



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO  
CENTRO DE BIOCÊNCIAS  
DEPARTAMENTO DE GENÉTICA  
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS BACHARELADO

LUCCA VIANA AGUIAR

**BACTÉRIAS ACETOGÊNICAS: uma revisão bibliográfica**

Recife

2023

LUCCA VIANA AGUIAR

**BACTÉRIAS ACETOGÊNICAS: uma revisão bibliográfica**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Curso de Bacharelado em Ciências Biológicas da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de Bacharelado em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Marcos Antonio de Moraes Junior

Coorientador: Prof. Dr. Allyson Andrade Mendonça

Recife

2023

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do programa de geração automática do SIB/UFPE

Viana Aguiar, Lucca.

Bactérias acetogênicas: uma revisão bibliográfica / Lucca Viana Aguiar. -Recife, 2023.  
30 : il.

Orientador(a): Marcos Antonio de Moraes

Junior Coorientador(a): Allyson Andrade

Mendonça

Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação) - Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Biociências, Ciências Biológicas - Bacharelado, 2023.

1. Bactérias acetogênicas. 2. Microbiologia . 3. revisão bibliográfica. I. Antonio de Moraes Junior, Marcos. (Orientação). II. Andrade de Mendonça, Allyson. (Coorientação). IV. Título.

570 CDD (22.ed.)

LUCCA VIANA AGUIAR

## **BACTÉRIAS ACETOGÊNICAS: uma revisão bibliográfica**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Curso de Bacharelado em Ciências Biológicas da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de Bacharelado em Ciências Biológicas.

Aprovado em: 25/08/2023

### **BANCA EXAMINADORA**

---

Prof. Dr. Marcos Antonio de Moraes Junior (Orientador)  
Universidade Federal de Pernambuco

---

Profa. Dra. Norma Buarque de Gusmão (Examinadora Interna)  
Universidade Federal de Pernambuco

---

Dr. Vinícius Costa Amador (Examinador Interno)  
Universidade Federal de Pernambuco

Dedico este Trabalho de Conclusão de Curso aos meus pais, que me mostraram o caminho para ser um cientista.

“E diante daquele "vasto tesouro", que era de fato real...  
...Ele riu.”

(Eiichi Oda. One Piece, Vol. 96)

## RESUMO

Bactérias acetogênicas são um grupo de bactérias estritamente anaeróbicas que possuem uma via metabólica de assimilação de carbono, chamada via do Acetil-CoA (via Wood-Ljungdahl), que confere ao grupo características únicas. Nesta via, dois mols de dióxido de carbono são reduzidos, originando um mol de acetil-CoA, que é o produto intermediário da via. Esta molécula intermediária ainda pode ser reduzida mais uma vez, originando acetato e outros produtos. O nome “Acetogênicas” vem desta capacidade da via metabólica presente no grupo de converter o substrato carbônico em acetato, como tido na primeira descrição de uma bactéria acetogênica. Sua diversidade é abundante, e conseguem perseverar em vários ecossistemas atuando como fonte e reciclador de carbono no ambiente. Podem ser encontradas em solos, ambientes aquáticos e até em intestinos de animais. Sua filogenia reflete sua diversidade, estando espalhadas por diversos gêneros. O setor industrial possui grande interesse nas acetogênicas, elas são utilizadas para a produção de vinagre no setor alimentício, síntese de gases para biocombustíveis, para a produção do acetato em si, entre outras utilidades. Com este grande interesse em sua biologia, este Trabalho de Conclusão de Curso tem como objetivo realizar uma revisão bibliográfica sobre as bactérias acetogênicas, abordando os principais pontos de sua ecologia, filogenia, genoma e elucidando sua principal via metabólica e como ela é utilizada e refletida em todos os seus aspectos biológicos.

**Palavras-chave:** Microbiologia, Síntese redutiva, Terminal acceptor de elétrons, Fixação de carbono.

## ABSTRACT

Acetogenic bacteria are a group of strictly anaerobic bacteria, having a unique metabolic pathway for carbon assimilation known as the Acetyl-CoA pathway (Wood-Ljungdahl pathway). In this pathway, they reduce two molecules of carbon dioxide, resulting in the production of one molecule of acetyl-CoA, which serves as the intermediate product. This intermediate molecule can undergo further reduction, leading to the formation of acetate and other byproducts. The name "Acetogenic" is derived from their metabolic ability to convert carbon substrates into acetate, as initially described when the first acetogenic bacteria was discovered. These bacteria exhibit remarkable diversity and thrive in various ecosystems, playing a role as both carbon sources and recyclers in the environment. They can be found in diverse locations, such as: soils, aquatic environments, and even the digestive tracts of animals. Their phylogenetic distribution reflects this diversity, spanning across different genera. The industrial sector has taken interest in acetogenic bacteria, employing them in food production, particularly for making vinegar, as well as in gas synthesis for biofuels, direct acetate production, and various other applications. Given the substantial interest in understanding their biology, the primary objective of this final-year project is to conduct an extensive literature review on acetogenic bacteria. The review will delve into key aspects of their ecology, phylogeny, and genome, and will provide insights into their primary metabolic pathway. Additionally, the study will explore how this pathway is utilized and how it influences various biological processes across different aspects of their lifecycle.

**Keywords:** Microbiology, Reductive synthesis, Terminal electron-accepting, Fixation of carbon.

**LISTA DE FIGURAS**

Figura 1 –	Via metabólica do Acetil-CoA	<b>18</b>
Figura 2 –	Via metabólica de <i>Acetobacterium woodii</i> , e sua produção de ATP's	<b>20</b>
Figura 3 –	Cluster gênico ACS das bactérias acetogênicas	<b>21</b>
Figura 4–	Árvore Filogenética das Bactérias acetogênicas	<b>23</b>
Figura 5–	Árvore Filogenética das Bactérias acetogênicas e seus parente não acetogênicos mais próximos	<b>23</b>

**LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS**

Acetil-CoA	Acetilcoenzima A
ACS	Acetil-Coa sintetase
ATP	Adenosina Trifosfato
CoFeSP	Complexo proteico corrinóide ferro-enxofre
MeTr	Metiltransferase
mbar	Milibar
CODH	Monóxido de carbono desidrogenase
WL	Wood-Ljungdahl

## 1. SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO</b>	<b>11</b>
<b>2</b>	<b>HISTÓRICO DE PESQUISA DAS BACTÉIRAS ACETOGÊNICAS</b>	<b>12</b>
<b>3</b>	<b>OBJETIVOS</b>	<b>14</b>
<b>3.1</b>	OBJETIVO GERAL	<b>14</b>
<b>3.2</b>	OBJETIVOS ESPECÍFICOS	<b>14</b>
<b>4</b>	<b>REVISÃO DA LITERATURA</b>	<b>15</b>
<b>4.1</b>	VIA METABÓLICA DO ACETIL-COA (“WOOD-LJUNGDAHL”)	<b>15</b>
<b>4.2</b>	ECOLOGIA DAS ACETOGÊNICAS	<b>17</b>
<b>4.3</b>	GENOMA	<b>20</b>
<b>4.4</b>	FILOGENIA	<b>21</b>
<b>5</b>	<b>CONCLUSÃO</b>	<b>25</b>
<b>6</b>	<b>REFERÊNCIAS</b>	<b>26</b>

## 2. INTRODUÇÃO

Desde organismos importantes no solo para a reciclagem de nutrientes e fixação de gás carbônico (Schuchmann, K., Müller, V., 2014), até aplicações fundamentais na produção de solventes e outros produtos de valor agregado (Vees, C. A., Neuendorf, C. S., Pfügl, S., 2020), as bactérias acetogênicas são altamente prestigiadas e insubstituíveis.

As bactérias acetogênicas possuem uma via metabólica única, chamada de via do Acetil Coenzima A (acetil-CoA), e ela é a fonte da diversidade ecológica, e da diversidade das relações intraespecíficas deste grupo. Sua filogenia é retrato desta diversidade, sendo espalhadas por diversos gêneros não monofiléticos que contêm outras bactérias que não são acetogênicas.

O estudo de todos os seus aspectos biológicos, são valiosos para otimizar processos industriais e entender como elas afetam e interagem com o ambiente em que habitam.

Tendo definido quem são, e sabendo de sua importância e relevância na indústria, este Trabalho de Conclusão de Curso tem como objetivo realizar uma revisão bibliográfica sobre as bactérias acetogênicas, abordando sua via metabólica, sua ecologia, sua filogenia, seus genomas, e como todos estes aspectos estão interligados influenciando como estes organismo se comportam.

### 3. HISTÓRICO DE PESQUISA DAS BACTÉRIAS ACETOGÊNICAS

A descoberta de *Clostridium aceticum*, por Klaas Tammo Wieringa, em 1936, se consagrou como sendo a primeira identificação de bactéria capaz de crescer em substrato de gases de hidrogênio e gás carbônico, e produzir ácido acético, descrevendo assim a primeira bactéria acetogênica. O artigo foi intitulado: “Sobre o desaparecimento de hidrogênio e dióxido de carbono em condições anaeróbicas” (Wieringa, K. T., 1936, tradução nossa). Uma continuação do artigo foi publicada em inglês em dezembro de 1939, intitulado: “A formação de ácido acético a partir de dióxido de carbono e hidrogênio por uma bactéria anaeróbica formadora de esporos” (Wieringa, K. T., 1939, tradução nossa).

Estes artigos publicados visavam estudar com mais detalhes esta bactéria, visando entender principalmente como e por qual via metabólica o hidrogênio e o dióxido de carbono estavam sendo consumidos, e como a bactéria consegue produzir ácido acético.

Ao descrever *C. aceticum*, Wieringa escreveu: “[...] Morfologicamente o organismo é um anaeróbico obrigatório móvel esquizomiceto formador de esporos [...]” (Wieringa, K. T., 1939, tradução nossa). Sabemos que Wieringa estava certo a respeito *C. aceticum*. Ela é uma bactéria anaeróbica obrigatória, gram-positiva, formadora de esporos, e possui flagelos, que lhe confere mobilidade (Poehlein, A., 2015).

Em seu segundo artigo, logo antes de perder o isolado de sua bactéria, Wieringa chegou à conclusão de que o ácido acético era produzido a partir de açúcar, mas não conseguiu responder a pergunta de como o açúcar que a bactéria consumia, transformava em ácido acético. Suas palavras finais a respeito de *C. aceticum* foram: “Sua natureza ainda é desconhecida” (Wieringa, K. T., 1939, tradução nossa).

Estudos a respeito de *C. aceticum* foram retomados quatro décadas depois, em 1981, com o pesquisador M. Braum e colaboradores, em que eles conseguiram achar e reativar o isolado perdido, originando o seguinte artigo: “*Clostridium aceticum* (Wieringa), a microorganism producing acetic acid from molecular hydrogen and carbon dioxide.” (Braun, M., Mayer, F., Gottschalk, G., 1981)

Neste meio tempo, a bactéria *Clostridium thermoaceticum* foi isolada e descrita em 1942 por Francis Ephraim Fontaine e seus colaboradores, no artigo intitulado: "A New Type of Glucose Fermentation by *Clostridium thermoaceticum*" (Fontaine, F. E., 1942). Desde então *C. thermoaceticum* tem sido extenso objeto de estudo, sendo tratada como organismo modelo para desvendar a enzimologia e via metabólica da Acetilcoenzima A.

## 4. OBJETIVOS

### 4.1 OBJETIVO GERAL

Elucidar a ciência fundamental e aplicada das bactérias acetogênicas. Estabelecendo correlações e conceitos, através da literatura hodierna e histórica.

### 4.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Demonstrar os aspectos elementares da via metabólica do Acetil-CoA e sua utilização pelas bactérias acetogênicas.
- Relacionar a via metabólica com os ecossistemas em que se encontram as bactérias acetogênicas.
- Explicar a filogenia das bactérias acetogênicas.
- Evidenciar o cluster gênico da via metabólica Acetil-CoA, e como ele é refletido em sua funcionalidade.

## 5. REVISÃO DA LITERATURA

### 4.1 VIA METABÓLICA DE VIA DO ACETIL-COA (“WOOD-LJUNGDAHL”)

As bactérias acetogênicas são descritas como: bactérias estritamente anaeróbicas que produzem acetato como principal produto de seu metabolismo. Pesquisador Harold L. Drake, em 1994, fez uma adição a esta descrição, distinguindo este grupo de todas as outras bactérias que também produzem acetato:

“As acetogênicas são anaeróbicas que podem utilizar da via metabólica do Acetil-CoA como 1) mecanismo para a síntese redutiva de acetil-CoA por meio de CO<sub>2</sub>, 2) terminal de acceptor de elétrons, processos de conservação de energia, e 3) mecanismo para a fixação (assimilação) de CO<sub>2</sub> na síntese de carbono celular” (tradução nossa).

Drake, 1994.

Esta descrição de Drake releva e exalta algumas características chaves para as acetogênicas, deixando-as mais distinguíveis de outras bactérias. Primeiro, não é tão importante o produto da via metabólica, e sim, qual via metabólica foi utilizada, neste caso, a via do acetil-CoA. Segundo, como veremos adiante na revisão da literatura, esta via não realiza a conversão de Adenina Trifosfato (ATP) por si só, ela precisa estar ligada a um terminal de acceptor de elétrons para isso. Terceiro, esta é uma via de assimilação e fixação de carbono, ditando assim como este grupo se comporta, tanto com o ambiente, quanto com outros organismos.

Esta via metabólica também é chamada de ‘Wood-Ljungdahl’ (WL), e recebe este nome em reconhecimento aos pesquisadores Harland G. Wood e Lars G. Ljungdahl, que foram responsáveis pela elucidação da maior parte das enzimas presentes nesta via. Nas acetogênicas, ela é utilizada para a conservação de energia bem como para manutenções celulares, como, por exemplo, da parede celular (Martin, W. F., 2020).

A via do Acetil-CoA é uma das seis diferentes vias conhecidas de fixação do carbono, sendo considerada a via mais eficiente energeticamente (Fast, A. G., et al., 2015. Claassens, N. J., et al. 2019), e a mais antiga, estando, possivelmente, presente no último ancestral comum universal (Russell, M. J., Martin, W., 2004. Martin, W., Russell, M. J., 2007; Fuchs, G., 2011). Isso significa que, desde que a vida surgiu na Terra, a bilhões de anos atrás, em um ambiente com baixas

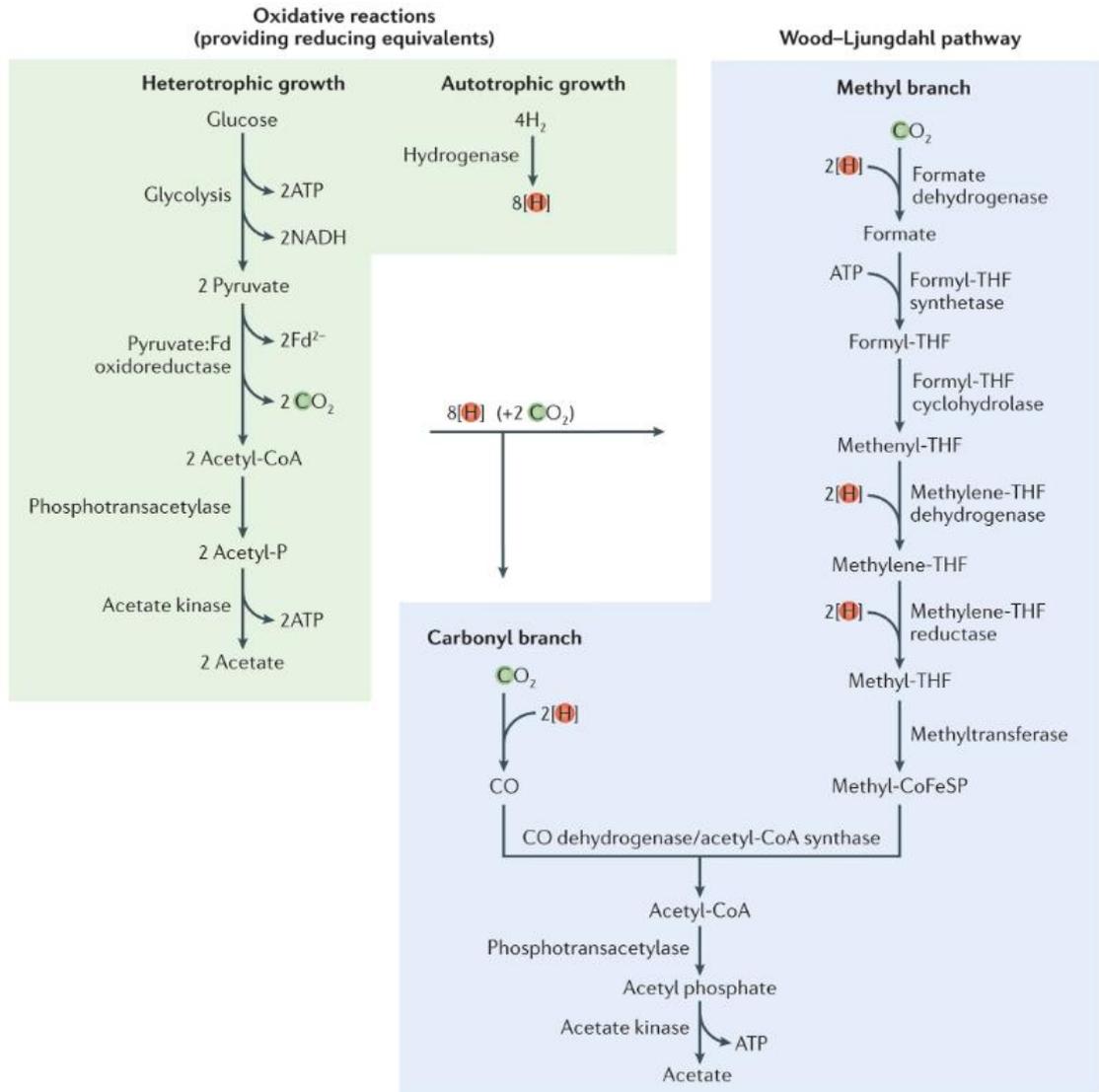
concentrações de oxigênio, a via do Acetil-CoA, ou uma via extremamente relacionada a esta, tem sido utilizada como forma autotrófica de fixação de CO<sub>2</sub> (Fuchs, L. S., Fuchs, D., 1986. Wood, H. G., Ljungdahl, L. G., 1991).

A via metabólica do Acetil-CoA é utilizada na direção redutiva pelas acetogênicas, isso significa que, através desta via elas conseguem reduzir moléculas de carbono para sintetizar outras moléculas mais complexas. Neste caso, elas utilizam de duas moléculas de dióxido de carbono para construir uma molécula de acetil-CoA (Jeoung, J. H. et al., 2014).

Como mostrado na Figura 1, a via do Acetil-CoA tem duas ramificações. No Ramo Carbonílico, também chamado de Ramo Ocidental, uma molécula de CO<sub>2</sub> é convertida para formar uma molécula de CO, com o auxílio da enzima CO desidrogenase (CODH) (Fast, A. G., Papoutsakis, E. T., 2018). No Ramo Metil, ou Ramo Oriental, outra molécula de CO<sub>2</sub> é submetida aos mecanismos da síntese redutiva para originar o grupo Metil, que se liga a um complexo proteico corrinóide de ferro-enxofre (Metil-CoFeSP) (Schuchmann, K., Müller, V., 2014).

Ambos os grupos carbônicos e metil agora se juntam com o auxílio da acetil-CoA sintetase (ACS) e conjunto com a CODH para originar uma molécula de acetil-CoA.

**Figura 1.** Via metabólica do Acetil-CoA. Em verde temos demonstrado o crescimento heterotrófico e o crescimento autotrófico. Em azul temos a ramificação do ramo metil e do ramo Carbonílico.



**Fonte:** Kai Schuchmann e Volker Müller, "Autotrophy at the thermodynamic limit of life: a model for energy conservation in acetogenic bacteria" (2014).

## 4.2 ECOLOGIA DAS ACETOGÊNICAS

A via metabólica permite que as bactérias acetogênicas habitem diversos ecossistemas devido a sua alta flexibilidade de alterar entre diversos substratos carbônicos e de utilizar diferentes moléculas comoceptoras e doadoras de elétrons, possibilitou que estas bactérias sobrevivessem e impactassem diferentes tipos de habitat (Müller, V., Frerichs, J., 2013).

Entre os substratos carbônicos, as bactérias acetogênicas conseguem metabolizar: aldeídos aromáticos, moléculas de único carbono, metanol, metoxibenzeno, derivados de ácido fenilacrílico, entre outros (Müller, V., Frerichs, J., 2013).

As bactérias prosperam em ambientes com condições anaeróbicas devido à baixa exposição a oxigênio, e isso se deve a toxicidade do oxigênio nas principais enzimas de sua via. Alguns ambientes que elas se encontram, incluem: ambientes sedimentares, como por exemplo pântanos, e em tundras, onde alguns isolados de bactérias acetogênicas prosperam em temperaturas abaixo de 10°C (Nozhevnikova, A. N., et al., 2001).

A capacidade das acetogênicas de assimilarem uma grande variedade de substratos complexos, e converter para a produção de acetato, favorece uma relação interespecífica com as bactérias metanogênicas (metanol como principal produto metabólico). Algumas metanogênicas conseguem utilizar o acetato produzido pelas acetogênicas, e converter eles para metanol, produzindo energia (Schuchmann, K., Müller, V., 2014).

Nos intestinos posteriores de cupins, as acetogênicas conseguem produzir  $10^{12}$  kg de acetato por ano, via redução de  $\text{CO}_2$  (Breznak, J. A.; Kane, M. D., 1990). Os cupins fornecem uma fonte de carbono para as bactérias, a lignocelulose, através de sua dieta. Em troca, as bactérias produzem acetato, servindo como uma fonte de carbono e de energia de fácil acesso, em que os cupins conseguem metabolizar. Esta interação contribui com até um terço das necessidades respiratórias dos cupins, e favorece o crescimento e proliferação das acetogênicas (Leadbetter, J. R., et al., 1999; Breznak, J. A., et al., 1988; Breznak, J. A., Brune, A., 1994).

É amplamente estudado a relação dos mamíferos com as bactérias acetogênicas (Prins, R. A.; Lankhorst, A., 1977). No trato gastrointestinal dos mamíferos, na microbiota intestinal, temos a presença de inúmeras colônias de acetogênicas, e nos humanos não é exceção. Dentro do cólon humano, acetogênicas produzem  $10^{10}$  kg de acetato por ano a partir de  $\text{H}_2\text{-CO}_2$  (Wolin, M. J., Miller, T. L. 1994).

Apesar de ocuparem diversos habitats, as acetogênicas precisam de uma quantidade mínima de  $H_2$  para sobreviver. O hidrogênio é um intermediário importante para a degradação da matéria orgânica nos processos anaeróbios de fermentação, sendo recorrido para possibilitar o uso o gás carbônico em sua via do Acetil-CoA, produzindo, assim, energia (Cord-Ruwisch, R., et al., 1988). A concentração mínima de hidrogênio necessário para o crescimento das acetogênicas fica entre 0.43-0.95 mbar, sendo demonstrado que em habitats anaeróbicos com uma concentração média de 0.01-0.04 mbar de hidrogênio são insuficientes para o crescimento de acetogênicas (Karekar, S., Stefanini, R., Ahring, B., 2022)

A interação entre as bactérias com as moléculas de carbono pela via metabólica é extremamente importante para o ciclo e fixação de carbono, dado que é a única via metabólica em que a fixação de carbono está atrelada com a conservação de energia (Schuchmann, K., Müller, V., 2014).

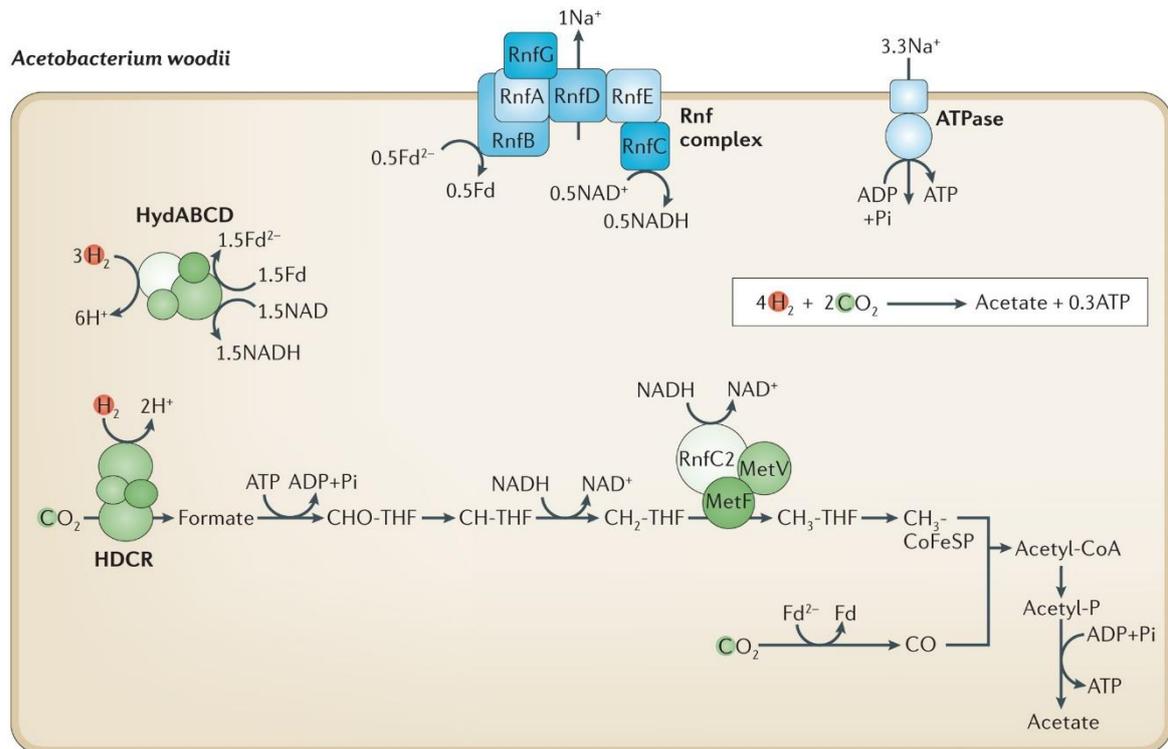
Alguns exemplos de fontes de carbono que conseguem utilizar para crescer consiste em:  $H_2 + CO_2$ , metanol, ácidos carboxílicos, açúcares, álcoois (Schuchmann, K., Müller, V., 2016). Para os doadores de elétrons, elas utilizam mais comumente o gás carbônico, mas podem utilizar nitrato, nitrito, tiosulfato e dimetilsulfóxido.

A produção e conservação de ATP nas acetogênicas se dá a partir do mecanismo da via Acetil-CoA acoplada com os mecanismos de Fosforilação de íons. Por si só a via metabólica não produz ATP, apenas quando conectada com as proteínas de membrana.

O complexo proteico Rnf (ferredoxina-NAD<sup>+</sup> oxirredutase) e Ech hidrogenase (ferredoxina- $H_2$  oxirredutase) são utilizados para a conservação de energia através do movimento dos íons através da membrana, alterando o gradiente eletroquímico. Podemos notar através da Figura 2 o complexo Rnf, que utiliza dos íons de  $Na^+$  para a conversão de NAD<sup>+</sup> para NADH. Já a Ech hidrogenase, demonstrado na Figura 2 como HydABCD, utiliza dos íons de  $H^+$  para converter tanto NAD<sup>+</sup> para NADH, quanto para reduzir Fd (ferredoxina) para  $Fd^{2-}$  (ferredoxina reduzida).

A ferredoxina é uma proteína de ferro e enxofre que serve como intermediário para as transferências de elétrons, no caso das bactérias acetogênicas, elas acompanham as reduções proporcionadas pelas moléculas de hidrogênio (Maiocco, S. J., et al., 2019).

Figura 2: Microrganismo *Acetobacterium woodii*, e sua Via metabólica do Acetil-Coa com suas proteínas em verde. Em azul temos os complexos proteicos de membrana.



Nature Reviews | Microbiology

**Fonte:** Kai Schuchmann e Volker Müller, "Autotrophy at the thermodynamic limit of life: a model for energy conservation in acetogenic bacteria" (2014).

#### 4.3 GENOMA

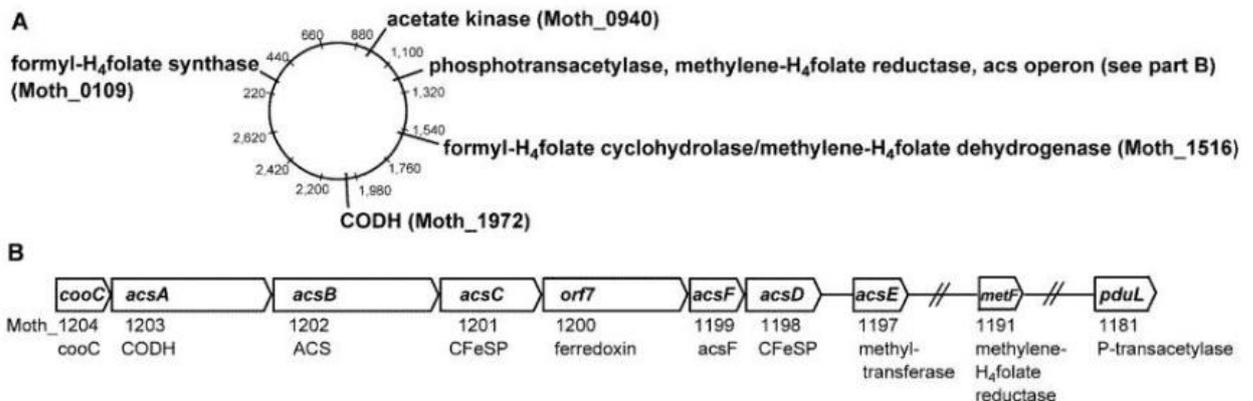
As bactérias acetogênicas possuem uma alta diversidade de genomas, tendo o conteúdo de G+C variando entre 22mol% a 62mol%, *Clostridium ljungdahlii* e *Holophaga foetida*, em ordem.

Como mostrado na Figura 3, os genes que englobam o Ramo Carbonílico da via metabólica, são: monóxido de carbono desidrogenase (CODH), acetil-CoA

sintetase (ACS), as duas subunidades da proteína corrinóide ferro-enxofre (CoFeSP) e metiltransferase (MeTr) (Roberts, D. L., et al., 1989). Neste mesmo cluster, temos um gene de uma proteína de ferro-enxofre de função desconhecida, e dois genes, *cooC* e *acsF*, que codificam proteínas de membranas similares aos da *Rhodospirillum rubrum cooC* (Jeon, W. B., Cheng, J., Ludden, P. W., 2001), que são responsáveis por maturar o centro ativo de níquel da CODH.

Estes íons presentes nas enzimas desta via atuam como cofatores, e alguns deles são: ferro, níquel e enxofre. O ferro e enxofre da proteína CoFeSP auxilia na realização de duas reações de metilação em sequência, tendo a finalidade de transferir o grupo metil que está ligada a própria proteína para um dos clusters da proteína ACS, formando assim a acetil-CoA.

**Figura 3.** Cluster gênico *acs*, onde estão localizados os genes que codificam as enzimas que atuam no Ramo Carbonílico da via do Acetil-CoA. A maioria destes genes se apresentam em ordem de funcionamento em relação a sua aparição na via.



**Fonte:** Ragsdale, S. W.; Pierce, E. "Acetogenics and the Wood-Ljungdahl Pathway of CO<sub>2</sub> Fixation". (2009).

#### 4.4 FILOGENIA

Até 2008 eram conhecidas 103 espécies de bactérias acetogênicas, sendo elas isoladas de diferentes habitats. (Drake, H. L., et al., 2008). Em alguns casos, é de difícil determinação se uma bactéria é, ou não, acetogênica, podendo haver uma variação em relação ao número de espécies total. Como por exemplo temos *Tundalia californiensis*, uma bactéria produtora de acetato, onde os estudos

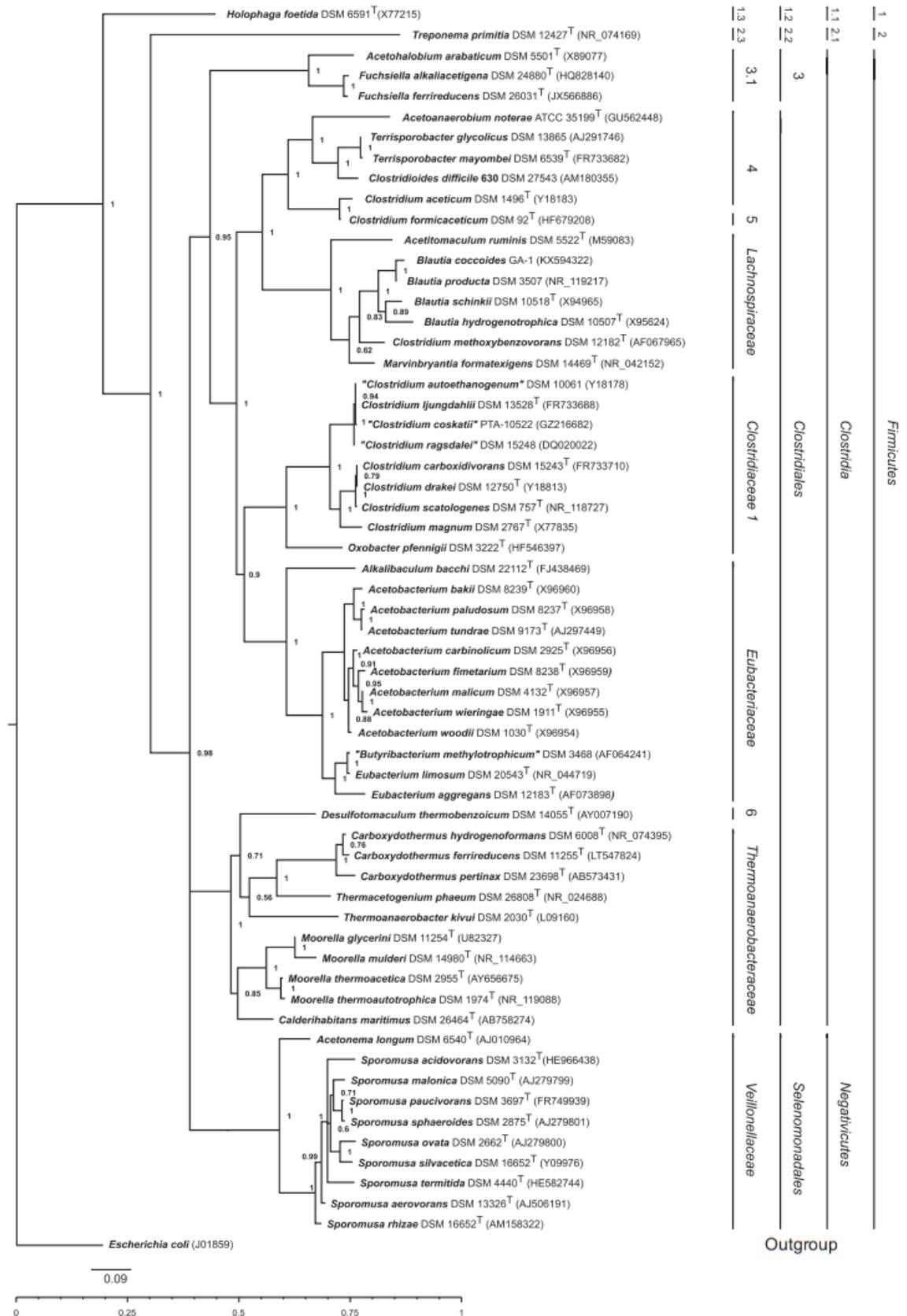
realizados não deixam claro a relação de estequiometria entre o substrato e os produtos, gerando confusão na identificação da origem do acetato ali presente. Também existem espécies em que foram identificadas enzimas que atuam na via do Acetil-Coa, mas elas por si só não exibem provas definitivas de que aquele organismo utiliza da via metabólica, como é o case de *Clostridium pasteurianum* (Pikuta, E. V., et al., 2003).

Estas bactérias estão agrupadas entre 23 gêneros, como pode ser visto na Figura 4, sendo eles: *Acetitomaculum*, *Acetoanaerobium*, *Acetobacterium*, *Acetohalobium*, *Acetonema*, *Bryantella*, *Butyribacterium*, *Caloramator*, *Carboxydotherrmus*, *Clostridium*, *Eubacterium*, *Holophaga*, *Moorella*, *Natroniella*, *Natronincola*, *Oxobacter*, *Ruminococcus*, *Sporomusa*, *Syntrophococcus*, *Tindallia*, *Thermoacetogenium*, *Thermoanaerobacter*, *Treponema* (Karekar, S., Stefanini, R., Ahring, B., 2022).

O gênero *Moorella* e *Sporomusa* são monofiléticos, e todas as espécies destes gêneros são acetogênicas. Muitos dos gêneros citados incluem bactérias acetogênicas relacionadas com bactérias não acetogênicas, exemplos são os gêneros *Clostridium* e *Ruminococcus* (Drake, H. L., GÖßNER, A. S., Daniel, S. L., 2008). A Figura 5 mostra a relação entre o parente não acetogênico com o grau de proximidade maior com a bactéria acetogênica de cada gênero, ilustrando como a filogenia ainda é incerta com poucos grupos monofiléticos.

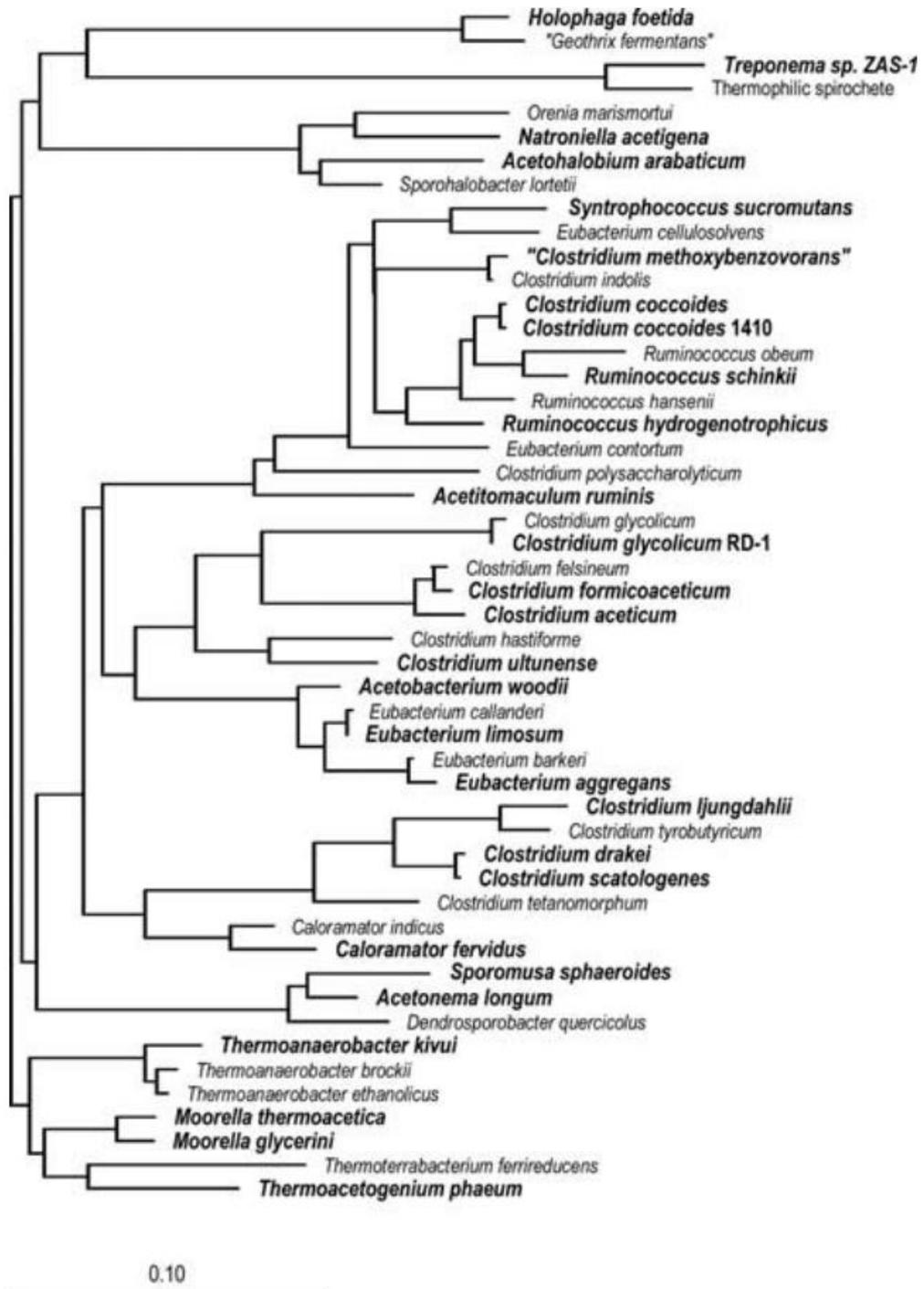
Dentro desta diversidade de organismos, 3 são tidos como organismos modelos: *Moorella thermoacetica*, *Acetobacterium woodii*, *Clostridium ljungdahlii*.

**Figura 4.** Árvore filogenética das acetogênicas. Construída a partir de inferência bayesiana com 16S rDNA, de 61 bactérias acetogênicas. Ordem taxonômica à direita.



**Fonte:** Bengelsdorf, F. R., et al., "Bacterial Anaerobic Synthesis Gas (Syngas) and CO<sub>2</sub>+H<sub>2</sub> Fermentation" (2018). *Advances in Applied Microbiology*. v. 103, p.143-221, 2018.

**Figura 5.** Árvore filogenética das acetogênicas. Construída a partir de uma análise de parcimônia com base nas sequências de 16S rRNA. Nomes em negrito indicam bactérias acetogênicas, e nomes em fonte tradicional indicam seus parentes não acetogênicos mais próximos. A barra indica 10 substituições de nucleotídeos a cada 100 posições de sequências.



**Fonte:** Drake, H. L., GÖßNER, A. S., Daniel, S. L. "Old Acetogens, New Light". Annals of the New York Academy of Sciences, v. 1125, n. 1, p. 100-128, 2008.

## 6. CONCLUSÃO

Sua via metabólica, suas relações interespecíficas, até seu uso para biotecnologia, são cruciais para o melhor entendimento dos diversos processos biológicos que nos cercam, e são respostas para os diversos desafios que nós como sociedade enfrentamos. Seus estudos são fundamentais e devem ser continuado.

Vale ressaltar que estudos da ecologia das acetogênicas ainda são relativamente escassos, havendo ainda muito espaço para novas descobertas e documentações.

Antes de concluir, é fundamental entender a importância de adotar uma abordagem evolutiva ao analisar cada organismo. No caso das bactérias acetogênicas, essa perspectiva significa mergulhar nas origens e no ambiente em que esses microrganismos se desenvolvem naturalmente. Compreender as influências e as relações que moldaram essas bactérias antes mesmo de chegarem aos ambientes controlados do laboratório oferece visões valiosas e estabelece conexões essenciais entre diversos campos do conhecimento. Essa abordagem, enraizada no contexto real, não apenas aprofunda nossa compreensão das bactérias acetogênicas, mas também lança luz sobre o ecossistema como um todo. Ao encerrar este trabalho, vislumbramos um horizonte empolgante de pesquisas interdisciplinares que prometem impactar positivamente a forma como enxergamos e exploramos o mundo microbiano.

## 7. REFERÊNCIAS

ADAMSE, A. D. **New isolation of *Clostridium aceticum* (Wieringa)**. *Antonie van Leeuwenhoek*, v. 46, p. 523–531, 1980.

BRAUN, M.; MAYER, F.; GOTTSCHALK, G. ***Clostridium aceticum* (Wieringa), a microorganism producing acetic acid from molecular hydrogen and carbon dioxide**. *Arch. Microbiol.*, v. 128, p. 288–293, 1981.

BENGELSDORF, F. R., et al., **Bacterial Anaerobic Synthesis Gas (Syngas) and CO<sub>2</sub>+H<sub>2</sub> Fermentation**. *Advances in Applied Microbiology*. v. 103, p.143-221, 2018.

BREZNAK, J. A., BRUNE, A. **Role of Microorganisms in the Digestion of Lignocellulose by Termites**. *Annual Review of Entomology*, 39(1), 453–487, 1994.

BREZNAK, J. A.; KANE, M. D. **Microbial H<sub>2</sub>/CO<sub>2</sub> acetogenesis in animal guts: nature and nutritional significance**. *FEMS Microbiology Reviews*, v. 7, n. 3-4, p. 309-313, 1990.

BREZNAK, J. A.; SWITZER, J. M.; SEITZ, H. J. ***Sporomusa termitida* sp. nov., an H<sub>2</sub>/CO<sub>2</sub>-utilizing acetogen isolated from termites**. *Arch. Microbiol.*, v. 150, p. 282–288, 1988.

CLAASSENS, N. J.; COTTON, C. A. R.; KOPLJAR, D.; BAR-EVEN, A. **Making quantitative sense of electromicrobial production**. *Nature Catalysis*, v. 2, p. 437-447, 2019.

CORD-RUWISCH, R.; SEITZ, H.-J.; CONRAD, R. **The capacity of hydrogenotrophic anaerobic bacteria to compete for traces of hydrogen depends on the redox potential of the terminal electron acceptor**. *Arch. Microbiol.*, v. 149, p. 350–357, 1988.

DRAKE, H. L. et al. **Acetogenesis, acetogenic bacteria, and the acetyl-CoA pathway: Past and current perspectives**. *Acetogenesis*. New York: Chapman and Hall, p. 3–60, 1994.

DRAKE, H. L.; GÖßNER, A. S.; DANIEL, S. L. **Old Acetogens, New Light**. *Annals of the New York Academy of Sciences*, v. 1125, n. 1, p. 100-128, 2008.

DRAKE, H. L.; KUSEL, K. **Acetogenic clostridia**. Handbook on Clostridia. Boca Raton, FL: CRC Press, 2005. p. 719-746.

DRAKE, H. L.; KUSEL, K.; MATTHIES, C. **Acetogenic prokaryotes**. The Prokaryotes: An Evolving Electronic Resource for the Microbiological Community, 3rd ed., 2004.

FAST, A. G., PAPOUTSAKIS, E. T., **Functional Expression of the Clostridium ljungdahlii Acetyl-Coenzyme A Synthase in Clostridium acetobutylicum as Demonstrated by a Novel *In Vivo* CO Exchange Activity En Route to Heterologous Installation of a Functional Wood-Ljungdahl Pathway**. Applied and Environmental Microbiology, v. 84, n. 7, 2018.

FONTAINE, Francis Ephraim et al. **A New Type of Glucose Fermentation by Clostridium thermoaceticum**. Journal of Bacteriology, v. 43, p. 701-715, 1942.

FUCHS, G. **Alternative pathways of carbon dioxide fixation: insights into the early evolution of life?** Annu. Rev. Microbiol., v. 65, p. 631–658, 2011.

FUCHS, L. S.; FUCHS, D. **Effects of Systematic Formative Evaluation: A Meta-Analysis**. Exceptional Children, v. 53, n. 3, p. 199–208, 1986.

FAST, A. G.; SCHMIDT, E. D.; JONES, S. W.; TRACY, B. P. **Acetogenic mixotrophy: novel options for yield improvement in biofuels and biochemicals production**. Current Opinion in Biotechnology, v. 33, p. 60-72, 2015.

JEON, W. B. et al. **Purification and Characterization of Membrane-associated CooC Protein and Its Functional Role in the Insertion of Nickel into Carbon Monoxide Dehydrogenase from Rhodospirillum rubrum**. J Biol Chem, v. 276, n. 42, p. 38602-38609, 2001.

JEOUNG, J. H. et al. **The extended reductive acetyl-CoA pathway: ATPases in metal cluster maturation and reductive activation**. Biol Chem, v. 395, n. 5, p. 545-558, maio 2014.

KAREKAR, S.; STEFANINI, R.; AHRING, B. **Homo-Acetogens: Their Metabolism and Competitive Relationship with Hydrogenotrophic Methanogens.** *Microorganisms*, v. 10, n. 2, p. 397, fev. 2022.

LINDAHL, P. A.; CHANG, B. **The evolution of acetyl-CoA synthase.** *Orig Life Evol Biosph*, v. 31, n. 4-5, p. 403-434, 2001.

LEADBETTER, J. R. et al. **Acetogenesis from H<sub>2</sub>Plus CO<sub>2</sub> by Spirochetes from Termite Guts.** *Science*, v. 283, n. 5402, p. 686–689, 1999.

MACKIE, R. I.; BRYANT, M. P. **Acetogenesis and the rumen: syntrophic relationships.** In: DRAKE, H. L. (Ed.) *Acetogenesis*. Chapman and Hall. New York, NY, p. 331-364. 1994

MÜLLER, V.; FRERICHS, J. **Acetogenic Bacteria.** eLS. 2013.

Maiocco, S. J., et al. **Parsing redox potentials of five ferredoxins found within *Thermotoga maritima*.** *Protein Sci*. 2019.

MARTIN, W.; RUSSELL, M. J. **On the origin of biochemistry at an alkaline hydrothermal vent.** *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, v. 362, p. 1887–1925, 2007.

NOZHEVNIKOVA, A. N. et al. **Temperature characteristics of methanogenic archaea and acetogenic bacteria isolated from cold environments.** *Water Sci Technol*, v. 44, n. 8, p. 41–48, 2001.

PIKUTA, E. V., HOOVER, R. B., BEJ, A. K., MARSIC, D., DETKOVA, E. N., WHITMAN, W. B., KRADER, P. ***Tindallia californiensis* sp. nov., a new anaerobic, haloalkaliphilic, spore-forming acetogen isolated from Mono Lake in California.** *Extremophiles*, v. 7, p. 327–334, 2003.

POEHLEIN, A. et al. **The Complete Genome Sequence of *Clostridium acetivum*: a Missing Link between Rnf- and Cytochrome-Containing Autotrophic Acetogens.** *mBio*, v. 6, n. 5, 2015.

PRINS, R. A.; LANKHORST, A. **Synthesis of acetate from CO<sub>2</sub> in the cecum of some rodents.** *FEMS Microbiology Letters*, v. 1, n. 5, p. 255-258, 1977. ISSN 0378-1097.

RAGSDALE, S. W.; PIERCE, E. **Acetogenesis and the Wood-Ljungdahl pathway of CO (2) fixation.** Biochim Biophys Acta, [S.I.], v. 1784, n. 12, p. 1873-1898, dez. 2008.

ROBERTS, D. L., JAMES-HAGSTROM, J. E., GARVIN, D. K., GORST, C. M., RUNQUIST, J. A., BAUR, J. R., HAASE, F. C., & RAGSDALE, S. W. **Cloning and expression of the gene cluster encoding key proteins involved in acetyl-CoA synthesis in *Clostridium thermoaceticum*: CO dehydrogenase, the corrinoid/FeS protein, and methyltransferase.** Proceedings of the National Academy of Sciences, 86, 32–36, 1989.

RUSSELL, M. J.; MARTIN, W. **The rocky roots of the acetyl-CoA pathway.** Trends Biochem. Sci., v. 29, p. 358–363, 2004.

SANTOS CORREA, S.; SCHULTZ, J.; LAUERSEN, K. J.; SOARES ROSADO, A. **Natural carbon fixation and advances in synthetic engineering for redesigning and creating new fixation pathways.** J Adv Res, [S.I.], v. 47, p. 75-92, 2023.

SCHINK, B. **Diversity, Ecology, and Isolation of Acetogenic Bacteria.** In: Acetogenesis. p. 197–235, 1994.

SCHUCHMANN, K.; MÜLLER, V. **Autotrophy at the thermodynamic limit of life: a model for energy conservation in acetogenic bacteria.** Nat Rev Microbiol, v. 12, p. 809–821, 2014.

SCHUCHMANN, K.; MÜLLER, V. **Energetics and Application of Heterotrophy in Acetogenic Bacteria.** Appl Environ Microbiol, v. 82, n. 14, p. 4056-4069, 2016.

VEES, C. A., NEUENDORF, C. S., & PFLÜGL, S. **Towards continuous industrial bioprocessing with solventogenic and acetogenic clostridia: challenges, progress and perspectives.** Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology, 2020.

WIERINGA, K. T. **Over het verdwijnen van waterstof en koolzuur onder anaerobe voorwaarden.** Antonie van Leeuwenhoek, v. 3, p. 263–273, 1936.

WIERINGA, K. T. **The formation of acetic acid from carbon dioxide and hydrogen by anaerobic spore-forming bacteria.** *Antonie van Leeuwenhoek*, v. 6, p. 251–262, 1940.

WOLIN, M. J.; MILLER, T. L. **Acetogenesis from CO<sub>2</sub> in the human colonic ecosystem.** *Acetogenesis*. Chapman and Hall. New York, NY, p. 365-385, 1994.

WOLIN, M. J.; MILLER, T. L. **Formate-dependent growth and homoacetogenic fermentation by a bacterium from human feces: description of *Bryantella formatexigens* gen. nov., sp. nov.** *Applied and Environmental Microbiology*, v. 69, n. 10, p. 6321-6326, out. 2003.

WOOD, H. G., L. G. LJUNGDAHL. **Autotrophic character of the acetogenic bacteria.** *Variations in autotrophic life* 1: 201-250. 1991.