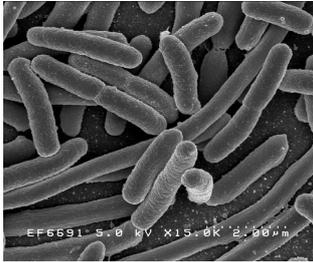


# Bacteria

Bacteria	
	
<i>Escherichia coli</i> aumentada 15.000 veces.	
Clasificación científica	
<b>Dominio:</b>	<b>Bacteria</b>
Filos	
Acidobacteria Actinobacteria Aquificae Bacteroidetes Chlamydiae Chlorobi Chloroflexi Chrysiogenetes Cyanobacteria Deferribacteres Deinococcus-Thermus Dictyoglomi Fibrobacteres Firmicutes Fusobacteria Gemmatimonadetes Lentisphaerae Nitrospirae Planctomycetes Proteobacteria Spirochaetes Thermodesulfobacteria Thermomicrobia Thermotogae Verrucomicrobia	

Las **bacterias** son microorganismos unicelulares que presentan un tamaño de unos pocos micrómetros (entre 0,5 y 5  $\mu\text{m}$ , por lo general) y diversas formas incluyendo esferas (cocos), barras (bacilos) y hélices (espirilos). Las bacterias son procariotas y, por lo tanto, a diferencia de las células eucariotas (de animales, plantas, hongos, etc.), no tienen el núcleo definido ni presentan, en general, orgánulos membranosos internos. Generalmente poseen una pared celular compuesta de peptidoglicano. Muchas bacterias disponen de flagelos o de otros sistemas de desplazamiento y son móviles. Del estudio de las bacterias se encarga la bacteriología, una rama de la microbiología.

Las bacterias son los organismos más abundantes del planeta. Son ubicuas, se encuentran en todos los hábitats terrestres y acuáticos; crecen hasta en los más extremos como en los manantiales de aguas calientes y ácidas, en desechos radioactivos,<sup>[1]</sup> en las profundidades tanto del mar como de la corteza terrestre. Algunas bacterias pueden incluso sobrevivir en las condiciones extremas del espacio exterior. Se estima que se pueden encontrar en torno a 40

millones de células bacterianas en un gramo de tierra y un millón de células bacterianas en un mililitro de agua dulce. En total, se calcula que hay aproximadamente  $5 \times 10^{30}$  bacterias en el mundo.<sup>[2]</sup>

Las bacterias son imprescindibles para el reciclaje de los elementos, pues muchos pasos importantes de los ciclos biogeoquímicos dependen de éstas. Como ejemplo cabe citar la fijación del nitrógeno atmosférico. Sin embargo, solamente la mitad de los filos conocidos de bacterias tienen especies que se pueden cultivar en el laboratorio,<sup>[1]</sup> por lo que una gran parte (se supone que cerca del 90%) de las especies de bacterias existentes todavía no ha sido descrita.

En el cuerpo humano hay aproximadamente diez veces tantas células bacterianas como células humanas, con una gran cantidad de bacterias en la piel y en el tracto digestivo.<sup>[3]</sup> Aunque el efecto protector del sistema inmunitario hace que la gran mayoría de estas bacterias sea inofensiva o beneficiosa, algunas bacterias patógenas pueden causar enfermedades infecciosas, incluyendo cólera, sífilis, lepra, tifus, difteria, escarlatina, etc. Las enfermedades bacterianas mortales más comunes son las infecciones respiratorias, con una mortalidad sólo para la tuberculosis de cerca de dos millones de personas al año.<sup>[4]</sup>

En todo el mundo se utilizan antibióticos para tratar las infecciones bacterianas. Los antibióticos son efectivos contra las bacterias ya que inhiben la formación de la pared celular o detienen otros procesos de su ciclo de vida. También se usan extensamente en la agricultura y la ganadería en ausencia de enfermedad, lo que ocasiona que se esté generalizando la resistencia de las bacterias a los antibióticos. En la industria, las bacterias son importantes en procesos tales como el tratamiento de aguas residuales, en la producción de queso, yogur, mantequilla, vinagre, etc., y en la fabricación de medicamentos y de otros productos químicos.<sup>[5]</sup>

Aunque el término bacteria incluía tradicionalmente a todos los procariontes, actualmente la taxonomía y la nomenclatura científica los divide en dos grupos. Estos dominios evolutivos se denominan Bacteria y Archaea (arqueas).<sup>[6]</sup> La división se justifica en las grandes diferencias que presentan ambos grupos a nivel bioquímico y en aspectos estructurales.

## Historia de la bacteriología

La existencia de microorganismos fue conjeturada a finales de la Edad Media. En el *Canon de medicina* (1020), Abū Alī ibn Sīnā (Avicenna) planteaba que las secreciones corporales estaban contaminadas por *multitud de cuerpos extraños infecciosos* antes de que una persona cayera enferma, pero no llegó a identificar a estos cuerpos como la primera causa de las enfermedades. Cuando la peste negra (peste bubónica) alcanzó al-Ándalus en el siglo XIV, Ibn Khatima e Ibn al-Jatib escribieron que las enfermedades infecciosas eran causadas por entidades contagiosas que penetraban en el cuerpo humano.<sup>[7][8]</sup> Estas ideas sobre el contagio como causa de algunas enfermedades se volvió muy popular durante el Renacimiento, sobre todo a través de los escritos de Girolamo Fracastoro.<sup>[9]</sup>

Las primeras bacterias fueron observadas por Anton van Leeuwenhoek en 1683 usando un microscopio de lente simple diseñado por él mismo.<sup>[10]</sup> Inicialmente las



Anton van Leeuwenhoek, la primera persona que observó una bacteria a través de un microscopio.

denominó *animalículos* y publicó sus observaciones en una serie de cartas que envió a la Royal Society.<sup>[11][12][13]</sup> El nombre de *bacteria* fue introducido más tarde, en 1828, por Ehrenberg. Deriva del griego βακτήριον *-a*, *bacterion -a*, que significa *bastón pequeño*.<sup>[14]</sup>



Enfermos de cólera.

Louis Pasteur demostró en 1859 que los procesos de fermentación eran causados por el crecimiento de microorganismos, y que dicho crecimiento no era debido a la generación espontánea, como se suponía hasta entonces. (Ni las levaduras, ni los mohos, ni los hongos, organismos normalmente asociados a estos procesos de fermentación, son bacterias). Pasteur, al igual que su contemporáneo y colega Robert Koch, fue uno de los primeros defensores de la *teoría germinal de las enfermedades infecciosas*.<sup>[15]</sup> Robert Koch fue pionero en la microbiología médica, trabajando con diferentes enfermedades infecciosas, como

el cólera, el ántrax y la tuberculosis. Koch logró probar la *teoría germinal de las enfermedades infecciosas* tras sus investigaciones en tuberculosis, siendo por ello galardonado con el premio Nobel en Medicina y Fisiología, en el año 1905.<sup>[16]</sup> Estableció lo que se ha denominado desde entonces los postulados de Koch, mediante los cuales se estandarizaban una serie de criterios experimentales para demostrar si un organismo era o no el causante de una determinada enfermedad. Estos postulados se siguen utilizando hoy en día.<sup>[17]</sup>

Aunque a finales del siglo XIX ya se sabía que las bacterias eran causa de multitud de enfermedades, no existían tratamientos antibacterianos para combatirlas.<sup>[18]</sup> Fue ya en 1910 cuando Paul Ehrlich desarrolló el primer antibiótico, por medio de unos colorantes capaces de teñir y matar selectivamente a las espiroquetas de la especie *Treponema pallidum*, la bacteria causante de la sífilis.<sup>[19]</sup> Erlich recibió el premio Nobel en 1908 por sus trabajos en el campo de la inmunología y por ser pionero en el uso de tintes y colorantes para detectar e identificar bacterias, base fundamental de las posteriores tinción de Gram y tinción de Ziehl Neelsen.<sup>[20]</sup>

Un gran avance en el estudio de las bacterias fue el descubrimiento realizado por Carl Woese en 1977, de que las arqueas presentan una línea evolutiva diferente a la de las bacterias.<sup>[21]</sup> Esta nueva taxonomía filogenética se basaba en la secuenciación del ARN ribosómico 16S y dividía a los procariotas en dos grupos evolutivos diferentes, en un sistema de tres dominios: Arquea, Bacteria y Eukarya.<sup>[22]</sup>

## Origen y evolución de las bacterias

Los seres vivos se dividen actualmente en tres dominios: bacterias (**Bacteria**), arqueas (**Archaea**) y eucariontes (**Eukarya**). En los dominios **Archaea** y **Bacteria** se incluyen los organismos procariontes, esto es, aquellos cuyas células no tienen un núcleo celular diferenciado, mientras que en el dominio **Eukarya** se incluyen las formas de vida más conocidas y complejas (protistas, animales, hongos y plantas).

El término "*bacteria*" se aplicó tradicionalmente a todos los microorganismos procariontes. Sin embargo, la filogenia molecular ha podido demostrar que los microorganismos procariontes se

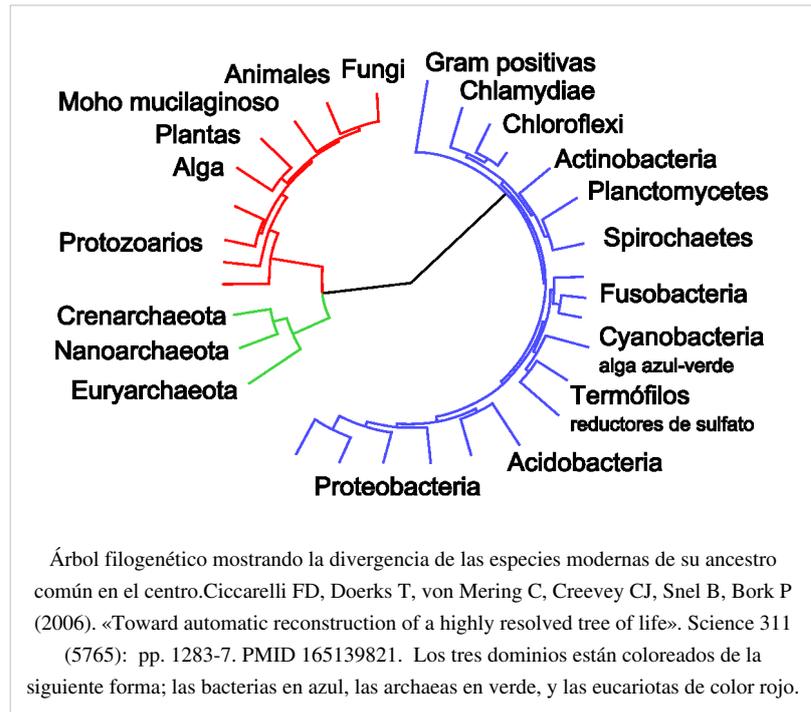
dividen en dos dominios, originalmente denominados *Eubacteria* y *Archaeobacteria*, y ahora renombrados como *Bacteria* y *Archaea*,<sup>[24]</sup> que evolucionaron independientemente desde un ancestro común. Estos dos dominios, junto con el dominio **Eukarya**, constituyen la base del sistema de tres dominios, que actualmente es el sistema de clasificación más ampliamente utilizado en bacteriología.<sup>[25]</sup>

El término *Mónera*, actualmente en desuso, en la antigua clasificación de los cinco reinos significaba lo mismo que procarionte, y así sigue siendo usado en muchos manuales y libros de texto.

Los antepasados de los procariontes modernos fueron los primeros organismos (las primeras células) que se desarrollaron sobre la tierra, hace unos 3.800-4.000 millones años. Durante cerca de 3.000 millones de años más, todos los organismos siguieron siendo microscópicos, siendo probablemente bacterias y arqueas las formas de vida dominantes.<sup>[26][27]</sup> Aunque existen fósiles bacterianos, por ejemplo los estromatolitos, al no conservar su morfología distintiva no se pueden emplear para estudiar la historia de la evolución bacteriana, o el origen de una especie bacteriana en particular. Sin embargo, las secuencias genéticas sí se pueden utilizar para reconstruir la filogenia de los seres vivos, y estos estudios sugieren que arqueas y eucariontes están más relacionados entre sí que con las bacterias.<sup>[28]</sup>

En la actualidad se discute si los primeros procariontes fueron bacterias o arqueas. Algunos investigadores piensan que **Bacteria** es el dominio más antiguo con **Archaea** y **Eukarya** derivando a partir de él,<sup>[25]</sup> mientras que otros consideran que el dominio más antiguo es **Archaea**.<sup>[29]</sup> Se ha propuesto que el ancestro común más reciente de bacterias y arqueas podría ser un hipertermófilo que vivió entre 2.500 y 3.200 millones de años atrás.<sup>[30][31]</sup> En cambio, otros científicos sostienen que tanto **Archaea** como **Eukarya** son relativamente recientes (de hace unos 900 millones de años)<sup>[32][33]</sup> y que evolucionaron a partir de una bacteria Gram-positiva (probablemente una *Actinobacteria*), que mediante la sustitución de la pared bacteriana de peptidoglicano por otra de glicoproteína daría lugar a un organismo *Neomura*.<sup>[34][34]</sup>

Las bacterias también han estado implicadas en la segunda gran divergencia evolutiva, la que separó **Archaea** de **Eukarya**. Se considera que las mitocondrias de los eucariontes proceden de la endosimbiosis de una proteobacteria alfa.<sup>[35][36]</sup> En este caso, el antepasado de los eucariontes, que posiblemente estaba relacionado con las arqueas (el organismo *Neomura*), ingirió una proteobacteria que, al escapar a la digestión, se desarrolló en el citoplasma y dio



lugar a las mitocondrias. Éstas se pueden encontrar en todos los eucariontes, aunque a veces en formas muy reducidas, como en los protistas amitocondriales. Después, e independientemente, una segunda endosimbiosis por parte de algún eucarionte mitocondrial con una cianobacteria condujo a la formación de los cloroplastos de algas y plantas. Se conocen incluso algunos grupos de algas que se han originado claramente de acontecimientos posteriores de endosimbiosis por parte de eucariotas heterótrofos que, tras ingerir algas eucariotas, se convirtieron en plastos de segunda generación.<sup>[37][38]</sup>

## Morfología bacteriana

Las bacterias presentan una amplia variedad de tamaños y formas. La mayoría presentan un tamaño diez veces menor que el de las células eucariotas, es decir, entre 0,5 y 5  $\mu\text{m}$ . Sin embargo, algunas especies como *Thiomargarita namibiensis* y *Epulopiscium fishelsoni* llegan a alcanzar los 0,5 mm, lo cual las hace visibles al ojo desnudo.<sup>[39]</sup> En el otro extremo se encuentran bacterias más pequeñas conocidas, entre las que cabe destacar las pertenecientes al género *Mycoplasma*, las cuales llegan a medir solo 0,3  $\mu\text{m}$ , es decir, tan pequeñas como los virus más grandes.<sup>[40]</sup>

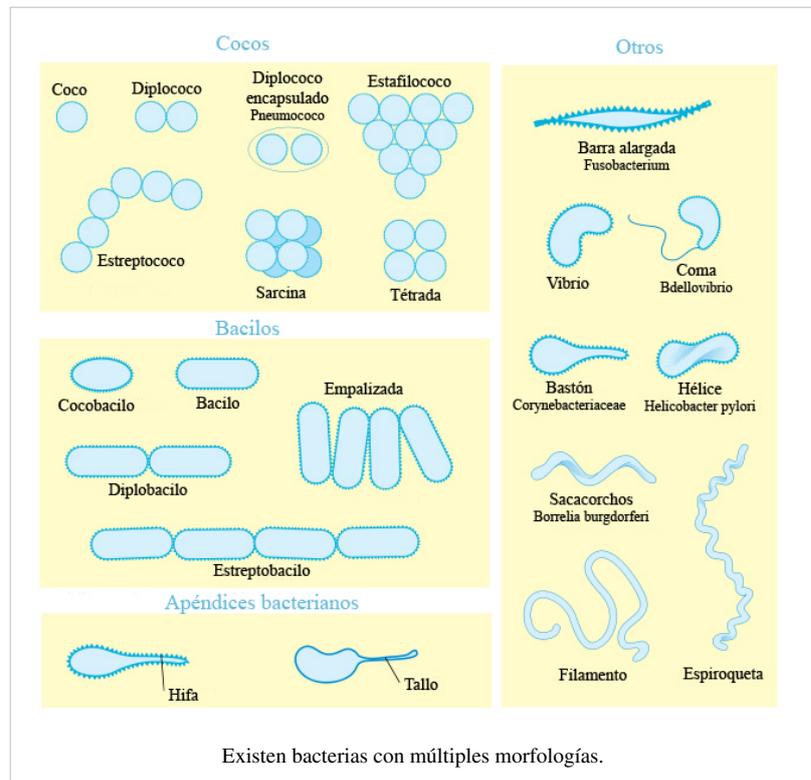
La forma de las bacterias es muy variada y, a menudo, una misma especie adopta distintos tipos morfológicos, lo que se conoce como pleomorfismo. De todas formas, podemos distinguir tres tipos fundamentales de bacterias:

- Coco (del griego *kókkos*, grano): de forma esférica.
  - *Diplococo*: cocos en grupos de dos.
  - *Tetracoco*: cocos en grupos de cuatro.
  - *Streptococo*: cocos en cadenas.
  - *Estafilococo*: cocos en agrupaciones irregulares o en racimo.
- Bacilo (del latín *baculus*, varilla): en forma de bastoncillo.
- Formas helicoidales:
  - *Vibrio*: ligeramente curvados y en forma de coma, judía o cacahuete.
  - *Espirilo*: en forma helicoidal rígida o en forma de tirabuzón.
  - *Espiroqueta*: en forma de tirabuzón (helicoidal flexible).

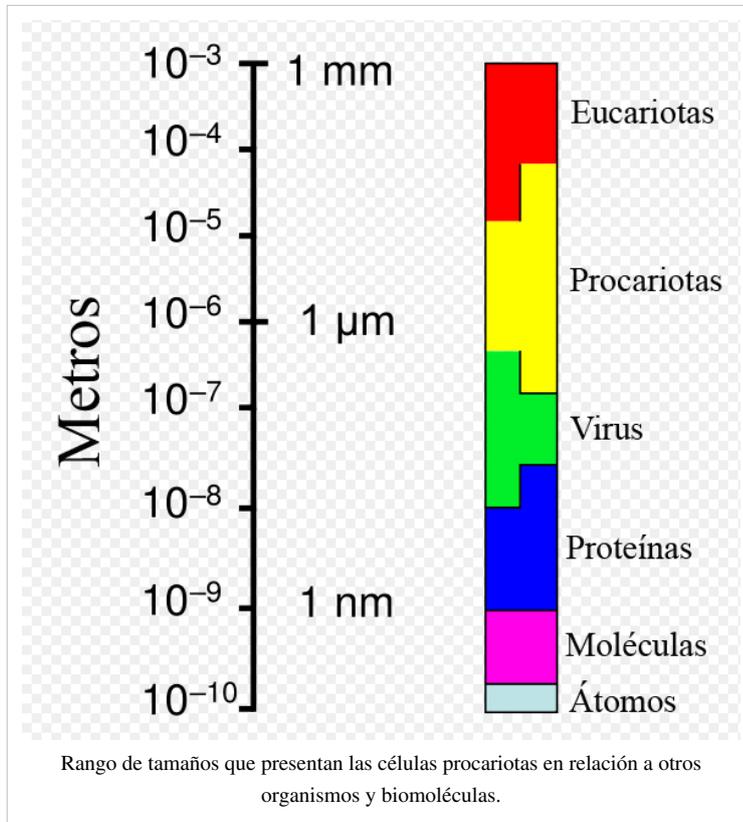
Algunas especies presentan incluso formas tetraédricas o cúbicas.<sup>[41]</sup> Esta amplia variedad de formas es determinada en última instancia por la composición de la pared celular y el citoesqueleto, siendo de vital importancia, ya que puede influir en la capacidad de la bacteria para adquirir nutrientes, unirse a superficies o moverse en presencia de estímulos.<sup>[42][43]</sup>

A continuación se citan diferentes especies con diversos patrones de asociación:

- *Neisseria gonorrhoeae* en forma diploide (por pares).



- Streptococcus en forma de cadenas.
- Staphylococcus en forma de racimos.
- Actinobacteria en forma de filamentos. Dichos filamentos suelen rodearse de una vaina que contiene multitud de células individuales, pudiendo llegar a ramificarse, como el género Nocardia, adquiriendo así el aspecto del micelio de un hongo.<sup>[44]</sup>



Las bacterias presentan la capacidad de anclarse a determinadas superficies y formar un agregado celular en forma de capa denominada biopelícula o biofilme, los cuales pueden tener un grosor que va desde unos pocos micrómetros hasta medio metro. Estas biopelículas pueden congrega diversas especies bacterianas, además de protistas y arqueas, y se caracterizan por formar un conglomerado de células y componentes extracelulares, alcanzando así un nivel mayor de organización o estructura secundaria denominada *microcolonia*, a través de la cual existen multitud de canales que facilitan la difusión de nutrientes.<sup>[45][46]</sup> En ambientes naturales tales como el suelo o la superficie de las plantas, la mayor parte de las bacterias se encuentran ancladas a las superficies en forma de biopelículas.<sup>[47]</sup> Dichas biopelículas deben ser tenidas en cuenta en las infecciones bacterianas crónicas y en los implantes médicos, ya que

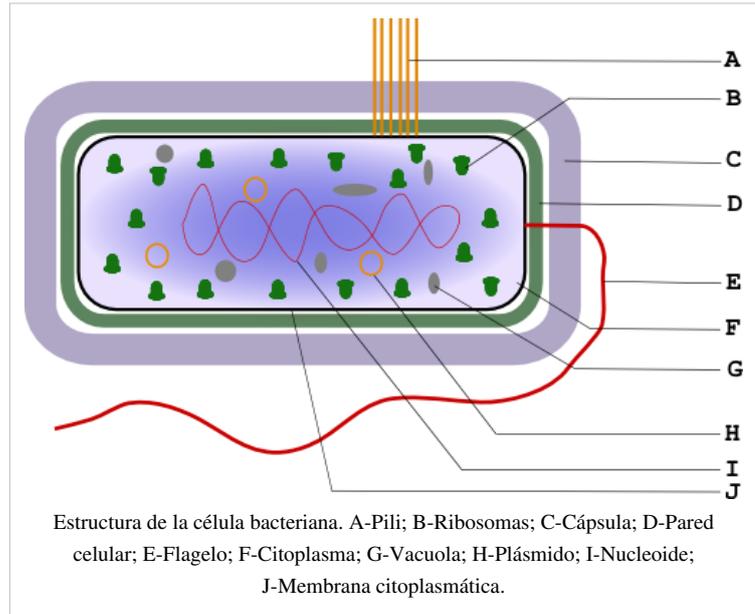
las bacterias que forman estas estructuras son mucho más difíciles de erradicar que las bacterias individuales.<sup>[48]</sup>

Por último, cabe destacar un tipo de morfología más compleja aún, observable en algunos microorganismos del grupo de las mixobacterias. Cuando estas bacterias se encuentran en un medio escaso en aminoácidos son capaces de detectar a las células de alrededor, en un proceso conocido como quorum sensing, en el cual todas las células migran hacia las demás y se agregan, dando lugar a cuerpos fructíferos que pueden alcanzar los 0,5 mm de longitud y contener unas 100.000 células.<sup>[49]</sup> Una vez formada dicha estructura las bacterias son capaces de llevar a cabo diferentes funciones, es decir, se diferencian, alcanzando así un cierto nivel de organización pluricelular. Por ejemplo, entre una y diez células migran a la parte superior del cuerpo fructífero y, una vez allí, se diferencian para dar lugar a un tipo de células latentes denominadas *mixosporas*, las cuales son más resistentes a la desecación y, en general, a condiciones ambientales adversas.<sup>[50]</sup>

## Estructura de la célula bacteriana

Las bacterias son organismos relativamente sencillos. Sus dimensiones son muy reducidas, unos 2  $\mu\text{m}$  de ancho por 7-8  $\mu\text{m}$  de longitud en la forma cilíndrica (bacilo) de tamaño medio; aunque son muy frecuentes las especies de 0,5-1,5  $\mu\text{m}$ .

Carecen de un núcleo delimitado por una membrana aunque presentan un nucleoide, una estructura elemental que contiene una gran molécula circular de ADN. El citoplasma carece de orgánulos delimitados por membranas y de las formaciones protoplasmáticas propias de las células eucariotas. En el citoplasma se pueden apreciar plásmidos, pequeñas moléculas circulares de ADN que coexisten con el

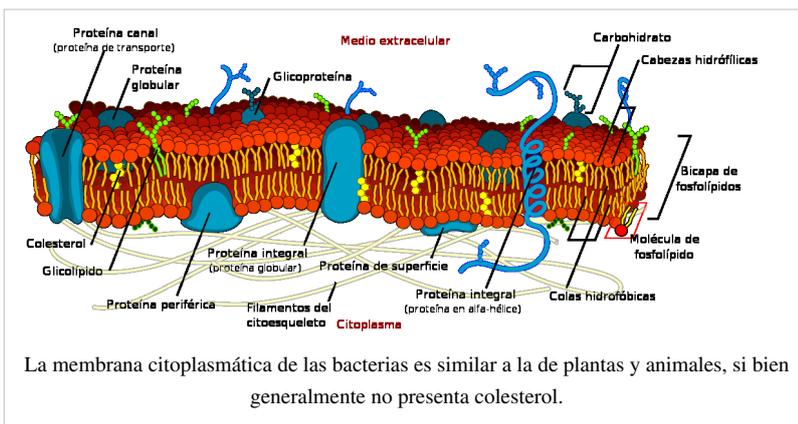


Estructura de la célula bacteriana. A-Pili; B-Ribosomas; C-Cápsula; D-Pared celular; E-Flagelo; F-Citoplasma; G-Vacuola; H-Plásmido; I-Nucleoide; J-Membrana citoplasmática.

nucleoide, contienen genes y son comúnmente usados por las bacterias en la conjugación. El citoplasma también contiene vacuolas (gránulos que contienen sustancias de reserva) y ribosomas (utilizados en la síntesis de proteínas).

Una membrana citoplasmática compuesta de lípidos rodea el citoplasma y, al igual que las células de las plantas, la mayoría posee una pared celular, que en este caso está compuesta por peptidoglicano (mureína). Algunas bacterias, además, presentan una segunda membrana lipídica (membrana externa) rodeando a la pared celular. El espacio comprendido entre la membrana citoplasmática y la pared celular (o la membrana externa si esta existe) se denomina espacio periplásmico. Algunas bacterias presentan una cápsula y otras son capaces de desarrollarse como endosporas, estados latentes capaces de resistir condiciones extremas. Entre las formaciones exteriores propias de la célula bacteriana destacan los flagelos y los pili.

## Estructuras intracelulares



La membrana citoplasmática bacteriana tiene una estructura similar a la de plantas y animales. Es una bicapa lipídica compuesta fundamentalmente de fosfolípidos en la que se insertan moléculas de proteínas. En las bacterias realiza numerosas funciones entre las que se incluyen las de barrera osmótica, transporte, biosíntesis, transducción de energía, centro de replicación de ADN y punto de anclaje para los flagelos. A

diferencia de las membranas eucarióticas, generalmente no contiene esteroides (son excepciones micoplasmas y algunas proteobacterias), aunque puede contener componentes similares denominados hopanoides.

Muchas importantes reacciones bioquímicas que tienen lugar en las células se producen por la existencia de gradientes de concentración a ambos lados de una membrana. Este gradiente crea una diferencia potencial análoga a la de una batería eléctrica y permite a la célula, por ejemplo, el transporte de electrones y la obtención de energía. La

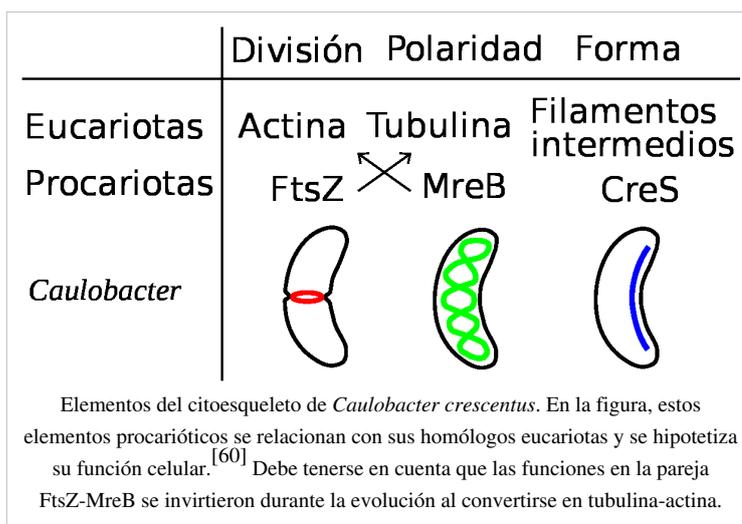
ausencia de membranas internas en las bacterias significa que estas reacciones tienen que producirse a través de la propia membrana citoplasmática, entre el citoplasma y el espacio periplásmico.<sup>[51]</sup>

Puesto que las bacterias son procariotas no tienen orgánulos citoplasmáticos delimitados por membranas y por ello presentan pocas estructuras intracelulares. Carecen de núcleo celular, mitocondrias, cloroplastos y de los otros orgánulos presentes en las células eucariotas, tales como el aparato de Golgi y el retículo endoplasmático.<sup>[52]</sup> Como excepción, algunas bacterias contienen estructuras intracelulares rodeadas por membranas que pueden considerarse primitivos orgánulos. Ejemplos son los tilacoides de las cianobacterias, los compartimentos que contienen amoníaco monooxigenasa en Nitrosomonadaceae y diversas estructuras en Planctomycetes.<sup>[53]</sup>

Como todos los organismos vivos, las bacterias contienen ribosomas para la síntesis de proteínas, pero éstos son diferentes a los de eucariotas y arqueas.<sup>[54]</sup> La estructura de los ribosomas de arqueas y bacterias es similar, pues ambos son de tipo 70S mientras que los ribosomas eucariotas son de tipo 80S. Sin embargo, la mayoría de las proteínas ribosomiales, factores de traducción y ARNt arqueanos son más parecidos a los eucarióticos que a los bacterianos.

Muchas bacterias presentan vacuolas, gránulos intracelulares para el almacenaje de sustancias, como por ejemplo glucógeno,<sup>[55]</sup> polifosfatos,<sup>[56]</sup> azufre<sup>[57]</sup> o polihidroxialcanoatos.<sup>[58]</sup> Ciertas especies bacterianas fotosintéticas, tales como las cianobacterias, producen vesículas internas de gas que utilizan para regular su flotabilidad y así alcanzar la profundidad con intensidad de luz óptima y/o unos niveles de nutrientes óptimos.<sup>[59]</sup> Otras estructuras presentes en ciertas especies son los carboxisomas (que contienen enzimas para la fijación de carbono) y los magnetosomas (para la orientación magnética).

Las bacterias no tienen un núcleo delimitado por membranas. El material genético está organizado en un único cromosoma situado en el citoplasma, dentro de un cuerpo irregular denominado nucleóide.<sup>[61]</sup> La mayoría de los cromosomas bacterianos son circulares, si bien existen algunos ejemplos de cromosomas lineales, por ejemplo, *Borrelia burgdorferi*. El nucleóide contiene el cromosoma junto con las proteínas asociadas y ARN. El orden Planctomycetes es una excepción, pues una membrana rodea su nucleóide y tiene varias estructuras celulares delimitadas por membranas.<sup>[53]</sup>



Anteriormente se pensaba que las células procariotas no poseían citoesqueleto, pero desde entonces se han encontrado homólogos bacterianos de las principales proteínas del citoesqueleto de los eucariontes.<sup>[62]</sup> Estos incluyen las proteínas estructurales FtsZ (que se ensambla en un anillo para mediar durante la división celular bacteriana) y MreB (que determina la anchura de la célula). El citoesqueleto bacteriano desempeña funciones esenciales en la protección, determinación de la forma de la célula bacteriana y en la división celular.<sup>[63]</sup>

## Estructuras extracelulares

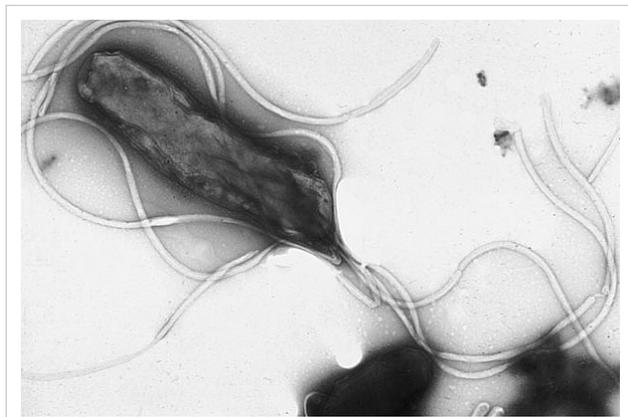
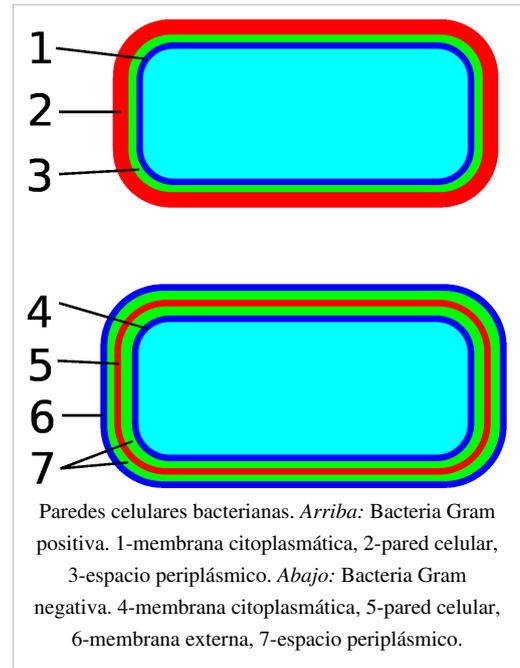
Las bacterias disponen de una pared celular que rodea a su membrana citoplasmática. Las paredes celulares bacterianas están hechas de peptidoglicano (llamado antiguamente mureína). Esta sustancia está compuesta por cadenas de polisacárido enlazadas por péptidos inusuales que contienen aminoácidos D.<sup>[64]</sup> Estos aminoácidos no se encuentran en las proteínas, por lo que protegen a la pared de la mayoría de las peptidasas. Las paredes celulares bacterianas son distintas de las que tienen plantas y hongos, compuestas de celulosa y quitina, respectivamente.<sup>[65]</sup> Son también distintas a las paredes celulares de Archaea, que no contienen peptidoglicano. El antibiótico penicilina

puede matar a muchas bacterias inhibiendo un paso de la síntesis del peptidoglicano.<sup>[65]</sup>

Existen dos diferentes tipos de pared celular bacteriana denominadas Gram-positiva y Gram-negativa, respectivamente. Estos nombres provienen de la reacción de la pared celular a la tinción de Gram, un método tradicionalmente empleado para la clasificación de las especies bacterianas.<sup>[66]</sup> Las bacterias Gram-positivas tienen una pared celular gruesa que contiene numerosas capas de peptidoglicano en las que se inserta ácido teicoico. En cambio, las bacterias Gram-negativas tienen una pared relativamente fina, consistente en unas pocas capas de peptidoglicano, rodeada por una segunda membrana lipídica (la membrana externa) que contiene lipopolisacáridos y lipoproteínas.

Las micoplasmas son una excepción, pues carecen de pared celular. La mayoría de las bacterias tienen paredes celulares Gram-negativas; solamente son Gram-positivas Firmicutes y Actinobacteria. Estos dos grupos eran antiguamente conocidos como bacterias Gram-positivas de contenido GC bajo y bacterias Gram-positivas de contenido GC alto, respectivamente.<sup>[67]</sup> Estas

diferencias en la estructura de la pared celular dan lugar a diferencias en la susceptibilidad antibiótica. Por ejemplo, la vancomicina puede matar solamente a bacterias Gram-positivas y es ineficaz contra patógenos Gram-negativos, tales como *Haemophilus influenzae* o *Pseudomonas aeruginosa*.<sup>[68]</sup> Dentro del filo Actinobacteria cabe hacer una mención especial al género *Mycobacterium*, el cual, si bien se encuadra dentro de las Gram positivas, no parece serlo desde el punto de vista empírico, ya que su pared no retiene el tinte. Esto se debe a que presentan una pared celular poco común, rica en ácidos micólicos, de carácter hidrófobo y ceroso y bastante gruesa, lo que les confiere una gran resistencia.



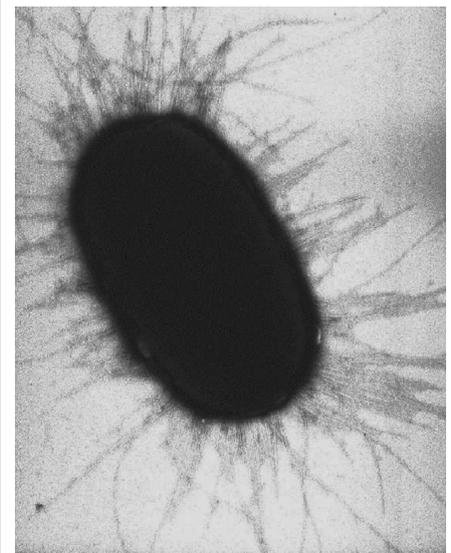
*Helicobacter pylori* visto al microscopio electrónico, mostrando numerosos flagelos sobre la superficie celular.

Muchas bacterias tienen una capa S de moléculas de proteína de estructura rígida que cubre la pared celular.<sup>[69]</sup> Esta capa proporciona protección química y física para la superficie celular y puede actuar como una barrera de difusión macromolecular. Las capas S tienen diversas (aunque todavía no bien comprendidas) funciones. Por ejemplo, en el género *Campylobacter* actúan como factores de virulencia y en la especie *Bacillus stearothermophilus* contienen enzimas superficiales.<sup>[70]</sup>

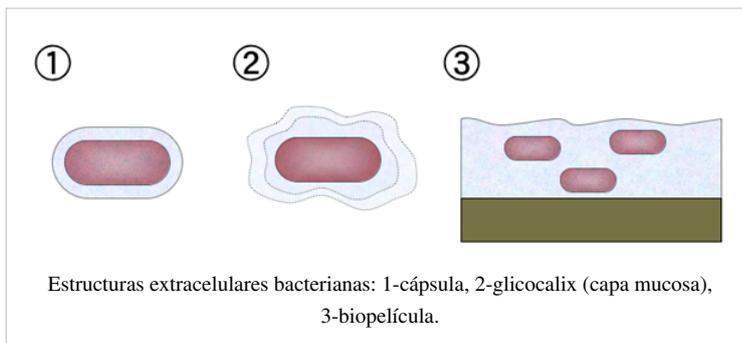
Los flagelos son largos apéndices filamentosos compuestos de proteínas y utilizados para el movimiento. Tienen un diámetro aproximado de 20 nm

y una longitud de hasta 20  $\mu\text{m}$ . Los flagelos son impulsados por la energía obtenida de la transferencia de iones. Esta transferencia es impulsada por el gradiente electroquímico que existe entre ambos lados de la membrana citoplasmática.<sup>[71]</sup>

Las fimbrias son filamentos finos de proteínas que se distribuyen sobre la superficie de la célula. Tienen un diámetro aproximado de 2-10 nm y una longitud de hasta varios  $\mu\text{m}$ . Cuando se observan a través del microscopio electrónico se asemejan a pelos finos. Las fimbrias ayudan a la adherencia de las bacterias a las superficies sólidas o a otras células y son esenciales en la virulencia de algunos patógenos.<sup>[72]</sup> Los pili son apéndices celulares ligeramente mayores que las fimbrias y se utilizan para la transferencia de material genético entre bacterias en un proceso denominado conjugación bacteriana.<sup>[73]</sup>



*Escherichia coli* presenta unas 100-200 fimbrias que utiliza para adherirse a las células epiteliales o al tracto urogenital.



Muchas bacterias son capaces de acumular material en el exterior para recubrir su superficie. Dependiendo de la rigidez y su relación con la célula se clasifican en cápsulas y glicocalix. La cápsula es una estructura rígida que se une firmemente a la superficie bacteriana, en tanto que el glicocalix es flexible y se une de forma laxa. Estas estructuras protegen a las bacterias pues dificultan que sean fagocitadas por

células eucariotas tales como los macrófagos.<sup>[74]</sup> También pueden actuar como antígenos y estar implicadas en el reconocimiento bacteriano, así como ayudar a la adherencia superficial y a la formación de biopelículas.<sup>[75]</sup>

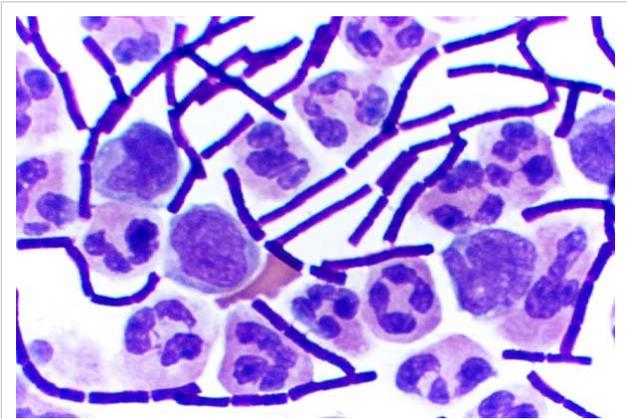
La formación de estas estructuras extracelulares depende del sistema de secreción bacteriano. Este sistema transfiere proteínas desde el citoplasma al periplasma o al espacio que rodea a la célula. Se conocen muchos tipos de sistemas de secreción, que son a menudo esenciales para la virulencia de los patógenos, por lo que son extensamente estudiados.<sup>[76]</sup>

## Endosporas

Véase también: *Endospora*

Ciertos géneros de bacterias Gram-positivas, tales como *Bacillus*, *Clostridium*, *Sporohalobacter*, *Anaerobacter* y *Heliobacterium*, pueden formar endosporas.<sup>[77]</sup> Las endosporas son estructuras durmientes altamente resistentes cuya función primaria es sobrevivir cuando las condiciones ambientales son adversas. En casi todos los casos, las endosporas no forman parte de un proceso reproductivo, aunque *Anaerobacter* puede formar hasta siete endosporas a partir de una célula.<sup>[78]</sup> Las endosporas tienen una base central de citoplasma que contiene ADN y ribosomas, rodeada por una corteza y protegida por una cubierta impermeable y rígida. Las endosporas no presentan un metabolismo detectable y pueden sobrevivir a

condiciones físicas y químicas extremas, tales como altos niveles de luz ultravioleta, rayos gamma, detergentes, desinfectantes, calor, presión y desecación.<sup>[79]</sup> En este estado durmiente, las bacterias pueden seguir viviendo durante millones de años,<sup>[80][81]</sup> e incluso pueden sobrevivir en la radiación y vacío del espacio exterior.<sup>[82]</sup> Las endosporas pueden también causar enfermedades. Por ejemplo, puede contraerse carbunco por la inhalación de endosporas de *Bacillus anthracis* y tétanos por la contaminación de las heridas con endosporas de *Clostridium tetani*.<sup>[83]</sup>



*Bacillus anthracis* (teñido púrpura) desarrollándose en el líquido cefalorraquídeo. Cada pequeño segmento es una bacteria.

## Metabolismo

En contraste con los organismos superiores, las bacterias exhiben una gran variedad de tipos metabólicos.<sup>[84]</sup> La distribución de estos tipos metabólicos dentro de un grupo de bacterias se ha utilizado tradicionalmente para definir su taxonomía, pero estos rasgos no corresponden a menudo con las clasificaciones genéticas modernas.<sup>[85]</sup> El metabolismo bacteriano se clasifica con base en tres criterios importantes: el origen del carbono, la fuente de energía y los donadores de electrones. Un criterio adicional para clasificar a los microorganismos que respiran es el receptor de electrones usado en la respiración.<sup>[86]</sup>

Según la fuente de carbono, las bacterias se pueden clasificar como:

- *Heterótrofas*, cuando usan compuestos orgánicos.
- *Autótrofas*, cuando el carbono celular se obtiene mediante la fijación del dióxido de carbono.

Las bacterias autótrofas típicas son las cianobacterias fotosintéticas, las bacterias verdes del azufre y algunas bacterias púrpura. Pero hay también muchas otras especies quimiolitotrofas, por ejemplo, las bacterias nitrificantes y oxidantes del azufre.<sup>[87]</sup>

Según la fuente de energía, las bacterias pueden ser:

- *Fotótrofas*, cuando emplean la luz a través de la fotosíntesis.



Filamento (una colonia) de cianobacteria fotosintética.

- *Quimiotrofas*, cuando obtienen energía a partir de sustancias químicas que son oxidadas principalmente a expensas del oxígeno (respiración aerobia) o de otros receptores de electrones alternativos (respiración anaerobia).

Según los donadores de electrones, las bacterias también se pueden clasificar como:

- *Litotrofas*, si utilizan como donadores de electrones compuestos inorgánicos.
- *Organotrofas*, si utilizan como donadores de electrones compuestos orgánicos.

Los organismos quimiotrofos usan donadores de electrones para la conservación de energía (durante la respiración aerobia, anaerobia y la fermentación) y para las reacciones biosintéticas (por ejemplo, para la fijación del dióxido de carbono), mientras que los organismos fototrofos los utilizan únicamente con propósitos biosintéticos.



Bacterias del hierro en un regato. Estos microorganismos quimiolitotrofos obtienen la energía que necesitan por oxidación del óxido ferroso a óxido férrico.

Los organismos que respiran usan compuestos químicos como fuente de energía, tomando electrones del sustrato reducido y transfiriéndolos a un receptor terminal de electrones en una reacción redox. Esta reacción desprende energía que se puede utilizar para sintetizar ATP y así mantener activo el metabolismo. En los organismos aerobios, el oxígeno se utiliza como receptor de electrones. En los organismos anaerobios se utilizan como receptores de electrones otros compuestos inorgánicos tales como nitratos, sulfatos o dióxido de carbono. Esto conduce a que se lleven a cabo los importantes procesos biogeoquímicos de la desnitrificación, la reducción del sulfato y la acetogénesis, respectivamente. Otra posibilidad es la fermentación, un proceso de oxidación incompleta, totalmente anaeróbico, siendo el producto final un compuesto orgánico, que al reducirse será el receptor final de los electrones. Ejemplos de productos de fermentación reducidos son el lactato (en la fermentación láctica), etanol (en la fermentación alcohólica), hidrógeno, butirato, etc. La fermentación es posible porque el contenido de energía de los sustratos es mayor que el de los productos, lo que permite que los organismos sinteticen ATP y mantengan activo su metabolismo.<sup>[88][89]</sup> Los organismos anaerobios facultativos

pueden elegir entre la fermentación y diversos receptores terminales de electrones dependiendo de las condiciones ambientales en las cuales se encuentren.

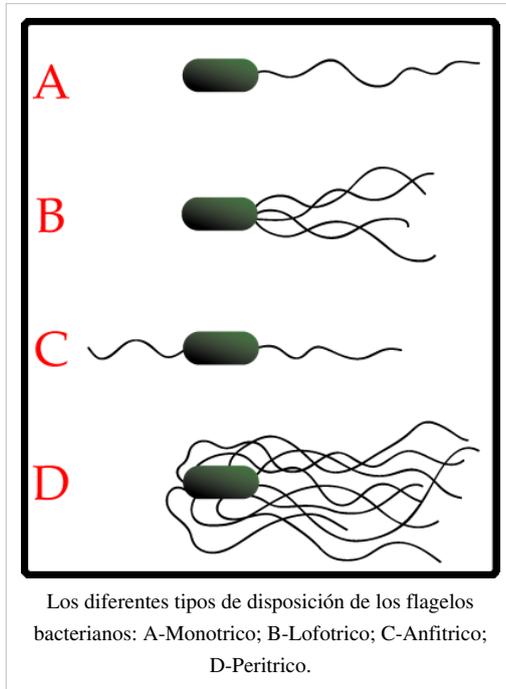
Las bacterias litotrofas pueden utilizar compuestos inorgánicos como fuente de energía. Los donadores de electrones inorgánicos más comunes son el hidrógeno, el monóxido de carbono, el amoníaco (que conduce a la nitrificación), el hierro ferroso y otros iones de metales reducidos, así como varios compuestos de azufre reducidos. En determinadas ocasiones, las bacterias metanotrofas pueden usar gas metano como fuente de electrones y como sustrato simultáneamente, para el anabolismo del carbono.<sup>[90]</sup> En la fototrofia y quimiolitotrofia aerobias, se utiliza el oxígeno como receptor terminal de electrones, mientras que bajo condiciones anaeróbicas se utilizan compuestos inorgánicos. La mayoría de los organismos litotrofos son autótrofos, mientras que los organismos organotrofos son heterótrofos.

Además de la fijación del dióxido de carbono mediante la fotosíntesis, algunas bacterias también fijan el gas nitrógeno usando la enzima nitrogenasa. Esta característica es muy importante a nivel ambiental y se puede encontrar en bacterias de casi todos los tipos metabólicos enumerados anteriormente, aunque no es universal.<sup>[91]</sup> El metabolismo microbiano puede jugar un papel importante en la biorremediación pues, por ejemplo, algunas especies pueden realizar el tratamiento de las aguas residuales y otras son capaces de degradar los hidrocarburos, sustancias

tóxicas e incluso radiactivas. En cambio, las bacterias reductoras de sulfato son en gran parte responsables de la producción de formas altamente tóxicas de mercurio (metil- y dimetil-mercurio) en el ambiente.<sup>[92]</sup>

## Movimiento

Véase también: *Flagelo bacteriano*



Algunas bacterias son inmóviles y otras limitan su movimiento a cambios de profundidad. Por ejemplo, cianobacterias y bacterias verdes del azufre contienen vesículas de gas con las que pueden controlar su flotabilidad y así conseguir un óptimo de luz y alimento.<sup>[93]</sup> Las bacterias móviles pueden desplazarse por deslizamiento, mediante contracciones o más comúnmente usando flagelos. Algunas bacterias pueden deslizarse por superficies sólidas segregando una sustancia viscosa, pero el mecanismo que actúa como propulsor es todavía desconocido. En el movimiento mediante contracciones, la bacteria usa su pilus de tipo IV como gancho de ataque, primero lo extiende, anclándolo y después lo contrae con una fuerza notable (>80 Newton (unidad)pN).<sup>[94]</sup>

El flagelo bacteriano es un largo apéndice filamentosos helicoidal propulsado por un motor rotatorio (como una hélice) que puede girar en los dos sentidos. El motor utiliza como energía un gradiente electroquímico a través de la membrana. Los flagelos están compuestos por cerca de 20 proteínas, con aproximadamente otras 30 proteínas para su regulación y coordinación.<sup>[93]</sup> Hay que

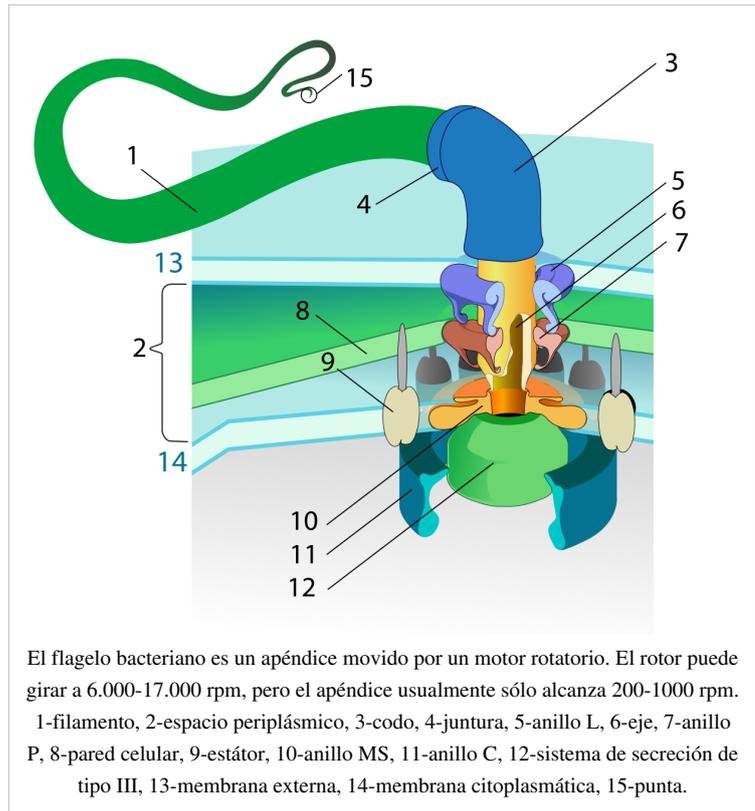
tener en cuenta que, dado el tamaño de la bacteria, el agua les resulta muy viscosa y el mecanismo de propulsión debe ser muy potente y eficiente. Los flagelos bacterianos se encuentran tanto en las bacterias Gram-positivas como Gram-negativas y son completamente diferentes de los eucarióticos y, aunque son superficialmente similares a los arqueanos, se consideran no homólogos.

Según el número y disposición de los flagelos en la superficie de la bacteria se distinguen los siguientes tipos: un solo flagelo (*monotrico*), un flagelo en cada extremo (*anfítrico*), grupos de flagelos en uno o en los dos extremos (*lofotrico*) y flagelos distribuidos sobre toda la superficie de la célula (*peritricos*). En un grupo único de bacterias, las espiroquetas, se presentan unos flagelos especializados, denominados *filamentos axiales*, localizados intracelularmente en el espacio periplásmico, entre las dos membranas. Estos producen un movimiento rotatorio que hace que la bacteria gire como un sacacorchos desplazándose hacia delante.<sup>[93]</sup>

Muchas bacterias (tales como *E. coli*) tienen dos tipos de movimiento: en línea recta (carrera) y aleatorio. En este último, se realiza un movimiento tridimensional aleatorio al combinar la bacteria carreras cortas con virajes al azar.<sup>[95]</sup> Las bacterias móviles pueden presentar movimientos de atracción o repulsión

determinados por diferentes estímulos. Estos comportamientos son denominados *taxis*, e incluyen diversos tipos como la quimiotaxis, la fototaxis o la magnetotaxis.<sup>[96][97]</sup> En el peculiar grupo de las mixobacterias, las células individuales se mueven juntas formando ondas de células, que terminarán agregándose para formar los cuerpos fructíferos característicos de este género.<sup>[98]</sup> El movimiento de las mixobacterias se produce solamente sobre superficies sólidas, en contraste con *E. coli*, que es móvil tanto en medios líquidos como sólidos.

Varias especies de *Listeria* y *Shigella* se mueven dentro de las células huésped apropiándose de su citoesqueleto, que normalmente movería los orgánulos. La polimerización de actina crea un empuje en un extremo de la bacteria que la mueve a través del citoplasma de la célula huésped.<sup>[99]</sup>

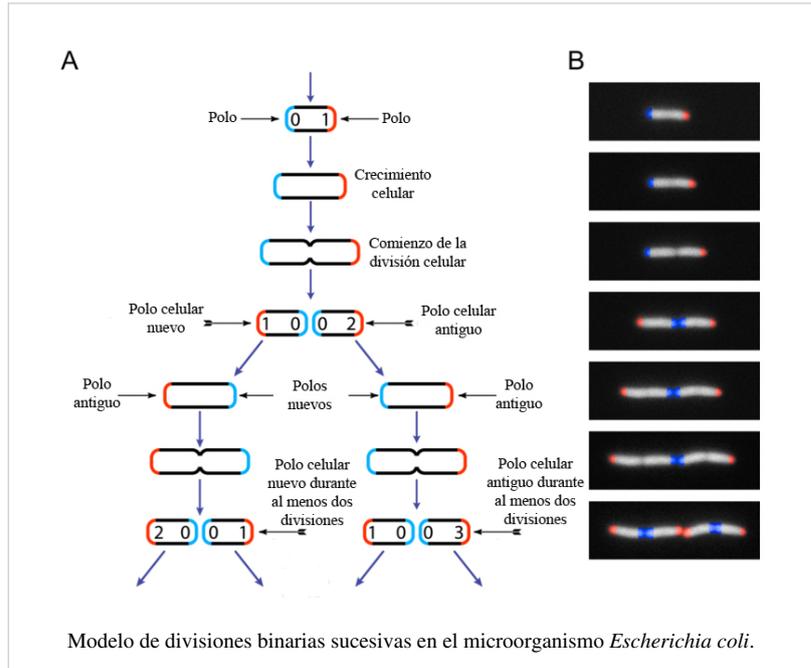


## Reproducción

En las bacterias, el aumento en el tamaño de las células (crecimiento) y la reproducción por división celular están íntimamente ligados, como en la mayor parte de los organismos unicelulares. Las bacterias crecen hasta un tamaño fijo y después se reproducen por fisión binaria, una forma de reproducción asexual.<sup>[100]</sup> En condiciones apropiadas, una bacteria Gram-positiva puede dividirse cada 20–30 minutos y una Gram-negativa cada 15–20 minutos, y en alrededor de 16 horas su número puede ascender a unos 5.000 millones (aproximadamente el número de personas que habitan la Tierra). Bajo condiciones óptimas, algunas bacterias

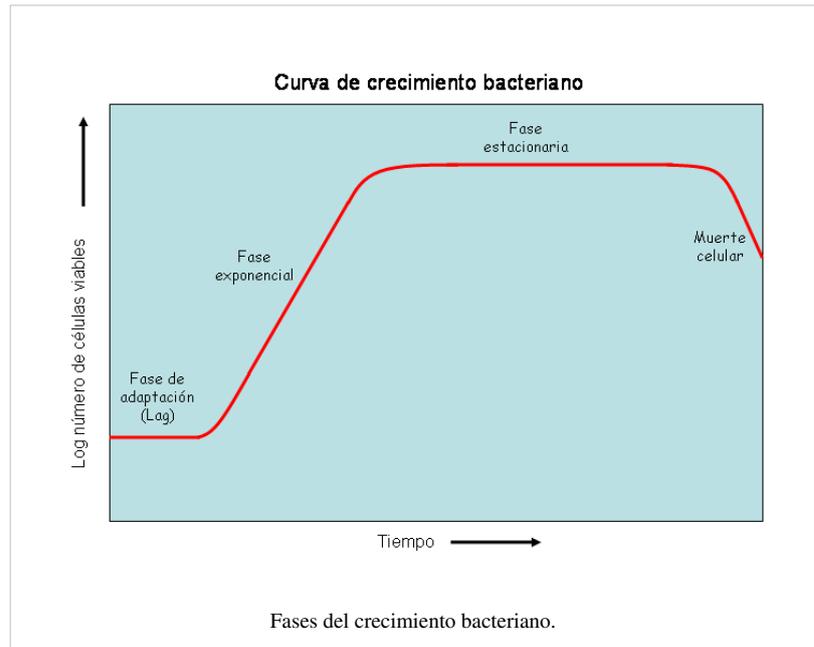
pueden crecer y dividirse muy rápido, tanto como cada 9,8 minutos.<sup>[101]</sup> En la división celular se producen dos células hijas idénticas. Algunas bacterias, todavía reproduciéndose asexualmente, forman estructuras reproductivas más complejas que facilitan la dispersión de las células hijas recién formadas. Ejemplos incluyen la formación de cuerpos fructíferos (esporangios) en las mixobacterias, la formación de hifas en *Streptomyces* y la gemación. En la gemación una célula forma una protuberancia que a continuación se separa y produce una nueva célula hija.

Por otro lado, cabe destacar un tipo de reproducción sexual en bacterias, denominada **parasexualidad bacteriana**. En este caso, las bacterias son capaces de intercambiar material genético en un proceso conocido como conjugación bacteriana. Durante el proceso una bacteria donante y una bacteria receptora llevan a cabo un contacto mediante pelos sexuales huecos o pili, a través de los cuales se transfiere una pequeña cantidad de ADN independiente o plásmido conjugativo. El mejor conocido es el plásmido F de *E. coli*, que además puede integrarse en el cromosoma bacteriano. En este caso recibe el nombre de episoma, y en la transferencia arrastra parte del cromosoma bacteriano. Se requiere que exista síntesis de ADN para que se produzca la conjugación. La replicación se realiza al mismo tiempo que la transferencia.



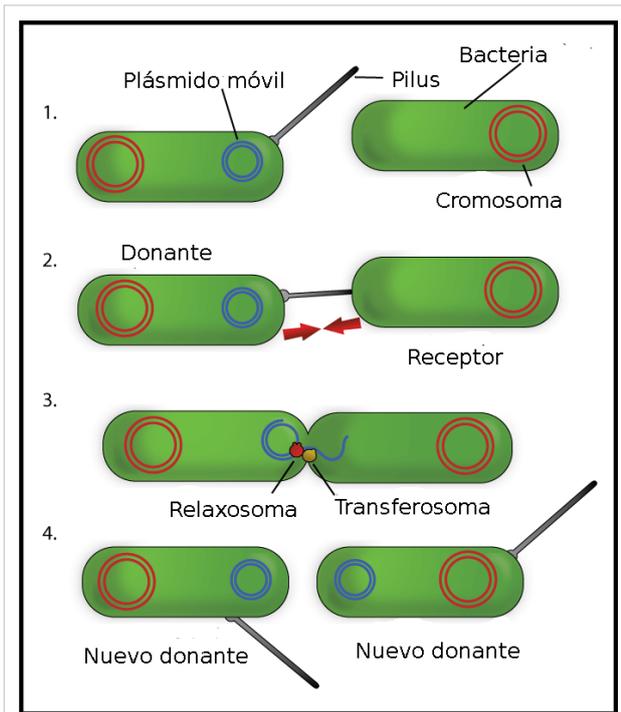
## Crecimiento

El **crecimiento bacteriano** sigue tres fases. Cuando una población bacteriana se encuentra en un nuevo ambiente con elevada concentración de nutrientes que le permiten crecer necesita un período de adaptación a dicho ambiente. Esta primera fase se denomina **fase de adaptación o fase lag** y conlleva un lento crecimiento, donde las células se preparan para comenzar un rápido crecimiento, y una elevada tasa de biosíntesis de las proteínas necesarias para ello, como ribosomas, proteínas de membrana, etc.<sup>[102]</sup> La segunda fase de crecimiento se denomina **fase exponencial**, ya que se caracteriza por



el crecimiento exponencial de las células. La velocidad de crecimiento durante esta fase se conoce como la *tasa de crecimiento  $k$*  y el tiempo que tarda cada célula en dividirse como el *tiempo de generación  $g$* . Durante esta fase, los nutrientes son metabolizados a la máxima velocidad posible, hasta que dichos nutrientes se agoten, dando paso a la siguiente fase. La última fase de crecimiento se denomina **fase estacionaria** y se produce como consecuencia del agotamiento de los nutrientes en el medio. En esta fase las células reducen drásticamente su actividad metabólica y comienzan a utilizar como fuente energética aquellas proteínas celulares no esenciales. La fase estacionaria es un período de transición desde el rápido crecimiento a un estado de respuesta a estrés, en el cual se activa la expresión de genes involucrados en la reparación del ADN, en el metabolismo antioxidante y en el transporte de nutrientes.<sup>[103]</sup>

## Genética



Esquema de la conjugación bacteriana. 1-La célula donante genera un pilus. 2-El pilus se une a la célula receptora y ambas células se aproximan. 3-El plásmido móvil se desarma y una de las cadenas de ADN es transferida a la célula receptora. 4-Ambas células sintetizan la segunda cadena y regeneran un plásmido completo. Además, ambas células generan nuevos pili y son ahora viables como donantes.

La mayoría de las bacterias tienen un único cromosoma circular cuyo tamaño puede ir desde sólo 160.000 pares de bases en la bacteria endosimbionte *Candidatus Carsonella ruddii*<sup>[104]</sup> a los 12.200.000 pares de bases de la bacteria del suelo *Sorangium cellulosum*.<sup>[105]</sup> Las espiroquetas del género *Borrelia* (que incluyen, por ejemplo, a *Borrelia burgdorferi*, la causa de la enfermedad de Lyme) son una notable excepción a esta regla pues contienen un cromosoma lineal.<sup>[106]</sup> Las bacterias pueden tener también plásmidos, pequeñas moléculas de ADN extra-cromosómico que pueden contener genes responsables de la resistencia a los antibióticos o factores de virulencia. Otro tipo de ADN bacteriano proviene de la integración de material genético procedente de bacteriófagos (los virus que infectan bacterias). Existen muchos tipos de bacteriófagos, algunos simplemente infectan y rompen las células huésped bacterianas, mientras que otros se insertan en el cromosoma bacteriano. De esta forma se pueden insertar genes del virus que contribuyan al fenotipo de la bacteria. Por ejemplo, en la evolución de *Escherichia coli* O157:H7 y *Clostridium botulinum*, los genes tóxicos aportados por un bacteriófago convirtieron a una inofensiva bacteria ancestral en un patógeno letal.<sup>[107][108]</sup>

Las bacterias, como organismos asexuales que son, heredan copias idénticas de genes, es decir, son clones. Sin embargo, pueden evolucionar por selección natural mediante cambios en el ADN debidos a mutaciones y a la recombinación genética. Las mutaciones provienen de errores durante la réplica del ADN o por exposición a agentes mutagénicos. Las tasas de mutación varían ampliamente entre las diversas especies de bacterias e incluso entre diferentes cepas de una misma especie de bacteria.<sup>[109]</sup> Los cambios genéticos pueden producirse al azar o ser seleccionados por estrés, en donde los genes implicados en algún proceso que limita el crecimiento tienen una mayor tasa de mutación.<sup>[110]</sup>

Las bacterias también pueden transferirse material genético entre células. Esto puede realizarse de tres formas principalmente. En primer lugar, las bacterias pueden recoger ADN exógeno del ambiente en un proceso denominado **transformación**. Los genes también se pueden transferir por un proceso de **transducción** mediante el cual un bacteriófago introduce ADN extraño en el cromosoma bacteriano. El

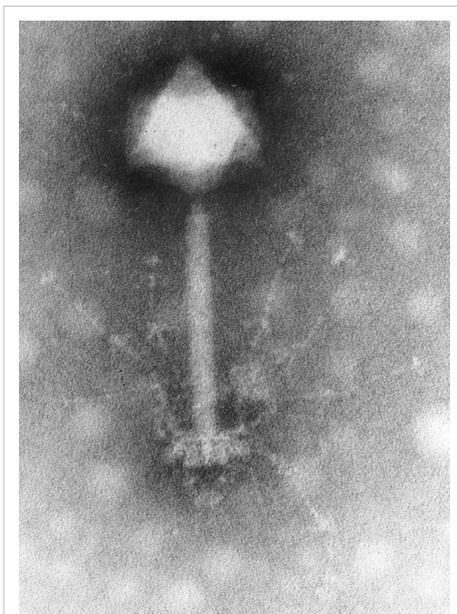


Imagen de un bacteriófago (virus que infecta bacterias).

tercer método de transferencia de genes es por **conjugación bacteriana**, en donde el ADN se transfiere a través del contacto directo (por medio de un pilus) entre células. Esta adquisición de genes de otras bacterias o del ambiente se denomina transferencia de genes horizontal y puede ser común en condiciones naturales<sup>[111]</sup> La transferencia de genes es especialmente importante en la resistencia a los antibióticos, pues permite una rápida diseminación de los genes responsables de dicha resistencia entre diferentes patógenos.<sup>[112]</sup>

## Interacciones con otros organismos

A pesar de su aparente simplicidad, las bacterias pueden formar asociaciones complejas con otros organismos. Estas asociaciones se pueden clasificar como parasitismo, mutualismo y comensalismo.

### Comensales

Debido a su pequeño tamaño, las bacterias comensales son ubicuas y crecen sobre animales y plantas exactamente igual a como crecerían sobre cualquier otra superficie. Así, por ejemplo, grandes poblaciones de estos organismos son las causantes del mal olor corporal y su crecimiento puede verse aumentado con el calor y el sudor.

### Mutualistas

Ciertas bacterias forman asociaciones íntimas con otros organismos, que les son imprescindibles para su supervivencia. Una de estas asociaciones mutualistas es la transferencia de hidrógeno entre especies. Se produce entre grupos de bacterias anaerobias que consumen ácidos orgánicos tales como ácido butírico o ácido propiónico y producen hidrógeno, y las arqueas metanógenas que consumen dicho hidrógeno.<sup>[113]</sup> Las bacterias en esta asociación no pueden consumir los ácidos orgánicos cuando el hidrógeno se acumula a su alrededor. Solamente la asociación íntima con las arqueas mantiene una concentración de hidrógeno lo bastante baja para permitir que las bacterias crezcan.

En el suelo, los microorganismos que habitan la rizosfera (la zona que incluye la superficie de la raíz y la tierra que se adhiere a ella) realizan la fijación de nitrógeno, convirtiendo el nitrógeno atmosférico (en estado gaseoso) en compuestos nitrogenados.<sup>[114]</sup> Esto proporciona a muchas plantas, que no pueden fijar el nitrógeno por sí mismas, una forma fácilmente absorbible de nitrógeno.

Muchas otras bacterias se encuentran como simbioses en seres humanos y en otros organismos. Por ejemplo, en el tracto digestivo proliferan unas mil especies bacterianas. Sintetizan vitaminas tales como ácido fólico, vitamina K y biotina. También fermentan los carbohidratos complejos indigeribles y convierten las proteínas de la leche en ácido láctico (por ejemplo, *Lactobacillus*).<sup>[115][116][117]</sup> Además, la presencia de esta flora intestinal inhibe el crecimiento de bacterias potencialmente patógenas (generalmente por exclusión competitiva). Muchas veces estas bacterias beneficiosas se venden como suplementos dietéticos probióticos.<sup>[118]</sup>

## Patógenos

Las bacterias patógenas son una de las principales causas de las enfermedades y de la mortalidad humana, causando infecciones tales como el tétanos, la fiebre tifoidea, la difteria, la sífilis, el cólera, intoxicaciones alimentarias, la lepra y la tuberculosis. Hay casos en los que la etiología o causa de una enfermedad conocida se descubre solamente después de muchos años, como fue el caso de la úlcera péptica y *Helicobacter pylori*. Las enfermedades bacterianas son también importantes en la agricultura y en la ganadería, donde existen multitud de enfermedades como por ejemplo la *mancha de la hoja*, la *plaga de fuego*, la *paratuberculosis*, la *mastitis*, la *salmonela* y el *carbunco*.

Cada especie de patógeno tiene un espectro característico de interacciones con sus huéspedes humanos. Algunos organismos, tales como

*Staphylococcus* o *Streptococcus*, pueden causar infecciones de la piel, pulmonía, meningitis e incluso sepsis, una respuesta inflamatoria sistémica que produce shock, vasodilatación masiva y muerte.<sup>[119]</sup> Sin embargo, estos organismos son también parte de la flora humana normal y se encuentran generalmente en la piel o en la nariz sin causar ninguna enfermedad.

Otros organismos causan invariablemente enfermedades en los seres humanos. Por ejemplo, el género *Rickettsia*, que son parásitos intracelulares obligados capaces de crecer y reproducirse solamente dentro de las células de otros organismos. Una especie de *Rickettsia* causa el tifus, mientras que otra ocasiona la fiebre de las Montañas Rocosas. Chlamydiae, otro filo de parásitos obligados intracelulares, contiene especies que causan neumonía, infecciones urinarias y pueden estar implicadas en enfermedades cardíacas coronarias.<sup>[120]</sup> Finalmente, ciertas especies tales como *Pseudomonas aeruginosa*, *Burkholderia cenocepacia* y *Mycobacterium avium* son patógenos oportunistas y causan enfermedades principalmente en las personas que sufren inmunosupresión o fibrosis quística.<sup>[121][122]</sup>

Las infecciones bacterianas se pueden tratar con antibióticos, que se clasifican como bactericidas, si matan bacterias, o como bacterioestáticos, si solo detienen el crecimiento bacteriano. Existen muchos tipos de antibióticos y cada tipo inhibe un proceso que difiere en el patógeno con respecto al huésped. Ejemplos de antibióticos de toxicidad selectiva son el cloranfenicol y la puromicina, que inhiben el ribosoma bacteriano, pero no el ribosoma eucariota que es estructuralmente diferente.<sup>[123]</sup> Los antibióticos se utilizan para tratar enfermedades humanas y en la ganadería intensiva para promover el crecimiento animal. Esto último puede contribuir al rápido desarrollo de la resistencia antibiótica de las poblaciones bacterianas.<sup>[124]</sup> Las infecciones se pueden prevenir con medidas antisépticas tales como la esterilización de la piel antes de las inyecciones y con el cuidado apropiado de los catéteres. Los instrumentos quirúrgicos y dentales también son esterilizados para prevenir la contaminación e infección por bacterias. Los desinfectantes tales como la lejía se utilizan para matar bacterias u otros patógenos que se depositan sobre las superficies y así prevenir la contaminación y reducir el riesgo de infección.

La siguiente tabla muestra algunas enfermedades humanas producidas por bacterias:



Micrografía electrónica con colores realzados que muestra a la especie *Salmonella typhimurium* (células rojas) invadiendo células humanas en cultivo.

Enfermedad	Agente	Principales síntomas
Brucelosis	<i>Brucella</i> spp.	Fiebre ondulante, adenopatía, endocarditis, neumonía.
Carbunco	<i>Bacillus anthracis</i>	Fiebre, pápula cutánea, septicemia.
Cólera	<i>Vibrio cholerae</i>	Diarrea, vómitos, deshidratación.
Difteria	<i>Corynebacterium diphtheriae</i>	Fiebre, amigdalitis, membrana en la garganta, lesiones en la piel.
Escarlatina	<i>Streptococcus pyogenes</i>	Fiebre, amigdalitis, eritema.
Erisipela	<i>Streptococcus</i> spp.	Fiebre, eritema, prurito, dolor.
Fiebre Q	<i>Coxiella burnetii</i>	Fiebre alta, cefalea intensa, mialgia, confusión, vómitos, diarrea.
Fiebre tifoidea	<i>Salmonella typhi</i> , <i>S. paratyphi</i>	Fiebre alta, bacteriemia, cefalalgia, estupor, tumefacción de la mucosa nasal, lengua tostada, úlceras en el paladar, hepatoesplenomegalia, diarrea, perforación intestinal.
Legionelosis	<i>Legionella pneumophila</i>	Fiebre, neumonía
Neumonía	<i>Streptococcus pneumoniae</i> , <i>Staphylococcus aureus</i> , <i>Klebsiella pneumoniae</i> , <i>Mycoplasma</i> spp., <i>Chlamydia</i> spp.	Fiebre alta, expectoración amarillenta y/o sanguinolenta, dolor torácico.
Tuberculosis	<i>Mycobacterium tuberculosis</i>	Fiebre, cansancio, sudor nocturno, necrosis pulmonar.
Tétanos	<i>Clostridium tetani</i>	Fiebre, parálisis.

## Clasificación e identificación

La clasificación taxonómica busca describir y diferenciar la amplia diversidad de especies bacterianas poniendo nombres y agrupando organismos según sus similitudes. Las bacterias pueden clasificarse con base en diferentes criterios, como estructura celular, metabolismo o con base en diferencias en determinados componentes como ADN, ácidos grasos, pigmentos, antígenos o quinonas.<sup>[125]</sup> Sin embargo, aunque estos criterios permitan la identificación y clasificación de cepas bacterianas, aún no quedaba claro si estas diferencias representaban variaciones entre especies diferentes o entre distintas cepas de la misma especie. Esta incertidumbre se debía a la ausencia de estructuras distintivas en la mayoría de las bacterias y a la existencia de la transferencia horizontal de genes entre especies diferentes,<sup>[126]</sup> la cual da lugar a que bacterias muy relacionadas puedan llegar a presentar morfologías y metabolismos muy diferentes. Por ello, y con el fin de superar esta incertidumbre, la clasificación bacteriana actual se centra en el uso de técnicas moleculares modernas (filogenia molecular), tales como la determinación del contenido de guanina/citosina, la hibridación genoma-genoma o la secuenciación de ADN ribosómico, el cual no se ve involucrado en la transferencia horizontal.<sup>[127]</sup>

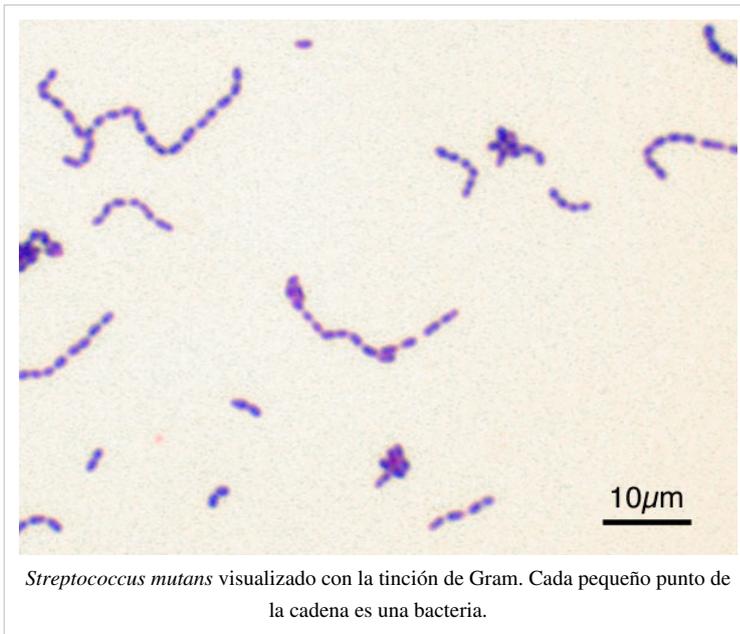


Cultivo de *E. coli*, donde cada punto es una colonia.

El Comité Internacional de Sistemática de Procariotas (ICSP) es el organismo encargado de la nomenclatura, taxonomía y las normas según las cuales son designados los procariotas.<sup>[128]</sup> El ICSP es responsable de la publicación del Código Internacional de Nomenclatura de Bacterias (lista de nombres aprobados de especies y taxones bacterianos).<sup>[129]</sup> También publica la Revista Internacional de Bacteriología Sistemática (International Journal of Systematic Bacteriology).<sup>[130]</sup> En contraste con la nomenclatura procariótica, no hay una clasificación oficial de los procariotas porque la taxonomía sigue siendo una cuestión de criterio científico. La clasificación más

aceptada es la elaborada por la oficina editorial del Manual Bergey de Bacteriología Sistemática (Bergey's Manual of Systematic Bacteriology) como paso preliminar para organizar el contenido de la publicación.<sup>[131]</sup> Esta clasificación, conocida como "The Taxonomic Outline of Bacteria and Archaea" (TOBA), está disponible en Internet.<sup>[132]</sup> Debido a la reciente introducción de la filogenia molecular y del análisis de las secuencias de genomas, la clasificación bacteriana actual es un campo en continuo cambio y plena expansión.<sup>[133][134]</sup>

La identificación de bacterias en el laboratorio es particularmente relevante en medicina, donde la determinación de la especie causante de una infección es crucial a la hora de aplicar un correcto tratamiento. Por ello, la necesidad de identificar a los patógenos humanos ha dado lugar a un potente desarrollo de técnicas para la identificación de bacterias.



La técnica de tinción de membranas de bacterias de Gram, desarrollada por Hans Christian Gram en 1884,<sup>[135]</sup> ha supuesto un antes y un después en el campo de la medicina, y consiste en teñir con tintes específicos diversas muestras de bacterias en un portaobjetos para saber si se han teñido o no con dicho tinte.<sup>[136]</sup>

Una vez se han adicionado los tintes específicos en las muestras, y se ha lavado la muestra pasados unos minutos para evitar confusiones, hay que limpiarlas con unas gotas de alcohol etílico. La función del alcohol es la de eliminar el tinte de las bacterias, y es aquí donde se reconocen las bacterias que se han tomado: si la bacteria conserva el tinte, es una Gram positiva, las

cuales poseen una pared más gruesa constituida por varias decenas de capas de diversos componentes proteicos; en el caso de que el tinte no se mantenga, la bacteria es una Gram negativa, la cual posee una pared de una composición diferente. La función biológica que posee ésta técnica es la de fabricar antibióticos específicos para esas bacterias.

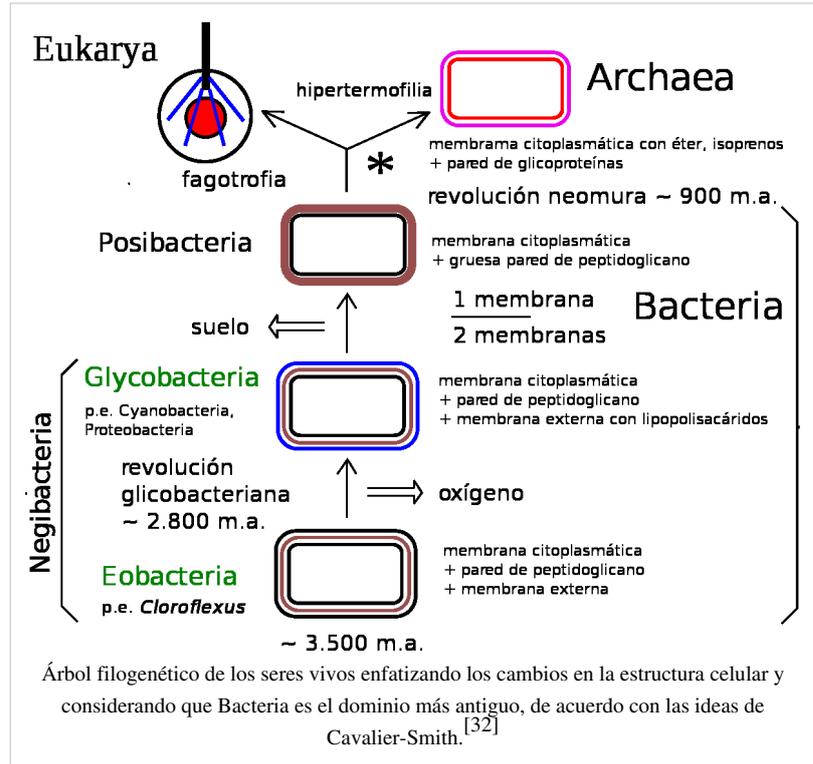
Esta tinción es empleada en microbiología para la visualización de bacterias en muestras clínicas. También se emplea como primer paso en la distinción de diferentes especies de bacterias,<sup>[137]</sup> considerándose bacterias Gram positivas a aquellas que se tornan de color violeta y Gram negativas a las que se tornan de color rojo.<sup>[138][139]</sup>

En el análisis de muestras clínicas suele ser un estudio fundamental por cumplir varias funciones:

- Identificación preliminar de la bacteria causante de la infección.
- Consideración de la calidad de la muestra biológica para el estudio, es decir, permite apreciar el número de células inflamatorias así como de células epiteliales. A mayor número de células inflamatorias en cada campo del microscopio, más probabilidad de que la flora que crezca en los medios de cultivo sea la representativa de la zona infectada. A mayor número de células epiteliales sucede lo contrario, mayor probabilidad de contaminación con flora saprófita.
- Utilidad como control de calidad del aislamiento bacteriano. Las cepas bacterianas identificadas en la tinción de Gram se deben corresponder con aislamientos bacterianos realizados en los cultivos. Si se observan mayor número de formas bacterianas que las aisladas, entonces hay que reconsiderar los medios de cultivos empleados así como la atmósfera de incubación.

## Filogenia

Las relaciones filogenéticas de los seres vivos son motivo de controversia y no hay un acuerdo general entre los diferentes autores. La siguiente figura muestra un árbol filogenético de los seres vivos basado en las ideas de Cavalier-Smith.<sup>[32][33]</sup> Según este autor, la raíz del árbol se situaría entre las bacterias Gram-negativas, que serían los organismos más antiguos (existiendo desde hace 3.500 millones de años), mientras que Archaea y Eukarya serían relativamente recientes (de hace sólo 900 millones años). Un árbol alternativo podría construirse considerando que Archaea es el dominio más antiguo y poniendo la raíz del árbol en el punto indicado por el asterisco en la figura.



El árbol se basa en la estructura celular de los distintos seres vivos enfatizando en la envoltura celular (membrana citoplasmática, pared celular y membrana externa). Según este criterio, el dominio Bacteria contiene organismos con dos tipos distintos de organización básica, Gram-negativa y Gram-positiva, y además podemos subdividir a las Gram-negativas en dos subgrupos en función de la composición de la membrana externa.

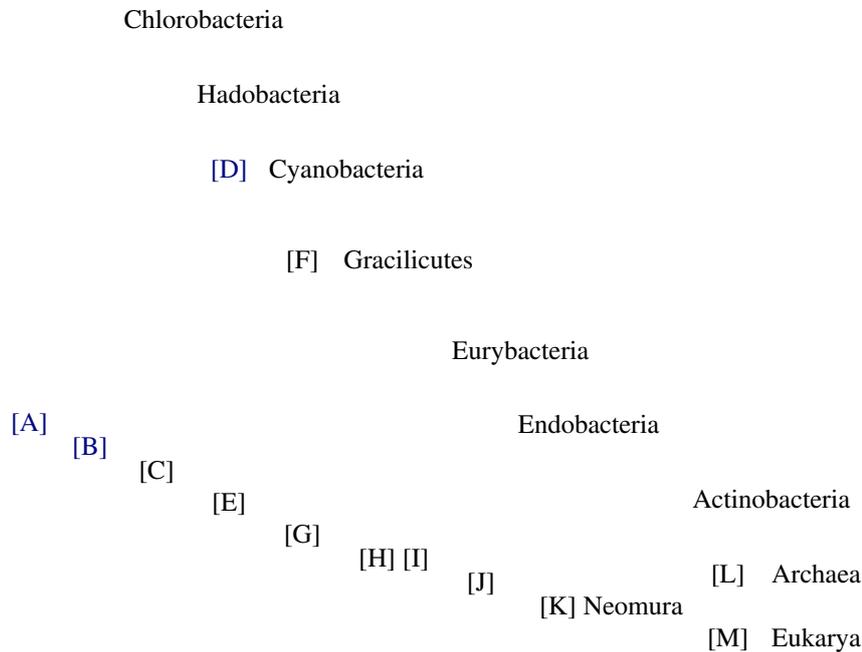
Negibacteria (bacterias Gram negativas) presenta dos membranas lipídicas distintas, entre las que se localiza la pared celular, mientras que el resto de los organismos presentan una única membrana lipídica. La hipótesis del citoplasma fuera describe un posible modelo para la aparición de las dos membranas en estas primeras bacterias. Dentro de este grupo podemos distinguir dos subgrupos. Los subgrupos Eobacteria y Glycobacteria se distinguen por la composición de la membrana externa, que presenta solo simples fosfolípidos en los primeros e inserción de moléculas complejas de lipopolisacáridos en los segundos.

Posibacteria (bacterias Gram positivas) presenta una única membrana y la pared de peptidoglicano (mureína) se hace mucho más gruesa. Se considera que las posibacterias proceden de las negibacterias, y no al revés, porque las primeras presentan características moleculares y ultraestructurales más avanzadas. La pérdida de la membrana externa podría ser debida a la hipertrofia de la pared celular, que aumenta la resistencia de estos organismos, pero impide la transferencia de lípidos para formar la membrana externa. Estos organismos fueron probablemente los primeros que colonizaron el suelo.

Archaea y Eukarya probablemente tuvieron como origen una Posibacteria a través de un organismo Neomura que substituyó la pared celular de peptidoglucano por otra de glicoproteína. A continuación y casi inmediatamente, las arqueas se adaptaron a ambientes calientes y ácidos, reemplazando los lípidos acilo éster de las bacterias por lípidos prenil éter, y usaron las glicoproteínas como una nueva pared rígida. Los eucariontes, en cambio, usaron la nueva superficie de proteínas como una capa flexible para desarrollar la fagocitosis, lo que los llevó, en última instancia, a profundos cambios en la estructura de la célula.

## Cladograma

El siguiente cladograma muestra más en detalle las relaciones entre los distintos grupos de seres vivos en donde las bacterias tienen un papel central, de acuerdo con las ideas de Cavalier-Smith.<sup>[32][33]</sup>



### Leyendas:

- **Eobacteria** (Chlorobacteria + Hadobacteria): [A] Bacteria Gram-negativa con pared de peptidoglicano; membrana externa carente de lipopolisacáridos; carencia de flagelos y endosporas; movilidad por deslizamiento bacterial; biología celular completamente desarrollada; citocromo c; clorosomas y fotosíntesis anoxigénica. [B] Omp85 (un componente del mecanismo de inserción de proteínas en la membrana externa); cuatro nuevas catalasas; citocromo b; fotosíntesis oxigénica, que podría haberse desarrollado en el antecesor común de Hadobacteria y Cyanobacteria, aunque los primeros son actualmente no fotosintéticos.
- **Glycobacteria** (Cyanobacteria + Gracilicutes + Eurybacteria): [C] Revolución glicobacteriana: bacteria Gram-negativa con pared de peptidoglicano; membrana externa con inserción de moléculas complejas de lipopolisacáridos; hopanoides (agentes reforzantes de las membranas), ácido diaminopimélico, ToIC y TonB en la pared de peptidoglicano. [D] Ficobilisomas (estructuras de antena fotosintéticas presentes únicamente en cianobacterias y en ciertas algas). [E] Origen de los flagelos. [F] Cuatro inyecciones: un aminoácido en Hsp60 y FtsZ y un dominio en las ARN polimerasas  $\beta$  y  $\sigma$ . [G] Formación de endosporas,
- **Posibacteria** (Endobacteria + Actinobacteria): [H] Bacteria Gram-positiva: hipertrofia de la pared de peptidoglicano, pérdida de la membrana externa y origen de enzimas sortasas para enlazar las proteínas priplasmáticas a la pared celular y así evitar su pérdida. [I] Glicerol 1-P deshidrogenasa (enzima que forma el glicerolfosfato de imagen especular al encontrado en los éter fosfolípidos bacterianos y eucariotas y característico de las arqueas). [J] Origen de los proteasomas; fosfatidilinositol.

- **Neomura** (Archaea + Eukarya): [K] Revolución Neomura: el peptidoglicano y las lipoproteínas son sustituidos por glicoproteínas. [L] ADN girasa inversa (que induce un superenrollamiento positivo en el ADN para aumentar su estabilidad térmica); lípidos éter isoprenoides en la membrana citoplasmática. [M] Fagotrofia; adquisición de mitocondrias; cambio en la estructura de la célula.

## Filos bacterianos

Los principales filos bacterianos se incluyen en este esquema de la siguiente forma.<sup>[33]</sup>

- Eobacteria
  - Chlorobacteria
    - Chloroflexi (bacterias verdes no del azufre). Pequeño filo de bacterias que realizan la fotosíntesis anoxigénica mediante bacterioclorofila, por lo que no producen oxígeno. Su vía de fijación del carbono también difiere de la de otras bacterias fotosintéticas. Son aerobias facultativas y típicamente filamentosas.
    - Thermomicrobia. Pequeño filo de termófilos quimioheterótrofos.
  - Hadobacteria
    - Deinococcus-Thermus. Pequeño grupo de quimiorganotrofos extremófilos altamente resistentes. Unas especies soportan el calor y el frío extremo, mientras que otras son resistentes a la radiación y a las sustancias tóxicas.
- Glycobacteria
  - Cyanobacteria (algas verde-azuladas). El grupo más importante de bacterias fotosintéticas. Presentan clorofila y realizan la fotosíntesis oxigénica. Son unicelulares o coloniales filamentosas.
  - Gracilicutes
    - Spirochaetes. Bacterias quimioheterótrofas con forma alargada típicamente enrollada en espiral que se desplazan mediante rotación. Muchas producen enfermedades.
    - Chlorobi (bacterias verdes del azufre). Es un pequeño filo de bacterias fototrofas mediante bacterioclorofila y anaerobias obligadas. Una especie es termófila y vive en fuentes hidrotermales.
    - Bacteroidetes. Un extenso filo de bacterias con amplia distribución en el medio ambiente, incluyendo el suelo, sedimentos, agua de mar y el tracto digestivo de los animales. Es un grupo heterogéneo que incluye aerobios obligados o anaerobios obligados, comensales, parásitos y formas de vida libre.
    - Fibrobacteres. Pequeño filo de que incluye muchas de las bacterias estomacales que permiten la degradación de la celulosa en los rumiantes.
    - Proteobacteria (bacterias púrpura y relacionadas). Es un grupo muy diverso y el segundo más extenso entre las bacterias. Casi todas son heterótrofas y muchas causantes de enfermedades, pero los rizobios son simbioses al realizar la fijación de nitrógeno y las bacterias púrpuras son fototrofas con bacterioclorofila.
    - Aquificae. Un pequeño grupo de bacterias quimiolitotrofas, termófilas o hipertermófilas. Se las encuentra en manantiales calientes, pozos sulfurosos y fuentes hidrotermales oceánicas.
    - Deferribacteres. Pequeño grupo de bacterias acuáticas anaerobias.
    - Chrysiogenetes Comprende una sola especie de quimiolitotrofo. Tiene una bioquímica y una forma de vida únicas: en vez de respirar oxígeno, respira arseniato.
    - Acidobacteria. Pequeño filo de bacterias acidófilas comunes en el suelo. Incluye una bacteria fototrofa usando bacterioclorofila.
    - Planctomycetes. Bacterias principalmente acuáticas aerobias encontradas en agua dulce, salobre y marina. Su ciclo biológico implica la alternancia entre células sésiles y flageladas. Se reproducen por gemación.
    - Chlamydiae. Un pequeño grupo de parásitos intracelulares obligados de las células eucariotas.
    - Lentisphaerae. Pequeño grupo de bacterias recientemente descubiertas en aguas marinas y hábitats terrestres anaerobios.
    - Verrucomicrobia. Comprende bacterias terrestres, acuáticas y algunas asociadas con huéspedes eucariotas.

- Eurybacteria
  - Fusobacteria. Comprende un sólo género de bacterias heterótrofas anaerobias causantes de infecciones en humanos. Constituyen uno de los principales tipos de flora del aparato digestivo.
  - Thermotogae. Un filo de hipertermófilos, anaerobios obligados, heterótrofos fermentativos.
- Posibacteria
  - Endobacteria
    - Dictyoglomi. Comprende una sola especie de hipertermófilo, quimioorganotrofo y aerobio.
    - Firmicutes. Es el grupo más extenso y comprende a las bacterias Gram positivas con contenido GC bajo. Se encuentran en diversos hábitats, incluyendo algunos patógenos notables. Una de las familias, Heliobacteria, obtiene su energía a través de la fotosíntesis.
  - Actinobacteria. Un extenso filo de bacterias Gram positivas de contenido GC alto. Son comunes en el suelo aunque algunas habitan en plantas y animales, incluyendo algunos patógenos.

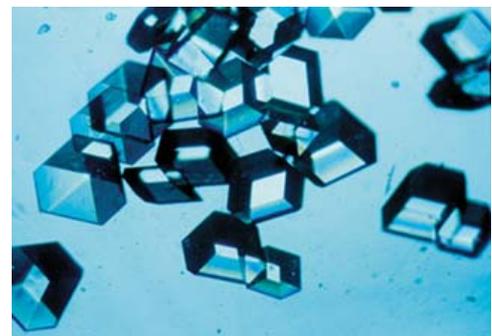
## Uso de las bacterias en la tecnología y la industria

Muchas industrias dependen en parte o enteramente de la acción bacteriana. Gran cantidad de sustancias químicas importantes como alcohol etílico, ácido acético, alcohol butílico y acetona son producidas por bacterias específicas. También se emplean bacterias para el curado de tabaco, el curtido de cueros, caucho, algodón, etc. Las bacterias (a menudo *Lactobacillus*) junto con levaduras y mohos, se han utilizado durante miles de años para la preparación de alimentos fermentados tales como queso, mantequilla, encurtidos, salsa de soja, chucrut, vinagre, vino y yogur.<sup>[140][141]</sup>

Las bacterias tienen una capacidad notable para degradar una gran variedad de compuestos orgánicos, por lo que se utilizan en el reciclado de basura y en biorremediación. Las bacterias capaces de degradar los hidrocarburos son de uso frecuente en la limpieza de los vertidos de petróleo.<sup>[142]</sup> Así por ejemplo, después del vertido del petrolero Exxon Valdez en 1989, en algunas playas de Alaska se usaron fertilizantes con objeto de promover el crecimiento de estas bacterias naturales. Estos esfuerzos fueron eficaces en las playas en las que la capa de petróleo no era demasiado espesa. Las bacterias también se utilizan para la biorremediación de basuras tóxicas industriales.<sup>[143]</sup> En la industria química, las bacterias son utilizadas en la síntesis de productos químicos enantioméricamente puros para uso farmacéutico o agroquímico.<sup>[144]</sup>

Las bacterias también pueden ser utilizadas para el control biológico de parásitos en sustitución de los pesticidas. Esto implica comúnmente a la especie *Bacillus thuringiensis* (también llamado BT), una bacteria de suelo Gram-positiva. Las subespecies de esta bacteria se utilizan como insecticidas específicos para lepidópteros.<sup>[145]</sup> Debido a su especificidad, estos pesticidas se consideran respetuosos con el medio ambiente, con poco o ningún efecto sobre los seres humanos, la fauna y la mayoría de los insectos beneficiosos, como por ejemplo, los polinizadores.<sup>[146][147]</sup>

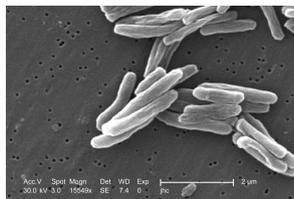
Las bacterias son herramientas básicas en los campos de la biología, la genética y la bioquímica moleculares debido a su capacidad para crecer rápidamente y a la facilidad relativa con la que pueden ser manipuladas. Realizando modificaciones en el ADN bacteriano y examinando los fenotipos que resultan, los científicos pueden determinar la función de genes, enzimas y rutas metabólicas, pudiendo trasladar posteriormente estos conocimientos a organismos más complejos.<sup>[148]</sup> La comprensión de la bioquímica celular, que requiere cantidades enormes de datos relacionados con la cinética enzimática y la expresión de genes,



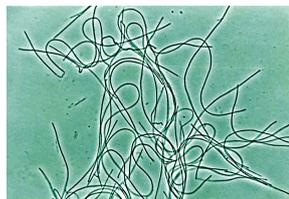
Cristales de insulina.

permitirá realizar modelos matemáticos de organismos enteros. Esto es factible en algunas bacterias bien estudiadas. Por ejemplo, actualmente está siendo desarrollado y probado el modelo del metabolismo de *Escherichia coli*.<sup>[149][150]</sup> Esta comprensión del metabolismo y la genética bacteriana permite a la biotecnología la modificación de las bacterias para que produzcan diversas proteínas terapéuticas, tales como insulina, factores de crecimiento y anticuerpos.<sup>[151][152]</sup>

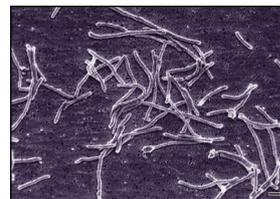
## Galería



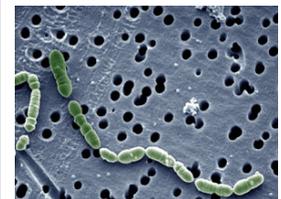
*Mycobacterium tuberculosis*  
(Actinobacteria)



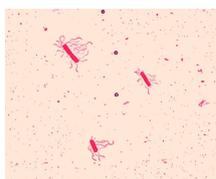
*Chloroflexus* (Chloroflexi)



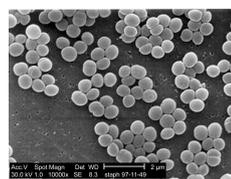
*Thermus aquaticus*  
(Deinococcus-Thermus)



*Oenococcus oeni* (Firmicutes)



*Bacillus cereus*  
(Firmicutes)



*Staphylococcus aureus*  
(Firmicutes)



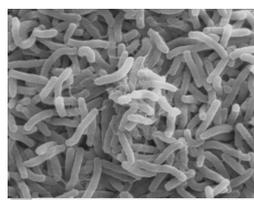
*Campylobacter jejuni*  
(Proteobacteria)



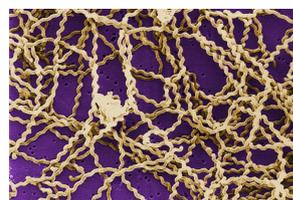
*Bordetella bronchiseptica*  
(Proteobacteria)



*Escherichia coli*  
(Proteobacteria)



*Vibrio cholerae*  
(Proteobacteria)



*Leptospira* (Spirochaetes)



*Treponema pallidum*  
(Spirochaetes)

## Referencias

- [1] Fredrickson J, Zachara J, Balkwill D, et al (2004). « Geomicrobiology of high-level nuclear waste-contaminated vadose sediments at the hanford site, Washington state (<http://aem.asm.org/cgi/content/full/70/7/4230?view=long&pmid=15240306>)». *Appl Environ Microbiol* **70** (7): pp. 4230 - 41. PMID 15240306. .
- [2] Whitman W, Coleman D, Wiebe W (1998). « Prokaryotes: the unseen majority (<http://www.pnas.org/cgi/content/full/95/12/6578>)». *Proc Natl Acad Sci U S A* **95** (12): pp. 6578 - 83. PMID 9618454. .
- [3] Sears C (2005). «A dynamic partnership: Celebrating our gut flora». *Anaerobe* **11** (5): pp. 247 - 51. PMID 16701579.
- [4] 2002 WHO mortality data (<http://www.who.int/healthinfo/bodgbd2002revised/en/index.html>) Accessed 20 January 2007
- [5] Ishige T, Honda K, Shimizu S (2005). «Whole organism biocatalysis». *Curr Opin Chem Biol* **9** (2): pp. 174 - 80. PMID 15811802.
- [6] Woese C, Kandler O, Wheelis M (1990). « Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya (<http://www.pnas.org/cgi/reprint/87/12/4576>)». *Proc Natl Acad Sci U S A* **87** (12): pp. 4576 - 9. PMID 2112744. .
- [7] Ibrahim B. Syed, (2002). "Islamic Medicine: 1000 years ahead of its times" (<http://www.ishim.net/ishimj/2/01.pdf>), *Journal of the Islamic Medical Association* **2**, p. 2-9.
- [8] Ober WB, Aloush N (1982). «The plague at Granada, 1348-1349: Ibn Al-Khatib and ideas of contagion». *Bulletin of the New York Academy of Medicine* **58** (4): pp. 418-24. PMID 7052179 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/7052179>).

- [9] Beretta M (2003). «The revival of Lucretian atomism and contagious diseases during the renaissance». *Medicina nei secoli* **15** (2): pp. 129-54. PMID 15309812 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15309812>).
- [10] Porter JR (1976). «Antony van Leeuwenhoek: Tercentenary of his discovery of bacteria (<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=413956>)». *Bacteriological reviews* **40** (2): pp. 260-9. PMID 786250 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/786250>).
- [11] van Leeuwenhoek A (1684). «An abstract of a letter from Mr. Anthony Leevvenhoek at Delft, dated Sep. 17, 1683, Containing Some Microscopical Observations, about Animals in the Scurf of the Teeth, the Substance Call'd Worms in the Nose, the Cuticula Consisting of Scales (<http://www.journals.royalsoc.ac.uk/content/120136/?k=Sep.+17,+1683>)». *Philosophical Transactions (1683–1775)* **14**: pp. 568-74.
- [12] van Leeuwenhoek A (1700). «Part of a Letter from Mr Antony van Leeuwenhoek, concerning the Worms in Sheeps Livers, Gnats, and Animalcula in the Excrements of Frogs (<http://www.journals.royalsoc.ac.uk/link.asp?id=4j53731651310230>)». *Philosophical Transactions (1683–1775)* **22**: pp. 509–18.
- [13] van Leeuwenhoek A (1702). «Part of a Letter from Mr Antony van Leeuwenhoek, F. R. S. concerning Green Weeds Growing in Water, and Some Animalcula Found about Them (<http://www.journals.royalsoc.ac.uk/link.asp?id=f173121jk4150280>)». *Philosophical Transactions (1683–1775)* **23**: pp. 1304–11.
- [14] «Etymology of the word "bacteria" (<http://www.etymonline.com/index.php?term=bacteria>)». *Online Etymology dictionary*. Consultado el 23-11-2006.
- [15] «Pasteur's Papers on the Germ Theory (<http://biotech.law.lsu.edu/cphl/history/articles/pasteur.htm#paperII>)». LSU Law Center's Medical and Public Health Law Site, Historic Public Health Articles. Consultado el 23-11-2006.
- [16] «The Nobel Prize in Physiology or Medicine 1905 ([http://nobelprize.org/nobel\\_prizes/medicine/laureates/1905/](http://nobelprize.org/nobel_prizes/medicine/laureates/1905/))». Nobelprize.org. Consultado el 22-11-2006.
- [17] O'Brien S, Goedert J (1996). «HIV causes AIDS: Koch's postulates fulfilled». *Curr Opin Immunol* **8** (5): pp. 613–18. PMID 8902385 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/8902385>).
- [18] Thurston A (2000). «Of blood, inflammation and gunshot wounds: the history of the control of sepsis». *Aust N Z J Surg* **70** (12): pp. 855-61. PMID 11167573 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11167573>).
- [19] Schwartz R (2004). «Paul Ehrlich's magic bullets». *N Engl J Med* **350** (11): pp. 1079–80. PMID 15014180.
- [20] «Biography of Paul Ehrlich ([http://nobelprize.org/nobel\\_prizes/medicine/laureates/1908/ehrllich-bio.html](http://nobelprize.org/nobel_prizes/medicine/laureates/1908/ehrllich-bio.html))». Nobelprize.org. Consultado el 26-11-2006.
- [21] Woese C, Fox G (1977). «Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms». *Proc Natl Acad Sci U S A* **74** (11): pp. 5088–90. PMID 270744.
- [22] Woese C, Kandler O, Wheelis M (1990). «Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya (<http://www.pnas.org/cgi/reprint/87/12/4576>)». *Proc Natl Acad Sci U S A* **87** (12): pp. 4576–79. PMID 2112744 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/2112744>).
- [23] <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/165139821>
- [24] Woese C, Kandler O, Wheelis M (1990). «Towards a natural system of organisms: proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya (<http://www.pnas.org/cgi/reprint/87/12/4576>)». *Proc Natl Acad Sci U S A* **87** (12): pp. 4576–9. PMID 2112744.
- [25] Gupta R (2000). «The natural evolutionary relationships among prokaryotes». *Crit Rev Microbiol* **26** (2): pp. 111-31. PMID 10890353 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10890353>).
- [26] Schopf J (1994). «Disparate rates, differing fates: tempo and mode of evolution changed from the Precambrian to the Phanerozoic (<http://www.pubmedcentral.nih.gov/picrender.fcgi?artid=44277&blobtype=pdf>)». *Proc Natl Acad Sci U S A* **91** (15): pp. 6735-42. PMID 8041691.
- [27] DeLong E, Pace N (2001). «Environmental diversity of bacteria and archaea». *Syst Biol* **50** (4): pp. 470-78. PMID 12116647.
- [28] Brown J, Doolittle W (1997). «Archaea and the prokaryote-to-eukaryote transition (<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?tool=pubmed&pubmedid=9409149>)». *Microbiol Mol Biol Rev* **61** (4): pp. 456-502. PMID 9409149 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9409149>).
- [29] Wang M, Yafremava LS, Caetano-Anollés D, Mitternthal JE, Caetano-Anollés G (2007). *Reductive evolution of architectural repertoires in proteomes and the birth of the tripartite world* (<http://www.genome.org/cgi/pmidlookup?view=long&pmid=17908824>). 17. pp. 1572–85. doi: 10.1101/gr.6454307 (<http://dx.doi.org/10.1101/gr.6454307>). PMID 17908824 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17908824>).
- [30] Di Giulio M (2003). «The universal ancestor and the ancestor of bacteria were hyperthermophiles». *J Mol Evol* **57** (6): pp. 721-30. PMID 14745541.
- [31] Battistuzzi F, Feijao A, Hedges S. «A genomic timescale of prokaryote evolution: insights into the origin of methanogenesis, phototrophy, and the colonization of land. (<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?tool=pubmed&pubmedid=15535883>)». *BMC Evol Biol* **4**: pp. 44. PMID 15535883.
- [32] Cavalier-Smith T (2006). «Cell evolution and Earth history: stasis and revolution (<http://www.journals.royalsoc.ac.uk/content/0164755512w92302/fulltext.pdf>)». *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* **361** (1470): pp. 969–1006. PMID 16754610 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16754610>).
- [33] Thomas Cavalier-Smith (2006), Rooting the tree of life by transition analyses (<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=1586193>), *Biol Direct*. 1: 19. doi: 10.1186/1745-6150-1-19.

- [34] T. Cavalier-Smith (2002). *The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification of Protozoa* (<http://ijs.sgmjournals.org/cgi/reprint/52/2/297.pdf>). 52. pp. 297-354.
- [35] Poole A, Penny D (2007). «Evaluating hypotheses for the origin of eukaryotes ([http://www.bio.pku.edu.cn/Exchange/bio/download/Lecture3 -- Poole & Penny 07.pdf](http://www.bio.pku.edu.cn/Exchange/bio/download/Lecture3--Poole&Penny07.pdf))». *Bioessays* **29** (1): pp. 74-84. PMID 17187354 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17187354>).
- [36] Dyall S, Brown M, Johnson P (2004). «Ancient invasions: from endosymbionts to organelles». *Science* **304** (5668): pp. 253 - 7. PMID 15073369.
- [37] Lang B, Gray M, Burger G. «Mitochondrial genome evolution and the origin of eukaryotes». *Annu Rev Genet* **33**: pp. 351-97. PMID 10690412 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10690412>).
- [38] McFadden G (1999). «Endosymbiosis and evolution of the plant cell». *Curr Opin Plant Biol* **2** (6): pp. 513-9. PMID 10607659.
- [39] Schulz H, Jorgensen B. «Big bacteria». *Annu Rev Microbiol* **55**: pp. 105-37. PMID 11544351 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11544351>).
- [40] Robertson J, Gomersall M, Gill P. (1975). «Mycoplasma hominis: growth, reproduction, and isolation of small viable cells». *J Bacteriol.* **124** (2): pp. 1007-18. PMID 1102522 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/1102522>).
- [41] Fritz I, Strömpl C, Abraham W (2004). «Phylogenetic relationships of the genera *Stella*, *Labrys* and *Angulomicrobium* within the 'Alphaproteobacteria' and description of *Angulomicrobium amanitifforme* sp. nov (<http://ijs.sgmjournals.org/cgi/content/full/54/3/651>)». *Int J Syst Evol Microbiol* **54** (Pt 3): pp. 651-7. PMID 15143003. .
- [42] Cabeen M, Jacobs-Wagner C (2005). «Bacterial cell shape». *Nat Rev Microbiol* **3** (8): pp. 601-10. PMID 16012516 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16012516>).
- [43] Young K (2006). «The selective value of bacterial shape». *Microbiol Mol Biol Rev* **70** (3): pp. 660-703. PMID 16959965 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16959965>).
- [44] Douwes K, Schmalzbauer E, Linde H, Reisberger E, Fleischer K, Lehn N, Landthaler M, Vogt T (2003). «Branched filaments no fungus, ovoid bodies no bacteria: Two unusual cases of mycetoma». *J Am Acad Dermatol* **49** (2 Suppl Case Reports): pp. S170-3. PMID 12894113 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12894113>).
- [45] Donlan R (2002). «Biofilms: microbial life on surfaces». *Emerg Infect Dis* **8** (9): pp. 881-90. PMID 12194761 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12194761>).
- [46] Branda S, Vik S, Friedman L, Kolter R (2005). «Biofilms: the matrix revisited». *Trends Microbiol* **13** (1): pp. 20-26. PMID 15639628 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15639628>).
- [47] Davey M, O'toole G (2000). «Microbial biofilms: from ecology to molecular genetics». *Microbiol Mol Biol Rev* **64** (4): pp. 847-67. PMID 11104821.
- [48] Donlan RM, Costerton JW (2002). «Biofilms: survival mechanisms of clinically relevant microorganisms». *Clin Microbiol Rev* **15** (2): pp. 167-93. PMID 11932229 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11932229>).
- [49] Shimkets L. «Intercellular signaling during fruiting-body development of *Myxococcus xanthus*». *Annu Rev Microbiol* **53**: pp. 525-49. PMID 10547700.
- [50] Kaiser D. «Signaling in myxobacteria». *Annu Rev Microbiol* **58**: pp. 75-98. PMID 15487930 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15487930>).
- [51] Harold F (1972). «Conservation and transformation of energy by bacterial membranes (<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?tool=pubmed&pubmedid=4261111>)». *Bacteriol Rev* **36** (2): pp. 172-230. PMID 4261111. .
- [52] Berg J., Tymoczko J. and Stryer L. (2002) *Biochemistry*. W. H. Freeman and Company ISBN 0-7167-4955-6
- [53] Fuerst J (2005). «Intracellular compartmentation in planctomycetes». *Annu Rev Microbiol* **59**: pp. 299-328. PMID 15910279.
- [54] Poehlsgaard J, Douthwaite S (2005). «The bacterial ribosome as a target for antibiotics». *Nat Rev Microbiol* **3** (11): pp. 870-81. PMID 16261170.
- [55] Yeo M, Chater K (2005). «The interplay of glycogen metabolism and differentiation provides an insight into the developmental biology of *Streptomyces coelicolor* (<http://mic.sgmjournals.org/cgi/content/full/151/3/855?view=long&pmid=15758231>)». *Microbiology* **151** (Pt 3): pp. 855-61. PMID 15758231. .
- [56] Shiba T, Tsutsumi K, Ishige K, Noguchi T (2000). «Inorganic polyphosphate and polyphosphate kinase: their novel biological functions and applications (<http://protein.bio.msu.ru/biokhimiya/contents/v65/full/65030375.html>)». *Biochemistry (Mosc)* **65** (3): pp. 315-23. PMID 10739474. .
- [57] Brune DC. (1995). «Isolation and characterization of sulfur globule proteins from *Chromatium vinosum* and *Thiocapsa roseopersicina* ([http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?cmd=Retrieve&db=pubmed&list\\_uids=7575095&dopt=Abstract](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?cmd=Retrieve&db=pubmed&list_uids=7575095&dopt=Abstract))». *Arch Microbiol* **163** (6): pp. 391-99. PMID 7575095. .
- [58] Kadouri D, Jurkevitch E, Okon Y, Castro-Sowinski S. (2005). «Ecological and agricultural significance of bacterial polyhydroxyalkanoates ([http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?db=pubmed&cmd=Retrieve&dopt=AbstractPlus&list\\_uids=15986831&query\\_hl=13&itool=pubmed\\_DocSum](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/entrez/query.fcgi?db=pubmed&cmd=Retrieve&dopt=AbstractPlus&list_uids=15986831&query_hl=13&itool=pubmed_DocSum))». *Crit Rev Microbiol* **31** (2): pp. 55-67. PMID 15986831. .
- [59] Walsby A (1994). «Gas vesicles (<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?tool=pubmed&pubmedid=8177173>)». *Microbiol Rev* **58** (1): pp. 94-144. PMID 8177173. .
- [60] Gitai, Z. (2005). «The New Bacterial Cell Biology: Moving Parts and Subcellular Architecture (<http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0092867405001935>)». *Cell* **120** (5): pp. 577-586. doi: 10.1016/j.cell.2005.02.026 (<http://dx.doi.org/10.1016/j.cell.2005.02.026>). .
- [61] Thanbichler M, Wang S, Shapiro L (2005). «The bacterial nucleoid: a highly organized and dynamic structure». *J Cell Biochem* **96** (3): pp. 506-21. PMID 15988757.

- [62] Gitai Z (2005). «The new bacterial cell biology: moving parts and subcellular architecture». *Cell* **120** (5): pp. 577–86. doi: 10.1016/j.cell.2005.02.026 (<http://dx.doi.org/10.1016/j.cell.2005.02.026>). PMID 15766522 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15766522>).
- [63] Shih YL, Rothfield L (2006). «The bacterial cytoskeleton (<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?tool=pubmed&pubmedid=16959967>)». *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* **70** (3): pp. 729–54. doi: 10.1128/MMBR.00017-06 (<http://dx.doi.org/10.1128/MMBR.00017-06>). PMID 16959967 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16959967>).
- [64] van Heijenoort J (2001). «Formation of the glycan chains in the synthesis of bacterial peptidoglycan (<http://glycob.oxfordjournals.org/cgi/content/full/11/3/25R>)». *Glycobiology* **11** (3): pp. 25R - 36R. PMID 11320055.
- [65] Koch A (2003). «Bacterial wall as target for attack: past, present, and future research (<http://cmr.asm.org/cgi/content/full/16/4/673?view=long&pmid=14557293>)». *Clin Microbiol Rev* **16** (4): pp. 673 – 87. PMID 14557293.
- [66] Gram, HC (1884). «Über die isolierte Färbung der Schizomyceten in Schnitt- und Trockenpräparaten». *Fortschr. Med.* **2**: pp. 185–189.
- [67] Hugenholtz P (2002). «Exploring prokaryotic diversity in the genomic era (<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?tool=pubmed&pubmedid=11864374>)». *Genome Biol* **3** (2): pp. REVIEWS0003. PMID 11864374.
- [68] Walsh F, Amyes S (2004). «Microbiology and drug resistance mechanisms of fully resistant pathogens». *Curr Opin Microbiol* **7** (5): pp. 439-44. PMID 15451497.
- [69] Engelhardt H, Peters J (1998). «Structural research on surface layers: a focus on stability, surface layer homology domains, and surface layer-cell wall interactions». *J Struct Biol* **124** (2 - 3): pp. 276-302. PMID 10049812.
- [70] Beveridge T, Pouwels P, Sára M, Kotiranta A, Lounatmaa K, Kari K, Kerosuo E, Haapasalo M, Egelseer E, Schocher I, Sleytr U, Morelli L, Callegari M, Nomellini J, Bingle W, Smit J, Leibovitz E, Lemaire M, Miras I, Salamitou S, Béguin P, Ohayon H, Gounon P, Matuschek M, Koval S (1997). «Functions of S-layers». *FEMS Microbiol Rev* **20** (1 - 2): pp. 99 – 149. PMID 9276929.
- [71] Kojima S, Blair D. «The bacterial flagellar motor: structure and function of a complex molecular machine». *Int Rev Cytol* **233**: pp. 93 – 134. PMID 15037363.
- [72] Beachey E (1981). «Bacterial adherence: adhesin-receptor interactions mediating the attachment of bacteria to mucosal surface». *J Infect Dis* **143** (3): pp. 325 – 45. PMID 7014727.
- [73] Silverman P (1997). «Towards a structural biology of bacterial conjugation». *Mol Microbiol* **23** (3): pp. 423 – 9. PMID 9044277.
- [74] Stokes R, Norris-Jones R, Brooks D, Beveridge T, Doxsee D, Thorson L (2004). «The glycan-rich outer layer of the cell wall of *Mycobacterium tuberculosis* acts as an antiphagocytic capsule limiting the association of the bacterium with macrophages (<http://ia.asm.org/cgi/content/full/72/10/5676?view=long&pmid=15385466>)». *Infect Immun* **72** (10): pp. 5676 – 86. PMID 15385466.
- [75] Daffé M, Etienne G (1999). «The capsule of *Mycobacterium tuberculosis* and its implications for pathogenicity». *Tuber Lung Dis* **79** (3): pp. 153 – 69. PMID 10656114.
- [76] Finlay B, Falkow S (1997). «Common themes in microbial pathogenicity revisited (<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?tool=pubmed&pubmedid=9184008>)». *Microbiol Mol Biol Rev* **61** (2): pp. 136 – 69. PMID 9184008.
- [77] Nicholson W, Munakata N, Horneck G, Melosh H, Setlow P (2000). «Resistance of *Bacillus* endospores to extreme terrestrial and extraterrestrial environments (<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?tool=pubmed&pubmedid=10974126>)». *Microbiol Mol Biol Rev* **64** (3): pp. 548 – 72. PMID 10974126.
- [78] Siunov A, Nikitin D, Suzina N, Dmitriev V, Kuzmin N, Duda V. «Phylogenetic status of *Anaerobacter polyendosporus*, an anaerobic, polysporogenic bacterium (<http://ijs.sgmjournals.org/cgi/reprint/49/3/1119.pdf>)». *Int J Syst Bacteriol* **49 Pt 3**: pp. 1119 – 24. PMID 10425769.
- [79] Nicholson W, Fajardo-Cavazos P, Rebeil R, Slieman T, Riesenman P, Law J, Xue Y (2002). «Bacterial endospores and their significance in stress resistance». *Antonie Van Leeuwenhoek* **81** (1 - 4): pp. 27 – 32. PMID 12448702.
- [80] Vreeland R, Rosenzweig W, Powers D (2000). «Isolation of a 250 million-year-old halotolerant bacterium from a primary salt crystal». *Nature* **407** (6806): pp. 897 – 900. PMID 11057666.
- [81] Cano R, Borucki M (1995). «Revival and identification of bacterial spores in 25- to 40-million-year-old Dominican amber». *Science* **268** (5213): pp. 1060 – 4. PMID 7538699.
- [82] Nicholson W, Schuerg A, Setlow P (2005). «The solar UV environment and bacterial spore UV resistance: considerations for Earth-to-Mars transport by natural processes and human spaceflight». *Mutat Res* **571** (1 - 2): pp. 249 – 64. PMID 15748651.
- [83] Hatheway C (1990). «Toxicogenic clostridia (<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?tool=pubmed&pubmedid=2404569>)». *Clin Microbiol Rev* **3** (1): pp. 66 – 98. PMID 2404569.
- [84] Neelson K (1999). «Post-Viking microbiology: new approaches, new data, new insights». *Orig Life Evol Biosph* **29** (1): pp. 73-93. PMID 11536899.
- [85] Xu J (2006). «Microbial ecology in the age of genomics and metagenomics: concepts, tools, and recent advances». *Mol Ecol* **15** (7): pp. 1713-31. PMID 16689892.
- [86] Zillig W (1991). «Comparative biochemistry of Archaea and Bacteria». *Curr Opin Genet Dev* **1** (4): pp. 544-51. PMID 1822288.
- [87] Hellingwerf K, Crielgaard W, Hoff W, Matthijs H, Mur L, van Rotterdam B (1994). «Photobiology of bacteria». *Antonie Van Leeuwenhoek* **65** (4): pp. 331 - 47. PMID 7832590.
- [88] Zumft W (1997). «Cell biology and molecular basis of denitrification (<http://mmb.asm.org/cgi/reprint/61/4/533?view=long&pmid=9409151>)». *Microbiol Mol Biol Rev* **61** (4): pp. 533 - 616. PMID 9409151.
- [89] Drake H, Daniel S, Küsel K, Matthies C, Kuhner C, Braus-Stromeyer S (1997). «Acetogenic bacteria: what are the in situ consequences of their diverse metabolic versatilities?». *Biofactors* **6** (1): pp. 13 - 24. PMID 9233536.

- [90] Dalton H (2005). «The Leeuwenhoek Lecture 2000 the natural and unnatural history of methane-oxidizing bacteria (<http://www.journals.royalsoc.ac.uk/media/16ut607dm2jywbbgxuq/contributions/y/l/6/u/yl6umjthf30e4a59.pdf>)». *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* **360** (1458): pp. 1207 - 22. PMID 16147517. .
- [91] Zehr J, Jenkins B, Short S, Steward G (2003). «Nitrogenase gene diversity and microbial community structure: a cross-system comparison». *Environ Microbiol* **5** (7): pp. 539 - 54. PMID 12823187.
- [92] Morel, FMM; Kraepiel AML, Amyot M (1998). «The chemical cycle and bioaccumulation of mercury». *Annual Review of Ecological Systems* **29**: pp. 543–566.
- [93] Bardy S, Ng S, Jarrell K (2003). «Prokaryotic motility structures (<http://mic.sgmjournals.org/cgi/content/full/149/2/295?view=long&pmid=12624192>)». *Microbiology* **149** (Pt 2): pp. 295–304. PMID 12624192. .
- [94] Merz A, So M, Sheetz M (2000). «Pilus retraction powers bacterial twitching motility». *Nature* **407** (6800): pp. 98–102. PMID 10993081 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10993081>).
- [95] Wu M, Roberts J, Kim S, Koch D, DeLisa M (2006). «Collective bacterial dynamics revealed using a three-dimensional population-scale defocused particle tracking technique (<http://aem.asm.org/cgi/content/full/72/7/4987?view=long&pmid=16820497>)». *Appl Environ Microbiol* **72** (7): pp. 4987–94. PMID 16820497 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16820497>). .
- [96] Lux R, Shi W (2004). «Chemotaxis-guided movements in bacteria». *Crit Rev Oral Biol Med* **15** (4): pp. 207–20. PMID 15284186 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15284186>).
- [97] Frankel R, Bazylinski D, Johnson M, Taylor B (1997). «Magneto-aerotaxis in marine coccoid bacteria». *Biophys J* **73** (2): pp. 994–1000. PMID 9251816 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/9251816>).
- [98] Kaiser D. «Signaling in myxobacteria». *Annu Rev Microbiol* **58**: pp. 75–98. PMID 15487930.
- [99] Goldberg MB (2001). «Actin-based motility of intracellular microbial pathogens». *Microbiol Mol Biol Rev* **65** (4): pp. 595–626. PMID 11729265 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11729265>).
- [100] Koch A (2002). «Control of the bacterial cell cycle by cytoplasmic growth». *Crit Rev Microbiol* **28** (1): pp. 61 - 77. PMID 12003041.
- [101] Eagon R. «Pseudomonas natriegens, a marine bacterium with a generation time of less than 10 minutes (<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?tool=pubmed&pubmedid=13888946>)». *J Bacteriol* **83**: pp. 736 - 7. PMID 13888946. .
- [102] Prats C, López D, Giró A, Ferrer J, Valls J (2006). «Individual-based modelling of bacterial cultures to study the microscopic causes of the lag phase». *J Theor Biol* **241** (4): pp. 939–53. PMID 16524598.
- [103] Hecker M, Völker U. «General stress response of Bacillus subtilis and other bacteria». *Adv Microb Physiol* **44**: pp. 35–91. PMID 11407115 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11407115>).
- [104] Nakabachi A, Yamashita A, Toh H, Ishikawa H, Dunbar H, Moran N, Hattori M (2006). «The 160-kilobase genome of the bacterial endosymbiont Carsonella». *Science* **314** (5797): pp. 267. PMID 17038615 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17038615>).
- [105] Pradella S, Hans A, Spröer C, Reichenbach H, Gerth K, Beyer S (2002). «Characterisation, genome size and genetic manipulation of the myxobacterium Sorangium cellulosum So ce56». *Arch Microbiol* **178** (6): pp. 484–92. PMID 12420170.
- [106] Hinnebusch J, Tilly K (1993). «Linear plasmids and chromosomes in bacteria». *Mol Microbiol* **10** (5): pp. 917–22. PMID 7934868.
- [107] Brüßow H, Canchaya C, Hardt W (2004). «Phages and the evolution of bacterial pathogens: from genomic rearrangements to lysogenic conversion (<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?tool=pubmed&pubmedid=15353570>)». *Microbiol Mol Biol Rev* **68** (3): pp. 560–602. PMID 15353570. .
- [108] Perna N, Mayhew G, Pósfai G, Elliott S, Donnenberg M, Kaper J, Blattner F (1998). «Molecular evolution of a pathogenicity island from enterohemorrhagic Escherichia coli O157:H7 (<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?tool=pubmed&pubmedid=9673266>)». *Infect Immun* **66** (8): pp. 3810–7. PMID 9673266. .
- [109] Denamur E, Matic I (2006). «Evolution of mutation rates in bacteria». *Mol Microbiol* **60** (4): pp. 820 - 7. PMID 16677295.
- [110] Wright B (2004). «Stress-directed adaptive mutations and evolution». *Mol Microbiol* **52** (3): pp. 643 - 50. PMID 15101972.
- [111] Davison J (1999). «Genetic exchange between bacteria in the environment». *Plasmid* **42** (2): pp. 73 - 91. PMID 10489325.
- [112] Hastings P, Rosenberg S, Slack A (2004). «Antibiotic-induced lateral transfer of antibiotic resistance». *Trends Microbiol* **12** (9): pp. 401 - 4. PMID 15337159.
- [113] Stams A, de Bok F, Plugge C, van Eekert M, Dolging J, Schraa G (2006). «Exocellular electron transfer in anaerobic microbial communities». *Environ Microbiol* **8** (3): pp. 371–82. PMID 16478444 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16478444>).
- [114] Barea J, Pozo M, Azcón R, Azcón-Aguilar C (2005). «Microbial co-operation in the rhizosphere (<http://jxb.oxfordjournals.org/cgi/content/full/56/417/1761>)». *J Exp Bot* **56** (417): pp. 1761–78. PMID 15911555 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15911555>). .
- [115] O'Hara A, Shanahan F (2006). «The gut flora as a forgotten organ». *EMBO Rep* **7** (7): pp. 688–93. PMID 16819463 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16819463>).
- [116] Zoetendal E, Vaughan E, de Vos W (2006). «A microbial world within us». *Mol Microbiol* **59** (6): pp. 1639–50. PMID 16553872 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16553872>).
- [117] Gorbach S (1990). «Lactic acid bacteria and human health». *Ann Med* **22** (1): pp. 37–41. PMID 2109988.
- [118] Salminen S, Gueimonde M, Isolauri E (2005). «Probiotics that modify disease risk (<http://jn.nutrition.org/cgi/content/full/135/5/1294>)». *J Nutr* **135** (5): pp. 1294–8. PMID 15867327 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15867327>). .
- [119] Fish D. «Optimal antimicrobial therapy for sepsis». *Am J Health Syst Pharm* **59** Suppl 1: pp. S13–9. PMID 11885408 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11885408>).
- [120] Belland R, Ouellette S, Gieffers J, Byrne G (2004). «Chlamydia pneumoniae and atherosclerosis». *Cell Microbiol* **6** (2): pp. 117–27. PMID 14706098.

- [121] Heise E. « Diseases associated with immunosuppression (<http://www.pubmedcentral.nih.gov/picrender.fcgi?artid=1568899&blobtype=pdf>)». *Environ Health Perspect* **43**: pp. 9–19. PMID 7037390 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/7037390>). .
- [122] Saiman, L. «Microbiology of early CF lung disease». *Paediatr Respir Rev*. volumen=5 Suppl A: pp. S367–369. PMID 14980298
- [123] Yonath A, Bashan A (2004). «Ribosomal crystallography: initiation, peptide bond formation, and amino acid polymerization are hampered by antibiotics». *Annu Rev Microbiol* **58**: pp. 233–51. PMID 15487937 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15487937>).
- [124] Khachatourians G (1998). « Agricultural use of antibiotics and the evolution and transfer of antibiotic-resistant bacteria (<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?tool=pubmed&pubmedid=9835883>)». *CMAJ* **159** (9): pp. 1129–36. PMID 9835883. .
- [125] Thomson R, Bertram H (2001). «Laboratory diagnosis of central nervous system infections». *Infect Dis Clin North Am* **15** (4): pp. 1047–71. PMID 11780267 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11780267>).
- [126] Boucher Y, Douady CJ, Papke RT, Walsh DA, Boudreau ME, Nesbo CL, Case RJ, Doolittle WF (2003). «Lateral gene transfer and the origins of prokaryotic groups.». *Annu Rev Genet* **37**: pp. 283–328. PMID 14616063 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/14616063>).
- [127] Olsen G, Woese C, Overbeek R (1994). « The winds of (evolutionary) change: breathing new life into microbiology (<http://www.pubmedcentral.nih.gov/picrender.fcgi?artid=205007&blobtype=pdf>)». *J Bacteriol* **176** (1): pp. 1–6. PMID 8282683 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/8282683>). .
- [128] Tindall, BJ, Trüper, HG (28 de noviembre de 2005). « The Role of the ICSP (International Committee on Systematics of Prokaryotes) in the Nomenclature and Taxonomy of Prokaryotes ([http://www.the-icsp.org/misc/ICSP\\_intro.htm](http://www.the-icsp.org/misc/ICSP_intro.htm))» (en inglés). ICSP. Consultado el 2 de septiembre de 2008.
- [129] Euzéby, JP (2008). « List of Prokaryotic names with Standing in Nomenclature (LPSN) (<http://www.bacterio.cict.fr/>)» (en inglés). Consultado el 2 de septiembre de 2008.
- [130] « EMInternational Journal of Systematic Bacteriology (IJS) (<http://ijs.sgmjournals.org/>)» (en inglés). Society for General Microbiology. Consultado el 2 de septiembre de 2008.
- [131] « Bergey's Manual Trust (<http://www.bergeys.org>)» (en inglés) (26 de agosto). Consultado el 2 de septiembre de 2008.
- [132] « The Taxonomic Outline of Bacteria and Archaea, TOBA release 7.7 (<http://www.taxonomicoutline.org/index.php/toba/index>)» (en inglés). Universidad Estatal de Michigan en colaboración con NamesforLife, LLC (2007). Consultado el 2 de septiembre de 2008.
- [133] Rappé MS, Giovannoni SJ (2003). "The uncultured microbial majority". *Annual Review of Microbiology* **57**: 369–94. doi:10.1146/annurev.micro.57.030502.090759
- [134] Doolittle RF (2005). «Evolutionary aspects of whole-genome biology». *Curr Opin Struct Biol* **15** (3): pp. 248–253. PMID 11837318 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11837318>).
- [135] Gram, HC (1884). «Über die isolierte Färbung der Schizomyceten in Schnitt- und Trockenpräparaten». *Fortschr. Med.* **2**: pp. 185–189.
- [136] Ryan KJ; Ray CG (editors) (2004). *Sherris Medical Microbiology* (4th ed. edición). McGraw Hill. pp. 232 – 3. ISBN 0-8385-8529-9.
- [137] Madigan, MT; Martinko J; Parker J (2004). *Brock Biology of Microorganisms* (10th Edition edición). Lippincott Williams & Wilkins. ISBN 0-13-066271-2.
- [138] Beveridge, T.J.; Davies, J.A.. « Cellular responses of *Bacillus subtilis* and *Escherichia coli* to the Gram stain (<http://jb.asm.org/cgi/reprint/156/2/846.pdf>)» (PDF). *J. Bacteriol.* **156** (2): pp. 846-858. PMID 6195148. .
- [139] Davies, J.A.; G.K. Anderson, T.J. Beveridge, H.C. Clark. « Chemical mechanism of the Gram stain and synthesis of a new electron-opaque marker for electron microscopy which replaces the iodine mordant of the stain (<http://jb.asm.org/cgi/reprint/156/2/837.pdf>)» (PDF). *J. Bacteriol.* **156** (2): pp. 837-845. PMID 6195147. .
- [140] Johnson M, Lucey J (2006). «Major technological advances and trends in cheese». *J Dairy Sci* **89** (4): pp. 1174–8. PMID 16537950 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16537950>).
- [141] Hagedorn S, Kaphammer B. «Microbial biocatalysis in the generation of flavor and fragrance chemicals». *Annu Rev Microbiol* **48**: pp. 773–800. PMID 7826026 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/7826026>).
- [142] Cohen Y (2002). «Bioremediation of oil by marine microbial mats». *Int Microbiol* **5** (4): pp. 189–93. PMID 12497184 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12497184>).
- [143] Neves L, Miyamura T, Moraes D, Penna T, Converti A. «Biofiltration methods for the removal of phenolic residues». *Appl Biochem Biotechnol* **129–132**: pp. 130–52. PMID 16915636.
- [144] Liese A, Filho M (1999). «Production of fine chemicals using biocatalysis». *Curr Opin Biotechnol* **10** (6): pp. 595–603. PMID 10600695 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/10600695>).
- [145] Aronson A, Shai Y (2001). «Why *Bacillus thuringiensis* insecticidal toxins are so effective: unique features of their mode of action». *FEMS Microbiol Lett* **195** (1): pp. 1–8. PMID 11166987.
- [146] Bozsik A (2006). «Susceptibility of adult *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) to insecticides with different modes of action». *Pest Manag Sci* **62** (7): pp. 651–4. PMID 16649191 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16649191>).
- [147] Chattopadhyay A, Bhatnagar N, Bhatnagar R (2004). «Bacterial insecticidal toxins». *Crit Rev Microbiol* **30** (1): pp. 33–54. PMID 15116762 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15116762>).
- [148] Serres M, Gopal S, Nahum L, Liang P, Gaasterland T, Riley M (2001). « A functional update of the *Escherichia coli* K-12 genome (<http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?tool=pubmed&pubmedid=11574054>)». *Genome Biol* **2** (9): pp. RESEARCH0035. PMID 11574054 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/11574054>). .
- [149] Almaas E, Kovács B, Vicsek T, Oltvai Z, Barabási A (2004). «Global organization of metabolic fluxes in the bacterium *Escherichia coli*.» *Nature* **427** (6977): pp. 839–43. PMID 14985762 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/14985762>).

- [150] Reed J, Vo T, Schilling C, Palsson B (2003). « An expanded genome-scale model of Escherichia coli K-12 (iJR904 GSM/GPR) (<http://genomebiology.com/2003/4/9/R54>)». *Genome Biol* **4** (9): pp. R54. PMID 12952533. .
- [151] Walsh G (2005). «Therapeutic insulins and their large-scale manufacture». *Appl Microbiol Biotechnol* **67** (2): pp. 151–9. PMID 15580495 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/15580495>).
- [152] Graumann K, Premstaller A (2006). «Manufacturing of recombinant therapeutic proteins in microbial systems». *Biotechnol J* **1** (2): pp. 164–86. PMID 16892246 (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/16892246>).

## Enlaces externos

-  Wikispecies tiene un artículo sobre **Bacteria**. Wikispecies
-  Wikcionario tiene definiciones para **bacteria**. Wikcionario
- Bacterias: Cómo transformaron la Tierra (<http://www.portalmundos.com/mundobiologia/paleontologia/bacterias.htm>)
- agronlin.tripod.com; datos sobre bacterias (<http://agronlin.tripod.com/dat/id3.html>)
- Crea un cultivo de bacterias (<http://superciencia.com/2006/03/11/cultivo-de-bacterias>)
- Todar's Online Textbook of Bacteriology (<http://www.textbookofbacteriology.net/>)

# Fuentes y contribuyentes del artículo

**Bacteria** *Fuente:* <http://es.wikipedia.org/w/index.php?oldid=53665024> *Contribuyentes:* Marfil,, 3coma14, AC99C5EC.ipt.aol.com, Acratta, Alakasam, AldanaN, Aleator, Alexan, Alfredobio, Alkemir, Alucard8a, Amadís, Angel GN, Antur, Armin76, Arquen, AstroNomo, Atila rey, Axxgreazz, Açipni-Lovrij, BL, Baffclan, Balderai, Bedwyr, Beto29, BlackBeast, BuenaGente, ChampaKris, Cobalttempest, Cocobacilo, CommonsDelinker, Cookie, DJ Nietzsche, Damifb, Dangelin5, Dani24gc, Danielba894, David0811, Delphidius, Delphyn, Dhcp, Dieguesjaimes, Diosa, DnJose, Dodo, Dorio, Dreitmen, Drini2, Eamezaga, Edmenb, Eduardosalg, Eduardozaqueta, Elliniká, Eلسenor, Emiduronte, Esparraguera, F.A.A. FAL56, FCPB, Fanattiq, Feministo, Fernando Estel, Fidel.G, Folkvanger, Foundling, Fran4004, Fran89, Franciscosp2, FrancoGG, Furado, Gajjin, Garaguas, GermanX, Gilbertosf, Gmagno, Gonn, Groucho Marx, Gusgus, Gustavocarra, HAMM, HANNAN, HUB, Hermenpaca, Hola choro, Humbefa, Humberto, Hégésippe Cormier, JMCCI1, Javicaci, Javichu el jefe, Javierito92, Javiriver4, Jean Zipper, Jkwb, Jkky2002, Jlotero, Jmcalderon, Jor11, Jorge 2701, Jorge c2010, JorgeGG, Joseaperez, Juandelosdesiertos, Julgon, Jurock, Kordas, Kved, L'AngeGardien, LP, Laalithaa, Laura Fiorucci, Le K-li, Leandroidecba, Leonpolanco, Leptictidium, Locos epraix, Lucien leGrey, Lygeum, MTForever, Macarrones, MadriCR, Mafores, Magister Mathematicae, ManuelGR, Matdrodes, Maulucioni, Maveric149, Mel 23, Mercenario97, Metrónomo, Miss Manzana, Montgomery, Mordhagger, Moriel, Mortadelo2005, Mpagano, Muro de Aguas, Murphy era un optimista, Musicantor, Natrix, Netito777, Nicop330, Nioger, Niurka gareeran, Nixón, No sé qué nick poner, Noquierouser, Nubecosmica, Nuen, Okrana, Opinador, Osado, PACO, Paintman, Palcianeda, Pan con queso, Paporrubio, Patricio.lorente, Peeibol, Peregring Lok0000, Petruss, PhJ, Pilaf, PoLuX124, Podzennik, Polinizador, Prometheus, Queninosta, Racso, Raystorm, Relleu, Retama, Ricardognp, Rosarinagazo, RoyFocker, Rsg, RubiksMaster110, Rubpe19, Saldo18, Salvatros, Sanbec, Santiagofrancoosorio, Santiperez, Savh, Sebreu, Sms, Snakeeater, Snakeyes, Solde9, Solo soy yop, Stifax, Super anonimo, Super braulio, Südlích, Tano4595, Taragui, Technopat, Tirithel, Tomatejc, Tostadora, Toyedpi, Traveseru, Trujaman, Truur, Urro, Vandal Crusher, Varano, Vitamine, Wikiléptico, XalD, Xenoforme, Xesito, Xsm34, Xvazquez, Yeza, Youssefsan, Zaka, Zarate2, ZzzlKing, conversion script, 666 ediciones anónimas

# Fuentes de imagen, Licencias y contribuyentes

**Archivo:EscherichiaColi NIAID.jpg** *Fuente:* [http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:EscherichiaColi\\_NIAID.jpg](http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:EscherichiaColi_NIAID.jpg) *Licencia:* Public domain *Contribuyentes:* Credit: Rocky Mountain Laboratories, NIAID, NIH

**Archivo:Antoni van Leeuwenhoek.png** *Fuente:* [http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Antoni\\_van\\_Leeuwenhoek.png](http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Antoni_van_Leeuwenhoek.png) *Licencia:* Public Domain *Contribuyentes:* J. Verkolje

**Archivo:Cholerabaracke-HH-1892.gif** *Fuente:* <http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Cholerabaracke-HH-1892.gif> *Licencia:* Public Domain *Contribuyentes:* AnRo0002, Bernd Schwabe in Hanzover, DO11.10, GeorgHH, Man yvi, Mogelzahn

**Image:Árbol genealógico simplificado.png** *Fuente:* [http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Árbol\\_genealógico\\_simplificado.png](http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Árbol_genealógico_simplificado.png) *Licencia:* Public Domain *Contribuyentes:* Árbol\_genealógico\_simplificado.svg: \*CollapsedtreeLabels-simplified.svg: Original uploader was User:TimVickers, SVG conversion by User:User\_A1. Original uploader was User A1 at en.wikipedia derivative work: Jorge 2701 (talk) derivative work: Jorge 2701 (talk)

**Archivo:Morfología bacteriana.jpg** *Fuente:* [http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Morfología\\_bacteriana.jpg](http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Morfología_bacteriana.jpg) *Licencia:* Public Domain *Contribuyentes:* User:Gonn

**Archivo:Tamaños relativos.jpg** *Fuente:* [http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Tamaños\\_relativos.jpg](http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Tamaños_relativos.jpg) *Licencia:* Public Domain *Contribuyentes:* User:Gonn

**Archivo:Structure bacterienne.png** *Fuente:* [http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Structure\\_bacterienne.png](http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Structure_bacterienne.png) *Licencia:* GNU Free Documentation License *Contribuyentes:* Alno, Ies, NicolasGrandjean, OldakQuill, Origamiemensch, 3 ediciones anónimas

**Archivo:Cell membrane detailed diagram es.svg** *Fuente:* [http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Cell\\_membrane\\_detailed\\_diagram\\_es.svg](http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Cell_membrane_detailed_diagram_es.svg) *Licencia:* Public Domain *Contribuyentes:* LadyofHats Mariana Ruiz, traduction Pilar Saenz

**Archivo:Bacteria Cytoskeleton Spanish.svg** *Fuente:* [http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Bacteria\\_Cytoskeleton\\_Spanish.svg](http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Bacteria_Cytoskeleton_Spanish.svg) *Licencia:* Creative Commons Attribution-Sharealike 3.0 *Contribuyentes:* Franciscosp2

**Archivo:Bacteria envelope.svg** *Fuente:* [http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Bacteria\\_envelope.svg](http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Bacteria_envelope.svg) *Licencia:* Creative Commons Attribution-Sharealike 3.0 *Contribuyentes:* Franciscosp2

**Archivo:EMpylori.jpg** *Fuente:* <http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:EMpylori.jpg> *Licencia:* Copyrighted free use *Contribuyentes:* Yutaka Tsutsumi, M.D. Professor Department of Pathology Fujita Health University School of Medicine

**Archivo:E. coli fimbriae.png** *Fuente:* [http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:E\\_coli\\_fimbriae.png](http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:E_coli_fimbriae.png) *Licencia:* Creative Commons Attribution 2.5 *Contribuyentes:* (Image: Manu Forero)

**Archivo:Bacterial mucoid diagram.png** *Fuente:* [http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Bacterial\\_mucoid\\_diagram.png](http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Bacterial_mucoid_diagram.png) *Licencia:* Creative Commons Attribution-ShareAlike 3.0 Unported *Contribuyentes:* Y tambe

**Archivo:Gram Stain Anthrax.jpg** *Fuente:* [http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Gram\\_Stain\\_Anthrax.jpg](http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Gram_Stain_Anthrax.jpg) *Licencia:* Public Domain *Contribuyentes:* DO11.10, Dark journey, Ewen, NEON ja, Yuval Madar

**Archivo:Anabaenafoosaque EPA.jpg** *Fuente:* [http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Anabaenafoosaque\\_EPA.jpg](http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Anabaenafoosaque_EPA.jpg) *Licencia:* Public Domain *Contribuyentes:* Environmental Protection Agency

**Archivo:Iron bacteria burn.JPG** *Fuente:* [http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Iron\\_bacteria\\_burn.JPG](http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Iron_bacteria_burn.JPG) *Licencia:* Public Domain *Contribuyentes:* Rosser1954

**Archivo:flagella.png** *Fuente:* <http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Flagella.png> *Licencia:* Creative Commons Attribution-Sharealike 2.5 *Contribuyentes:* User:Adenosine

**Archivo:Flagellum base diagram keys.svg** *Fuente:* [http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Flagellum\\_base\\_diagram\\_keys.svg](http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Flagellum_base_diagram_keys.svg) *Licencia:* Public Domain *Contribuyentes:* Mariana Ruiz Villarreal LadyofHats

**Archivo:Ciclo celular de Escherichia coli.jpg** *Fuente:* [http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Ciclo\\_celular\\_de\\_Escherichia\\_coli.jpg](http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Ciclo_celular_de_Escherichia_coli.jpg) *Licencia:* Public Domain *Contribuyentes:* User:Gonn

**Archivo:Curva de crecimiento.png** *Fuente:* [http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Curva\\_de\\_crecimiento.png](http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Curva_de_crecimiento.png) *Licencia:* Public Domain *Contribuyentes:* User:Gonn

**Archivo:Bacterial Conjugation Spanish.png** *Fuente:* [http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Bacterial\\_Conjugation\\_Spanish.png](http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Bacterial_Conjugation_Spanish.png) *Licencia:* Creative Commons Attribution-Sharealike 2.5 *Contribuyentes:* derivative work: Franciscosp2 (talk) Bacterial\_Conjugation\_en.png: Mike Jones

**Archivo:Phage S-PM2.png** *Fuente:* [http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Phage\\_S-PM2.png](http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Phage_S-PM2.png) *Licencia:* Creative Commons Attribution 2.5 *Contribuyentes:* (Image: Hans-Wolfgang Ackermann)

**Archivo:SalmonellaNIAID.jpg** *Fuente:* <http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:SalmonellaNIAID.jpg> *Licencia:* Public domain *Contribuyentes:* Cecil, Copydays, Dark journey, Gammy, Muriel Gottrop, NEON ja, Smooth O, Taragui, 2 ediciones anónimas

**Archivo:Ecoli colonies.png** *Fuente:* [http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Ecoli\\_colonies.png](http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Ecoli_colonies.png) *Licencia:* Creative Commons Attribution-ShareAlike 3.0 Unported *Contribuyentes:* Madprime

**Archivo:Streptococcus mutans Gram.jpg** *Fuente:* [http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Streptococcus\\_mutans\\_Gram.jpg](http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Streptococcus_mutans_Gram.jpg) *Licencia:* Creative Commons Attribution-ShareAlike 3.0 Unported *Contribuyentes:* Y tambe

**Archivo:Tree life cell structure spanish.svg** *Fuente:* [http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Tree\\_life\\_cell\\_structure\\_spanish.svg](http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Tree_life_cell_structure_spanish.svg) *Licencia:* Creative Commons Attribution 3.0 *Contribuyentes:* Franciscosp2

**Archivo:Insulincrystals.jpg** *Fuente:* <http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Insulincrystals.jpg> *Licencia:* Public Domain *Contribuyentes:* Chrumps, Jurema Oliveira, Perditax, Photohond

**Image:Mycobacterium tuberculosis 8438 lores.jpg** *Fuente:* [http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Mycobacterium\\_tuberculosis\\_8438\\_lores.jpg](http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Mycobacterium_tuberculosis_8438_lores.jpg) *Licencia:* Public Domain *Contribuyentes:* Photo Credit: Janice Carr Content Providers(s): CDC/ Dr. Ray Butler; Janice Carr

**Image:Chlorofl.jpg** *Fuente:* <http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Chlorofl.jpg> *Licencia:* Public Domain *Contribuyentes:* Conscious, Liné1, Yrithinn

**Image:Thermus aquaticus.JPG** *Fuente:* [http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Thermus\\_aquaticus.JPG](http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Thermus_aquaticus.JPG) *Licencia:* Public Domain *Contribuyentes:* Liné1, Multichill, Nmai091, Saperaud

**Image:O. oeni.jpg** *Fuente:* [http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:O\\_oeni.jpg](http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:O_oeni.jpg) *Licencia:* Public Domain *Contribuyentes:* Deadstar, Got, Liné1, Rasbak

**Image:BaillusCereus.jpg** *Fuente:* <http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:BaillusCereus.jpg> *Licencia:* Public Domain *Contribuyentes:* Photo Credit: Content Providers(s): CDC/Dr. William A. Clark Original uploader User Marcus007 on de.wikipedia

**Image:Staphylococcus aureus 01.jpg** Fuente: [http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Staphylococcus\\_aureus\\_01.jpg](http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Staphylococcus_aureus_01.jpg) Licencia: Public Domain Contribuyentes: Photo Credit: Janice Carr Content Providers(s): CDC/ Matthew J. Arduino, DRPH; Janice Carr

**Image:ARS Campylobacter jejuni.jpg** Fuente: [http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:ARS\\_Campylobacter\\_jejuni.jpg](http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:ARS_Campylobacter_jejuni.jpg) Licencia: Public Domain Contribuyentes: Airelle, PDH, 1 ediciones anónimas

**Image:Bordetella bronchiseptica.jpg** Fuente: [http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Bordetella\\_bronchiseptica.jpg](http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Bordetella_bronchiseptica.jpg) Licencia: Public Domain Contribuyentes: Photo Credit: Janice Carr Content Providers(s): CDC/ Janice Carr

**Image:E-coli-in-color.jpg** Fuente: <http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:E-coli-in-color.jpg> Licencia: Public Domain Contribuyentes: Original uploader was Jengod at en.wikipedia

**Image:Cholera bacteria SEM.jpg** Fuente: [http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Cholera\\_bacteria\\_SEM.jpg](http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Cholera_bacteria_SEM.jpg) Licencia: Copyrighted free use Contribuyentes: Bff, Copydays, DO11.10, Dietzel65, Martin H., NEON ja, Oks, Romary, Shizhao, Zeimusu, 1 ediciones anónimas

**Image:Leptospira scanning micrograph.jpg** Fuente: [http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Leptospira\\_scanning\\_micrograph.jpg](http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Leptospira_scanning_micrograph.jpg) Licencia: Public Domain Contribuyentes: CDC/ Rob Weyant

**Image:TreponemaPallidum.jpg** Fuente: <http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:TreponemaPallidum.jpg> Licencia: Public Domain Contribuyentes: Photo Credit: Content Providers(s): CDC/ Dr. David Cox

**Image:Wikispecies-logo.svg** Fuente: <http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Wikispecies-logo.svg> Licencia: logo Contribuyentes: (of code) cs:User:-xfi-

**Archivo:Wiktionary-logo-es.png** Fuente: <http://es.wikipedia.org/w/index.php?title=Archivo:Wiktionary-logo-es.png> Licencia: logo Contribuyentes: wiktionary:es:Usuario:Pybaloes:Usuario:Pybalo

## Licencia

---

Creative Commons Attribution-Share Alike 3.0 Unported  
[//creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/](http://creativecommons.org/licenses/by-sa/3.0/)