamado *Acidianus* (Figura 16.19b), se diferencia de *Sulfolobus* fundamentalmente por su capacidad para crecer utilizando azufre elemental tanto aerobia como anaeróbicamente. En condiciones aerobias este organismo emplea  $\text{S}^0$  como donador de electrones, y lo oxida hasta  $\text{H}_2\text{SO}_4$ , utilizando  $\text{O}_2$  como aceptor de electrones. Cuando crece anaeróbicamente, *Acidianus* utiliza  $\text{S}^0$  como aceptor de electrones y  $\text{H}_2$  como donador de electrones, formando  $\text{H}_2\text{S}$  como producto reducido. Por tanto, el destino metabólico del  $\text{S}^0$  en los cultivos de *Acidianus* depende de la presencia o ausencia de  $\text{O}_2$ . El género *Acidianus* es más o menos esférico, como *Sulfolobus*, pero no está tan lobulado (Figura 16.19b). Crece a temperaturas que varían desde 65 °C hasta un máximo de 95 °C, con un óptimo de 90 °C. Como grupo, las *sulfolobales* contienen los organismos más termófilos de todas las arqueas más acidófilas.

### Thermoproteales

Los géneros principales de las *Thermoproteales* son *Thermoproteus*, *Thermofilum* y *Pyrobaculum*. Los géneros *Thermoproteus* y *Thermofilum* están formados por bacilos que habitan en manantiales hidrotermales neutros o ligeramente ácidos. Las células de *Thermoproteus* son bacilos rígidos, de aproximadamente 0,5  $\mu\text{m}$  de diámetro y de longitud muy variable, desde células cortas de 1-2  $\mu\text{m}$  (Figura 16.20a) hasta filamentos de 70-80  $\mu\text{m}$  de longitud. Los filamentos de *Thermofilum* son más finos, unos 0,17-0,35  $\mu\text{m}$  de ancho, con una longitud que puede llegar hasta los 100  $\mu\text{m}$  (Figura 16.20b).

Tanto *Thermoproteus* como *Thermofilum* son anaerobios estrictos que llevan a cabo una respiración anaerobia basada en el  $\text{S}^0$  (Tabla 16.6). La mayoría de los aislados de *Thermoproteus* crecen quimiolitotróficamente utilizando  $\text{H}_2$ , o quimiorganotróficamente



**Figura 16.20** Las *Thermoproteales*, unas *Archaea* hipertermófilas con morfología bacilar. (a) *Thermoproteus neutrophilus*. Microfotografía con el microscopio electrónico de una sección fina. Cada célula mide aproximadamente 0,5  $\mu\text{m}$  de diámetro. (b) *Thermofilum librum*. Cada célula mide aproximadamente 0,25  $\mu\text{m}$  de diámetro. (c) *Pyrobaculum aerophilum*. Microfotografía con el microscopio electrónico de transmisión de una sección fina; cada célula mide aproximadamente 0,5  $\times$  3,5  $\mu\text{m}$ . Aunque la temperatura óptima de *P. aerophilum* es 100 °C, la óptima para otros *Thermoproteales* está por debajo de 90 °C (Tabla 16.7).

utilizando sustratos de carbono complejos, como extracto de levadura, péptidos pequeños, almidón, glucosa, etanol, malato, formiato o formiato (Tabla 16.6). *Pyrobaculum* (Figura 16.20c) es un bacilo hipertermófilo, pero fisiológicamente distinto de otras *Thermoproteales*, porque algunas especies de *Pyrobaculum* pueden respirar aeróbicamente. Sin embargo, *Pyrobaculum* pueden crecer también mediante respiración anaerobia utilizando  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{Fe}^{3+}$  o  $\text{S}^0$  como aceptores de electrones, y  $\text{H}_2$  como donador de electrones (es decir, pueden crecer quimiolitotróficamente y autotróficamente). Otras especies de *Pyrobaculum* pueden crecer anaeróbicamente utilizando donadores orgánicos de electrones, reduciendo  $\text{S}^0$  hasta  $\text{H}_2\text{S}$ . La temperatura óptima de crecimiento de esta arquea es de 100 °C y algunas especies de este organismo se han aislado en fuentes hidrotermales terrestres y en chimeneas hidrotermales submarinas.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Cuáles son las principales diferencias entre *Sulfolobus* y *Pyrobaculum*?
- En las *Thermoproteales*, ¿qué tiene de especial el metabolismo de *Pyrobaculum*?

## 16.11 *Grenarchaeota* de hábitats volcánicos submarinos

**Géneros principales:** *Pyrodicticum*, *Pyrobaculum*, *Ignicoccus*, *Staphylothermus*

Ahora analizaremos la microbiología de los hábitats volcánicos submarinos, donde viven las arqueas más hipertermófilas conocidas. Estos hábitats comprenden manantiales hidrotermales de aguas someras y chimeneas hidrotermales de las grandes profundidades oceánicas. En la Sección 19.13 analizaremos la geología de estos fascinantes hábitats microbianos y en la Sección 22.12 conoceremos las interesantes comunidades animales que allí se desarrollan. Los organismos que ahora describiremos constituyen un orden de las arqueas denominado *Desulfurococcales* (Tabla 16.7).

### *Pyrodicticum* y *Pyrobaculum*

*Pyrodicticum* y *Pyrobaculum* son ejemplos de microorganismos cuya temperatura óptima de crecimiento supera los 100 °C; el óptimo para *Pyrodicticum* es de 105 °C y para *Pyrobaculum* es de 106 °C. Las células de *Pyrodicticum* tienen forma de disco irregular y cuando crecen en cultivo forman una capa de aspecto micelial fijada a cristales de azufre elemental. La masa celular está formada por una red de fibras a las que se fijan las células individuales (Figura 16.21a). Las fibras son huecas y están formadas por proteínas dispuestas de manera semejante a las de los flagelos bacterianos (⇒ Sección 2.17). Sin embargo, estos filamentos no están relacionados con la movilidad, sino que funcionan como órganos de adhesión. La pared celular de *Pyrodicticum* está compuesta de glicoproteínas. Fisiológicamente, *Pyrodicticum* es un anaerobio estricto que crece quimiolitotróficamente utilizando  $\text{H}_2$  con  $\text{S}^0$  como aceptor de electrones, o quimiorganotróficamente utilizando mezclas complejas de compuestos orgánicos (Tabla 16.6).

*Pyrobaculum* (Figura 16.21c) es uno de los más termófilos entre los hipertermófilos, con una temperatura máxima de crecimiento de 113 °C (Tabla 16.7). Vive en las paredes de las chimeneas hidrotermales (⇒ Sección 9.13 y Figuras 19.35, 19.37 y 19.38), donde su actividad como autótrofo proporciona carbono orgánico a este ambiente, por lo demás inorgánico. Las células de *Pyrobaculum* son cocoidales (Figura 16.21c) y su pared celular está compuesta por proteínas. Este organismo es un quimiolitótrofo estricto de  $\text{H}_2$ , que crece mediante la oxidación del  $\text{H}_2$  acoplada a la reducción  $\text{NO}_3^-$  hasta amonio ( $\text{NH}_4^+$ ), tiosulfato ( $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ ) hasta  $\text{H}_2\text{S}$ , o concentraciones muy bajas de  $\text{O}_2$  hasta  $\text{H}_2\text{O}$ . Además de su naturaleza extremadamente termófila, *P. fumarii* también resiste temperaturas muy por encima de su temperatura máxima de crecimiento. Por ejemplo, los cultivos de *P. fumarii* sobreviven al autoclave (121 °C) durante una hora, una situación que no pueden resistir ni siquiera las endosporas bacterianas (⇒ Sección 2.16).

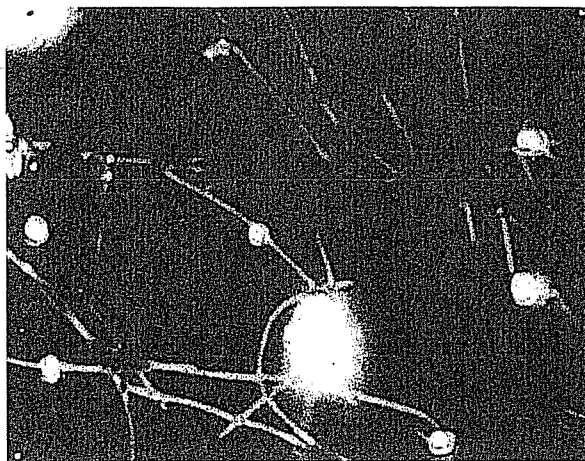
Otro organismo de este grupo, al que se le ha asignado el nombre provisional de «Cepa 121», comparte con *Pyrobaculum* una temperatura óptima de crecimiento de 106 °C. Sin embargo, este nuevo organismo puede crecer, aunque débilmente, hasta 121 °C, y las células permanecen viables después de dos horas a 130 °C. Solo el metanógeno hipertermófilo *Methanopyrus* puede crecer a mayor temperatura (122 °C, Sección 16.4). La Cepa 121 está formada por células cocoidales flageladas (Figura 16.21d), y es un organismo anaerobio estricto que crece quimiolitotróficamente y autotróficamente con  $\text{Fe}^{3+}$  como aceptor de electrones, y formiato o  $\text{H}_2$  como donadores de electrones. Es evidente que el grupo *Pyrodicticum*/*Pyrobaculum* comprende en conjunto los procariotas más hipertermófilos que se conocen.

### *Desulfurococcus* e *Ignicoccus*

Otros miembros destacados de las *Desulfurococcales* son *Desulfurococcus*, el género que da nombre a este orden (Figura 16.22) e *Ignicoccus*. *Desulfurococcus* es un organismo anaerobio estricto que reduce  $\text{S}^0$ , al igual que *Pyrodicticum*, pero que se diferencia de este último en su filogenia y en que es mucho menos termófilo, ya que crece a una temperatura óptima de 85 °C.

*Ignicoccus* crece a una temperatura óptima de 90 °C, con un metabolismo basado en  $\text{H}_2$  como donador de electrones y  $\text{S}^0$  como aceptor, como en tantas arqueas hipertermófilas (Tabla 16.6). Algunas especies de *Ignicoccus* son hospedadoras de la pequeña arquea parásita *Nanoarchaeum equitans* (Sección 16.7). *Ignicoccus* (Figura 16.22b) tiene una estructura celular novedosa que carece de la capa S y posee una *membrana celular externa* exclusiva. Esta membrana externa es distinta en algunos aspectos de la membrana externa de las bacterias gramnegativas (⇒ Sección 2.11). Lo más destacable de esta membrana es que contiene ATPasa y es el sitio de generación de energía. *Ignicoccus* también tiene una membrana celular interna que rodea al citoplasma y contiene las enzimas que intervienen en la biosíntesis y otros procesos de información. Por tanto, ni la membrana externa ni la membrana interna de la célula se ajustan a la típica definición de una membrana citoplásmica (⇒ Sección 2.7).

Entre la membrana interna y la externa de *Ignicoccus* hay un amplio *espacio intermedio* que es análogo al periplasma de las bacterias gramnegativas, pero de mucho mayor volumen, alcanzando dos o tres veces el volumen del citoplasma (Figura 16.22b). El periplasma de esta arquea también contiene vesículas unidas



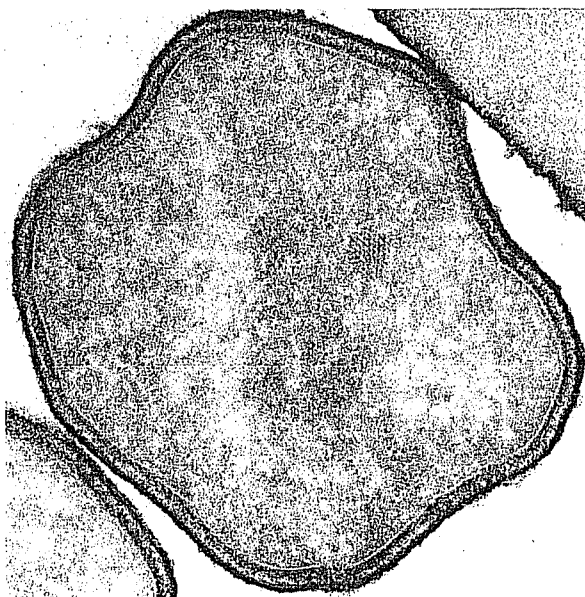
H. König and K. O. Stetter

(a)



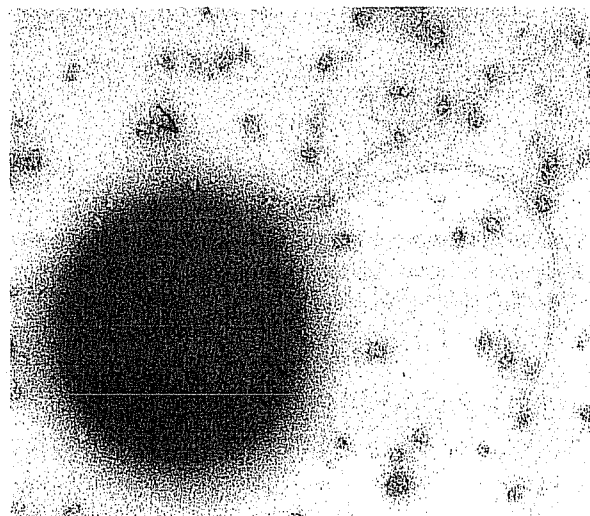
H. König and K. O. Stetter

(b)



R. Rachel and K. O. Stetter

(c)



Kazem Kassefi

(d)

**Figura 16.21 Desulfurococcales con una temperatura óptima de crecimiento >100 °C.** (a) *Pyrodictium occultum* (temperatura óptima de crecimiento, 105 °C), microfotografía de campo oscuro. (b) Microfotografía con el microscopio electrónico de una sección fina de *P. occultum*. Las células tienen un diámetro muy variable, entre 0,3 y 2,5  $\mu\text{m}$ . (c) Sección fina de una célula de *Pyrolobus fumarii*, una de las bacterias más termófilas conocidas (temperatura óptima de crecimiento, 106 °C); una célula mide aproximadamente 1,4  $\mu\text{m}$  de diámetro. (d) Tinción negativa de una célula de la «Cepa 121», capaz de crecer a 121 °C; una célula mide aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de ancho. Aunque las *Desulfurococcales* contienen el mayor número de hipertermófilos capaces de crecer por encima de 100 °C, la más termófila de todas las arqueas conocidas es realmente una euriarqueota, *Methanopyrus* (Sección 16.4).

a la membrana (Figura 16.22b) que pueden servir para exportar sustancias fuera de la célula. De este modo, la estructura celular de *Ignicoccus* se parece a la de los *Eukarya* y por ello se ha propuesto que podría ser un descendiente moderno del tipo ancestral de célula que dio origen a las células eucariotas (↔ Figura 12.9).

### Staphylothermus

El género *Staphylothermus* (Figura 16.23) es un miembro del orden *Desulfurococcales* con una morfología especial. Sus células son esféricas, de aproximadamente 1  $\mu\text{m}$  de diámetro, y forman agregados de hasta 100 células, como lo hace *Staphylococcus*, su equivalente morfológico en el dominio *Bacteria* (↔ Figuras 15.20 y 29.29a). A diferencia de tantos hipertermófilos, *Staphylothermus* no es un quimiolitótrofo, sino un quimiorganótrofo, que crece a una temperatura óptima de 92 °C. Este organismo consigue su energía mediante la fermentación

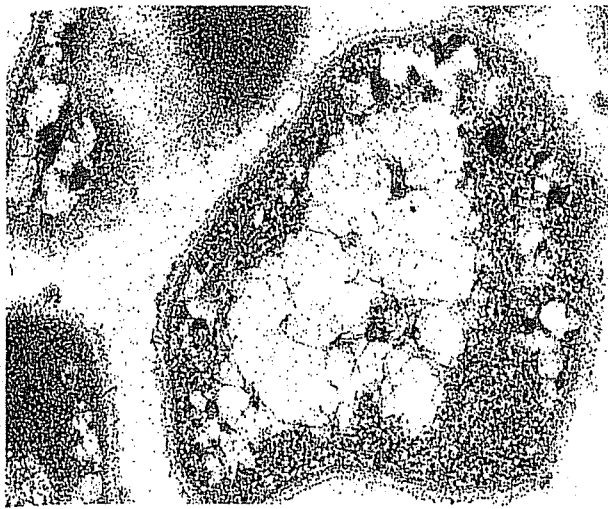
de péptidos, y genera los ácidos grasos acetato e isovalerato como productos de fermentación (Tabla 16.6).

*Staphylothermus* se ha aislado de chimeneas hidrotermales de fondos marinos someros y de las extremadamente calientes chimeneas hidrotermales (Figura 16.24; ↔ Sección 19.13). Este organismo está aparentemente muy extendido por zonas submarinas termales, donde es probable que desempeñe una función importante como consumidor de las proteínas liberadas en la descomposición de organismos muertos.

### MINIRREVISIÓN

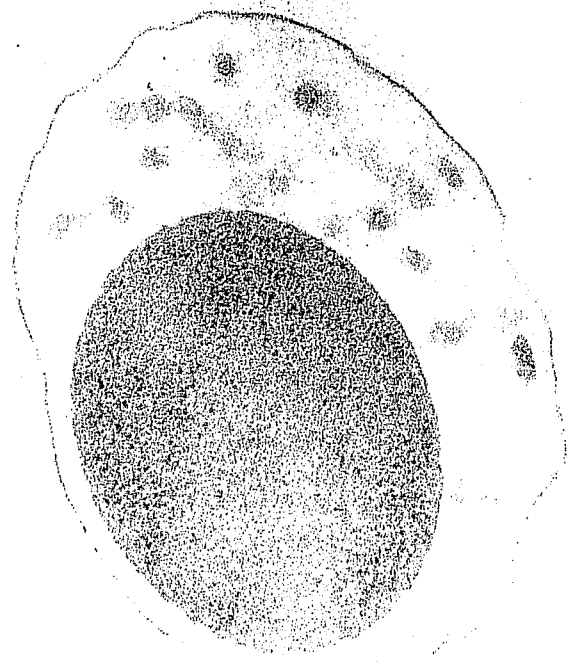
- ¿Qué podemos concluir sobre el grupo *Pyrodictium*/*Pyrolobus* respecto a la vida a altas temperaturas?
- ¿Qué estructuras especiales se encuentran en *Ignicoccus* y *Staphylothermus*?





R. Rachel and K. O. Stetter

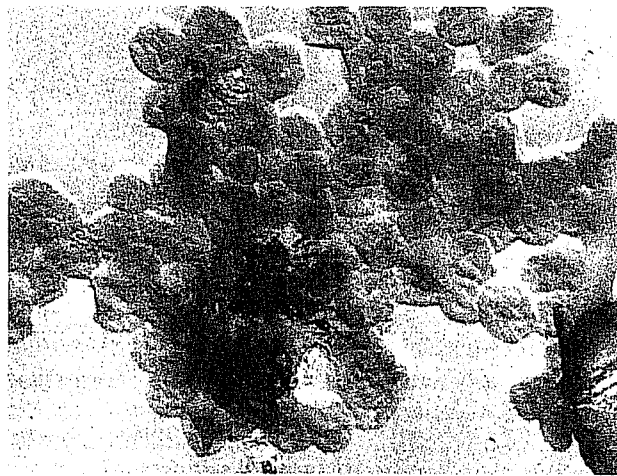
(a)



Reinhard Rachel and Karl O. Stetter

(b)

**Figura 16.22** *Desulfurococcales* con una temperatura óptima de crecimiento  $< 100^{\circ}\text{C}$ . (a) Sección fina de *Desulfurococcus saccharovorans*; una célula mide aproximadamente  $0,7\ \mu\text{m}$  de diámetro. (b) Sección fina de *Ignicoccus islandicus*. La célula está rodeada de un periplasma extremadamente grande. La célula en sí mide aproximadamente  $1\ \mu\text{m}$  de diámetro; mientras que la célula con el periplasma incluido mide  $1,4\ \mu\text{m}$ .



H. König and K. O. Stetter

**Figura 16.23** El hipertermófilo *Staphylothermus marinus*. Microfotografía con el microscopio electrónico de una preparación de células sombreadas. Cada célula mide aproximadamente  $1\ \mu\text{m}$  de diámetro.

## IV • Evolución y vida a altas temperaturas

La mayoría de los hipertermófilos descubiertos hasta ahora son especies de arqueas y algunas crecen cerca de lo que podría ser el límite superior de temperatura para la vida. En esta sección analizaremos los factores principales que probablemente definan el límite superior de temperatura para la vida y las adaptaciones biológicas de los hipertermófilos que les permite sobrevivir a temperaturas excepcionalmente altas, iguales o superiores a los  $100^{\circ}\text{C}$ . Cerraremos esta sección analizando la importancia del metabolismo del hidrógeno para la biología de los hipertermófilos.

### 16.12 Un límite superior de temperatura para la vida microbiana

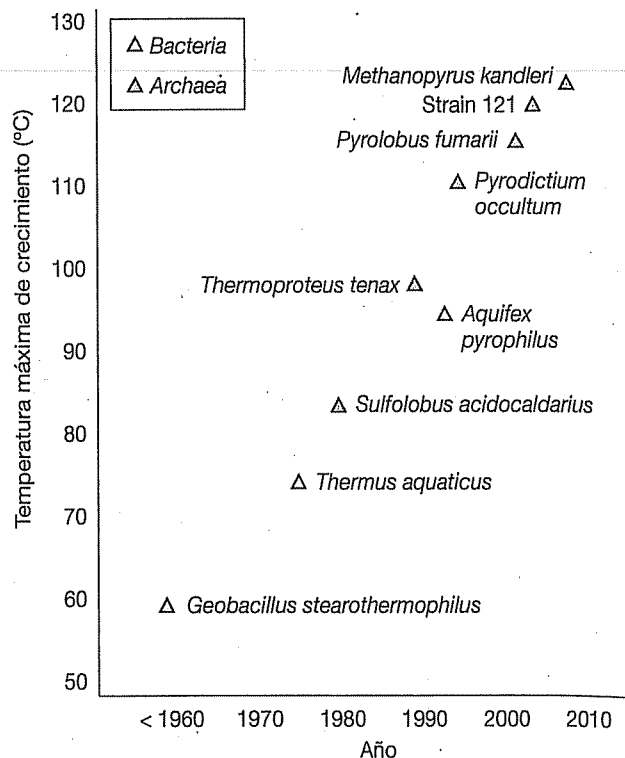
Los hábitats que contienen agua líquida, lo que constituye un requisito previo para la vida celular, y que están a temperaturas superiores a  $100^{\circ}\text{C}$ , se encuentran solamente en los sitios por donde el agua calentada geotérmicamente mana de las chimeneas o fisuras del fondo marino (véase Figuras 12.3 y 19.34-19.38).

La presión hidrostática que actúa sobre el agua en estos hábitats la mantiene sin hervir y hace posible que alcance temperaturas de hasta 400 °C en chimeneas hidrotermales a varios kilómetros de profundidad. En cambio, los manantiales hidrotermales terrestres sí que pueden hervir, y por tanto solo alcanzan temperaturas de unos 100 °C. Por tanto, no es de extrañar que en las chimeneas hidrotermales submarinas abunden los hipertermófilos, con temperatura de crecimiento óptima superior a 100 °C (Tabla 16.7).

Las chimeneas hidrotermales submarinas emiten fluidos a una temperatura que va de los 250 a los 350 °C, o más. A medida que el fluido tan caliente se mezcla con el agua de mar circundante, mucho más fría, precipitan los sulfuros metálicos que contiene y se van formando unas acumulaciones o estructuras verticales denominadas *chimeneas* (Figura 16.24). Según parece, el agua supercalentada que fluye es de por sí estéril. Sin embargo, los hipertermófilos son muy abundantes en las paredes de las chimeneas, donde la temperatura es compatible con su desarrollo y supervivencia (⇨ Sección 19.13 y Figura 19.37). Estudiando estructuras como estas podemos preguntarnos cuál es el límite superior de temperatura para la vida microbiana (y presumiblemente para todas las formas de vida).

### ¿Cuál es el límite superior de temperatura para la vida?

¿Hasta qué temperatura pueden sobrevivir los hipertermófilos? En las últimas décadas, el límite superior conocido de temperatura que permite la vida ha continuado subiendo cada vez más, a medida que se han ido aislando y caracterizando nuevas especies de termófilos e hipertermófilos (Figura 16.25). Hasta hace muy poco, el récord lo poseía *Pyrolobus fumarii* (Figura 16.21c), con un límite superior de temperatura de 113 °C. Sin embargo, el que muestra la máxima resistencia a la temperatura, por ahora, es *Methanopyrus* (Sección 16.4 y Figura 16.12), que ha llevado el límite algo más arriba, con su capacidad de crecer a 122 °C y de sobrevivir períodos considerables incluso



**Figura 16.25** Procariotas termófilos e hipertermófilos. La gráfica muestra las especies que en su momento poseyeron el récord de crecimiento a la temperatura más alta, desde antes de 1960 hasta el momento actual.

a mayor temperatura. Vista la tendencia de los últimos años (Figura 16.25), podemos predecir que en los ambientes hidrotermales quizás existan *Archaea* incluso más hipertermófilas que *Methanopyrus*, pero que todavía no han sido aisladas. Muchos expertos predicen que el límite superior de temperatura para la vida procariota probablemente supere los 140 °C, o quizás incluso los 150 °C, y que una temperatura máxima, que permita la supervivencia, pero no el crecimiento, podría ser todavía superior.

### Problemas bioquímicos a temperaturas supercríticas

Cualquiera que sea el límite superior de temperatura, es probable que esté definido por una o más limitaciones bioquímicas que la evolución no ha podido superar. Obviamente existe un límite superior, pero aún no lo conocemos. Las muestras de agua supercalentada (>250 °C) tomadas directamente de las chimeneas hidrotermales no presentan marcadores bioquímicos reconocibles (DNA, RNA, o proteínas) que indicarán signos de vida tal como la conocemos, pero las chimeneas de las que mana agua a unos 150 °C contienen macromoléculas. Estos resultados son coherentes con experimentos de laboratorio sobre la estabilidad de biomoléculas esenciales. Por ejemplo, el ATP se degrada casi instantáneamente a 150 °C, por lo que, por encima de esa temperatura, cualquier forma de vida tendría que resolver el problema de la inestabilidad frente al calor de esta molécula, que está universalmente distribuida en las células. Sin embargo, hay que tener en cuenta que la estabilidad de pequeñas moléculas, como el ATP, puede ser significativamente mayor en las condiciones existentes en el citoplasma,



**Figura 16.24** Emanaciones hidrotermales. Chimenea hidrotermal de la zona de emanación Rainbow, en el sistema hidrotermal de la dorsal oceánica del Atlántico medio. El fluido que emiten las dos pequeñas chimeneas tiene una temperatura superior a los 300 °C.

con concentraciones más elevadas de solutos disueltos que en las soluciones puras probadas en el laboratorio. No obstante, si existe vida por encima de 150 °C, debe de ser singular en muchos aspectos, ya sea usando una serie de moléculas pequeñas nuevas, que no existen en las células que conocemos, ya sea desarrollando sistemas especiales de protección que mantengan a las moléculas pequeñas en un estado estable que permita su funcionalidad bioquímica.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Dónde se podrían localizar, en la Tierra, los hábitats microbianos más cálidos?
- ¿Por qué resulta imposible para los organismos crecer a 200 o 300 °C?

## 16.13 Adaptaciones moleculares a la vida a altas temperaturas

Como todas las estructuras y funciones celulares son afectadas por el calor, los hipertermófilos probablemente hayan desarrollado múltiples adaptaciones a las temperaturas excepcionalmente altas de sus hábitats. Examinaremos aquí brevemente algunas adaptaciones empleadas por los hipertermófilos para proteger sus proteínas y ácidos nucleicos a elevadas temperaturas.

### Plegamiento proteico y termoestabilidad

Como la mayoría de las proteínas se desnaturalizan a alta temperatura, se ha investigado mucho para identificar las propiedades de las proteínas termoestables. La termoestabilidad de una proteína depende del plegamiento de la propia molécula y no de la presencia de algún aminoácido especial. Aunque pueda parecer extraño, la composición en aminoácidos de las proteínas termoestables no es especialmente rara, excepto quizás porque suelen mostrar una proporción algo mayor de aminoácidos que favorecen la estructura secundaria en hélices alfa. De hecho, en muchas enzimas de los hipertermófilos las principales características estructurales en la conformación primaria y secundaria (Sección 4.14) son iguales que en las enzimas homólogas termolábiles de organismos que crecen mejor a temperaturas mucho más bajas.

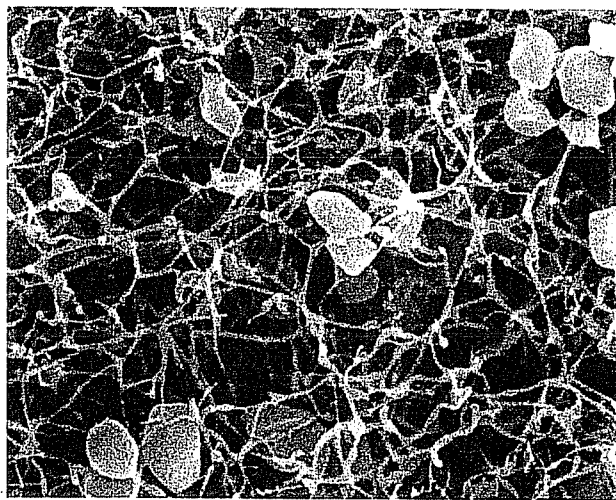
Las proteínas termoestables muestran normalmente algunas características estructurales que probablemente mejoren su termoestabilidad. Por ejemplo, núcleos muy hidrofóbicos, que disminuyen la tendencia de una proteína a desplegarse en un ambiente con alta concentración de iones, o más interacciones iónicas en la superficie de la proteína, lo que también la ayuda a mantenerse intacta y a contrarrestar la tendencia al plegamiento. A fin de cuentas, el *plegamiento* de una proteína es lo que más influye en su termoestabilidad, y es probable que la presencia en la superficie de la proteína de *puentes salinos*, que son enlaces iónicos no covalentes, tengan un peso importante en el mantenimiento de la estructura activa biológicamente. Con todo, y como hemos mencionado previamente, muchos de estos cambios son posibles con tan solo cambios mínimos en la estructura primaria (la secuencia de aminoácidos), como puede verse al comparar versiones termoestables y termolábiles de una misma proteína.

### Chaperoninas: ayuda a las proteínas para mantener su forma nativa

En la Sección 4.14 mencionamos una clase de proteínas denominadas *chaperoninas* o *chaperonas* (proteínas de choque térmico), que actúan replegando proteínas parcialmente desnaturalizadas. Las *Archaea* hipertermófilas producen tipos especiales de chaperoninas, que funcionan solo a las temperaturas de crecimiento más elevadas. Por ejemplo, en las células de *Pyrodicticum abyssi* (Figura 16.26), el complejo proteico denominado *termosoma* es una chaperonina importante. Este complejo mantiene a otras proteínas correctamente plegadas y funcionales a alta temperatura, ayudando a las células a sobrevivir, incluso a temperaturas por encima de la temperatura máxima de crecimiento. Las células de *P. abyssi* que crecen a una temperatura cercana a su máximo (110 °C) contienen una alta concentración de termosomas. Probablemente, como consecuencia de ello, estas células se mantienen viables después de un choque térmico, como un tratamiento de una hora en el autoclave (121 °C). Se cree que, en las células que han estado sometidas a un tratamiento de ese tipo y que se vuelven a situar a su temperatura óptima, el termosoma (que de por sí es bastante termoestable) es capaz de plegar correctamente un número suficiente de copias de proteínas esenciales desnaturalizadas como para que *P. abyssi* pueda volver a crecer y a dividirse. Por tanto, gracias a la actividad de las chaperoninas, la temperatura máxima a la que muchos hipertermófilos son capaces de *sobrevivir* es mayor que la temperatura máxima a la que pueden *crecer*. La «red de seguridad» formada por la actividad de las chaperoninas probablemente asegura que las células que en la naturaleza experimenten una exposición breve a temperaturas por encima de su temperatura máxima de crecimiento no mueran a consecuencia de dicha exposición.

### Estabilidad del DNA: solutos, girasa inversa y proteínas de unión al DNA

¿Cómo se mantiene intacto el DNA a altas temperaturas, evitando su destrucción? A ello pueden contribuir diversos mecanismos. Uno de ellos consiste en aumentar la concentración



**Figura 16.26** *Pyrodicticum abyssi*, microfotografía con el microscopio electrónico de barrido. *Pyrodicticum* se ha estudiado como modelo de estabilidad macromolecular a altas temperaturas. Las células están aglomeradas por medio de una matriz glicoproteica que las mantiene unidas.

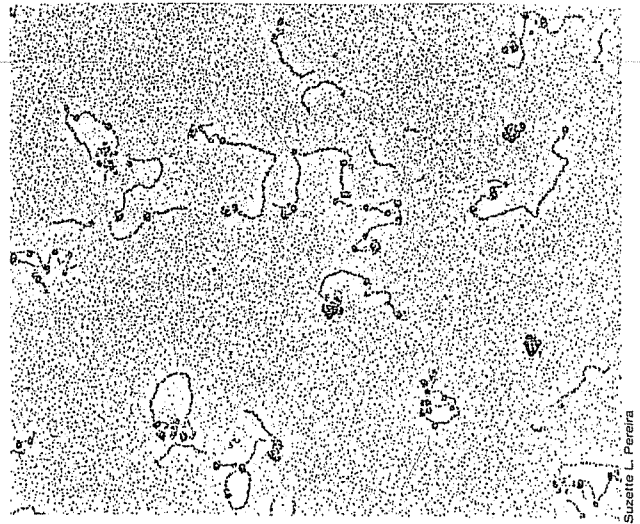
celular de solutos, en especial de potasio ( $K^+$ ), o de compuestos orgánicos compatibles. Por ejemplo, el citoplasma del metanógeno hipertermófilo *Methanopyrus* (Sección 16.4) contiene concentraciones molares del compuesto cíclico 2,3-difosfoglicerato de potasio. Este soluto impide el deterioro químico del DNA como la depurinación o depirimidinación (pérdida de un nucleótido como consecuencia de la hidrólisis del enlace glicosídico) por altas temperaturas. Estos cambios químicos pueden originar mutaciones (↔ Sección 10.2). Este compuesto y otros solutos compatibles, como el dimioinositol fosfato de potasio, que protege frente al estrés osmótico, o las poliaminas putresceína y espermidina, que estabilizan los ribosomas y los ácidos nucleicos a alta temperatura, ayudan a mantener en su forma activa importantes macromoléculas celulares.

Existe una proteína *exclusiva* de hipertermófilos que probablemente sea la causa principal de la estabilidad del DNA en estos organismos. Todos los hipertermófilos producen una topoisomerasa de DNA denominada **DNA-girasa inversa**. La girasa inversa introduce superenrollamiento positivo en el DNA de los hipertermófilos (en contraposición al superenrollamiento negativo introducido por la DNA-girasa de la que disponen todos los otros procariotas; ↔ Sección 4.4). El superenrollamiento positivo estabiliza al DNA frente al calor e impide por tanto que la hélice de DNA se desnaturalice espontáneamente. La ausencia de DNA-girasa inversa en los procariotas cuya temperatura óptima de crecimiento está por debajo de 80 °C sugiere claramente una función específica para esta enzima en la estabilidad del DNA a alta temperatura.

Las especies de *Euryarchaeota* también contienen proteínas de unión a DNA muy básicas (cargadas positivamente), que son parecidas en la secuencia de aminoácidos y en el plegamiento a las histonas centrales (*core*) de los organismos del dominio *Eukarya* (↔ Figura 2.61). Las histonas arqueanas del metanógeno hipertermófilo *Methanothermobacter fervidus* (Figura 16.7c) han sido particularmente bien estudiadas. Estas proteínas enrollan el DNA y lo compactan formando estructuras análogas a los nucleosomas (Figura 16.27) y mantienen el DNA en forma de doble cadena a muy altas temperaturas. Tales histonas se encuentran en la mayoría de *Euryarchaeota*, entre las cuales hay arqueas halófilas extremas como *Halobacterium*. Sin embargo, como los halófilos extremos no son termófilos, las histonas de las arqueas pueden tener otras funciones además de la estabilidad del DNA, en particular de ayuda a la expresión génica mediante la apertura de la hélice y permitiendo la transcripción.

### Lípidos y estabilidad del RNA ribosómico

¿Cómo se adaptan los lípidos celulares y la maquinaria de síntesis proteica de los hipertermófilos a las altas temperaturas? Prácticamente todas las arqueas hipertermófilas sintetizan lípidos del tipo tetraéter de dibifitanilo (↔ Sección 2.7). Los lípidos de este tipo son naturalmente resistentes al calor, porque las unidades de fitanilo que forman cada mitad de la estructura de la membrana están unidas covalentemente entre sí, lo que produce una membrana *lipídica monocapa*, en lugar de la habitual bicapa lipídica (↔ Figura 2.17). Esta estructura resiste el efecto normal del calor de destruir la bicapa lipídica formada por ácidos grasos o cadenas laterales de fitanilo, que no están unidas covalentemente. Un aspecto final sobre las adaptaciones



**Figura 16.27 Histonas y nucleosomas de arqueas.** Microfotografía con el microscopio electrónico de DNA plasmídico linealizado, enrollado alrededor de copias de la histona de arqueas Hmf (del metanógeno hipertermófilo *Methanothermobacter fervidus*) para formar las estructuras tipo nucleosoma aproximadamente esféricas y teñidas de color oscuro (flechas). Compare esta microfotografía con la ilustración de las histonas y los nucleosomas de *Eukarya* que se muestra en la Figura 2.61b.

moleculares a la vida a altas temperaturas es la composición de bases de los RNA ribosómicos, que son componentes estructurales y funcionales importantes del ribosoma, que es el aparato que sintetiza las proteínas de la célula (↔ Sección 4.13). Las especies hipertermófilas de *Bacteria* y *Archaea* tienen una proporción de pares GC en sus rRNA de la subunidad pequeña hasta un 15 % mayor que otros organismos que crecen a menor temperatura. Los pares de bases GC forman tres puentes de hidrógeno en lugar de los dos pares de bases de la AU (↔ Figura 4.2). El mayor contenido de GC posiblemente confiera una mayor termoestabilidad a los ribosomas de estos organismos, lo que facilitaría la síntesis de proteínas a altas temperaturas. En cambio, la proporción de GC del DNA genómico de los hipertermófilos suele ser bastante bajo, lo que sugiere que la termoestabilidad específica de los rRNAs de la subunidad pequeña es crítica para la vida en condiciones hipertermófilas.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Cómo protegen los hipertermófilos las proteínas y el DNA de los efectos de la temperatura?
- ¿Cómo se protegen los lípidos y los ribosomas de los hipertermófilos de la desnaturalización térmica?

## 16.14 Archaea hipertermófilas: H<sub>2</sub> y evolución microbiana

En el momento en el que surgió la vida celular, hace aproximadamente 4.000 millones de años, es casi completamente seguro que la Tierra era mucho más caliente de lo que es ahora. Por tanto, durante cientos de miles de años la Tierra podría haber sido adecuada solo para hipertermófilos. Considerando el análisis previo sobre los límites de temperatura adecuados para la vida, se ha propuesto la hipótesis de que las moléculas



biológicas, los procesos bioquímicos y las primeras células surgieran sobre la Tierra en el entorno de los manantiales hidrotermales y las chimeneas en el fondo marino, conforme estos se enfriaban hasta temperaturas compatibles con las moléculas biológicas (↔ Sección 12.1 y Figuras 12.3 y 12.4). La filogenia de los hipertermófilos modernos (Figura 16.1), así como las semejanzas entre sus hábitats y su metabolismo con los de la Tierra primigenia, sugieren que estos organismos, más que ninguna otra forma de vida procariota, podrían ser los descendientes más cercanos de las células hipertermófilas primitivas y que estas representan una ventana que nos permite ver las características de la vida microbiana del pasado lejano.

### Hábitats hipertermófilos y el hidrógeno ( $H_2$ ) como fuente de energía

La oxidación del hidrógeno acoplada a la reducción del  $Fe^{3+}$ ,  $S^0$ ,  $NO_3^-$  o, más raramente, del  $O_2$ , es una forma de metabolismo energético común a muchos hipertermófilos (Tabla 16.6 y Figura 16.28). Esto, acoplado con la posibilidad de que estos hipertermófilos representen fenotipos microbianos de la Tierra primitiva, resalta el importante papel que el  $H_2$  ha podido desempeñar en la evolución de la vida microbiana. El metabolismo del  $H_2$  podría haber evolucionado en organismos primitivos como resultado de la notable disponibilidad en los ambientes primigenios de  $H_2$  y de aceptores inorgánicos de electrones adecuados, y también porque el catabolismo del  $H_2$  necesita pocas proteínas (↔ Figura 12.5). Como quimiolitótrofos, estos organismos pudieron obtener del  $CO_2$  sus necesidades de carbono, o bien pudieron asimilar compuestos orgánicos directamente disponibles para sus exigencias biosintéticas. En

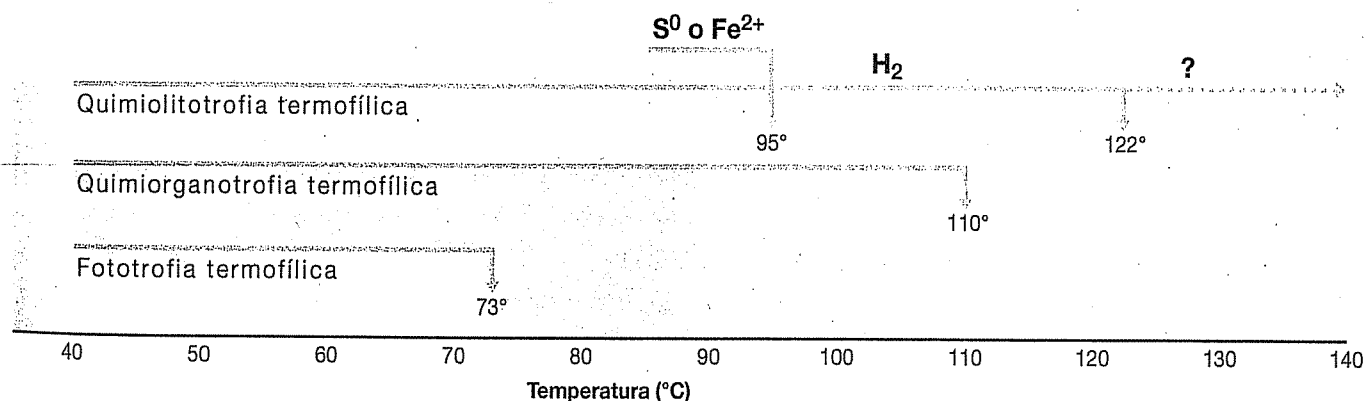
cualquier caso, la oxidación del  $H_2$  fue la fuerza energética que mantuvo el proceso de la vida.

Si se comparan los mecanismos de obtención de energía en función de la temperatura a partir de los datos de procariotas cultivables, solo los quimiolitótrofos son capaces de resistir las temperaturas más elevadas (Figura 16.28). La quimiorganotrofia es posible hasta al menos los  $110^\circ C$ , ya que este es el límite superior de temperatura para el crecimiento de *Pyrodictium occultum*, un organismo que puede fermentar ciertos compuestos orgánicos, así como crecer quimiolitótróficamente utilizando  $H_2$ , con  $S^0$  como aceptor de electrones (Tabla 16.6). La fotosíntesis es el proceso menos tolerante al calor, ya que no se conocen representantes hipertermófilos y parece mostrar un límite superior de temperatura de  $73^\circ C$ . Esto coincide con la conclusión de que la fotosíntesis anoxigénica apareció en la Tierra varios cientos de millones de años después de la aparición de las primeras formas de vida (↔ Figura 12.1).

La comparación de las opciones energéticas en función de la temperatura (Figura 16.28) apunta a que los hipertermófilos oxidadores de  $H_2$  de los dominios *Archaea* y *Bacteria* son los ejemplos existentes más cercanos a las primeras formas de vida celular sobre la Tierra. Mejor que ningún otro tipo de procariotas, estos organismos mantienen los rasgos metabólicos y fisiológicos que pudieran suponerse necesarios para la supervivencia en los hábitats hipertermófilos de la Tierra primigenia.

#### MINIRREVISIÓN

- ¿Qué pruebas filogenéticas y fisiológicas sugieren que los hipertermófilos actuales son la conexión más próxima a las primeras células de la Tierra primitiva?



**Figura 16.28 Límites superiores de temperatura para el metabolismo energético.** El récord entre los fotótrofos es *Synechococcus lividus* (*Bacteria*, cianobacteria); entre los quimiorganotrofos es *Pyrodictium occultum* (*Archaea*); entre los quimiolitótrofos con  $S^0$  como donador de electrones es *Acidianus infernus* (*Archaea*); entre los quimiolitótrofos con  $Fe^{2+}$  como donador de electrones, *Ferroplasma acidiphilum* (*Archaea*); y el récord entre los quimiolitótrofos con  $H_2$  como donador de electrones es *Methanopyrus kandleri* (*Archaea*,  $122^\circ C$ ).

## IDEAS PRINCIPALES

**16.1** • Las *Archaea* halófilas extremas necesitan grandes cantidades de NaCl para crecer, y acumulan niveles elevados de KCl como soluto compatible en su citoplasma. Estas sales determinan la estabilidad de la pared celular

y la actividad enzimática. La bacteriorrodopsina, que es una bomba de protones dependiente de la luz, facilita a los halófilos extremos la síntesis de ATP.



**16.2** • Las *Archaea* metanógenas son anaerobias estrictas cuyo metabolismo está ligado a la producción de  $\text{CH}_4$ . El metano lo pueden formar mediante reducción del  $\text{CO}_2$  por  $\text{H}_2$ , a partir de sustratos metilados como  $\text{CH}_3\text{OH}$ , o a partir de acetato.

**16.3** • *Thermoplasma*, *Ferroplasma*, y *Picrophilus* son termófilos y acidófilos extremos, que forman una familia filogenética propia dentro de las *Archaea*. Las células de *Thermoplasma* y de *Ferroplasma* carecen de paredes celulares, por lo que, a este respecto, se parecen a los micoplasmas.

**16.4** • *Methanopyrus* es un metanógeno hipertermófilo que contiene lípidos inusuales y puede crecer a  $122^\circ\text{C}$ , la temperatura conocida más elevada a la que todavía puede existir alguna forma de vida.

**16.5** • *Archaeoglobus* y *Ferroglobus* son arqueas anaerobias relacionadas que realizan respiraciones anaerobias diferentes. *Archaeoglobus* reduce sulfatos y *Ferroglobus* reduce nitratos oxidando hierro ferroso.

**16.6** • El filo *Thaumarchaeota* está muy extendido y abunda en suelos y ambientes marinos. Todas las especies cultivadas de este filo son organismos autótrofos que oxidan amoníaco y tienen importancia en el ciclo del nitrógeno a nivel global.

**16.7** • *Nanoarchaeum equitans* es un hipertermófilo que forma su propio filo, *Nanoarchaeota*, y parasita al crenarqueota *Ignicoccus*. *Nanoarchaeum equitans* tiene un genoma muy pequeño y compacto, y depende de *Ignicoccus* para la mayoría de sus necesidades celulares, incluyendo la fuente de carbono y energía.

**16.8** • *Korarchaeum cryptofilum* también forma su propio filo, *Korarchaeota*, y es un hipertermófilo que carece de rutas biosintéticas importantes, obteniendo sus elementos básicos del medio circundante. *Korarchaeum cryptofilum* tiene algunos genes que son similares a los de *Euryarchaeota* y otros que son similares a los de *Crenarchaeota*.

**16.9** • Entre los hipertermófilos que forman las *Crenarchaeota*, se ha encontrado una amplia variedad de metabolismo energético de tipo quimioorganótrofo y quimiolitótrofo, con fermentaciones y respiraciones anaerobias. En este grupo, son corrientes los estilos de vida estrictamente autótrofos, pero nunca hay fotosíntesis.

**16.10** • Las *Crenarchaeota* viven en fuentes termales terrestres de composición química variada. En particular, aquí se encuentran organismos como *Sulfolobus*, *Acidianus*, *Thermoproteus*, y *Pyrobaculum*.

**16.11** • Los *Crenarchaeota* como *Pyrolobus*, *Pyrodicticum*, *Ignicoccus*, y *Staphylothermus* viven en escapes hidrotermales marinos profundos. Dejando aparte al metanógeno *Methanopyrus* (*Euryarchaeota*), las especies de estos géneros viven a las temperaturas más altas de todas las *Archaea*, y en muchos casos por encima de la temperatura de ebullición del agua (a la presión atmosférica normal).

**16.12** • Probablemente, la presencia de vida, tal como la conocemos, está restringida a la existencia de temperaturas inferiores a  $150^\circ\text{C}$ . Por encima de esta temperatura se destruyen rápidamente pequeñas moléculas importantes, como el ATP, y tampoco existen macromoléculas muy estables frente al calor extremo.

**16.13** • Las macromoléculas de los hipertermófilos están protegidas de la desnaturalización térmica por plegamientos estables (proteínas), la presencia de solutos y proteínas de unión (DNA), la singular arquitectura de membranas monocapa (lípidos), y por el alto contenido en GC de sus RNAs ribosómicos.

**16.14** • Parece probable que la fuerza energética que sustentó las primeras células que aparecieron sobre la Tierra se basó en el metabolismo del hidrógeno. Un metabolismo quimiolitótrofo, en el que el  $\text{H}_2$  actúa como donador de electrones, se encuentra en la mayoría de los organismos más tolerantes al calor de todos los procariotas conocidos.

Microbiology®

Revise lo que sabe y descubra lo que ha aprendido con MasteringMicrobiology. Acceda a material de estudio, revisiones de los capítulos, animaciones y tutoriales de microbiología práctica en el Área de Estudio y asegúrese de que ha asimilado todo el contenido de este capítulo.

## GLOSARIO DE TÉRMINOS

**Bacteriorrodopsina:** proteína que contiene retinal, localizada en la membrana de algunas arqueas halófilas extremas y que está implicada en la síntesis de ATP dependiente de la luz.

**Chimeneas hidrotermales:** manantiales marinos profundos que emiten agua que

puede variar de caliente (unos  $20^\circ\text{C}$ ) a supercaliente ( $>300^\circ\text{C}$ ).

**Crenarchaeota:** filo del dominio *Archaea* que contiene tanto organismos hipertermófilos, como organismos que viven en ambientes fríos.

**DNA girasa inversa:** proteína universalmente presente en los hipertermófilos que introduce superenrollamientos positivos en el DNA circular.

**Euryarchaeota:** filo del dominio *Archaea* que contiene fundamentalmente

metanógenos, halófilos extremos, *Thermoplasma*, y algunos hipertermófilos marinos.

**Extremófilo:** organismo cuyo crecimiento depende de valores extremos de temperatura, salinidad, pH, presión o radiación, que suelen ser inapropiados para la mayoría de las formas de vida.

**Fitanil:** hidrocarburo ramificado con 20 átomos de carbono y frecuente en los lípidos de *Archaea*.

**Halófilo extremo:** organismo cuyo crecimiento depende de grandes concentraciones (generalmente 9 %, o más) de NaCl.

**Halorrodopsina:** bomba de cloro dependiente de la luz que acumula  $\text{Cl}^-$  en el citoplasma.

**Hipertermófilo:** organismo con temperatura óptima de crecimiento de 80 °C, o mayor.

**Korarchaeota:** filo del dominio *Archaea* que contiene el hipertermófilo *Korarchaeum cryptophilum*.

**Metanógeno:** organismo que produce  $\text{CH}_4$ .

**Nanoarchaeota:** filo del dominio *Archaea* que contiene al parásito hipertermófilo *Nanoarchaeum equitans*.

**Solfataras:** hábitat de elevada temperatura, rico en sulfuro y de pH generalmente

ácido, que suele ser habitado por arqueas hipertermófilas.

**Soluto compatible:** sustancia orgánica o inorgánica que se acumula en el citoplasma de un organismo halófilo para mantener la presión osmótica.

**Termosoma:** complejo formado por proteínas de choque térmico (chaperoninas) cuya función en organismos hipertermófilos es devolver en parte el plegamiento inicial a las proteínas desnaturalizadas por el calor.

**Thaumarchaeota:** filo del dominio *Archaea* que contiene especies de amplia distribución capaces de realizar una oxidación aerobia del amoníaco.

## PREGUNTAS DE REPASO

1. ¿Cómo puede un organismo como *Halobacterium* vivir en un ambiente de elevada salinidad, mientras otros como *Escherichia coli* no pueden hacerlo? (Sección 16.1)
2. Compare las funciones de la bacteriorrodopsina, la halorrodopsina, y la rodopsina sensorial en *Halobacterium salinarum* (Sección 16.1).
3. ¿Cuál es el donador de electrones en la metanogénesis cuando el  $\text{CO}_2$  se reduce a  $\text{CH}_4$ ? (Sección 16.2)
4. Cite dos propiedades fisiológicas que presentan las especies de *Thermoplasmatales*. ¿Por qué esto permite a algunas de ellas colonizar con éxito pilas de residuos de carbón? (Sección 16.3)
5. ¿Qué característica fisiológica es exclusiva de *Methanopyrus*, en comparación con otros metanógenos, como *Methanobacterium*? (Sección 16.4) ¿Qué característica fisiológica es exclusiva de *Archaeoglobus*? (Sección 16.5)
6. Describa una propiedad fisiológica inusual de la especie de la taumarqueota *Nitrosopumilus maritimus* (Sección 16.6).
7. ¿En qué se parece *Nanoarchaeum* a otras *Archaea*? ¿En qué se diferencia? (Sección 16.7)
8. ¿Por qué resulta difícil determinar la posición filogenética de *Nanoarchaeota* y *Korarchaeota*? (Secciones 16.7 y 16.8)
9. ¿Qué tipos de metabolismo energético se presentan en las *Crenarchaeota*? ¿Qué tipo está ausente? (Sección 16.9)
10. ¿Qué resulta particular en el metabolismo del  $\text{S}^0$  por *Acidianus*? (Sección 16.10)
11. ¿Qué resulta inusual en el organismo *Pyrolobus fumarii*? (Sección 16.11)
12. Mencione el organismo que mantiene el récord actual de crecimiento a mayor temperatura (Sección 16.12).
13. ¿Qué es la DNA girasa y qué importancia tiene en los hipertermófilos? (Sección 16.13)
14. ¿Por qué el metabolismo del  $\text{H}_2$  pudo haber representado evolutivamente el mecanismo de conservación de energía en los primeros organismos que aparecieron en la Tierra? (Sección 16.14)

## EJERCICIOS PRÁCTICOS

1. Empleando como guía el árbol filogenético de la Figura 16.1, comente por qué la bacteriorrodopsina puede haber sido una adquisición evolutiva tardía y por qué la respiración aneroxia con  $\text{S}^0$  como aceptor de electrones puede haber sido un invento temprano en la evolución.
2. Defienda o rechace la siguiente afirmación: La temperatura más elevada que determina el límite para el desarrollo de la vida no está relacionada con la estabilidad de las proteínas y los ácidos nucleicos.



# 17 • Diversidad de los organismos eucariotas

micro

actual

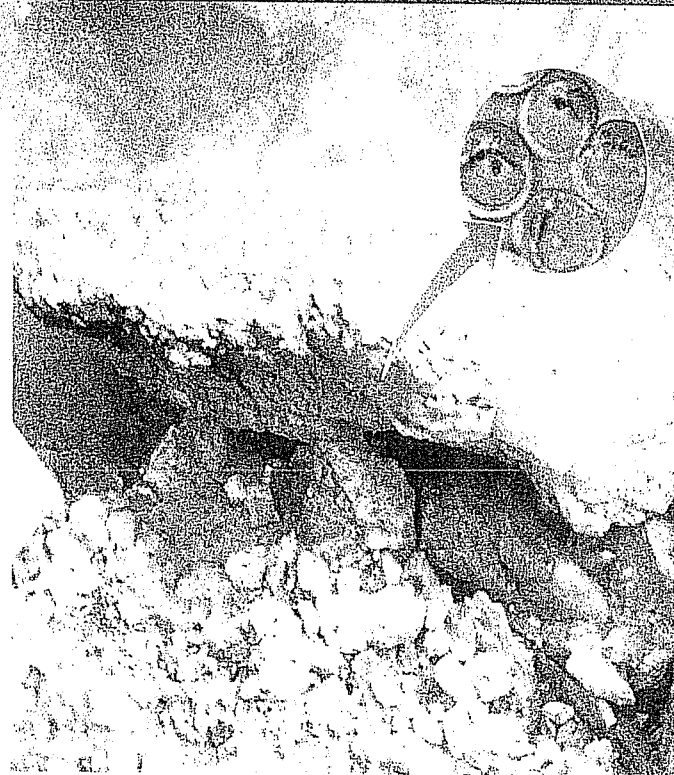
## Transferencia horizontal de genes en un eucariota extremófilo

La transferencia horizontal de genes es una característica de los dominios *Bacteria* y *Archaea*, pero ¿qué sucede con los microorganismos eucariotas?, ¿ocurre también en ellos? La respuesta es claramente afirmativa, porque recientemente se ha descubierto un microorganismo eucariota que ha adquirido varios genes importantes de bacterias y de arqueas vecinas.

El alga roja *Galdieria sulphuraria* vive en ambientes calientes y ácidos, que son ricos en azufre y en metales (foto). El alga es muy tolerante a temperaturas elevadas, a ácidos, sales y metales tóxicos, como el arsénico, aluminio, cadmio y mercurio. Un análisis detallado del genoma de *G. sulphuraria* (véase el inserto en la foto) reveló que al menos 75 genes se habían adquirido por transferencia horizontal desde procariotas, y que dichos genes proporcionaban al alga sus propiedades extremófilas<sup>1</sup>. Entre estos genes se detectó una familia de genes que codifica ATPasas solubles que se encuentran en las arqueas termófilas y que probablemente contribuyen a su termotolerancia; esas ATPasas no se han encontrado en ningún otro eucariota.

Otros genes adquiridos por *G. sulphuraria* permiten la supervivencia del alga en condiciones de estrés salino y de elevada toxicidad por metales, además de conferir la capacidad de sintetizar una membrana citoplasmática con escasa permeabilidad a los protones, lo que es muy necesario para poder vivir en ambientes ácidos. *Galdieria sulphuraria* tiene también la propiedad, poco común para un alga, de crecer en la oscuridad con más de 50 fuentes de carbono diferentes. Esta diversidad metabólica está también ligada a los genes adquiridos por transferencia horizontal, incluyendo aquellos que codifican transportadores de azúcares, aminoácidos, ácidos grasos y glicerol.

A medida que se descifren más genomas de microorganismos eucariotas, la naturaleza en mosaico del genoma de *G. sulphuraria* puede que sea más común. Pero, por ahora, esta alga roja de fisiología tan resistente representa un notable ejemplo de un eucariota cuyo genoma ha sido fortalecido por transferencia horizontal de genes procedentes de otros dominios filogenéticos.



- I Órganulos y filogenia de los microorganismos eucariotas 584
- II Protistas 587
- III Hongos 595
- IV Algas rojas y algas verdes 600

<sup>1</sup>Schönknecht, G., et al. 2013. Gene transfer from *Bacteria* and *Archaea* facilitated evolution of an extremophilic eukaryote. *Science* 339: 1207-1210.

# I • Orgánulos y filogenia de los microorganismos eucariotas

En el Capítulo 2 consideramos la arquitectura de la célula de los microorganismos eucariotas, y repasamos sus componentes típicos: el núcleo, mitocondrias, retículo endoplásmico y aparato de Golgi (estructuras que son virtualmente comunes a todos los eucariotas), junto con los cloroplastos, presentes en los eucariotas fotótrofos (⇨ Secciones 2.20-2.22). En este capítulo trataremos la filogenia y diversidad de los microorganismos eucariotas y comenzaremos con la consideración de las estructuras de mitocondrias y cloroplastos porque su historia evolutiva es diferente de la filogenia de la célula eucariota como tal (⇨ Secciones 2.21 y 12.3).

## 17.1 La endosimbiosis y la célula eucariota

Los biólogos están de acuerdo en que la célula eucariota es una quimera genética. La parte principal de este tipo de célula, como su citoplasma (y probablemente su núcleo) puede relacionarse con el dominio *Eukarya*, mientras que los orgánulos que generan energía (las mitocondrias y los cloroplastos) derivan claramente del dominio *Bacteria*.

Las especulaciones iniciales sobre la relación entre estos orgánulos y las bacterias datan de hace más de un siglo y se basaban en el hecho de que las mitocondrias y los cloroplastos, vistos al microscopio, «se parecían» a las bacterias. A través de los años esta idea ha tenido apoyo experimental hasta generar la visión actual de que las mitocondrias y los cloroplastos derivan respectivamente de bacterias respiradoras o fotosintéticas, que establecieron su residencia dentro de otro tipo de célula como una fuente de ATP, en intercambio por una existencia segura y más estable. Esto constituye la **hipótesis endosimbiótica** (⇨ Sección 12.3) que representa un importante avance de la biología actual.

### Pruebas a favor de la hipótesis endosimbiótica

Varias líneas de pruebas apoyan la hipótesis endosimbiótica:

1. **Las mitocondrias y los cloroplastos contienen DNA.** Aunque la mayoría de las proteínas de la mitocondria y del cloroplasto están codificadas en el DNA del núcleo, algunas están codificadas por un pequeño genoma que se encuentra dentro de dichos orgánulos. Estas proteínas incluyen algunas de la cadena respiratoria (en el caso de la mitocondria) y del aparato fotosintético (en el caso del cloroplasto), así como RNAs ribosómicos y RNAs de transferencia. La mayoría de los DNAs mitocondriales y de cloroplastos son moléculas circulares cerradas covalentemente, parecidas a las de bacterias (⇨ Sección 1.2). El DNA de los orgánulos puede verse en las células eucariotas mediante métodos especiales de tinción (Figura 17.1).
2. **El núcleo eucariota contiene genes procedentes de *Bacteria*.** La secuenciación genómica y otros estudios genéticos han proporcionado pruebas de que varios genes nucleares codifican propiedades características y únicas de las mitocondrias y los cloroplastos. Dado que las secuencias de estos genes se parecen más a las de *Bacteria* que a las de

*Archaea* o *Eukarya*, se ha concluido que estos genes han sido transferidos al núcleo a partir de los endosimbiontes, durante la transición evolutiva producida desde que estos fueron incorporados hasta que se convirtieron en orgánulos especializados.

3. **Filogenia de los ribosomas de los orgánulos.** Los ribosomas pueden ser de tamaño 80S, típicos del citoplasma de células eucariotas, o de tipo 70S, típicos de *Bacteria* y *Archaea*. Mitocondrias y cloroplastos contienen ribosomas 70S y los análisis filogenéticos de las secuencias de los genes de su RNA ribosómico (Capítulo 12), junto con estudios genómicos del DNA de los orgánulos (⇨ Sección 6.5), demuestran de modo inequívoco que estas estructuras fueron originalmente *Bacteria*.
4. **Especificidad antibiótica.** Varios antibióticos (por ejemplo, la estreptomycinina) matan o inhiben las bacterias interrumpiendo la función de los ribosomas 70S en la síntesis de proteínas. Estos mismos antibióticos también inhiben la síntesis de proteínas en mitocondrias y cloroplastos.
5. **Hidrogenosomas.** Los hidrogenosomas son orgánulos encerrados en una membrana que se encuentran en algunos eucariotas anaerobios que carecen de mitocondrias y que suministran ATP a la células mediante reacciones de fermentación (⇨ Figura 2.64b). Como las mitocondrias, los hidrogenosomas contienen también su propio DNA y ribosomas. Los análisis filogenéticos del RNA ribosómico de los hidrogenosomas ha revelado su conexión con *Bacteria*.

### Endosimbiosis secundaria

La mitocondria, el cloroplasto y el hidrogenosoma son estructuras que se originaron mediante una endosimbiosis *primaria*. Es decir, estas estructuras derivan de células bacterianas. La endosimbiosis primaria originó el cloroplasto en un antecesor común a las algas verdes, las algas rojas y las plantas (Figura 17.2 y véase Figura 17.3). No obstante, tras esta endosimbiosis primaria,

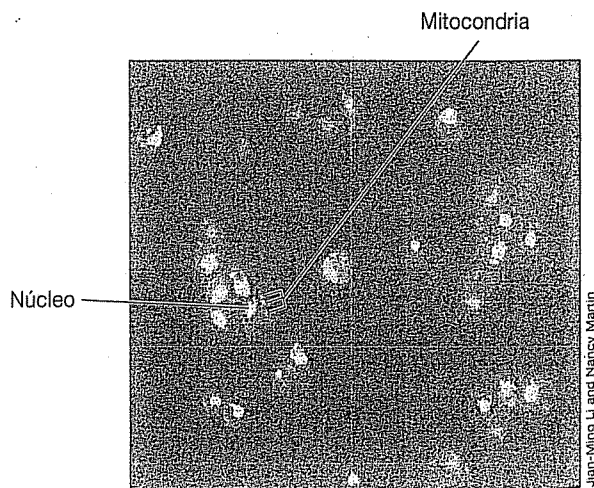
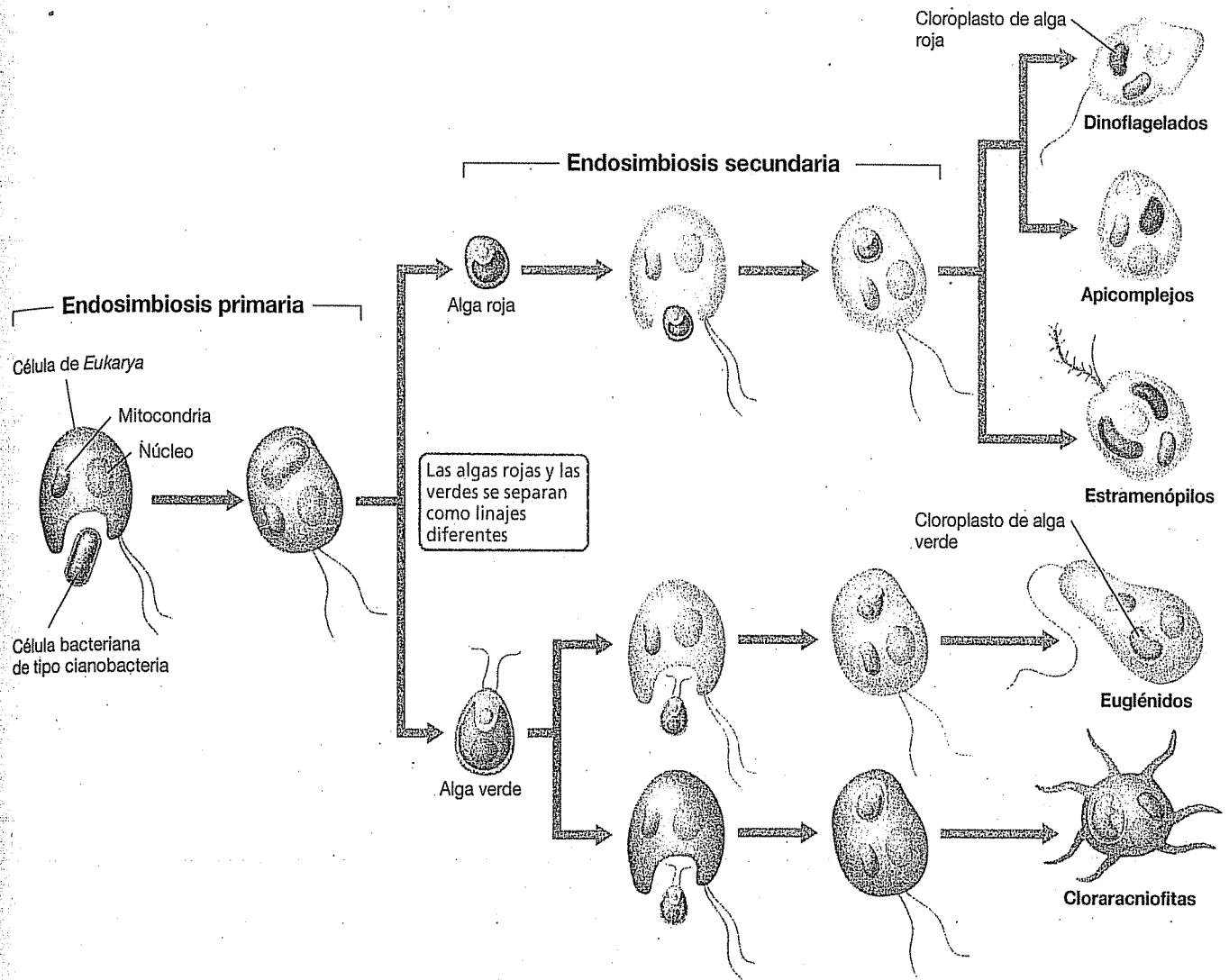


Figura 17.1 **DNA de orgánulos.** Células de *Saccharomyces cerevisiae* teñidas con el colorante fluorescente DAPI que se une al DNA para mostrar el DNA mitocondrial. Cada mitocondria tiene de dos a cuatro cromosomas que se tiñen en azul con este colorante.





**Figura 17.2 Endosimbiosis.** Tras las asociaciones por endosimbiosis primaria que originaron las mitocondrias, las endosimbiosis primarias con bacterias fototrofas originaron las algas verdes y rojas. La endosimbiosis secundaria por estas algas extendió la propiedad de la fotosíntesis a muchos linajes independientes de protistas.

varios grupos de eucariotas no fotótrofos adquirieron cloroplastos por *endosimbiosis secundaria*. Estos procesos secundarios ocurrieron cuando algas verdes o rojas fueron incorporadas por entero a otros sistemas biológicos que, al retener el cloroplasto de modo estable, se convirtieron en hospedadores fotótrofos.

La **endosimbiosis secundaria** con algas verdes explica la presencia de cloroplastos en euglenidos y clorarcinofitos, mientras que los alveolados (ciliados, apicomplejos y dinoflagelados) y los eustramenópilos obtuvieron sus cloroplastos mediante endosimbiosis secundaria con algas rojas (Figuras 17.2 y 17.3). Los cloroplastos ancestrales de las algas rojas se perdieron en algunos linajes, como los ciliados, o se redujeron, como en los apicomplejos, que solo mantienen trazas de cloroplastos, o bien fueron reemplazados en distintos momentos, como en los dinoflagelados, por cloroplastos de un alga diferente, probablemente un alga verde.

Muchos ejemplos de sucesos de endosimbiosis revelan la importancia de este proceso en la evolución y diversificación de los microorganismos eucariotas. Parece poco probable que la endosimbiosis primaria ocurriera solo una vez en la historia evolutiva —en definitiva, el ensayo y el error es la esencia

de la evolución—; y casi con toda seguridad la endosimbiosis secundaria ocurrió con frecuencia (Figura 17.2). Incluso en la actualidad, hay ejemplos de protistas no fotótrofos que atrapan e incorporan a protistas fotótrofos y los atrapados llevan a cabo fotosíntesis por largos períodos de tiempo (↗ Sección 22.14). Sin duda, en el mundo eucariota las endosimbiosis son aparentemente comunes y se dan continuamente.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Qué es la hipótesis endosimbiótica?
- Resume las pruebas moleculares que apoyan la relación entre orgánulos eucariotas y bacterias.
- Distinga entre endosimbiosis primaria y secundaria.

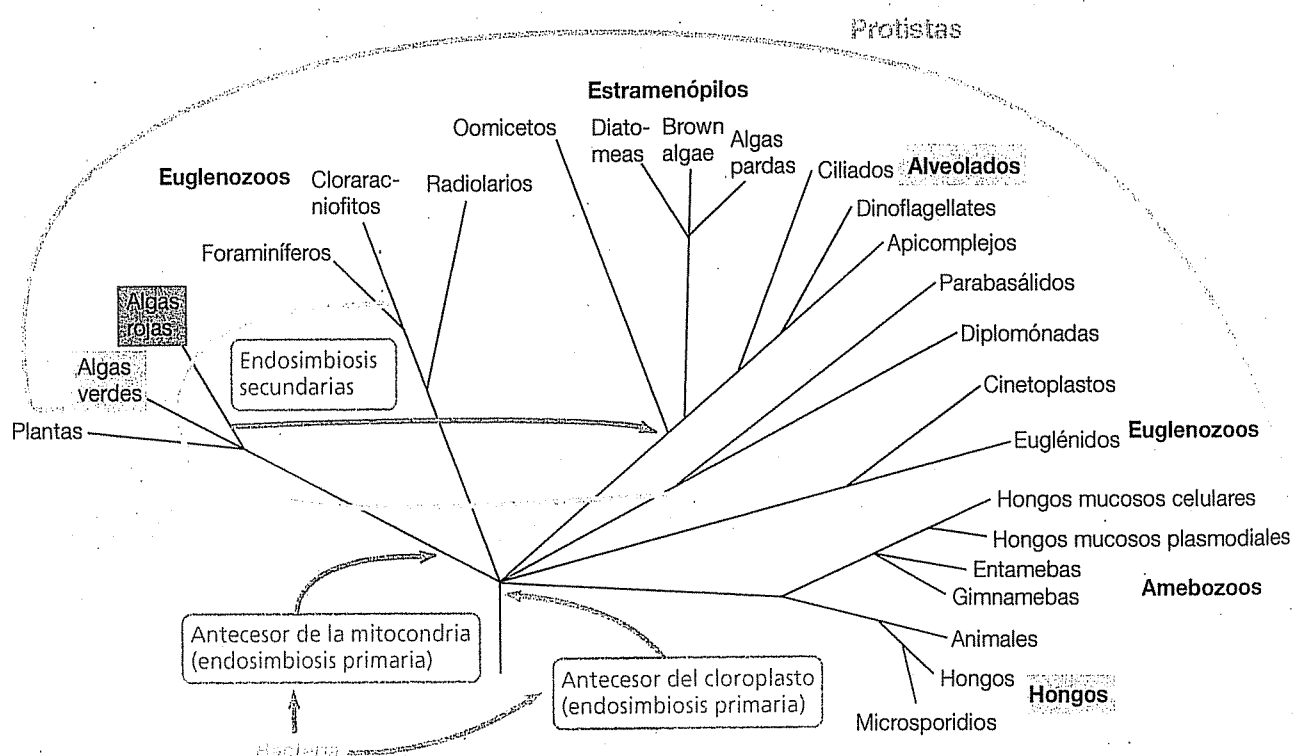
## 17.2 Linajes filogenéticos de Eukarya

Del árbol filogenético universal de la vida (↗ Figuras 1.6b y 12.13), hemos aprendido que el dominio *Eukarya* está más relacionado con *Archaea* que con *Bacteria*. La filogenia de *Eukarya* se estableció en un principio a partir de las secuencias del gen

La secuenciación de varios genes eucariotas, como los que codifican proteínas del citoesqueleto tipo tubulina, RNA polimerasa, ATPasa, y proteínas de choque térmico, se han empleado para generar el moderno árbol filogenético del

El árbol de los *Eukarya* muestra igualmente cómo eventos secundarios de endosimbiosis pueden explicar el origen de los cloroplastos en algunos eucariotas unicelulares fotótrofos. Después de una endosimbiosis primaria de una antigua cianobacteria, que constituyó el ancestro de los cloroplastos, con un eucariota poseedor de mitocondrias, dicho linaje acabó divergiendo en las algas rojas y las algas verdes. Posteriormente, en sucesos secundarios de endosimbiosis, los ancestros de ciertos euglenozoos y cercozoos adquirieron algas verdes, mientras que ciertos alveolados y estramenópilos adquirieron algas rojas (Figuras 17.2 y 17.3). Estos sucesos secundarios de endosimbiosis son la causa de la gran diversidad filogenética de los eucariotas fotótrofos, y probablemente han ocurrido recientemente en el tiempo de la evolución.

Aunque la filogenia basada en los genes del rRNA (Capítulo 12) confirma la existencia de los tres dominios de la vida, *Bacteria*, *Archaea* y *Eukarya*, nuestra visión general de la evolución eucariota se ha alterado significativamente con la nueva información procedente de nuevos genes y proteínas. Los principales



**Figura 17.3** **Árbol filogenético de *Eukarya*.** Este árbol compuesto está basado en las secuencias de varios genes y proteínas. Las flechas fuertes indican endosimbiosis primaria para la adquisición de la mitocondria (rojo) y el cloroplasto (verde). Las flechas finas indican sucesos de endosimbiosis secundaria en la adquisición por varios protistas de cloroplastos a partir de algas verdes y rojas. Nótese que la mayor diversidad en el mundo eucariota se encuentra entre los protistas.

conceptos nuevos incluyen el hecho de que algunos grupos de eucariotas que se suponía que habían surgido muy pronto en la evolución aparecieron probablemente más recientemente, y que la endosimbiosis secundaria ha desempeñado un papel clave en la extensión de la capacidad fotosintética dentro de los microorganismos del dominio *Eukarya* (Figura 17.3).

El origen de la mitocondria probablemente precedió a la principal radiación de los eucariotas, ya que todos los niveles de *Eukarya* contienen mitocondrias, hidrogenosomas o trazas genéticas de estas estructuras. La mitocondria, o una estructura similar, pudo haber dotado a la célula eucariota primitiva con notables y nuevas capacidades metabólicas, disparando la radiación de los microorganismos eucariotas. Se desconoce por qué se provocó esta endosimbiosis primaria, pero es posible que la causa fuera la acumulación de  $O_2$  en la atmósfera, debido a la fotosíntesis por cianobacterias (⇨ Figura 12.1). Algo más tarde en la historia evolutiva, fue incorporado el antecesor del cloroplasto, mediante un proceso de endosimbiosis primaria, y la gran diversidad de fotótrofos eucariotas, se desarrolló después mediante endosimbiosis secundarias (Figura 17.2).

El árbol filogenético mostrado en la Figura 17.3 no debería considerarse como la última palabra sobre la evolución de los eucariotas. Como nuevos resultados pueden revelar aspectos insospechados de la biología de los eucariotas, aparecerán periódicamente nuevas visiones de la filogenia. Pero en la actualidad dos conclusiones parecen claras. Primera, un árbol de tipo compuesto, mejor que un árbol basado en el rRNA ribosómico, es el andamio sobre el que se puede construir el verdadero árbol de la vida de los eucariotas. Y segunda, la adquisición de mitocondrias por los *Eukarya* primitivos fue un hecho esencial para lograr el éxito evolutivo de este dominio.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Qué propone la hipótesis endosimbiótica?
- ¿En qué difiere el árbol filogenético compuesto de los eucariotas del basado en el RNA ribosómico?
- Explique la forma en la que la endosimbiosis secundaria ayuda a explicar la diversidad de los eucariotas fotótrofos.

## II • Protistas

Teniendo en mente la visión general de la filogenia de los eucariotas, procederemos a examinar los principales grupos de microorganismos eucariotas. Comenzaremos con los protistas, que no son algas verdes o rojas. Los **protistas** incluyen tanto microorganismos eucariotas fotótrofos, como no fotótrofos. Estos organismos tienen una amplia distribución en la naturaleza, muestran una variada morfología y una gran diversidad filogenética. Los protistas representan una gran parte de la diversidad que contiene el dominio *Eukarya* (Figura 17.3).

### 17.3 Diplomónadas y parabasálidos

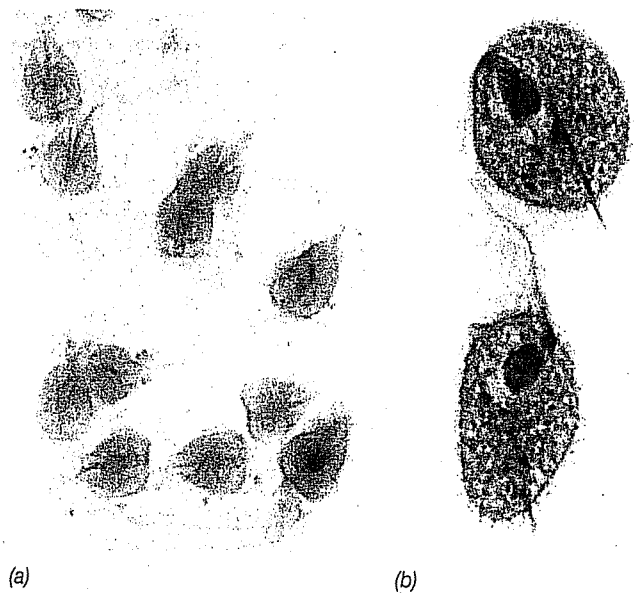
**Géneros principales:** *Giardia*, *Trichomonas*

Diplomónadas y parabasálidos son protistas unicelulares y flagelados que carecen de mitocondrias y cloroplastos. Viven en ambientes carentes de oxígeno, como el intestino de animales, bien de forma simbiótica o bien como parásitos, y emplean la fermentación para la generación de energía. Algunas diplomónadas causan enfermedades graves y comunes en peces, animales domésticos y en los humanos. Y un parabasálido origina una importante enfermedad de transmisión sexual en la especie humana. Ambos grupos comparten un antecesor común relativamente reciente, antes de que divergieran para formar linajes filogenéticos diferentes (Figura 17.3).

#### Diplomónadas

Las diplomónadas (Figura 17.4a), que tienen como característica poseer dos núcleos del mismo tamaño, contienen mitocondrias, que son mitocondrias reducidas que carecen de proteínas de transporte de electrones y de enzimas del ciclo del ácido cítrico. La diplomónada *Giardia* tiene un genoma relativamente pequeño para un eucariota, de unos 12 Mbp. El genoma es también muy compacto, contiene pocos intrones, y carece de genes

para muchas rutas metabólicas, incluyendo el ciclo del ácido cítrico (⇨ Figura 3.22). Estas características explican el estilo de vida como parásito de este organismo. *Giardia intestinalis* (Figura 17.4a), también conocida como *Giardia lamblia*, causa la giardiasis, una de las enfermedades diarreicas transmitidas por el agua más comunes en Estados Unidos. Examinaremos dicha enfermedad en la Sección 32.4.



**Figura 17.4 Diplomónadas y parabasálidos.** (a) Microfotografía de células de *Giardia intestinalis*, una diplomónada típica, al microscopio óptico. Nótese los dos núcleos. Las células tienen aproximadamente 10  $\mu m$  de ancho. (b) Microfotografía de células del parabasálido *Trichomonas vaginalis* al microscopio óptico. Las células tienen aproximadamente 6  $\mu m$  de ancho. La estructura lanceolada (axostilo) se emplea para fijar la célula al tejido urogenital.

## Parabásalidos

Los parabásalidos contienen un cuerpo parabasal que, entre otras funciones, proporciona soporte estructural al aparato de Golgi. Carecen de mitocondrias, pero disponen de hidrogenosomas para su metabolismo anaerobio (↗ Sección 2.21). Los parabásalidos viven en el tracto intestinal y urogenital de vertebrados e invertebrados, actuando como parásitos o como comensales (↗ Sección 32.4). El parabásalido *Trichomonas vaginalis* es móvil por un penacho de flagelos (Figura 17.4b), y causa una enfermedad de transmisión sexual en humanos.

Los genomas de los parabásalidos son únicos entre los eucariotas, ya que la mayoría de ellos carece de intrones, que son las secuencias no codificantes características de los genes eucariotas (↗ Sección 4.9 y 6.6). Además, el genoma de *T. vaginalis* es enorme para un organismo parásito, con unos 160 Mbp, y muestra indicios de haber adquirido genes de bacterias por transferencia horizontal. Gran parte del genoma de *T. vaginalis* contiene secuencias repetidas y elementos de transposición (↗ Sección 10.11) que han hecho difícil su análisis genómico. Aún así, este organismo tiene casi 60.000 genes, aproximadamente el doble que el genoma humano y cerca del límite superior conocido para genomas eucariotas.

## MINIRREVISIÓN

- ¿Cómo obtienen energía las diplomónadas?
- ¿Qué es inusual en el genoma de *Trichomonas*?

## 17.4 Euglenozoos

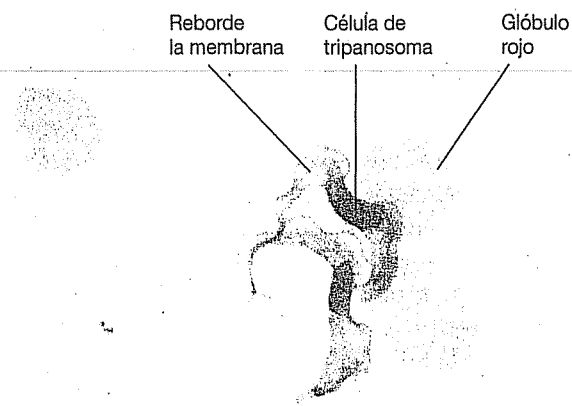
### Géneros principales: *Trypanosoma*, *Euglena*

Los euglenozoos forman un variado agrupamiento de eucariotas unicelulares y flagelados, libres o parásitos, que comprenden los cinetoplastidos y los euglénidos. Estos microorganismos eucariotas compartieron recientemente un antecesor común antes de su divergencia en linajes filogenéticos separados (Figura 17.3).

### Cinetoplastidos

Los cinetoplastidos son un grupo muy estudiado de los euglenozoos. Reciben su nombre de la presencia de un *cinetoplasto*, que es una masa de DNA localizada en su única mitocondria de gran tamaño. Los cinetoplastidos viven principalmente en ambientes acuáticos, donde se alimentan de bacterias. Sin embargo algunas especies son parásitas de animales y causan una serie de graves enfermedades en humanos y otros vertebrados. En *Trypanosoma*, que es un género que infecta la especie humana, las células son pequeñas, de aproximadamente 20 µm de longitud, delgadas y con forma de media luna. Los tripanosomas tienen un único flagelo que se origina en el cuerpo basal y se dobla lateralmente a lo largo de la célula, donde queda envuelto por un reborde de membrana citoplasmática (Figura 17.5). Tanto el flagelo como la membrana participan en la propulsión del organismo, permitiendo un movimiento eficiente incluso en líquidos viscosos, como la sangre, donde los tripanosomas patógenos se encuentran a menudo.

*Trypanosoma brucei* (Figura 17.5) es la especie que causa la *enfermedad del sueño africana*, una enfermedad crónica y



**Figura 17.5 Tripanosomas.** Fotografía con el microscopio óptico del euglenozoos flagelado *Trypanosoma brucei*, el agente causante de la enfermedad africana del sueño, en una muestra de sangre. Una célula tiene aproximadamente 3 µm de ancho.

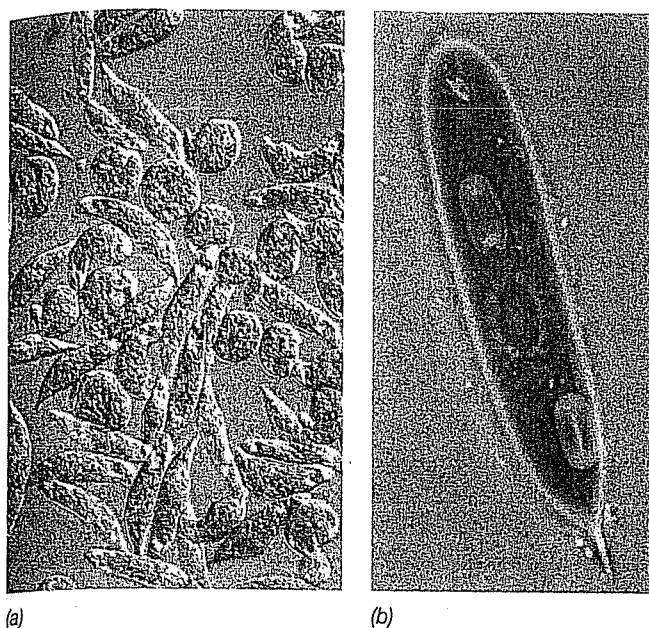
a menudo mortal. En los humanos, este parásito vive y crece principalmente en el torrente sanguíneo, aunque en los últimos estados de la enfermedad invade el sistema nervioso central, provocando una inflamación del cerebro y de la médula espinal, que es la responsable de los síntomas neurológicos característicos de la enfermedad. Este parásito se transmite entre hospedadores utilizando como vector a la mosca tsé tsé, *Glossina* spp., una mosca chupadora de sangre que solo se encuentra en ciertas regiones de África. Después de transmitirse del ser humano a la mosca a través de la sangre, el parásito prolifera en el tracto intestinal de la mosca e invade las glándulas salivares y las mandíbulas del insecto, por las que se transmite mediante una picadura a un nuevo hospedador humano (↗ Sección 32.6).

Otros cinetoplastidos que son parásitos humanos son *Trypanosoma cruzi*, el agente causal de la *enfermedad de Chagas*, y especies de *Leishmania*, que causan *leishmaniasis* cutánea y sistémica. La enfermedad de Chagas se transmite por la picadura de un triatomo (Redúvidos, Hemípteros), un insecto hematófago. Normalmente, la enfermedad es autolimitada, pero puede llegar a hacerse crónica y conducir a una infección de consecuencias fatales. La leishmaniasis es una enfermedad de regiones tropicales y subtropicales, que se transmite a los humanos y otros mamíferos por la picadura de un simúlido (Dípteros). Esta enfermedad es potencialmente letal y puede tener una manifestación local en la piel que rodea la picadura, o puede infectar el bazo y el hígado provocando una infección sistémica. Tanto la enfermedad de Chagas como la leishmaniasis se tratan con más detalle en la Sección 32.6.

### Euglénidos

Otro grupo de euglenozoos bien estudiado son los euglénidos (Figura 17.6). A diferencia de los tripanosomas, estos microorganismos eucariotas móviles no son patógenos y pueden ser tanto quimiótrofos como fotótrofos. La mayoría contiene dos flagelos, dorsal y ventral, y su activa movilidad permite a estos organismos tener acceso tanto a los hábitats iluminados como a los oscuros de su ambiente natural, permitiendo la alternancia de sus posibilidades metabólicas.

Los euglénidos viven exclusivamente en ambientes acuáticos, tanto marinos como de agua dulce y contienen cloroplastos, que les permiten crecer fototróficamente (Figura 17.6). Sin



**Figura 17.6** *Euglena*, un euglenozoó. (a) Este protista fototrófico, como otros euglenidos, no es patógeno. Una célula mide unos 15  $\mu\text{m}$  de ancho. (b) Vista ampliada.

embargo, en la oscuridad las células de *Euglena*, un euglenido típico, pueden perder sus cloroplastos y funcionar como organismos quimiorganótrofos. Muchos euglenidos pueden también alimentarse de bacterias por **fagocitosis**, un proceso en el que una partícula de alimento es rodeada por una parte de la membrana citoplasmática flexible, para englobar dicha partícula e introducirla en la célula, donde es digerida.

### MINIRREVISIÓN

- Compare las dos opciones nutricionales de *Euglena*.
- ¿Cómo pasan de un ser humano a otro las células de *Trypanosoma brucei*?
- ¿Qué enfermedades son causadas respectivamente por *Trypanosoma cruzi* y por *Leishmania* spp.?

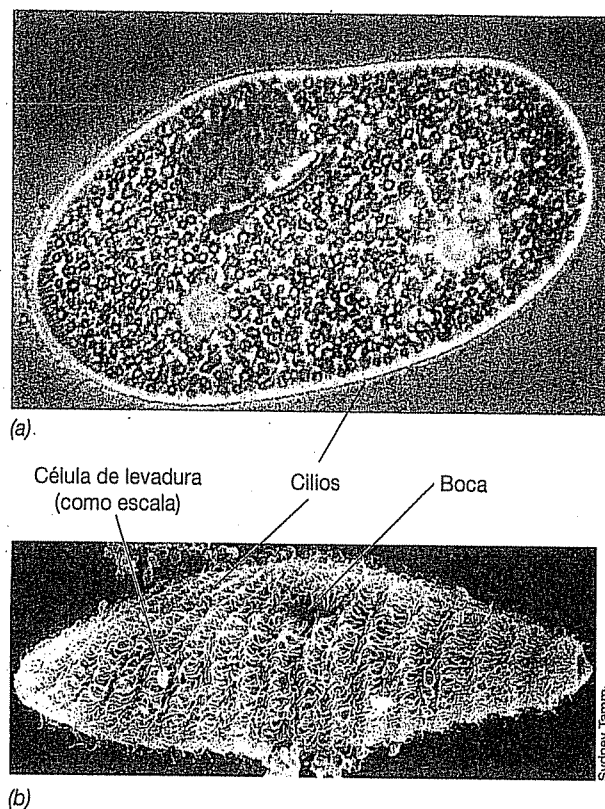
## 17.5 Alveolados

**Géneros principales:** *Gonyaulax*, *Plasmodium*, *Paramecium*

Como grupo, los alveolados se caracterizan por la presencia de **alveolos**, unos sacos localizados bajo su membrana citoplasmática. Aunque la función de los alveolos se desconoce, es posible que ayuden a la célula a mantener el equilibrio osmótico controlando la entrada y salida de agua, y en los dinoflagelados, en particular, podrían funcionar como una coraza (Figura 17.9). En el grupo de los alveolados se incluyen tres tipos de organismos filogenéticamente diferenciados, pero de alguna manera bastante relacionados entre sí: los **ciliados**, que emplean cilios para desplazarse; los **dinoflagelados**, que se mueven por medio de un flagelo; y los **apicomplejos**, que son parásitos de animales (Figura 17.3).

### Ciliados

En algún momento de su ciclo de vida, los **ciliados** tienen **cilios** (Figura 17.7), que son estructuras que emplean para desplazarse.



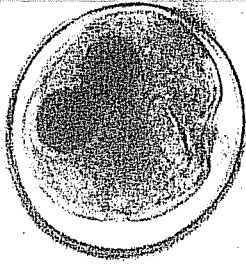
**Figura 17.7** *Paramecium*, un protista ciliado. (a) Fotografía de microscopía de contraste de fase (b) Fotografía del microscopio electrónico de barrido. Obsérvense los cilios en ambas fotografías. Una célula de *Paramecium* tiene unos 60  $\mu\text{m}$  de diámetro.

Los cilios pueden recubrir toda la célula o agruparse en mechones o en filas, dependiendo de las especies. Los ciliados más conocidos y más ampliamente distribuidos son probablemente los del género *Paramecium* (Figura 17.7). Como muchos otros ciliados, *Paramecium* emplea sus cilios no solo para moverse, sino también para conseguir alimento, al ingerir partículas, como por ejemplo células bacterianas, a través de un distintivo surco oral en forma de embudo. Los cilios que recubren el surco oral mueven el alimento a lo largo de dicho surco hacia la boca de la célula (Figura 17.7b). Una vez allí es englobado en una vacuola alimenticia por fagocitosis. Diversas enzimas digestivas se secretan dentro de la vacuola alimenticia para digerir el alimento.

Los ciliados son únicos entre los protistas porque tienen dos tipos de núcleos, los **micronúcleos** y los **macronúcleos**. Los genes en el macronúcleo regulan las funciones celulares básicas, como el crecimiento y la alimentación, mientras que los genes de los micronúcleos están implicados en la reproducción sexual, que se lleva a cabo mediante conjugación, que es la fusión parcial de dos células de *Paramecium* con el intercambio de micronúcleos. El genoma de *Paramecium* es enorme, y los genes del macronúcleo son cerca de 40.000, casi dos veces el número del genoma humano (↗ Sección 6.6).

Muchas especies de *Paramecium* (así como las de otros protistas) son hospedadoras de procariotas o de eucariotas endosimbióticos; en el segundo caso, normalmente algas verdes. Estos organismos podrían cumplir una función nutritiva al sintetizar vitaminas u otros factores de crecimiento utilizados por la célula hospedadora. Algunos protistas ciliados anaerobios





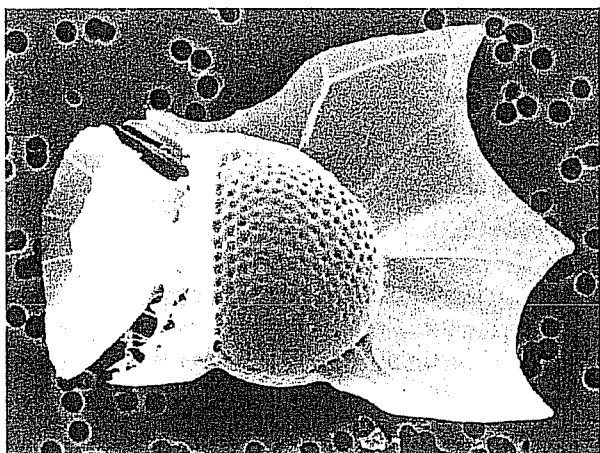
**Figura 17.8** *Balantidium coli*, un protista ciliado que causa una enfermedad en humanos parecida a la disentería. La estructura teñida en azul de este microcisto, obtenido de un intestino porcino, es el macronúcleo. La célula tiene unos 50 µm de ancho.

contienen endosimbiontes procariotas. Por ejemplo, los protistas ciliados que actúan como comensales en el aparato digestivo de las termitas son portadores de metanógenos (*Archaea*) endosimbiontes, que consumen hidrógeno y CO<sub>2</sub> para producir metano. Además, los propios ciliados pueden ser simbios, como sucede con los ciliados anaerobios estrictos presentes en el rumen o estómago anterior de los rumiantes. Los protistas del rumen tienen funciones beneficiosas para los procesos fermentativos y digestivos del animal (↗ Sección 22.7).

En contraste con estos ejemplos de simbiosis, algunos ciliados son parásitos de animales, aunque este estilo de vida sea menos frecuente en ciliados que en otros grupos de protistas. Por ejemplo, la especie *Balantidium coli* (Figura 17.8) es un parásito intestinal de animales domésticos, y ocasionalmente infecta el tracto intestinal de los humanos, produciendo síntomas de disentería. Las células de *B. coli* forman cistos (Figura 17.8), que facilitan la transmisión de la enfermedad a través del agua y de alimentos infectados.

## Dinoflagelados

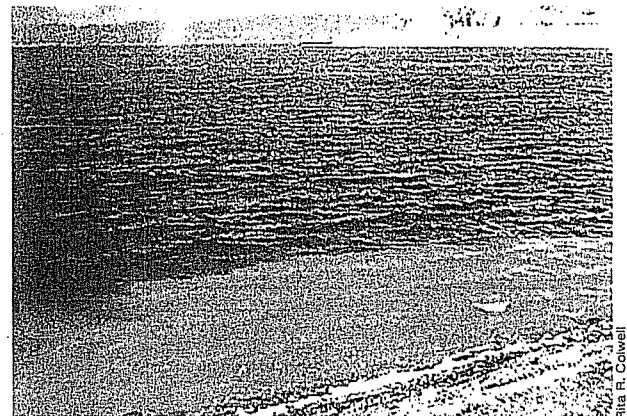
Los dinoflagelados son un grupo diverso de alveolados fototróficos de agua dulce y marina (Figura 17.9) que adquirieron la capacidad de hacer la fotosíntesis por endosimbiosis secundaria



**Figura 17.9** El dinoflagelado marino, *Ornithocercus magnificus* (un alveolado). La célula en sí es la estructura globular central; las ornamentadas estructuras unidas a ella se denominan listas. Una célula tiene unos 30 µm de ancho.

(Figuras 17.2 y 17.3). Los flagelos que circundan la célula generan un movimiento de giro que da su nombre a los dinoflagelados (en griego *dinos* significa «girar»). Los dinoflagelados tienen dos flagelos de diferente longitud y con distintos puntos de inserción en la célula, transversales y longitudinales. El flagelo transversal está unido lateralmente, mientras que el flagelo longitudinal se origina en el surco lateral de la célula y se extiende a lo largo de esta (Figura 17.10b). Algunos dinoflagelados son de vida libre, mientras que otros viven en simbiosis con los animales que forman los arrecifes de coral, de los que obtienen un hábitat protegido a cambio de proporcionarles carbono fijado fototróficamente como alimento.

Algunas especies de dinoflagelados son tóxicas. Por ejemplo, en aguas costeras templadas y contaminadas, pueden formarse densas suspensiones de células de *Gonyaulax*, denominadas «mareas rojas» (Figura 17.10a), nombre debido a los pigmentos de color rojo brillante que poseen estos organismos. Estos florecimientos (*blooms*, en inglés) están a menudo asociadas con la muerte de peces y el envenenamiento de personas que han consumido mejillones contaminados, que acumulan *Gonyaulax* al alimentarse por filtración. La toxicidad de *Gonyaulax* se debe a una potente neurotoxina que puede producir envenenamiento



(a)



(b)



(c)

**Figura 17.10** Dinoflagelados tóxicos (alveolados). (a) Fotografía de una marea roja causada por el crecimiento masivo de dinoflagelados productores de toxinas, tales como *Gonyaulax*. La toxina es excretada al agua y se acumula en moluscos que se alimentan de dinoflagelados. (b) Fotografía del microscopio electrónico de una espora tóxica de *P. piscicida*; la célula tiene unos 12 µm de ancho. (c) Peces muertos por *P. piscicida*. Obsérvense las lesiones.

*paralizante por marisco* en los humanos y en algunos animales, como la nutria marina. Los síntomas incluyen insensibilización de los labios, mareos y dificultad al respirar, pudiendo provocar la muerte por fallo respiratorio. Otro dinoflagelado tóxico es *Pfiesteria*. Las esporas tóxicas de *Pfiesteria piscicida* (Figura 17.10b) infectan peces y eventualmente causan su muerte debido a neurotoxinas que afectan al movimiento y destruyen la piel. Se forman lesiones en varias áreas del pez, permitiendo el crecimiento de bacterias patógenas oportunistas (Figura 17.10c). La intoxicación por *Pfiesteria* en humanos produce erupciones cutáneas y problemas respiratorios.

### Apicomplejos

Los apicomplejos son organismos no fotótrofos y parásitos obligados de animales que causan graves enfermedades como la malaria (especies de *Plasmodium*) (Figura 17.11a), la toxoplasmosis (*Toxoplasma*) (Figura 17.11b) y la coccidiosis (*Eimeria*). Estos organismos se caracterizan por presentar formas adultas carentes de movilidad, que toman su alimento en forma soluble a través de la membrana citoplasmática, como los procariotas y los hongos.

Los apicomplejos producen estructuras llamadas esporozoitos (Figura 17.11b), que funcionan en la transmisión del parásito a un nuevo hospedador, y el nombre de apicomplejos proviene de la presencia de un complejo de orgánulos localizado en uno de los extremos del esporozoito y que penetra en las células del hospedador. Los apicomplejos también contienen apicoplastos, que son cloroplastos degenerados que carecen de pigmentos y capacidad fotosintética pero contienen algunos genes propios. Los apicoplastos catalizan la biosíntesis de ácidos grasos, isoprenoides y grupos hemo, y exportan sus productos al citoplasma. Se supone que los apicoplastos derivan de algas rojas fagocitadas por los apicomplejos mediante endosimbiosis secundaria (Figuras 17.2 y 17.3). Con el tiempo, los cloroplastos del alga roja degeneraron hasta desarrollar una función no fotótrofa en la célula.

Numerosos vertebrados e invertebrados pueden ser hospedadores de apicomplejos. En algunos casos, se produce una alternancia de hospedadores, con ciertos estadios del ciclo de

vida ligados a un hospedador y otros estadios a un hospedador diferente. Algunos apicomplejos relevantes son los coccidios, habitualmente parásitos de aves, y los miembros del género *Plasmodium* (parásitos de la malaria) (Figura 17.11a). En la Sección 32.5 dedicaremos un espacio considerable al análisis de esta enfermedad que a lo largo de la historia ha matado más humanos que ninguna otra enfermedad.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Cómo se mueve *Paramecium*?
- ¿Qué problemas sanitarios se asocian con *Gonyaulax*?
- ¿Qué son los apicoplastos, qué organismos los tienen y cuál es su función?

## 17.6 Estramenópilos

**Géneros principales:** *Phytophthora*, *Nitzschia*, *Ochromonas*, *Macrocytis*

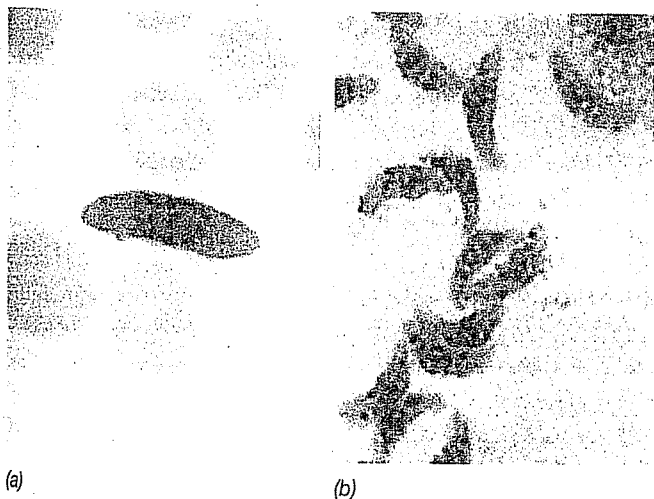
Los estramenópilos incluyen tanto microorganismos quimioorganótrofos y fotótrofos como macroorganismos. Los miembros de este grupo tienen flagelos con muchas extensiones cortas parecidas a pelos (Figura 17.12), lo que le da el nombre al grupo (de los términos latinos *stramen* y *pilos*, que significan «paja» y «pelo», respectivamente). Los principales grupos de estramenópilos son las diatomeas, los oomicetos, las crisofíceas y las algas pardas, o feofitas (Figura 17.3).

### Diatomeas

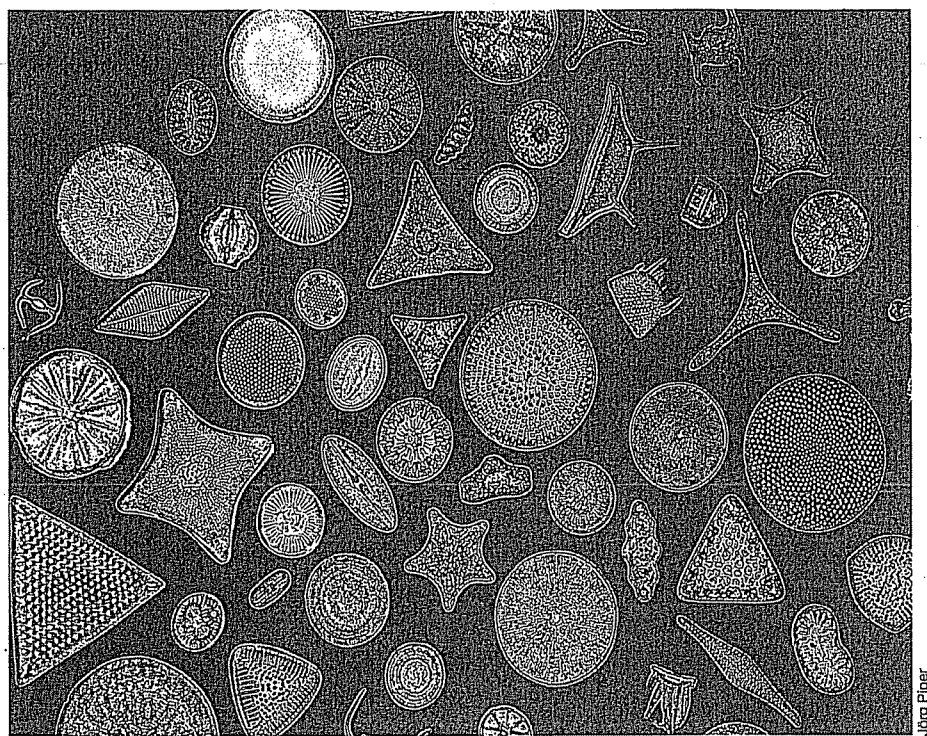
Las diatomeas están representadas por más de 200 géneros de eucariotas fotótrofos unicelulares y son los principales componentes de las comunidades microbianas del fitoplancton planctónico (suspendido) de aguas marinas y de agua dulce. Producen una pared celular compuesta por sílice la que se añaden proteínas y polisacáridos. Esta pared, que les protege de la predación, muestra formas extremadamente diversas en las distintas especies y puede ser muy elaborada (Figura 17.12). La estructura externa formada por la pared, denominada *frústula*, a menudo se mantiene después de que la célula haya muerto y de que el material orgánico haya desaparecido. Las frústulas de diatomeas normalmente muestran una morfología simétrica, incluyendo *simetría pinnada* (con elementos similares dispuestos en lados opuestos de un mismo eje), como ocurre en la diatomea común *Nitzschia* (Figura 17.12b) y *simetría radial* como en las diatomeas marinas *Thalassiosira* y *Asterolampra* (Figura 17.12c, d). Como las frústulas de diatomeas, que contienen fundamentalmente sílice, son resistentes a la descomposición, se mantienen intactas durante largos períodos de tiempo y son algunos de los mejores fósiles conocidos de eucariotas unicelulares en sedimentos. Gracias a este excelente registro fósil, se sabe que las diatomeas aparecieron en la Tierra recientemente, hace unos 200 millones de años.

### Oomicetos

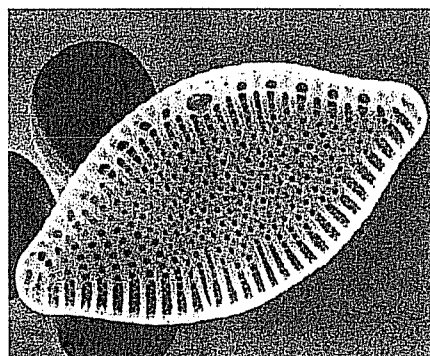
Los oomicetos, también denominados *hongos acuáticos*, estaban agrupados previamente con los hongos, debido a su crecimiento filamentosos y a la presencia de hifas *cenocíticas* (es decir, multinucleadas), rasgos morfológicos que son característicos de los hongos (Sección 17.9). Sin embargo, desde el punto de vista



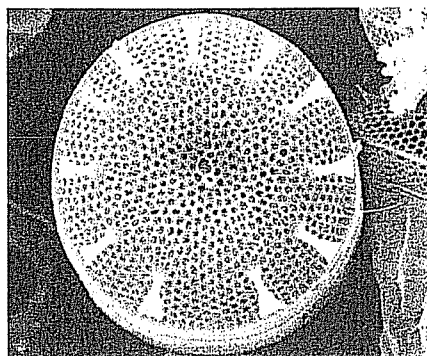
**Figura 17.11 Apicomplejos.** (a) Gametocito de *Plasmodium falciparum* en una muestra de sangre. El gametocito es la fase del ciclo de vida del parásito de la malaria que infecta al mosquito vector. (b) Esporozoitos de *Toxoplasma gondii*.



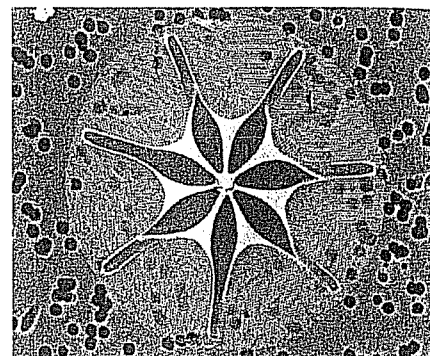
(a)



(b)



(c)



(d)

**Figura 17.12 Frústulas de diatomeas.** (a) Microfotografía con microscopio de fondo oscuro de frústulas de diferentes especies de diatomeas mostrando varias formas de simetría. (b-d) Microfotografías con microscopía electrónica de barrido de frústulas de diatomeas con simetría pinnada (parte b) o radial (partes c, d). Las diatomeas varían considerablemente en tamaño, con especies muy pequeñas, de unos 5  $\mu\text{m}$  de ancho, y otras de hasta 200  $\mu\text{m}$  de ancho.

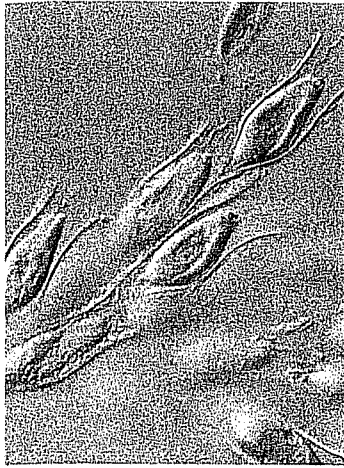
filogenético, los oomicetos están más cercanos a los estramenópilos y más bien distantes de los hongos (Figura 17.3). Además, los oomicetos se diferencian de los hongos por otras razones importantes. Por ejemplo, la pared celular de los oomicetos está compuesta típicamente por celulosa y no por quitina como en los hongos y además sus células tienen flagelos, de los que carecen la mayoría de los hongos. En cualquier caso los oomicetos son parecidos en su ecología a los hongos, en tanto que crecen como una masa de hifas, descomponiendo animales y plantas muertos en ambientes acuáticos.

Los oomicetos han tenido un notable impacto en la sociedad humana ya que muchas especies son fitopatógenas. El oomiceto *Phytophthora infestans*, que causa el mildiu de la patata, contribuyó a enormes hambrunas en Irlanda a mediados del siglo XIX. Dichas hambrunas provocaron la muerte de un millón de irlandeses e impulsó la emigración de otros muchos hacia Estados Unidos. Otros fitopatógenos importantes son *Pythium*, un patógeno común en invernaderos y *Albugo*, que origina la «roya blanca» en varios tipos de cultivos agrícolas.

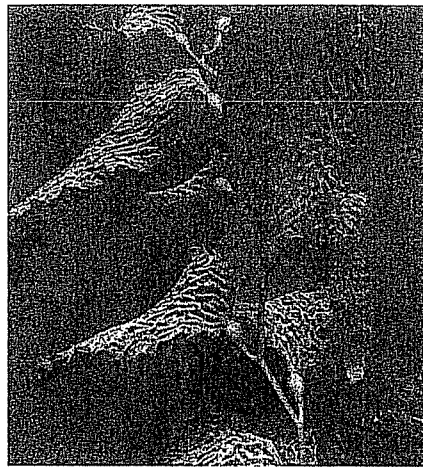
### Crisofíceas y algas pardas

Junto con las diatomeas, las crisofíceas y las algas pardas constituyen los linajes mayoritarios de los estramenópilos. Las algas pardo-doradas, también llamadas *crisofitas*, son fotótrofos marinos y de agua dulce, en su mayoría unicelulares. Algunas especies son quimiorganótrofos que se alimentan bien por fagocitosis, bien transportando compuestos orgánicos solubles a través de la membrana citoplasmática. Algunas crisofíceas, como por ejemplo *Dinobryon* (Figura 17.13a), que viven en agua dulce, son coloniales. Sin embargo, la mayoría de las crisofíceas son unicelulares y se mueven por medio de dos flagelos de distinta longitud.

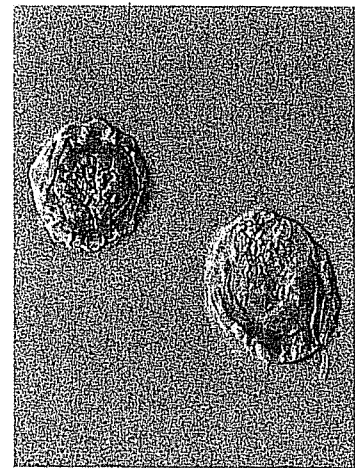
Las crisofíceas deben su nombre a su color marrón-dorado (Figura 17.13a, c). Este color se debe a sus pigmentos cloroplásticos, entre los que predomina la fucoxantina, un carotenoide de color marrón. Además, el principal pigmento clorofílico de las crisofíceas es la clorofila *c* en vez de la clorofila *a* y carecen de las ficobilinas habituales en los cloroplastos de las algas rojas (Sección 17.15). Las células de la crisofícea unicelular



(a)



(b)



(c)

**Figura 17.13 Crisofíceas y algas pardas.** (a) *Dinobryon*, una crisofícea (familia *Crisofíceas*) que forma colonias ramificadas. (b) *Macrocystis*, una macroalga marina que pertenece a las algas pardas (familia *Feofíceas*). (c) *Ochromonas*, un crisofita unicelular. El color dorado o marrón de los cloroplastos de estas algas se debe al pigmento fucoxantina.

*Ochromonas*, el género más estudiado de este grupo, solo tienen 1 o 2 cloroplastos (Figura 17.13c).

Las algas pardas suelen ser marinas, multicelulares y típicamente macroscópicas. No se conocen formas unicelulares. Estas algas pardas, como la gigantesca *Macrocystis* (Figura 17.13b), que puede alcanzar hasta 50 m de longitud, son quizás las de más amplia distribución entre las algas marinas. *Fucus*, es otra alga común, frecuente en zonas intermareales, y que puede crecer hasta 2 m. Como su nombre indica, las algas pardas son marrones o marrón-verdosas, dependiendo de la cantidad del carotenoide fucoxantina que producen. La mayoría de estas algas presentan un crecimiento rápido, particularmente en aguas marinas frías, y pueden ocasionar problemas molestos cuando se depositan en la orilla y se descomponen.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Qué estructura de las diatomeas es responsable de su excelente conservación como fósiles?
- ¿En qué se parecen los oomicetos a los hongos y en qué se diferencian?
- ¿Qué tipo de pigmento clorofílico se encuentra en las crisofíceas y en las algas pardas?

## 17.7 Cercozoos y radiolarios

Cercozoos y radiolarios son grupos filogenéticos que se han separado recientemente uno del otro (Figura 17.3). Se diferencian de otros protistas porque emiten pseudópodos filiformes citoplásmicos, con los que se desplazan y se alimentan. Los cercozoos se denominaban previamente amebas debido a sus pseudópodos, pero ahora se sabe que muchos organismos filogenéticamente distintos utilizan pseudópodos.

### Cercozoos

Los cercozoos incluyen entre otros grupos a los clorarcariofitos y a los foraminíferos. Los clorarcariofitos son organismos

fotótrofos ameboides de aguas marinas y aguas dulces que desarrollan un flagelo para dispersarse; su adquisición de cloroplastos es un ejemplo de simbiosis secundaria (Figura 17.2) y ejemplifica la frecuencia de este proceso que ha modelado distintas líneas filogenéticas de microorganismos eucariotas (Figura 17.3).

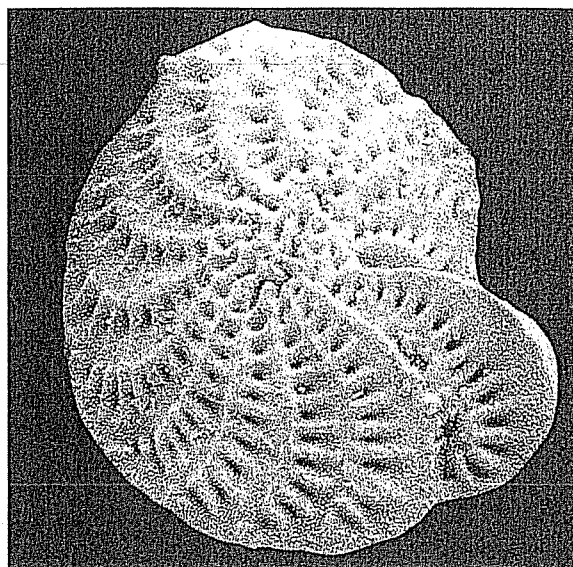
En contraste, los foraminíferos son organismos exclusivamente marinos, que forman estructuras similares a conchas, denominadas *testas*, con características distintivas y a menudo muy ornamentadas (Figura 17.14a). Las testas están normalmente compuestas por material orgánico reforzado con minerales como carbonato cálcico. La célula ameboides no está unida firmemente a la testa y puede extenderse parcialmente fuera de su caparazón durante la alimentación. Sin embargo, debido al peso de la testa, la célula suele acabar hundiéndose hasta el fondo y se cree que estos organismos se alimentan de las partículas depositadas en los sedimentos, principalmente bacterias y restos de organismos muertos. Las células de foraminíferos también pueden albergar distintas algas que forman una relación endosimbiótica con el protista y le suministran carbono orgánico, probablemente como intercambio por los nutrientes inorgánicos originados por la descomposición de organismos muertos. Los tipos fototróficos se encuentran sobre todo en los foraminíferos planctónicos que quedan suspendidos en las columnas de agua para poder proporcionar suficiente luz a sus endosimbiontes.

Las testas de los foraminíferos (Figura 17.14a) son relativamente resistentes a la descomposición y por tanto es fácil que acaben fosilizadas, lo que resulta muy útil para los geólogos. Como grupos particulares de estos organismos se asocian con estratos geológicos concretos, las testas fosilizadas de muestras obtenidas de pozos de exploración se usan en la industria petrolera para datar y establecer el potencial petrolífero de una excavación.

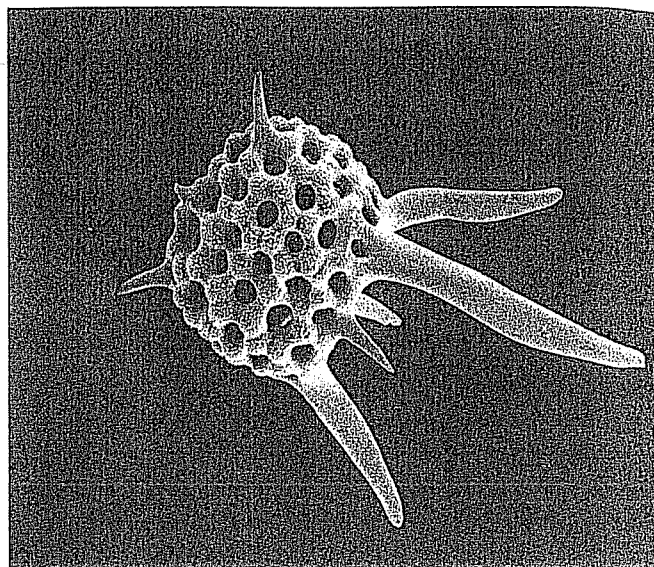
### Radiolarios

La mayoría de los radiolarios son marinos y planctónicos, y, como los cercozoos, forman pseudópodos (Figura 17.14b). Los radiolarios son organismos heterótrofos estrictos, que residen





(a)



(b)

**Figura 17.14 Cercozoos y radiolarios.** (a) Un foraminífero. Nótese la decoración de la muestra multilobulada, que mide aproximadamente 1 mm de ancho. (b) Un radiolario espinoso del grupo *Nassellaria*. La muestra mide unos 150  $\mu\text{m}$  de ancho. Tanto (a) como (b) son microfotografías coloreadas del microscopio electrónico de barrido.

en los primeros 100 metros de las aguas oceánicas donde se alimentan de bacterias y de materia orgánica particulada. Algunas especies se asocian con algas y desarrollan una simbiosis (pero no endosimbiosis) que suministra nutrientes a los radiolarios.

El nombre de radiolarios les viene de la simetría radial de sus testas, que son envolturas esqueléticas transparentes o traslúcidas, generalmente compuestas de sílice y formadas por una única pieza (Figura 17.14b). Junto a la acumulación de gotas lipídicas y la presencia de grandes vacuolas citoplásmicas, los pseudópodos de los radiolarios ayudan a estos organismos a evitar el hundimiento en los hábitats planctónicos de los océanos. Sin embargo, cuando la célula muere, las testas de los radiolarios marinos sedimentan en el fondo oceánico y pueden acumularse hasta formar con el tiempo gruesas capas de material celular en descomposición.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Qué estructura distingue a los cercozoos y radiolarios de otros protistas?
- ¿Cómo adquirieron los clorarcinofitas la capacidad de realizar fotosíntesis?

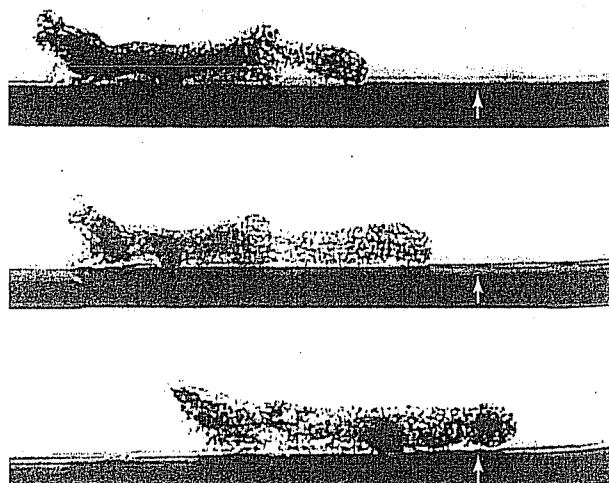
## 17.8 Amebozoos

**Géneros principales:** *Amoeba*, *Entamoeba*, *Physarum*, *Dictyostelium*

Los amebozoos son un grupo muy diverso de protistas acuáticos y terrestres, que utilizan unos pseudópodos lobulados para desplazarse y alimentarse. Estos pseudópodos son diferentes de los pseudópodos filiformes de cercozoos y radiolarios. Los grupos principales de amebozoos son las *gimnamebas*, las *entamebas* y los *hongos mucosos* (celulares y plasmodiales). Filogenéticamente, los amebozoos se separaron de un linaje que con el tiempo condujo a los hongos y a los animales (Figura 17.3).

### Gimnamebas y entamebas

Las gimnamebas son protistas de vida libre que habitan ambientes acuáticos y terrestres. Utilizan pseudópodos para desplazarse con *movimiento ameboideo* (Figura 17.15) y también para alimentarse por fagocitosis de bacterias, de otros protistas y de materia orgánica particulada. El movimiento ameboideo se genera mediante la formación de corrientes del citoplasma, conforme este fluye hacia el extremo de la célula menos contraído y viscoso, y siguiendo el camino de menor resistencia. A la formación de estas corrientes citoplasmáticas contribuyen los microfilamentos, que están dispuestos formando una fina capa situada justo debajo de la membrana citoplasmática en las células eucariotas (véase Sección 2.22). *Amoeba* (Figura 17.15) es un género común de agua dulce, a menudo presente en estanques, con especies que varían de tamaño entre 15  $\mu\text{m}$  de diámetro —claramente microscópicas— hasta más de 750  $\mu\text{m}$  —casi visibles a simple vista.



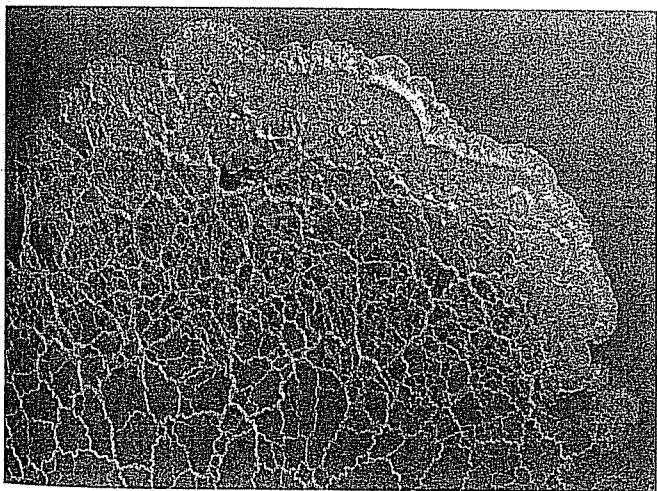
**Figura 17.15 Movimiento del amebozoos *Amoeba proteus*.** El intervalo de tiempo entre la parte superior y la inferior es de unos 6 segundos. Las flechas señalan un punto fijo de la superficie. Una célula tiene unos 80  $\mu\text{m}$  de ancho.



A diferencia de las gimnamebas, las entamebas son parásitos de vertebrados e invertebrados. Su hábitat más frecuente es la cavidad oral o el tracto intestinal de animales. *Entamoeba histolytica* es patógena de humanos y puede causar disentería amebiana, una ulceración del tracto intestinal que produce diarrea sanguinolenta. Este parásito se transmite de persona a persona en fase quística por contaminación fecal de agua, alimentos o utensilios de cocina. En la Sección 32.3 analizaremos la etiología y patogenia de la amebiasis, una causa importante de muerte por parásitos en humanos.

### Hongos mucosos

Los hongos mucosos estaban antes agrupados con los hongos, porque tienen ciclos de vida parecidos y porque para su dispersión producen cuerpos fructíferos con esporas. Ahora se consideran protistas, porque son móviles y pueden desplazarse bastante rápidamente sobre superficies sólidas (Figuras 17.16-17.18). Los hongos mucosos se dividen en dos grupos, los hongos mucosos plasmodiales, también llamados hongos mucosos acelulares, cuyas formas vegetativas son masas protoplásmicas de tamaño y forma indefinidos denominadas plasmodios (Figura 17.16) y los hongos mucosos celulares, cuyas formas vegetativas son amebas individuales. Los hongos mucosos viven principalmente sobre materia vegetal en descomposición, como restos de hojas, de troncos y sobre el suelo. Su alimento consiste principalmente en otros microorganismos, especialmente bacterias, que ingieren por fagocitosis. Los hongos mucosos pueden mantenerse en estado vegetativo por largos períodos de tiempo, pero finalmente forman estructuras diferenciadas tipo espora que pueden permanecer latentes y



**Figura 17.16 Hongo mucoso.** Plasmodio del hongo mucoso plasmodial *Physarum*, crecido en una superficie de agar. El plasmodio tiene aproximadamente 5 cm de largo y unos 3,5 cm de ancho.

## III • Hongos

Los hongos constituyen un gran grupo de organismos, diverso y muy extendido, que incluye a los mohos, las setas y las levaduras. Se han descrito aproximadamente 100.000 especies de hongos, y se estima que podrían existir hasta 1,5 millones de especies. Los hongos se agrupan filogenéticamente separados

posteriormente germinar, para dar lugar a nuevas formas ameboides activas.

Los hongos mucosos plasmodiales, como por ejemplo *Physarum*, presentan una fase vegetativa en forma de una masa de protoplasma en expansión denominada plasmodio, que contiene muchos núcleos diploides (Figura 17.16). El plasmodio se desplaza mediante movimiento ameboideo. A partir del plasmodio puede formarse un esporangio con esporas haploides. En condiciones favorables las esporas germinan, para producir células nadadoras haploides flageladas. La fusión de dos células nadadoras da lugar de nuevo a un plasmodio diploide.

A diferencia de las formas plasmodiales, los hongos mucosos celulares son células haploides individuales que solo forman diploides bajo ciertas condiciones. La especie de hongo mucoso celular *Dictyostelium discoideum* ha sido muy estudiada. Presenta un ciclo de vida asexual en el que las células vegetativas individuales se agregan, se desplazan como una masa celular y eventualmente producen cuerpos fructíferos donde las células se diferencian y forman esporas (Figuras 17.17 y 17.18). Cuando las células de *Dictyostelium* no pueden obtener nutrientes, se agregan y forman un pseudoplasmodio; en esta fase las células pierden su individualidad pero no se fusionan. La agregación se induce por la producción de AMP cíclico. Las primeras células de *Dictyostelium* que producen este compuesto atraen a células vecinas y se agregan en masa móviles llamadas *babosas*. La formación de cuerpos fructíferos comienza cuando el estadio de babosa alcanza una fase estacionaria y se dispone en posición vertical. Esta estructura emergente se diferencia en un tallo y una cabeza; las células del tallo forman celulosa que confiere rigidez a la estructura y las de la cabeza se diferencian en esporas. Al madurar la cabeza, las esporas se liberan y se dispersan. Cada espora germinará para formar una nueva ameba independiente (Figuras 17.17 y 17.18).

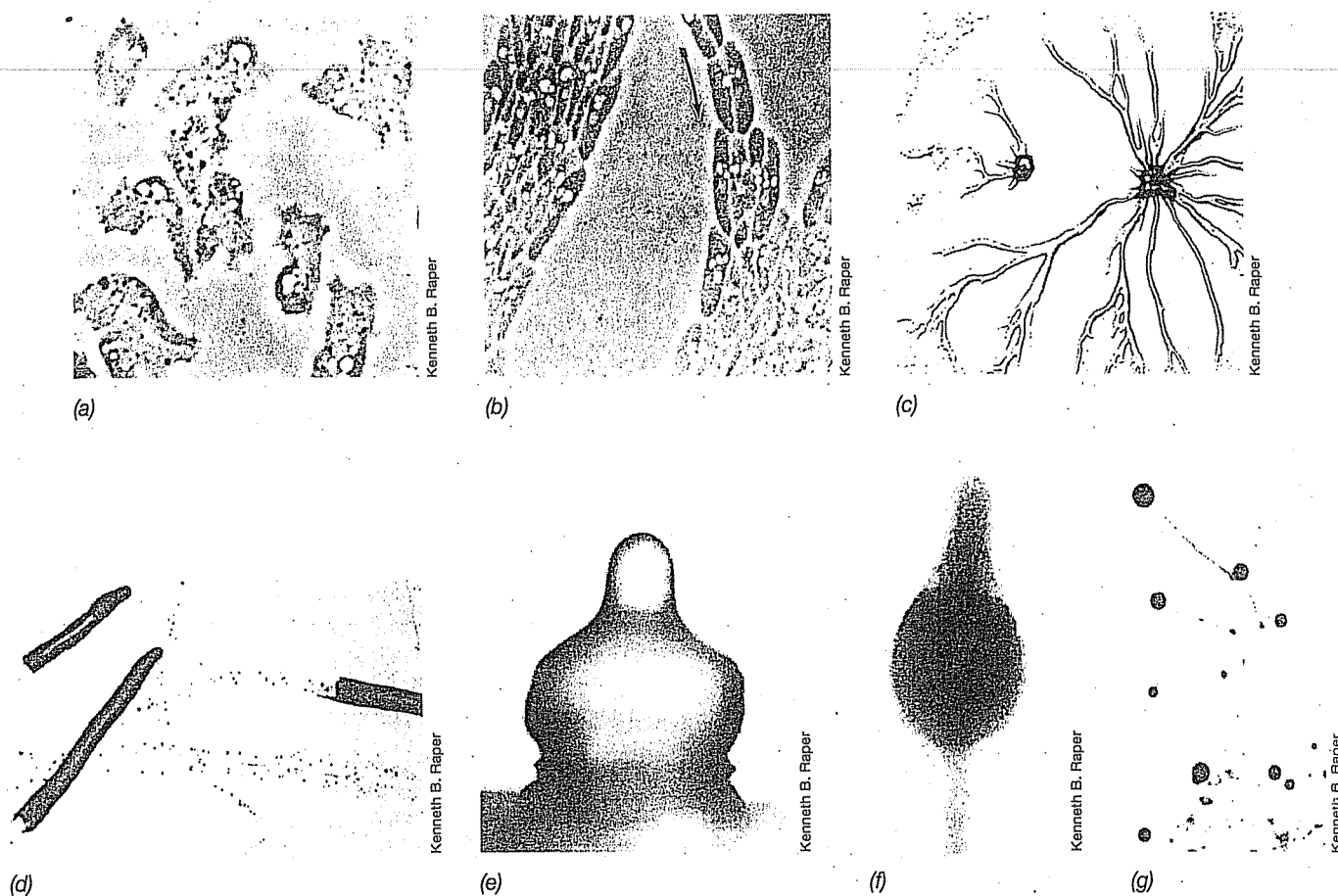
Además de este ciclo asexual, *Dictyostelium* también pueden producir esporas sexuales. Estas se forman cuando dos amebas de un agregado se fusionan para formar una ameba gigante aislada. Alrededor de esta célula se desarrolla una gruesa pared de celulosa formando una estructura llamada *macrocisto*, que puede permanecer latente por largos períodos. El núcleo diploide puede luego sufrir meiosis formando núcleos haploides que forman nuevas amebas que inician otra vez el ciclo asexual.

### MINIRREVISIÓN

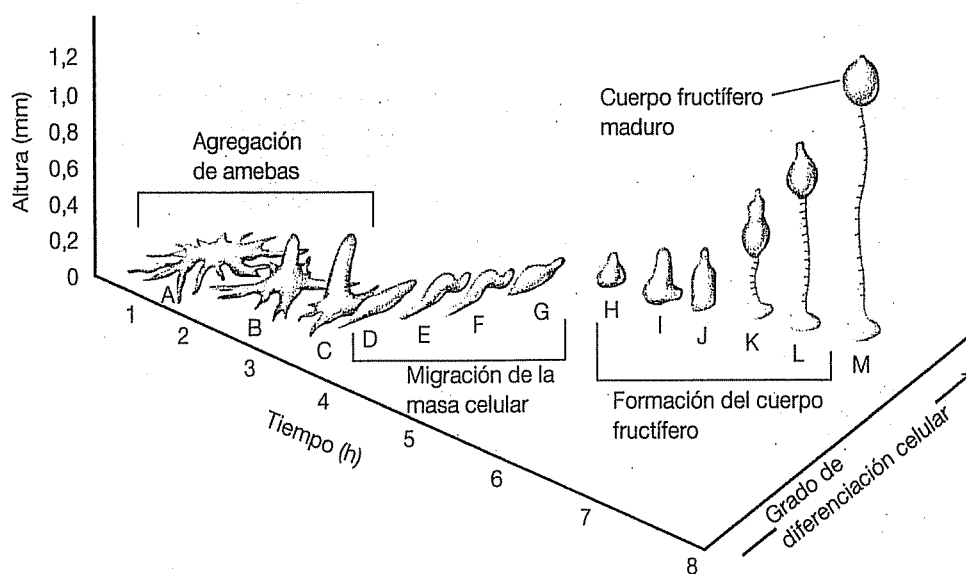
- ¿En qué se distinguen los amebozoos de los cercozoos y radiolarios?
- Compare y contraste los estilos de vida de gimnamebas y entamebas.
- Describa las principales fases del ciclo de vida de *Dictyostelium discoideum*.

de otros protistas, y son el grupo microbiano más estrechamente relacionados con los animales (Figura 17.3).

La mayoría de los hongos son microscópicos y terrestres. Habitan en el suelo o en materia vegetal muerta y cumplen una importante función en la mineralización del carbono orgánico.



**Figura 17.17** Fotografía con el microscopio óptico de varios estadios del ciclo de vida del hongo mucoso *Dictyostelium discoideum*. (a) Amebas en estado preagregacional. Obsérvense la forma y ausencia de orientación. (b) Amebas agregándose. Las amebas son de unos  $300\ \mu\text{m}$  de diámetro. Obsérvense la forma regular y la orientación. (c) Amebas agregándose a pocos aumentos. (d) Pseudoplasmodios migrando (masas celulares), moviéndose en una superficie de agar y dejando un rastro de secreción mucosa. (e, f) Estadios tempranos de los cuerpos fructíferos. (g) Cuerpos fructíferos maduros. La Figura 17.18 muestra los tamaños de estas estructuras.



**Figura 17.18** Estadios en la formación del cuerpo fructífero del hongo mucoso *Dictyostelium discoideum*. (A-C) Agregación de las amebas. (D-G) Migración de las masas celulares formadas a partir de los agregados de amebas. (H-L) Culminación de la migración y formación del cuerpo fructífero. (M) Cuerpo fructífero maduro compuesto de tallo y cabeza. Las células de la parte trasera de las masas celulares forman la cabeza y dan lugar a las esporas. *Dictyostelium* también presenta reproducción sexual (no mostrado), cuando dos amebas se fusionan formando un macrocisto; los núcleos fusionados en el macrocisto vuelven al estado haploide por meiosis, originando nuevas amebas vegetativas.

Un gran número de hongos son parásitos de plantas y unos cuantos causan enfermedades en animales, incluido los humanos. Algunos hongos también pueden establecer asociaciones simbióticas con muchas plantas, facilitando a la planta la adquisición de minerales del suelo, y muchos hongos colaboran de forma beneficiosa con la especie humana mediante ciertos procesos fermentativos y la síntesis de antibióticos.

## 17.9 Fisiología, estructura y simbiosis de los hongos

En esta sección describiremos algunos rasgos generales de los hongos, incluyendo su fisiología, su estructura celular y las asociaciones que desarrollan con plantas y animales. En la siguiente sección examinaremos su reproducción y su filogenia.

### Nutrición y fisiología

Los hongos son quimiorganótrofos, con necesidades nutricionales habitualmente sencillas y en su mayoría aerobios. Se alimentan mediante la secreción de enzimas extracelulares que digieren compuestos orgánicos complejos, como polisacáridos o proteínas, hasta lograr sus monómeros constituyentes, que son absorbidos por la célula fúngica como fuentes de carbono y energía. Como organismos relacionados con la descomposición, los hongos digieren animales muertos y restos vegetales. Cuando son parásitos de plantas y animales, los hongos emplean el mismo modo de alimentación, pero toman sus nutrientes de las células vivas de las plantas o de animales invadidos e infectados en vez de a partir de materiales orgánicos inertes.

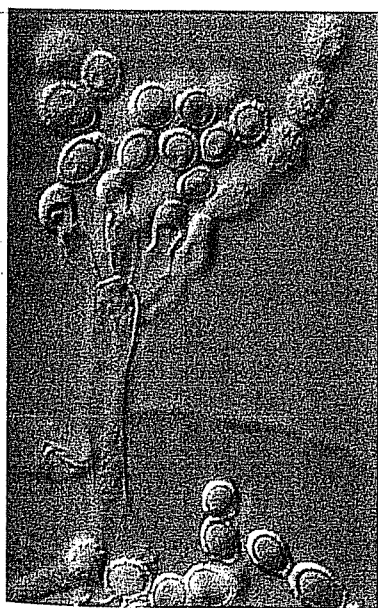
Una importante función ecológica de los hongos, especialmente los basidiomicetos, es la descomposición de madera, papel, tejidos y otros productos derivados de fuentes naturales. Los hongos que degradan estos materiales pueden utilizar la celulosa o la lignina como fuente de carbono y energía.

La lignina es un polímero complejo cuyos componentes individuales son compuestos fenólicos. La lignina es un constituyente importante de las plantas leñosas, a las que confiere rigidez en asociación con la celulosa. La lignina es descompuesta en la naturaleza casi exclusivamente mediante la actividad de ciertos basidiomicetos, denominados *hongos de la podredumbre de la madera*. Se conocen dos tipos de podredumbre en la madera: la *podredumbre marrón*, en la que la celulosa es el componente descompuesto con preferencia, mientras que la lignina no es metabolizada y la *podredumbre blanca*, en la que se descompone tanto la celulosa como la lignina. Los hongos de la podredumbre blanca tienen una enorme importancia ecológica, porque cumplen una función esencial en la descomposición del material leñoso de los bosques.

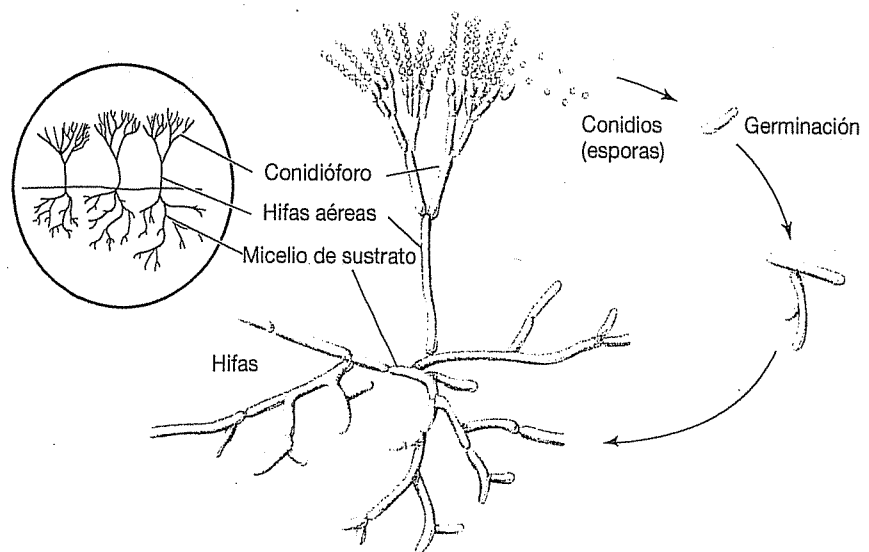
### Morfología, esporas, y paredes celulares

En su mayoría, los hongos son multicelulares y forman un entramado de filamentos denominados *hifas*, a partir de las cuales se forman esporas asexuales (Figura 17.19). Las hifas están formadas por paredes celulares tubulares que rodean la membrana citoplasmática. Las hifas fúngicas a menudo están septadas, es decir, con paredes que dividen cada hifa en células separadas. Sin embargo en algunos casos la célula vegetativa de una hifa fúngica contiene más de un núcleo (es *cenocítica*); con frecuencia pueden encontrarse cientos de núcleos, como consecuencia de repetidas divisiones sin formación de septos. Cada filamento de una hifa crece fundamentalmente por su extremo, mediante extensión de la célula terminal (Figura 17.19).

Las hifas habitualmente crecen juntas sobre una superficie y forman masas compactas, macroscópicamente visibles, denominadas colectivamente *micelio* (Figura 17.20a). A partir del tapiz miceliar, algunas hifas pueden formar ramas que se extienden hacia arriba sobre la superficie, y en el extremo de estas hifas aéreas se forman las esporas denominadas *conidios* (Figura 17.20b). Los conidios son esporas asexuales que

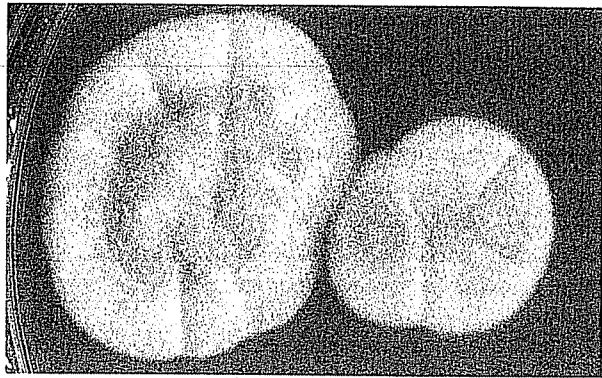


(a)



(b)

**Figura 17.19 Estructura fúngica y crecimiento.** (a) Fotografía con el microscopio óptico de un moho típico. Las estructuras esféricas en los extremos de las hifas aéreas son esporas asexuales (conidios). (b) Diagrama del ciclo de vida de un moho. Los conidios pueden ser dispersados por el viento o por animales y tienen unos 2  $\mu\text{m}$  de ancho.



(a)



(b)

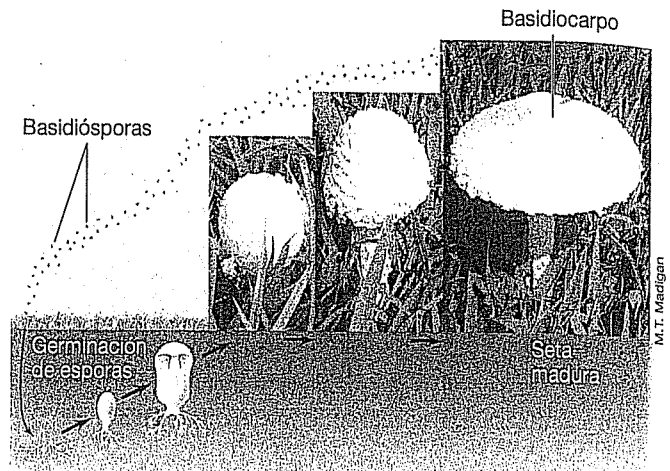
**Figura 17.20 Hongos filamentosos.** (a) Colonias de una especie del ascomiceto *Aspergillus*, crecidas en una placa de agar. Obsérvese la apariencia de la masa de células filamentosas (el micelio) y las esporas asexuales que le dan a la colonia ese aspecto polvoriento y mate. (b) Conidióforo y conidios de *Aspergillus fumigatus* (Figura 17.19). El conidióforo tiene unos 300  $\mu\text{m}$  de largo y los conidios unos 3  $\mu\text{m}$  de ancho.

a menudo están pigmentadas de color negro, verde, rojo, amarillo o marrón (Figura 17.20). Los conidios dan al micelio un aspecto polvoriento (Figura 17.20a) y sirven para la dispersión del hongo a nuevos hábitats. Algunos hongos forman estructuras reproductivas macroscópicas denominadas *cuerpos fructíferos* (por ejemplo las *setas*), en las que se producen millones de esporas y desde las cuales se pueden dispersar por el viento, el agua o los animales (Figura 17.21). En contraste con los hongos que desarrollan micelio, algunos otros crecen como organismos unicelulares; estos hongos se denominan *levaduras*.

La mayoría de las paredes celulares fúngicas contiene **quitina**, que es un polímero de *N*-acetilglucosamina. La quitina se dispone en las paredes celulares formando haces microfibrilares, como sucede con la celulosa en las paredes celulares de plantas, dando consistencia estructural a esta formación. En algunas paredes celulares de hongos, otros polisacáridos, como por ejemplo mananos, galactosanos o incluso celulosa, pueden suplementar o sustituir a la quitina. Las paredes celulares fúngicas están habitualmente compuestas de un 80-90 % de polisacáridos, además de una matriz compuesta por pequeñas cantidades de proteínas, lípidos, polifosfatos e iones inorgánicos, que cementan la pared.

### Simbiosis y patogenicidad

La mayoría de las plantas dependen de los hongos para que les faciliten la adquisición de los minerales del suelo. Los hongos



**Figura 17.21 Ciclo de vida de un basidiomiceto.** Las setas se desarrollan típicamente en el interior del suelo emergiendo a la superficie rápidamente (normalmente en una noche), en respuesta a un incremento de la humedad. Las fotos corresponden a fases en la formación de una seta común (véase también Sección 17.14).

forman asociaciones simbióticas con las raíces de las plantas, que se denominan *micorrizas* (palabra que significa literalmente «raíces hongo»). Los hongos de micorrizas establecen un contacto íntimo con las raíces y ayudan a la planta a obtener del suelo fosfato y otros minerales y también agua. A cambio, los hongos obtienen nutrientes de la raíz, como por ejemplo azúcares (→ Figura 22.24). Existen dos tipos de asociaciones tipo micorrizas. Uno son las *ectomicorrizas*, que se forman típicamente entre hongos basidiomicetos (Sección 17.14) y las raíces de plantas leñosas. Otro tipo de asociación son las *endomycorrizas*, que se forman entre los hongos glomeromicetos (Sección 17.12) y muchas plantas herbáceas (no leñosas). Algunos hongos también forman asociaciones simbióticas con cianobacterias y con algas verdes. Estas asociaciones se denominan *líquenes* y parecen costras coloreadas crecidas sobre las superficies de árboles y rocas. Se presentan datos adicionales sobre la biología de las micorrizas y los líquenes en las Secciones 22.1 y 22.5, respectivamente.

Los hongos pueden invadir y causar enfermedades en plantas y animales. Los hongos patógenos de plantas ocasionan daños considerables a plantas y cosechas en todo el mundo y, en particular, las cosechas de frutas y cereales sufren pérdidas anuales significativas como consecuencia de las infecciones por hongos. En humanos las enfermedades causadas por hongos se denominan *micosis* y pueden variar desde molestias menores que se curan con facilidad, como el pie de atleta, hasta micosis sistémicas potencialmente mortales, como la histoplasmosis. En la Sección 32.2 se describen algunas enfermedades causadas por hongos en los humanos.

### MINIRREVISIÓN

- \* ¿Qué son los conidios? Diferencie entre conidio, micelio e hifa.
- \* ¿Qué es la quitina y dónde se presenta en los hongos?
- \* Establezca diferencias entre micorrizas y líquenes.

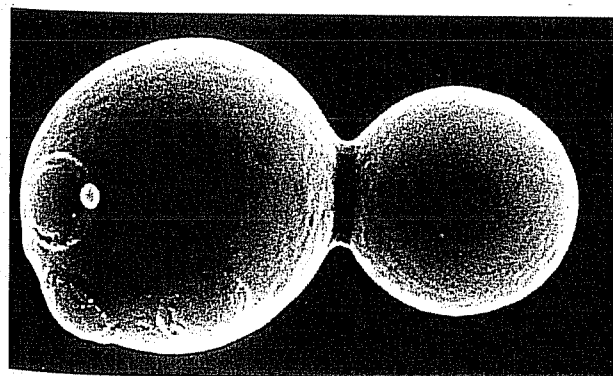
## 17.10 Reproducción y filogenia de los hongos

Los hongos se reproducen de modo asexual por alguna de estas tres maneras distintas: (1) mediante el crecimiento y extensión de las hifas filamentosas; (2) mediante la producción de esporas asexuales (conidios: Figuras 17.20 y 17.21) o (3) por simple división celular como en las levaduras con yemas (Figura 17.22). La mayoría de los hongos también forman esporas sexuales como parte de un elaborado ciclo vital. Durante tiempo se pensó que algunos hongos, como el conocido moho *Penicillium* (productor del antibiótico penicilina), eran incapaces de tener una fase sexual, y que solamente se reproducían mediante conidios. Pero recientemente se ha visto que *Penicillium* (y probablemente muchos otros hongos de su clase taxonómica, los *Deuteromycetes*) presenta una fase sexual en su ciclo de vida.

### Esporas sexuales de hongos

Algunos hongos producen esporas como resultado de la reproducción sexual. Las esporas se desarrollan por la fusión de gametos unicelulares o bien por la fusión de hifas especializadas denominadas *gametangios*. Alternativamente, las esporas sexuales pueden originarse por la fusión de dos células haploides para dar lugar a una célula diploide; esta célula diploide sufre meiosis y mitosis para producir esporas haploides individuales. Dependiendo del grupo, se pueden producir distintos tipos de esporas sexuales. Las esporas formadas dentro de un saco cerrado (asca) se denominan *ascósporas*. Muchas levaduras producen ascósporas y analizaremos esta situación en la Sección 17.13 cuando presentemos el ciclo de vida de la levadura común de panadería, *Saccharomyces cerevisiae*. Las esporas sexuales producidas en los extremos de estructuras en forma de maza (basidios) se denominan *basidiósporas* (Figuras 17.21 y 17.30c). Las *zigósporas*, producidas por zigomicetos como el moho común del pan, *Rhizopus* (Sección 17.12), son estructuras visibles macroscópicamente que se forman mediante la fusión de hifas e intercambio genético. Finalmente, la zigospora madura produce esporas asexuales que se dispersan por el aire y germinan para formar nuevo micelio fúngico. Los hongos quitridios producen esporas sexuales móviles llamadas *zoósporas*.

Las esporas sexuales de los hongos son típicamente resistentes a la desecación, al calentamiento, a la congelación y a



J. Forsdyke/SPL/Photo Researchers

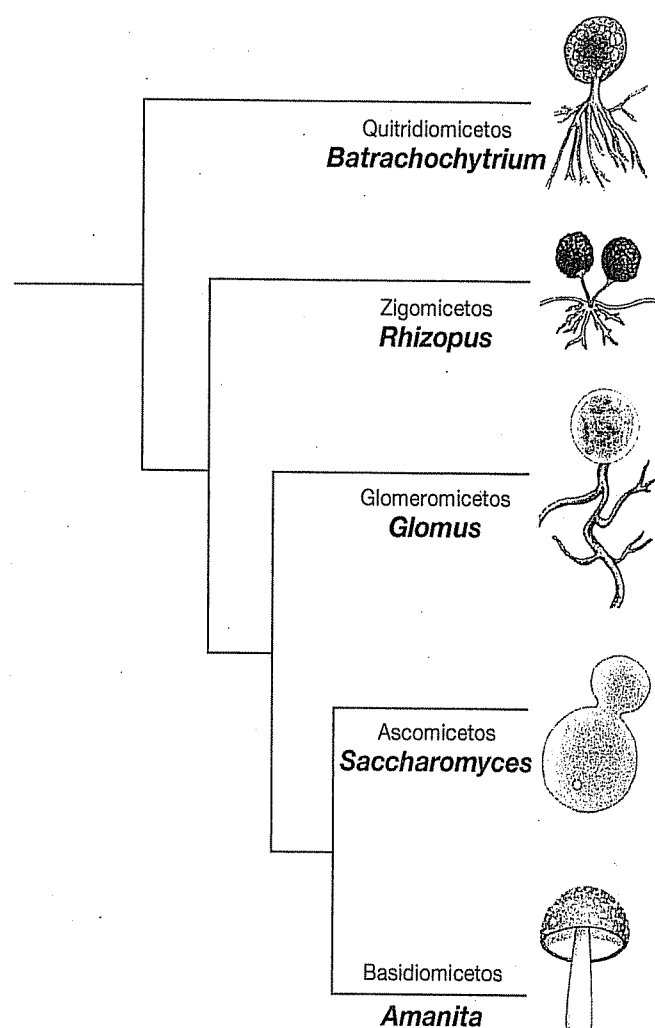
**Figura 17.22** La levadura del pan y la cerveza *Saccharomyces cerevisiae* (ascomicetos). En esta microfotografía coloreada del microscopio electrónico de barrido se observa la división por gemación y las cicatrices de gemaciones previas. Una célula aislada tiene unos 6  $\mu\text{m}$  de diámetro.

algunos productos químicos. Sin embargo, ni las esporas sexuales ni las asexuales de los hongos son tan resistentes al calor como las endósporas bacterianas (↔ Sección 2.16). Tanto las esporas sexuales como las asexuales de un hongo pueden germinar y desarrollar nuevas hifas y micelios.

### La filogenia de los hongos

Los hongos comparten un antecesor común con los animales que es más reciente que cualquier otro grupo de organismos eucariotas (Figura 17.3). Se cree que los hongos y los animales se separaron hace aproximadamente 1.500 millones de años. Se considera que el linaje fúngico más antiguo lo constituyen los quitridiomycetos, un grupo inusual en el que las células producen esporas flageladas (zoósporas, Sección 17.11). Por tanto, la falta de flagelo en la mayoría de los hongos nos indica que la movilidad es una característica que se ha perdido en distintos momentos en los diferentes linajes fúngicos.

La Figura 17.23 presenta una imagen detallada de la filogenia de los hongos en el árbol evolutivo. La filogenia mostrada, que se basa en la comparación de secuencias del RNA 18S (empleado para resolver entre eucariotas relaciones próximas, más bien que distantes; véase la Sección 17.2) define varios grupos distintos de hongos: los quitridiomycetos, zigomicetos,



**Figura 17.23** Filogenia de los hongos. Este árbol filogenético basado en la secuencia del gen que codifica el RNA ribosómico 18S, muestra las relaciones entre los grandes grupos (filums) de hongos. En el árbol, se indica un género típico para cada grupo.



glomeñomicetos, ascomicetos y basidiomicetos. La Figura 17.23 también apoya la idea de que los quitridiomycetos están filogenéticamente más cercanos a la raíz del árbol filogenético respecto a los demás grupos de hongos y que los grupos de hongos más alejados de la raíz son los basidiomicetos, que incluyen las setas (Figuras 17.21 y 17.30), y los ascomicetos, que incluye las levaduras como *Saccharomyces* (Figura 17.22) y los mohos como *Aspergillus* (Figura 17.20).

### MINIRREVISIÓN

- ¿Por qué *Penicillium* es económicamente importante?
- ¿Cuáles son las principales diferencias entre conidios y ascósporas?
- ¿Con qué grupo de macroorganismos están los hongos más estrechamente relacionados?

## 17.11 Chytridiomycetes

**Géneros principales:** *Allomyces*, *Batrachochytrium*

Los quitridiomycetos o *quitridios*, son el primer linaje divergente de hongos (Figura 17.23). Su nombre hace referencia a la estructura de sus cuerpos fructíferos («pequeño tiesto»), que contiene sus esporas sexuales (*zoósporas*). Estas esporas son inusuales entre las esporas fúngicas porque son flageladas y móviles, y por tanto ideales para su dispersión en los ambientes acuáticos, que son en general de agua dulce o suelos húmedos, donde estos organismos se encuentran habitualmente.

Se conocen muchas especies de quitridios, algunos de los cuales son unicelulares, mientras que otros forman colonias con hifas. Incluyen formas de vida libre que degradan material orgánico, como *Allomyces* y también parásitos de animales, plantas y protistas. *Batrachochytrium dendrobatidis* es un quitridio que causa la quitridiomycosis en ranas (Figura 17.24), una enfermedad en la que el hongo infecta la epidermis de la rana e interfiere con su capacidad de respirar a través de la piel. Los hongos quitridios se han relacionado con la muerte generalizada de anfibios por todo el mundo, posiblemente como consecuencia del incremento en la temperatura ambiental asociada al calentamiento global. Se cree que las temperaturas más cálidas han mejorado las condiciones ambientales para los quitridios y

en consecuencia es más frecuente que estos entren en contacto con las ranas. Otros factores podrían estar contribuyendo a la mortalidad de ranas, lo que incluye una mayor susceptibilidad de estos anfibios a la infección por quitridios, debida a la pérdida de sus hábitats y a la contaminación ambiental del agua.

Algunos quitridios son anaerobios estrictos, una propiedad que es poco común entre los eucariotas, y se encuentran en el rumen de animales rumiantes, es decir, en la porción del aparato digestivo donde tiene lugar la hidrólisis de la celulosa y polisacáridos relacionados (↗ Sección 22.7). Por ejemplo, el quitridio *Neocallimastix* habita en el rumen y obtiene energía de la fermentación de azúcares produciendo ácidos, alcohol y  $H_2$ . Las células de *Neocallimastix* carecen de mitocondrias pero contienen hidrogenosomas que ayudan a este estilo de vida fermentativo degradando el piruvato hasta acetato más  $CO_2$  y  $H_2$  (↗ Figura 2.64).

Algunos aspectos sin resolver de la filogenia de los quitridios sugieren que este grupo no es monofilético. Varios organismos actualmente aceptados como quitridios podrían estar más relacionados con especies pertenecientes a otros grupos de hongos, como por ejemplo los zigomicetos. Como sucede con otros protistas, hay muchos aspectos de la evolución de los hongos que todavía desconocemos.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Qué grupo animal ha sido muy afectado por los quitridios?
- ¿Qué característica distingue a los quitridios de otros hongos?
- ¿Qué propiedad fisiológica poco usual presenta el quitridio *Neocallimastix*?

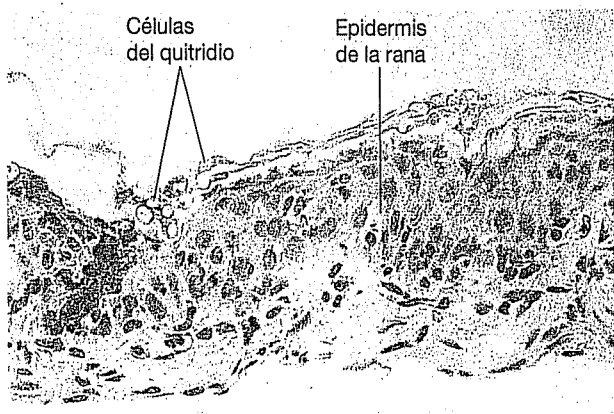
## 17.12 Zigomicetos y Glomeromicetos

**Géneros principales:** *Rhizopus*, *Encephalitozoon*, *Glomus*

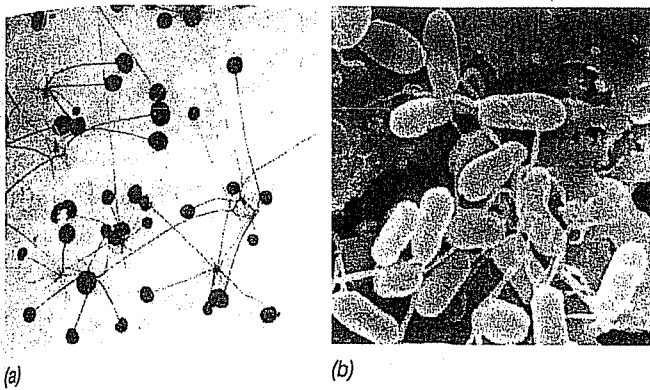
Se consideran aquí dos grupos de hongos, los zigomicetos, conocidos principalmente por su papel en el deterioro de alimentos, y los glomeromicetos, que son importantes por establecer varias asociaciones como micorrizas. Los zigomicetos se suelen encontrar en el suelo o en materiales vegetales en descomposición mientras que los glomeromicetos se encuentran formando simbiosis radicales en las plantas. Todos estos hongos son cenocíticos (multinucleados) y una propiedad común a todos ellos es la formación de esporas sexuales llamadas *zigósporas* (Sección 17.10).

### *Rhizopus*, el moho común del pan

El moho negro del pan *Rhizopus* (Figura 17.25a) es un zigomiceto común. Este organismo desarrolla un ciclo de vida complejo que incluye reproducción tanto sexual como asexual. Durante la fase asexual el micelio forma esporangios, dentro de los cuales se producen esporas haploides. Cuando se liberan, estas esporas se dispersan y acaban germinando, dando lugar a un micelio que crece vegetativamente. Durante la fase sexual, gametangios miceliares de diferente tipo sexual (análogos a macho y hembra, véase la Sección 17.3) se fusionan para formar una célula con dos núcleos que se llama *zigósporangio* y que puede mantenerse latente y resistir la sequedad y otras condiciones desfavorables. Cuando las condiciones son favorables, los diferentes



**Figura 17.24 Quitridiomycetos.** Células del quitridio *Batrachochytrium dendrobatidis* teñidas de rosa creciendo en la superficie de la epidermis de una rana.



**Figura 17.25** Zigomicetos y microsporidios. (a) Micelio de *Rhizopus* con esporangios esféricos que contienen esporas asexuales. (b) Micrografía con el microscopio electrónico de barrido de células de *Encephalitozoon intestinalis*.

núcleos haploides se fusionan para formar núcleos diploides, que sufren meiosis produciendo esporas haploides. Como en la fase asexual, la liberación de las esporas, que en este caso no son genéticamente idénticas, permite la dispersión del organismo para su crecimiento vegetativo en forma de hifas.

### Microsporidios y glomeromicetos

Los microsporidios son minúsculos (2-5  $\mu\text{m}$ ) organismos unicelulares, parásitos obligados de animales y de protistas. Teniendo en cuenta la secuenciación de genes del RNA 18S y su carencia de mitocondrias, se consideró con anterioridad que representaban un linaje muy antiguo de *Eukarya*. Sin embargo, la secuenciación de diversos genes y proteínas indica que los microsporidios están estrechamente relacionados con los zigomicetos (Figura 17.3).

Los microsporidios se han adaptado a un estilo de vida parasítico mediante la eliminación o pérdida de varios rasgos clave de la biología eucariota; están incluso más simplificados estructuralmente que otros eucariotas carentes de mitocondrias. Por ejemplo, el microsporidio *Encephalitozoon* (Figura 17.25b) carece de todo orgánulo, incluyendo el aparato de Golgi y los hidrogenosomas (↔ Figura 2.60) y tiene un genoma muy pequeño. El genoma de *Encephalitozoon* solo tiene 2,9 Mbp y unos 2.000 genes (esto significa que tiene 1,5 Mbp y 2.600 genes menos que el genoma de la bacteria *Escherichia coli*). El genoma de *Encephalitozoon* no tiene genes para rutas metabólicas básicas, como la del ciclo del ácido cítrico, lo que implica que este patógeno tiene que depender en gran medida de su hospedador, incluso para los procesos metabólicos más básicos. *Encephalitozoon* causa enfermedades crónicas y debilitantes en el intestino, pulmones, ojos, músculos y algunos órganos internos pero no es común entre adultos sanos con un sistema inmune normal. Sin embargo, las enfermedades por microsporidios aparecen actualmente con incrementada frecuencia en individuos inmunocomprometidos, como los pacientes con sida, o con aquellos a los que se administran terapias de larga duración con agentes inmunosupresores.

Los glomeromicetos son un grupo singular y relativamente pequeño de hongos simbióticos, cuyas especies forman asociaciones con plantas llamadas *endomycorrizas* (Sección 17.9 y ↔ Sección 22.5). El 80 % o más de las plantas terrestres forman estas asociaciones en las que las hifas del hongo penetran en la

célula vegetal y ayudan a la planta mediante el suministro de minerales del suelo en contraprestación al carbono fijado por la planta. Como simbiotes vegetales, los glomeromicetos pueden haber jugado un importante papel en la capacidad de las plantas vasculares primitivas para colonizar nuevas tierras. Parece que estos hongos se reproducen solamente de modo asexual y presentan hifas de naturaleza cenocítica. Las esporas de *Glomus* (Figura 17.23), un género importante formador de endomicorrizas, pueden recogerse de las raíces de plantas cultivadas y emplearse como inóculo para asegurar asociaciones simbióticas vigorosas en otros cultivos.

### MINIRREVISIÓN

- Compare los hábitats de los zigomicetos y de los glomeromicetos.
- ¿Qué es peculiar del genoma de los microsporidios?
- ¿Cómo favorece *Glomus* la adquisición de nutrientes por las plantas?

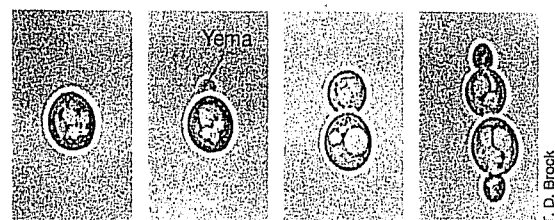
## 17.13 Ascomicetos

**Géneros principales:** *Saccharomyces*, *Candida*, *Aspergillus*

Los ascomicetos son un grupo grande y variado de hongos, que varían desde especies unicelulares, como la levadura *Saccharomyces* que se utiliza en panadería (Figura 17.26 y Figura 17.22), hasta especies de crecimiento filamentosas, como el moho común *Aspergillus* (Figura 17.20). El grupo de los ascomicetos, cuyos representantes se encuentran en ambientes acuáticos y terrestres, reciben su nombre de la producción de *ascas*, células en las que dos núcleos haploides de diferente tipo sexual se fusionan, formando un núcleo diploide que sufre meiosis para formar ascósporas haploides. Además de producir ascósporas, los ascomicetos se reproducen asexualmente mediante la producción de conidios que se forman por mitosis en el extremo de hifas especializadas denominadas *conidióforos* (Figura 17.20). En la naturaleza son frecuentes levaduras saprofitas y levaduras patógenas, como *Candida albicans*. Aquí nos centraremos en la levadura *Saccharomyces* como ascomiceto representativo.

### *Saccharomyces cerevisiae*

Las células de *Saccharomyces* y de otros ascomicetos unicelulares son normalmente esféricas, ovales o cilíndricas y su división celular se produce por gemación. En el proceso de gemación, la nueva célula se forma como una pequeña excrescencia de la célula



**Figura 17.26** Crecimiento por gemación de *Saccharomyces cerevisiae*. Se muestra una serie temporal de fotografías bajo el microscopio de contraste de fase de la división por gemación, a partir de una única célula. Obsérvese el núcleo pronunciado. Una célula de *S. cerevisiae* tiene unos 6  $\mu\text{m}$  de diámetro.

progenitora; esta yema va engrosándose gradualmente y se acaba separando de la célula progenitora (Figuras 17.22 y 17.26).

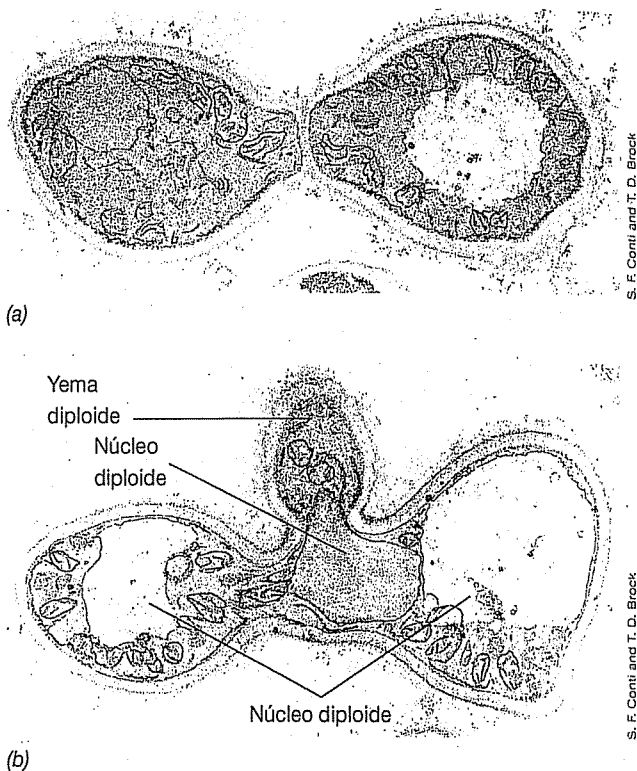
Las células de levadura son mucho más grandes que las células bacterianas y pueden distinguirse microscópicamente de los procariotas gracias a su mayor tamaño y a la presencia obvia de estructuras intracelulares como el núcleo o vacuolas citoplasmáticas (Figura 17.26). Las levaduras prosperan en hábitats donde hay azúcares disponibles, como en frutas, flores o la corteza de los árboles. La mayoría de las levaduras son anaerobias facultativas, capaces tanto de un metabolismo totalmente aerobio como de un metabolismo fermentativo. Una serie de especies de levaduras viven en simbiosis con animales, especialmente insectos y otras cuantas especies son patógenas de animales y de humanos (↪ Sección 32.2). Las levaduras de mayor relevancia comercial son las levaduras panaderas y cerveceras, que son especies del género *Saccharomyces*. La levadura *S. cerevisiae* ha sido estudiada como modelo de eucariota durante muchos años y fue el primer eucariota en tener su genoma completamente secuenciado (↪ Sección 6.6)

### Tipos de apareamiento y reproducción sexual en *Saccharomyces*

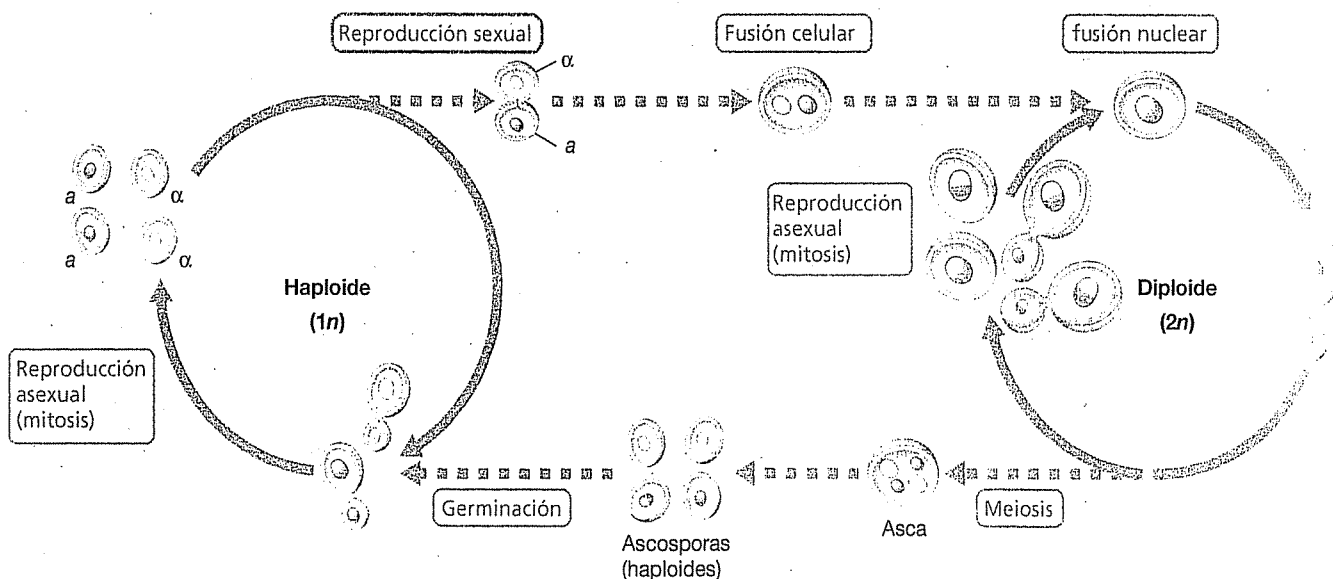
*Saccharomyces* presenta reproducción sexual mediante un proceso en el cual se fusionan dos células de levadura. Dentro de la célula producto de dicha fusión, denominada *zigoto*, ocurre una meiosis y acaban formándose ascósporas. El ciclo de vida de *S. cerevisiae* se describe en la Figura 17.27. Las células de *S. cerevisiae* pueden crecer vegetativamente en fase haploide o diploide. *S. cerevisiae* forma dos tipos diferentes de células haploides llamados *tipos sexuales* o tipos de apareamiento, que se designan como  $\alpha$  (alfa) y como  $a$  (codificados por los genes  $\alpha$  y  $a$ ), y que son análogos a los gametos masculinos y femeninos. Los genes  $\alpha$  y  $a$  regulan respectivamente la producción del factor  $\alpha$  y del factor  $a$  que son hormonas peptídicas secretadas por la levadura durante el apareamiento. Estas hormonas se unen a las células del tipo de apareamiento opuesto, e inducen cambios en su superficie celular que permiten que las células se fusionen. Una vez que el apareamiento se ha completado, los núcleos

se fusionan y forman un cigoto diploide (Figura 17.28). El cigoto crece vegetativamente por gemación y en condiciones de limitación de nutrientes, sufrirá meiosis y de nuevo producirá ascósporas (Figura 17.27).

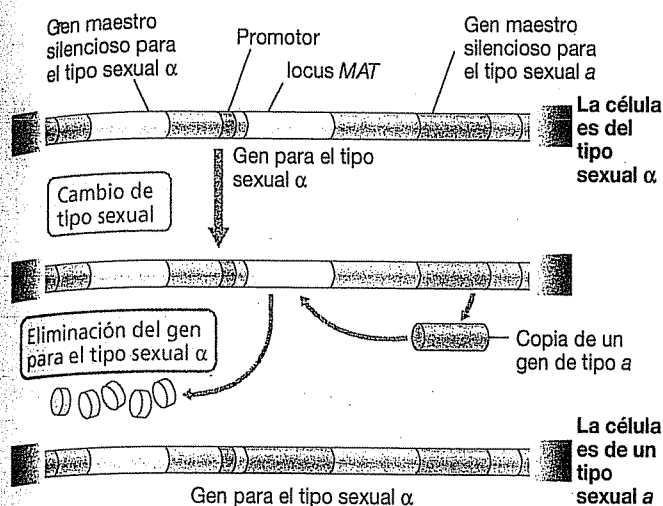
Las células haploides de *S. cerevisiae* están genéticamente determinadas para ser de tipo  $a$  o de tipo  $\alpha$ , pero son capaces



**Figura 17.28** Fotografía con el microscopio electrónico del proceso de apareamiento de la levadura ascomiceto *Hansenula wingei*. (a) Dos células se han fusionado en el punto de contacto y cada una ha emitido protuberancias en dirección a la otra. (b) Estadio tardío del apareamiento. El núcleo de las dos células se ha fusionado y se ha formado una yema diploide en ángulo recto a las células fusionadas. Esta yema se acaba separando y convirtiéndose en el progenitor de una línea celular diploide. Una célula de *Hansenula* tiene unos 10  $\mu\text{m}$  de diámetro.



**Figura 17.27** Ciclo de vida de una levadura ascomiceto típica, *Saccharomyces cerevisiae*. Las células pueden crecer vegetativamente como haploides por largo tiempo, o como células diploides antes de que el ciclo de vida (flechas de puntos) genere la forma genética alternativa.



**Figura 17.29** El mecanismo de casete permite la conversión del tipo sexual de una levadura ascomiceto de  $\alpha$  a  $a$ . El casete insertado en el locus MAT determina el tipo sexual. El proceso es reversible de modo que una levadura  $a$  también puede convertirse a  $\alpha$ .

de cambiar su tipo sexual. Este cambio de tipo sexual se produce cuando el gen activo que es determinante del tipo de apareamiento es sustituido por uno de los dos genes normalmente inactivos, como se muestra en la Figura 17.29. Existe un único sitio en uno de los cromosomas de *S. cerevisiae* denominado locus MAT (del inglés *mating type*, o tipo de apareamiento), en el cual puede insertarse alternativamente el gen  $a$  o el gen  $\alpha$ . En este locus, el promotor MAT controla la transcripción del gen allí insertado. Si el gen  $a$  está ocupando el locus, entonces la célula presenta el tipo sexual  $a$ , mientras que si el locus está ocupado por el gen  $\alpha$ , la célula presenta el tipo sexual  $\alpha$ . En otro sitio del genoma de la levadura hay copias sin expresar de los genes  $a$  y  $\alpha$ , que es la fuente de donde proceden los genes que acaban insertados en el locus MAT. Para que se produzca el cambio de tipo sexual (Figura 17.29) el gen correspondiente,  $a$  o  $\alpha$ , se copia a partir del sitio silencioso y se inserta en el locus MAT, sustituyendo al gen que estuviera presente. El gen determinante del tipo de apareamiento a sustituir se escinde y se elimina, y el nuevo gen se inserta en su lugar. Solo se transcribe el gen insertado en el locus MAT, independientemente de cuál de los dos genes sea. Resulta por tanto posible que en un cultivo puro de *S. cerevisiae*, derivado de una célula aislada, las células del cultivo se aparean si ocurre un cambio del tipo sexual en una o más células del cultivo.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Las ascósporas son haploides o diploides?
- Explique cómo una sola célula haploide de *Saccharomyces* puede llegar a producir una célula diploide.

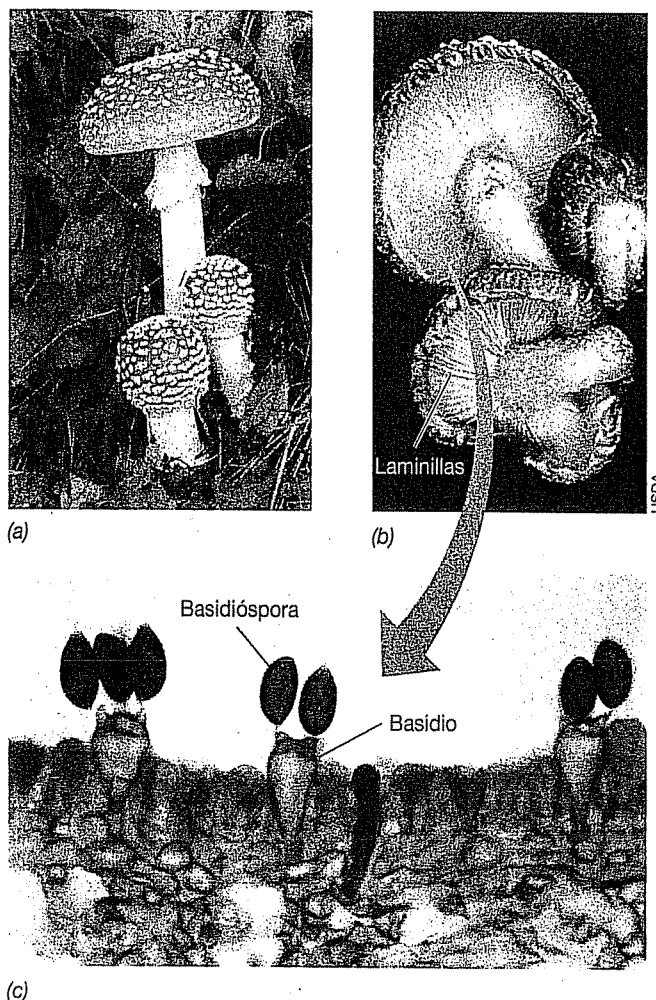
## 17.14 Setas y otros basidiomicetos

**Géneros principales:** *Agaricus*, *Amanita*

Los basidiomicetos son un gran grupo de hongos, con más de 30.000 especies descritas. Muchas de ellas son conocidas comúnmente como setas, algunas de las cuales son comestibles, como

*Agaricus*, que se produce comercialmente, mientras que otras como *Amanita* son extremadamente venenosas (Figura 17.30a). El grupo de los basidiomicetos también incluye los pedos de lobo, los tizones, las royas y un patógeno importante de la especie humana, *Cryptococcus* (→ Sección 32.2). La característica común de los basidiomicetos es el *basidio*, una estructura en la que se forman las basidiósporas mediante meiosis. El basidio (que significa «pequeño pedestal») (Figura 17.30c) da su nombre a este grupo.

Durante la mayor parte de su existencia, un hongo de este tipo vive como un sencillo micelio haploide, que crece vegetativamente en el suelo, sobre restos de hojas o troncos en descomposición. Lo que produce la estructura visible de estos hongos, en forma de la tan familiar seta, es la fase sexual reproductiva de los basidiomicetos (Figuras 17.21 y 17.30). En este proceso, micelios haploides de tipos sexuales distintos se fusionan para formar un micelio dicariótico (con dos núcleos por célula) cuyo rápido crecimiento sobrepasa a los micelios haploides parentales. Cuando las condiciones resultan favorables, normalmente después de un corto período de tiempo con clima húmedo y frío, el micelio dicariótico se transforma en el *basidiocarpo* o cuerpo fructífero, empezando como una masa micelial que se diferencia en una pequeña estructura subterránea en forma de botón y que acaba expandiéndose hasta convertirse en el basidiocarpo



**Figura 17.30** Setas. (a) El basidiomiceto *Amanita*, una seta muy venenosa. (b) Laminillas en la cara inferior del cuerpo fructífero de la seta que contienen los basidios portadores de esporas. (c) Fotografía con el microscopio óptico de basidios y basidiósporas de la seta *Coprinus*.



aéreo maduro que podemos ver y que denominamos seta (Figuras 17.21 y 17.30). Los basidios dicarióticos, localizados en la superficie inferior del basidiocarpo, sobre unas laminillas denominadas *himenios* unidas al sombrero de la seta (Figura 17.30b, c), experimentan la fusión de ambos núcleos, formando basidios con núcleos diploides. Las dos rondas de división meiótica generan cuatro núcleos haploides en el basidio, cada uno de los cuales da lugar a una basidióspora. Las basidiósporas,

genéticamente distintas, se dispersan por el viento hacia nuevos hábitats para recomenzar el ciclo, germinando en condiciones favorables y creciendo como micelios haploides (Figura 17.21).

### MINIRREVISIÓN

- ¿Qué basidiomicetos son comestibles?
- ¿Las basidiósporas son haploides o diploides?

## IV • Algas rojas y verdes

Finalizamos nuestra revisión de la diversidad microbiana eucariota con las **algas**. Como hemos dicho, solo las algas rojas y las algas verdes se originaron por un suceso de endosimbiosis primaria, mientras que otros protistas con cloroplastos fueron el resultado de una endosimbiosis secundaria (Figuras 17.2 y 17.3). Aquí nos centraremos en las algas verdes y las algas rojas, un grupo grande y variado de organismos eucariotas que contienen clorofila y que llevan a cabo fotosíntesis oxigénica.

### 17.15 Algas rojas

**Géneros principales:** *Polysiphonia*, *Cyanidium*, *Galdieria*

Las algas rojas, también llamadas *rodofíceas*, se encuentran principalmente en hábitats marinos, aunque unas pocas especies viven en hábitats terrestres o de agua dulce. Incluyen tanto formas unicelulares como pluricelulares, y algunas de estas últimas son macroscópicas.

#### Propiedades básicas

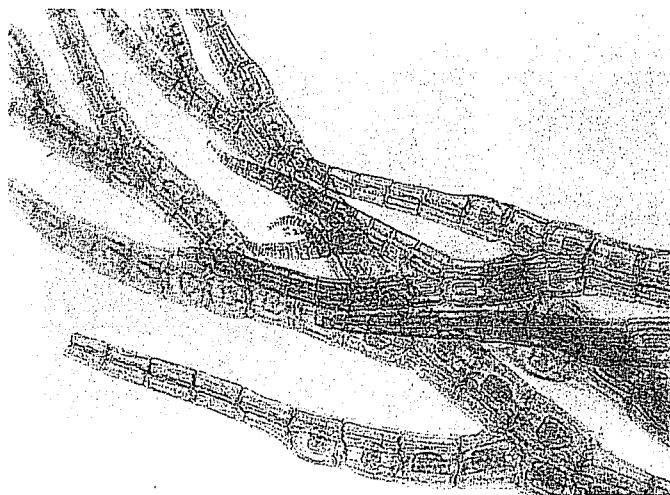
Las algas rojas son fotótrofas y contienen clorofila *a*; son notables entre las algas porque sus cloroplastos carecen de clorofila *b* y contienen ficobiliproteínas, los principales pigmentos captadores de luz de las cianobacterias (↗ Sección 13.2). El color rojizo de muchas algas rojas (Figura 17.31) se debe a la ficoeritrina, un pigmento accesorio que enmascara el color verde de la clorofila. Este pigmento se presenta junto con ficocianina y aloficocianina en estructuras llamadas *ficobilisomas*, componentes

captadores de luz (antenas) de las cianobacterias. A gran profundidad en los ambientes acuáticos donde penetra poca luz, las células producen más ficoeritrina y son de un rojo más oscuro, mientras que aquellas especies que viven en aguas someras tienen frecuentemente menos ficoeritrina y pueden llegar a ser verdes (véase la Figura 17.32).

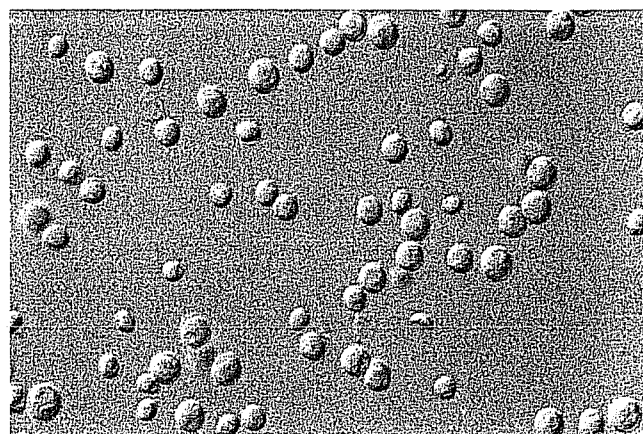
La mayoría de las especies de algas rojas son multicelulares y carecen de flagelos. Algunas están incluidas entre las grandes algas marinas y sirven de fuente de agar, el polisacárido usado como agente solidificante en medios de crecimiento para bacteriología, y de otros agentes espesantes y solidificantes empleados en la industria alimentaria. Otras especies, como las del género *Porphyra*, se recolectan y se secan para la preparación de sushi. Algunas especies de algas rojas pueden ser filamentosas, con forma de hoja o incluso corallinas (parecidas al coral). Estas algas rojas corallinas juegan un papel importante en el desarrollo de los arrecifes de coral y ayudan a reforzar los arrecifes frente al daño de las olas (↗ Sección 22.14)

#### *Cyanidium* y organismos relacionados

También se conocen especies unicelulares de algas rojas. Un grupo de ellas, miembros de las *Cianidiales*, que incluyen los géneros *Cyanidium*, *Cyanidioschyzon* y *Galdieria* (Figura 17.32), viven en manantiales termales ácidos a temperaturas que rondan entre los 35 °C y los 56 °C y valores de pH que varían entre 0,5 y 4,0; en estas condiciones extremas no puede vivir ningún otro microorganismo fotótrofo (ni incluso los fotótrofos



**Figura 17.31** *Polysiphonia*, un alga roja filamentosamente marina. Fotografía con el microscopio óptico. *Polysiphonia* crece unida a la superficie de plantas marinas. Las células son de unos 150 µm de ancho.



**Figura 17.32** *Galdieria*, un alga roja unicelular. Esta alga vive a pH bajo y elevadas temperaturas en manantiales termales. Las células tienen unos 25 µm de diámetro y son de color verdeazulado más bien que rojo véase la página 583 sobre las interesantes propiedades del genoma de *Galdieria*.



anoxigénicos). Las algas rojas unicelulares son inusuales por varios otros motivos. Por ejemplo, las células de *Cyanidioschyzon merolae* son inusualmente pequeñas (1-2  $\mu\text{m}$  de diámetro) para ser eucariotas y además el genoma de esta especie, de aproximadamente 16,5 Mbp, es uno de los más pequeños conocidos entre los eucariotas fotótrofos.

### MINIRREVISIÓN

- ¿Qué características relacionan las cianobacterias con las algas rojas?
- ¿Qué propiedades fisiológicas presenta *Galdieria* para vivir en su hábitat?

## 17.16 Algas verdes

**Géneros principales:** *Chlamydomonas*, *Volvox*

Las algas verdes, también llamadas *clorofíceas*, tienen cloroplastos con clorofila *a* y *b*, lo que les confiere su color verde característico, pero carecen de ficobilinas (Figuras 17.31 y 17.32), por lo que no desarrollan las coloraciones de las algas rojas. Su composición de pigmentos fotosintéticos es similar a la de plantas, con las que se encuentran filogenéticamente muy relacionadas. Existen dos grupos principales de algas verdes: las clorofitas, entre las que se cuentan las algas unicelulares *Chlamydomona*

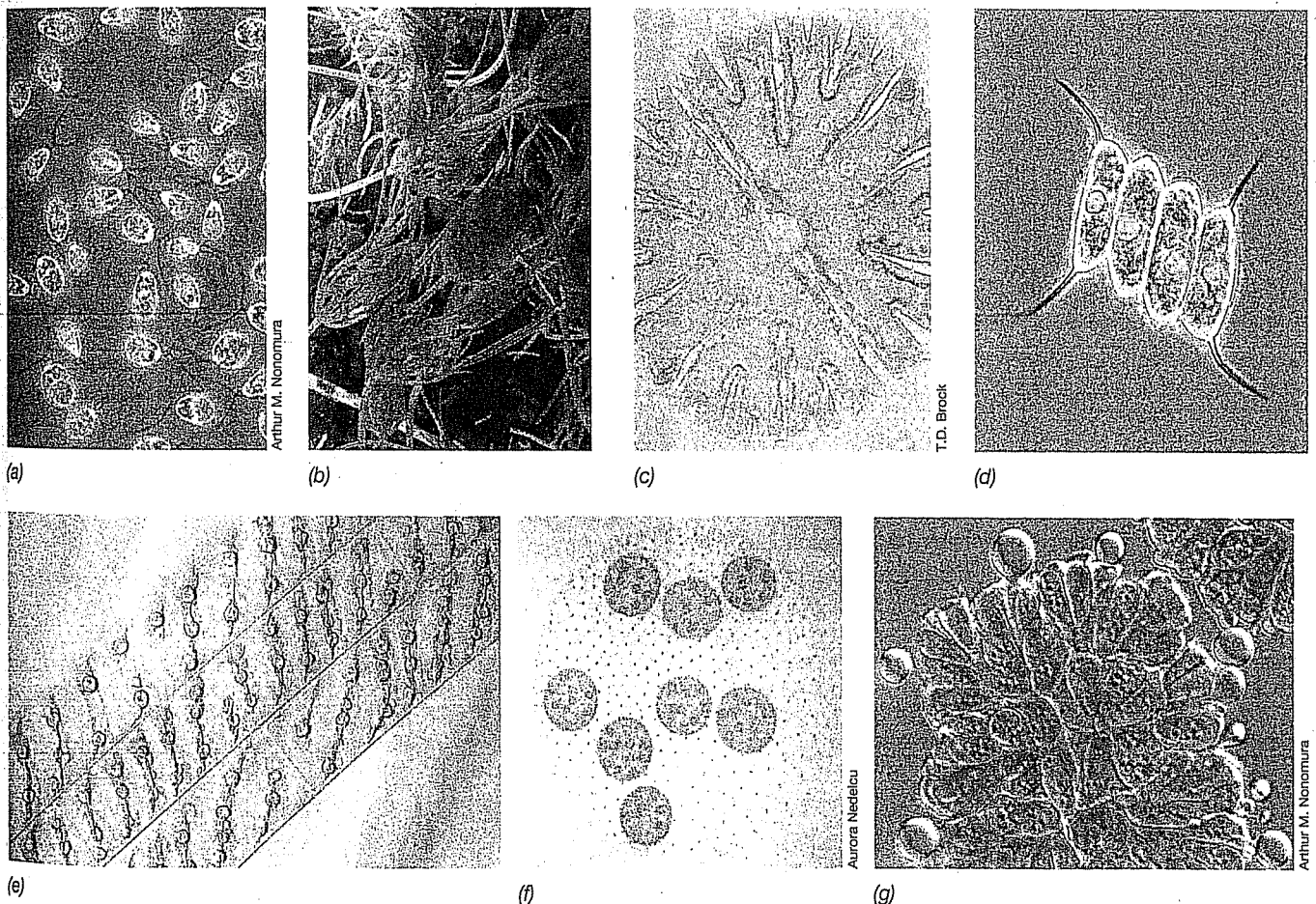
y *Dunaliella* (Figura 17.33a) y las carofitas, como *Chara* (Figura 17.33b), organismos macroscópicos que forman el grupo más relacionado con las plantas terrestres.

La mayoría de las algas unicelulares viven en agua dulce, aunque también pueden vivir en suelos húmedos o en la nieve, a la que confieren un color rosado (véase Figura 5.22), o como simbioses en los líquenes (véase Sección 22.1). La clorofitas presentan variadas morfologías y pueden ser unicelulares (Figura 17.33a, c); filamentosas, con células individuales dispuestas una tras otra (Figura 17.33e); **coloniales**, en forma de agregados celulares (Figura 17.33f) y multicelulares, como en el alga marina *Ulva*. La mayoría tiene un ciclo de vida complejo, con estadios reproductivos sexuales y asexuales.

### Algas verdes microscópicas y coloniales

Uno de los eucariotas más pequeños conocidos es el alga verde *Ostreococcus tauri*, un miembro unicelular habitual del fitoplancton marino (véase Sección 19.10), que presenta un diámetro celular de aproximadamente 2  $\mu\text{m}$ . *Ostreococcus tauri* también es notable por poseer el genoma más pequeño de cualquier eucariota fotótrofo conocido, con aproximadamente 12,6 Mbp. Así, *Ostreococcus* sirve como organismo modelo para la investigación sobre la evolución por reducción genómica y la especialización en eucariotas.

*Volvox* (Figura 17.33f) es un alga verde con organización colonial. Esta alga forma colonias compuestas por varios cientos



**Figura 17.33 Algas verdes.** (a) Un alga verde unicelular y flagelada, *Dunaliella*. Cada célula mide aproximadamente 5  $\mu\text{m}$  de ancho. (b) El alga verde *Chara*, con aspecto de planta. (c) *Micrasterias*. Esta célula aislada multilobulada mide aproximadamente 100  $\mu\text{m}$  de ancho. (d) *Scenedesmus*, formando paquetes de cuatro células. (e) *Spirogyra*, un alga filamentosas con células de unos 20  $\mu\text{m}$  de ancho. Obsérvense los cloroplastos verdes en forma de espiral. (f) Colonia de *Volvox carteri*, con ocho colonias hijas. (g) El alga verde productora de petróleo *Botryococcus braunii*. Advértanse las gotas de aceite excretado que rodean la célula.

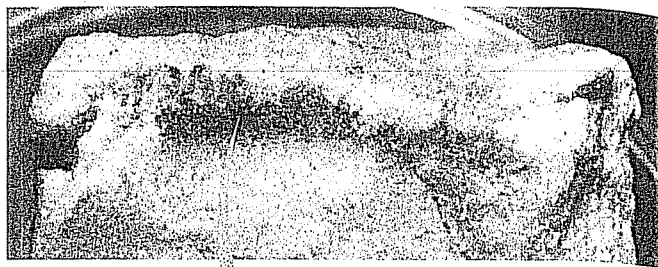
de células flageladas, que están implicadas en movilidad y en fotosíntesis, y por otras células especializadas en la reproducción. Las células de una colonia de este organismo se comunican por finas hebras de citoplasma que permiten a la colonia completa nadar de un modo coordinado. *Volvox* es un organismo modelo para la investigación de los mecanismos genéticos que controlan la multicelularidad y el reparto de funciones entre las células de organismos pluricelulares.

Algunas algas verdes coloniales son fuentes potenciales de biocombustibles. Por ejemplo, el alga verde colonial *Botryococcus braunii* secreta hidrocarburos de cadena larga ( $C_{30}$ - $C_{36}$ ) que tienen la consistencia del crudo de petróleo (Figura 17.33g). Cerca del 30 % del peso seco de *B. braunii* representa este tipo de petróleo, por lo que ha habido gran interés en la utilización de este producto, y otros similares producidos por algas, como fuente renovable de energía. Hay pruebas de estudios con biomarcadores que muestran que las reservas de petróleo se originaron de algas verdes similares a *B. braunii* que se depositaron en tiempos antiguos en el fondo de lagos. Por tanto, si pudieran resolverse los problemas de escalado para la producción comercial de petróleo por algas verdes, sería posible que parte del consumo mundial de petróleo tuviera su origen en la fotosíntesis de estas algas verdes.

### Fotótrofos endolíticos

Algunas algas verdes crecen dentro de las rocas. Estos fotótrofos *endolíticos* (*endo* significa «dentro de») viven en rocas porosas, por ejemplo en aquellas que contienen cuarzo y normalmente se encuentran en las capas más superficiales de las rocas (Figura 17.34). Las comunidades de fotótrofos endolíticos son más frecuentes en ambientes secos como los desiertos o en ambientes fríos y secos como la Antártida. Por ejemplo, en los valles secos antárticos, donde la temperatura y la humedad son muy bajas (⇒ Figura 5.21d), vivir dentro de las rocas presenta sus ventajas. Las rocas se calientan por el sol y el agua de la nieve fundida puede ser absorbida y retenida dentro de la roca por períodos de tiempo más o menos largos, proporcionando la humedad necesaria para crecer. Además, el agua absorbida por las rocas porosas hace a la roca más transparente, proporcionando más luz a las capas de algas.

Una gran variedad de fotótrofos pueden formar comunidades endolíticas, incluyendo a las cianobacterias y a varias algas verdes (Figura 17.34). Además de ser fotótrofos de vida libre, las algas verdes y las cianobacterias coexisten con los hongos en comunidades endolíticas de líquenes (⇒ Sección 22.1 para información sobre la simbiosis tipo líquen). El metabolismo y



(a)



(b)

**Figura 17.34 Fotótrofos endolíticos.** (a) Fotografía de una roca caliza de la región Dry Valleys de la Antártida, abierta para mostrar la capa de algas verdes endolíticas. (b) Fotografía con el microscopio óptico del alga verde *Trebouxia*, un alga endolítica de amplia distribución.

el crecimiento de estas comunidades en el interior de las rocas va erosionando lentamente a la roca, favoreciendo la formación de grietas donde puede entrar el agua que, mediante varios ciclos de congelación y descongelación, acaba partiendo la roca y creando nuevos hábitats para la colonización microbiana. La roca descompuesta forma así el suelo desnudo que puede mantener el desarrollo de comunidades vegetales y de animales en medios donde las condiciones ambientales de temperatura, humedad, y otros factores, lo permitan.

### MINIREVISIÓN

- ¿Qué propiedades fotótrofas relacionan a las algas verdes con las plantas?
- ¿Qué resulta inusual en las algas verdes *Ostreococcus*, *Volvox*, y *Botryococcus*?
- ¿Qué son los fotótrofos endolíticos?

## IDEAS PRINCIPALES

**17.1** • El cloroplasto es un orgánulo metabólico muy importante en eucariotas cuya función es llevar a cabo la fotosíntesis, y también la mitocondria o el hidrogenosoma, que funcionan en la respiración o en la fermentación. Estos orgánulos fueron originalmente bacterias que establecieron una residencia permanente dentro de las células (endosimbiosis).

**17.2** • Las secuencias de genes del RNA ribosómico no proporcionan un árbol filogenético de los *Eukarya* tan fiable como el que deriva de otros genes o proteínas. El árbol multigenético moderno de los eucariotas muestra la aparición de una importante radiación de la diversidad eucariótica poco tiempo después de los procesos simbióticos que condujeron a la aparición de la mitocondria.

**17.3** • Las diplomónadas como *Giardia* son protistas unicelulares, flagelados y no fotótrofos. Los parabasálidos como *Trichomonas* son patógenos de la especie humana, que contienen grandes genomas carentes de intrones.

**17.4** • Los euglenozoos son protistas unicelulares y flagelados, algunos de los cuales son fotótrofos. Este grupo incluye importantes patógenos humanos como *Trypanosoma*, y algunos no patógenos muy estudiados como *Euglena*.

**17.5** • Los alveolados comprenden tres grupos: los ciliados, los dinoflagelados y los apicomplejos. La mayoría de los ciliados y dinoflagelados son organismos con formas libres, mientras que los apicomplejos son parásitos estrictos de animales.

**17.6** • Los estramenópilos son protistas que tienen un flagelo con finas extensiones en forma de pelos. Incluyen los oomicetos, las diatomeas y las algas pardas y las crisofíceas.

**17.7** • Los cercozoos y radiolarios son dos grupos relacionados de protistas. Los cercozoos incluyen los cloracniofitos y los foraminíferos fotótrofos, mientras que los radiolarios son quimiorganotrofos.

**17.8** • Los amebozoos son protistas que usan pseudópodos para el movimiento y la alimentación. Dentro de los amebozoos están las gimnamebas, las entamebas y los hongos mucosos. Los hongos mucosos plasmodiales forman masas protoplásmicas móviles, mientras que los hongos mucosos celulares son células individuales que se agregan formando cuerpos fructíferos que liberan esporas.

**17.9** • Los hongos incluyen mohos, setas y levaduras. Además de la filogenia, los hongos se diferencian de otros protistas por la posesión de una pared celular fuerte, la producción de esporas y la falta de movilidad.

**17.10** • Los hongos producen varias esporas sexuales, como ascósporas, basidiósporas y zigósporas. Desde el punto de vista filogenético, los hongos son los más

próximos a los animales, y los quitridiomicetos representan el linaje más antiguo de los hongos.

**17.11** • Los quitridios son fundamentalmente hongos acuáticos y, en el árbol filogenético basado en el rRNA 18S, son los que ocupan la zona más basal respecto a los demás grupos fúngicos conocidos. Algunos quitridios son patógenos de anfibios.

**17.12** • Los zigomicetos forman hifas cenocíticas y presentan tanto reproducción sexual como asexual. El moho del pan *Rhizopus* es un buen ejemplo. Los microsporidios, que antes se pensó que eran un linaje antiguo de los *Eukarya*, están estrechamente relacionados con los zigomicetos. Los glomeromicetos son hongos que forman asociaciones de tipo endomicorriza con plantas.

**17.13** • Los ascomicetos son un grupo amplio y diverso de hongos saprofitas. Algunos, como *Candida albicans*, pueden ser patógenos para la especie humana. Hay dos tipos sexuales en la levadura *Saccharomyces cerevisiae*, y las células pueden presentar uno u otro tipo por un mecanismo de cambio genético.

**17.14** • Los basidiomicetos incluyen setas, pedos de lobo, tizones, y royas. Se reproducen vegetativamente como micelio haploide y muestran reproducción sexual mediante fusión de tipos sexuales y formación de basidiósporas haploides.

**17.15** • Las algas rojas suelen ser marinas y varían de unicelulares a multicelulares. Su color rojo se debe al pigmento ficoeritrina, un pigmento clave en las cianobacterias, que está presente en sus cloroplastos.

**17.16** • Las algas verdes son comunes en ambientes acuáticos y pueden ser unicelulares, filamentosas, coloniales o multicelulares. Un alga verde unicelular, *Ostreococcus*, tiene el genoma más pequeño conocido de los eucariotas fotótrofos, mientras el alga verde *Volvox* es un modelo de fotótrofo colonial.

MasteringMicrobiology®

Revise lo que sabe y descubra lo que ha aprendido con MasteringMicrobiology. Acceda a material de estudio, revisiones de los capítulos, animaciones y tutoriales de microbiología práctica en el Área de Estudio y asegúrese de que ha asimilado todo el contenido de este capítulo.

## GLOSARIO DE TÉRMINOS

**Algas:** eucariotas fotótrofos, tanto microorganismos como macroorganismos.

**Cenocítico:** presencia de múltiples núcleos en hifas fúngicas sin septos.

**Ciliados:** protistas caracterizados en parte por una rápida movilidad,

impulsada por numerosos apéndices cortos denominados cilios.

**Colonial:** forma de crecimiento de ciertos protistas y algas verdes según la cual varias células viven juntas y cooperan para su alimentación, desplazamiento o

reproducción; es una forma primitiva de multicelularidad.

**Conidios:** esporas asexuales de hongos.

**Endosimbiosis secundaria:** adquisición de una célula de alga verde o roja por parte de una célula eucariota ya portadora de mitocondrias.

**Fagocitosis:** mecanismo para ingerir alimento sólido en el cual una porción de la membrana citoplasmática rodea la partícula de alimento y la introduce en el interior de la célula.

**Hipótesis endosimbiótica:** la idea de que una bacteria con metabolismo respiratorio y una cianobacteria se incorporaron establemente en otro tipo celular para constituir, respectivamente, las mitocondrias y los cloroplastos de las células eucarióticas.

**Hongo mucoso:** protista no fotótrofo que carece de pared celular y se agrega para formar estructuras fructíferas (hongos mucosos celulares) o masas de protoplasma (hongos mucosos acelulares).

**Hongos:** microorganismos eucariotas no fotótrofos con paredes celulares rígidas.

**Levadura:** forma unicelular de varios hongos.

**Protistas:** microorganismos eucariotas unicelulares; pueden ser flagelados

o carecer de flagelos, fotótrofos o no fotótrofos, y la mayoría de ellos carecen de pared celular; incluyen algas y protozoos.

**Quitina:** un polímero de *N*-acetilglucosamina que se encuentra habitualmente en la pared celular de los hongos.

**Seta:** el cuerpo fructífero aéreo, o basidiocarpio, de los hongos basidiomicetos.

## PREGUNTAS DE REPASO

1. Si la estreptomycinina bloquea la síntesis de proteínas en los orgánulos, ¿qué nos indica esto acerca de la relación de los orgánulos con las bacterias? (Sección 17.1)
2. Diferencie entre endosimbiosis primaria y secundaria. ¿Qué grupos de protistas derivan de una u otra de estas formas de endosimbiosis? (Sección 17.1)
3. Examine el árbol filogenético de la vida en la Figura 1.6b. ¿De qué modo y por qué difiere del árbol de la Figura 17.3? (Sección 17.2)
4. ¿En qué se diferencian las diplomonadas de los parabasalidos? (Sección 17.3)
5. ¿Qué característica morfológica une a los cinetoplastidos con los euglenidos? (Sección 17.4)
6. ¿Qué organismo origina las mareas rojas y por qué este organismo es tóxico? (Sección 17.5)
7. Respecto a sus pigmentos fotosintéticos, ¿en qué se parecen las algas pardas y las crisofíceas? (Sección 17.6)
8. ¿Qué rasgo morfológico relaciona a los cercozoos con los radiolarios y los distingue de otros protistas? (Sección 17.7)
9. Aunque tanto *Dictyostelium* como *Physarum* son hongos mucosos, se diferencian en aspectos importantes. Explique esto (Sección 17.8).
10. ¿Cuál es la principal diferencia entre un moho y una levadura? (Sección 17.9)
11. Indique los diferentes tipos de esporas sexuales en los hongos. Los conidios, ¿son esporas sexuales o asexuales? (Sección 17.10)
12. ¿En qué se diferencian los quitridios de otros hongos? (Sección 17.11)
13. ¿Cuál es la principal propiedad ecológica de los glomeromicetos? (Sección 17.12)
14. ¿Cómo se determina el tipo sexual de una levadura? (Sección 17.13)
15. ¿Qué característica morfológica une a los basidiomicetos y donde se encuentra? (Sección 17.14)
16. ¿En qué tipo de hábitats es probable encontrar algas rojas? (Sección 17.15)
17. ¿Qué une a las algas verdes con las plantas? (Sección 17.16)

## EJERCICIOS PRÁCTICOS

1. Explique por qué el proceso de endosimbiosis puede considerarse a la vez como un suceso antiguo y como un suceso reciente. ¿Qué ventajas puede proporcionar la endosimbiosis al endosimbionte y al hospedador?
2. Resuma las pruebas a favor de la endosimbiosis. ¿Cómo pudo aparecer la hipótesis endosimbiótica antes de la era de la biología molecular? ¿Cómo ha apoyado la biología molecular esta hipótesis?

