

GÉNERO *Bacteroides*: REVISIÓN

Vadillo Machota, S.;

Píriz Durán, S.;

Valle Manzano, J.;

Mateos Yanes, E.

Unidad de Microbiología e Inmunología. Departamento de Medicina y Sanidad Animal. Facultad de Veterinaria. Universidad de Extremadura. 10.071 Cáceres.

INTRODUCCIÓN

El gran desarrollo de las técnicas laboratoriales en los últimos años está poniendo en evidencia, cada vez con mayor énfasis, la participación de los bacilos gram-negativos anaerobios obligados en determinados procesos infecciosos de etiología polimicrobiana, tanto en el hombre como en los animales. En base a lo expuesto, realizamos, en el presente trabajo, un estudio exhaustivo de la situación taxonómica del género *Bacteroides*, uno de los principales géneros bacterianos, desde el punto de vista clínico, dentro de este amplio grupo de microorganismos. Asimismo, hacemos hincapié en las características de *Bacteroides nodosus*, por ser esta especie la de mayor interés veterinario.

SITUACIÓN TAXONÓMICA

El género *Bacteroides* ha sido descrito recientemente en la 9.^a edición del *Manual de Bergey* (24), comprende un grupo heterogéneo de bacterias anaerobias estrictas gramnegativas en forma de bacilo. Actualmente se reconocen dentro del género más de 40 especies. Estas especies muestran un porcentaje de guanina + citosina (G+C) entre el 28% y el 61%. En los momentos actuales es aceptado que cuando las diferencias de moles de G+C son superiores al 10%, las especies bacterianas no se encuentran relacionadas a nivel de género (21). Como consecuencia de esta gran variación en la composición de bases del ácido desoxirribonucleico (ADN), los miembros de este género presentan una gran variación en la morfología celular, así como unas propiedades bioquímicas y fisiológicas muy heterogéneas.

En los últimos años, con la aplicación de los métodos químicos, bioquímicos y genéticos, se han clarificado mucho las interrelaciones taxonómicas de los miembros del género *Bacteroides*. En base a estos criterios, Collins y Shah (11) y Shah y Collins (40) señalan que los microorganismos que constituyen el género *Bacteroides* se reducen a aquellos que pertenecen al grupo *Bacteroides fragilis* (*B. caccae*, *B. fragilis*, *B. distasonis*, *B. thetaiotaomicron*, *B. eggerthii*, *B. mer-*

dae, *B. ovatus*, *B. stercoris*, *B. uniformis* y *B. vulgatus*). Los miembros del grupo *B. fragilis* son desde el punto de vista químico y bioquímico relativamente homogéneos, ajustándose perfectamente a una definición más concreta de género. Así, estos investigadores definen el género *Bacteroides* de la siguiente forma:

a) Son bacilos gramnegativos anaerobios estrictos no formadores de esporas.

b) Producen una gran cantidad de ácido acético y succínico (y menor cantidad de otros ácidos grasos volátiles y no volátiles).

c) Contienen las siguientes enzimas: malato deshidrogenasa, glutamato deshidrogenasa, glucosa 6-fosfato deshidrogenasa y 6-fosfogluconato deshidrogenasa.

d) El porcentaje de moles de G+C del ADN se sitúa entre 39 y 48.

e) Poseen esfingolípidos.

f) La pared celular contiene predominantemente ácidos grasos no ramificados saturados, además de ácidos grasos metil-anteiso ramificados y metil iso-ramificados.

g) Contienen menaquinonas en su bicapa lipídica (fundamentalmente MK-10 y MK-11).

Shah y Collins (40) en base a estos nuevos criterios han propuesto una reordenación de esta género a nivel de especie (Tabla I).

Las especies que tienen valores relativamente altos en el porcentaje de moles de G+C (*B. multiacidus*, 56-58%; *B. microfusus*, 60-61%, y *B. capillosus*, 60%) han sido excluidas del género. En este sentido, *Bacteroides multiacidus* y *B. microfusus* han sido clasificados recientemente en dos nuevos géneros: *Mitsoukella multiacidus* (37) y *Rikenella microfusus* (12), respectivamente. Por otro lado, se ha constatado que *B. capillosus* tiene poca relación por las pruebas de homología ADN/ADN con *M. multiacidus* y *R. microfusus*, hecho éste que justifica la no coincidencia de caracteres de *B. capillosus* con las otras dos especies (Tabla II).

Las especies con una composición de bases de G+C en el ADN comprendidas entre el 28% y el 37% de moles, son también excluidas del género *Bacteroides*. Así, *B. hypermegas* y *B. termitidis* son totalmente diferentes entre sí desde el punto de vista fenotípico siendo también diferentes del resto de los

Bacteroides (9, 36, 38). *B. hypermegas* y *B. termítidis* han sido clasificados en dos nuevos géneros: *Megamonas hypermegas* (36) y *Selbaldella termítidis* (9), respectivamente.

Las características químicas y bioquímicas de las especies no fermentativas o muy débilmente fermentativas (*B. coagulans*, *B. furcosus*, *B. praeacutus* y *B. ureolyticus*), cuya composición de bases en el ADN se sitúa entre el 28 y el 37% de moles de G+C, son incompatibles con las definidas por Collins y Shah (11) para este género. Sin embargo, estos organismos no fermentativos aparecen como un grupo homogéneo de «bacteroides atípicos», si bien los datos químicos, bioquímicos y genéticos indican que desde el punto de vista taxonómico son muy distintos. Los productos finales del metabolismo (en algunos casos derivados probablemente del metabolismo del nitrógeno) varían mucho entre estas especies, así como los modelos de deshidrogenasas y la composición lipídica. En este sentido, hay que señalar que *B. furcosus* ha sido reclasificado recientemente en el género *Anaerorhabdus* como *A. furcosus* (39). Aunque quedan especies no fermentativas que todavía no han sido reclasificadas, los criterios químicos y bioquímicos justifican su inclusión en nuevos géneros. Las características químicas y bioquímicas de importancia en la diferenciación de estas especies no fermentativas y el porcentaje de moles de G+C, se describen en la Tabla III.

Las especies pigmentadas asacarolíticas (*B. asaccharolyticus*, *B. gingivalis* y *B. endodontalis*) tienen un porcentaje de moles de G+C comprendido entre 44 y 45, que se solapa con los verdaderos bacteroides aun-

que fenotípicamente son totalmente distintos. Estas especies forman un grupo homogéneo desde el punto de vista bioquímico y fisiológico por lo que pueden ser separadas de este género. Las propiedades químicas y bioquímicas comunes a los miembros de este grupo y que los distinguen de los verdaderos bacteroides, son las siguientes (11):

a) Producen una gran cantidad de ácido butírico (en combinación con otros ácidos grasos volátiles y no volátiles) como producto final del metabolismo.

b) No son fermentativos.

c) Tienen malato deshidrogenasa y gluconato deshidrogenasa.

d) Carecen de glucosa-6-fosfato deshidrogenasa y 6-fosfogluconato deshidrogenasa.

e) Poseen una gran cantidad de ácidos grasos de cadena larga isometil saturados (principalmente ácido 13-metiltetradecanoico).

f) Producen protohemina.

Una serie de especies (*B. macacae*, *B. praeacutus* y *B. levii*) poseen algunas de las características mencionadas anteriormente. Así, por ejemplo, *B. levii* se parece a algunos de los microorganismos pigmentados asacarolíticos, ya que produce protohemina, produce grandes cantidades de ácido butírico (en combinación con ácido acético y otros ácidos) y poseen modelos similares de deshidrogenasas (38). La composición de G+C del ADN es del 45% al 48%, hecho éste que refuerza esta relación. *B. levii*, no obstante, fermenta débilmente algunos azúcares (24).

B. praeacutus también se parece al grupo de los *Bacteroides* pigmentados asacarolíticos, ya que este microorganismo no es fermentativo, produce una gran cantidad de

Tabla III.—CARACTERÍSTICAS QUÍMICAS Y BIOQUÍMICAS EMPLEADAS EN LA DIFERENCIACIÓN DE LAS ESPECIES NO FERMENTATIVAS, DÉBILMENTE FERMENTATIVAS Y OTRAS QUE CONTIENEN UN BAJO PORCENTAJE DE MOLES DE G+C (COLLINS Y SHAH, 1987)

	1	2	3	4	5	6
Principales productos finales del PYG:	a	BAIV	SA	La	APL	AL (f)
Metabolismo:	NF	NF	NF	WF	F	F
Deshidrogenasas presentes (a):						
MDH	-	-	ND	-	+	-
GDH	+	-	ND	-	-	-
G6PDH	-	-	ND	+	+	-
6PGH	-	+	ND	-	+	-
Principales ácidos grasos de cadena larga:	C _{16:0} C _{18:1}	iso-C _{15:0}	C _{18:1}	C _{18:1} C _{18:0}	C _{15:0}	C _{16:0} C _{18:1}
Produce menaquinonas:	ND	ND	ND	-	-	-
Porcentaje de moles de G+C	37	28	28-30	34	32-35	30-32

(a) ND: no determinado. (b) C_{15:0}: pentadecanoato; C_{16:0}: hexadecanoato; C_{18:0} y C_{18:1}: octadecanoato; iso-C_{15:0}: 13-metiltetradecanoico.

1 *Bacteroides coagulans*; 2 *Bacteroides praeacutus*; 3 *Bacteroides ureolyticus*; 4 *Anaerorhabdus furcosus*; 5 *Megamonas hypermegas*; 6 *Selbaldella termítidis*.

ácido butírico (en combinación con ácido acético, ácido iso-valérico y otros ácidos) y muestra, en la pared celular, principalmente ácidos grasos de cadena larga isometil saturados, predominantemente el ácido 13-metiltridecanoico. La producción de la enzima 6-fosfogluconato deshidrogenasa NAD-dependiente por parte de *B. praeacutus*, junto con la ausencia de malato deshidrogenasa y glutamato deshidrogenasa, no sostiene esta relación (38). El bajo porcentaje en la composición de bases del ADN (28% de moles de G+C de *B. praeacutus* comparado con el 44-54% de moles de G+C que tienen los *Bacteroides* pigmentados asacarolíticos) aumenta las diferencias, por lo que es necesario separar a *B. praeacutus* del género *Bacteroides*, incluyéndolo en el nuevo género *Tissierella*, como la especie *Tissierella praeacuta* (10).

B. macacae se parece al grupo de los bacteroides pigmentados asacarolíticos en la producción de protohemina, si bien produce grandes cantidades de ácido propiónico y ácido succínico (en combinación con pequeñas cantidades de ácido butírico y otros ácidos) por lo que hay que tratar de separar este microorganismo del género *Bacteroides*. Se necesitan más estudios para encontrar la verdadera posición taxonómica de *B. macacae* (11).

El encuadre taxonómico de *B. putredinis* es incierto. Este microorganismo es similar a los del grupo de los *Bacteroides* pigmentados no fermentativos, ya que contiene ácidos grasos de cadena larga iso-metil saturados. Sin embargo, difiere en los productos finales del metabolismo, ya que esta especie bacteriana produce principalmente ácido propiónico, ácido iso-valérico y ácido succínico (11).

B. gracilis, aunque es un microorganismo asacarolítico, difiere del grupo de los bacteroides pigmentados no fermentativos en que produce ácido succínico como principal producto final del metabolismo. *B. gracilis* se diferencia además en su estructura, ya que posee ácidos grasos de cadena larga no ramificados saturados e insaturados, y termoplasmaquinona (metil-menaquinona). Este dato junto con el porcentaje de moles de G+C, que se encuentra entre el 44% y el 46%, hacen que *B. gracilis* sea reclasificado en el género *Wolinella* (11).

B. melaninogenicus y las especies relacionadas con los bacteroides de la cavidad oral (excluyendo las especies asacarolíticas) tienen muchos caracteres en común y pueden formar la base de un tercer grupo (Tabla I). Los miembros de este grupo generalmente producen grandes cantidades de ácido acético y succínico (en combinación con otros ácidos) y poseen un porcentaje de moles de G+C comprendidos entre el 40 y el 50%,

propiedades éstas que les hace coincidir con los verdaderos bacteroides. El grupo de bacteroides melaninogénicos-orales, no obstante, difiere de *B. fragilis* y de las especies relacionadas en la ausencia de las enzimas del ciclo de las pentosas fosfato (glucosa-6-fosfato deshidrogenasa y 6-fosfogluconato deshidrogenasa). Serán necesarios más estudios para establecer unas características más homogéneas dentro de este grupo (11).

Las propiedades químicas y bioquímicas de las especies del rumen (*B. amylophilus* y *B. succinogenes*) no están relacionados con las de *B. fragilis*. Por el contrario, si tienen una relación directa entre sí, por lo que estas especies deben ser excluidas del género. Recientemente, *B. succinogenes* ha sido incluido en el género *Fibrobacter*, como *F. succinogenes* (31).

Por último, dentro de este apartado de situación taxonómica actual del género *Bacteroides*, procederemos a realizar una descripción de las especies nuevas aparecidas tras la publicación de la última edición del volumen I del *Manual de Bergey* (24).

Murray et al. (32) aislaron a partir del lodo de aguas residuales, una nueva especie que denominaron *Bacteroides cellulosolvans*. Este microorganismo fermenta únicamente la celulosa y la celobiosa. Los productos finales de la fermentación producidos a partir del PYG (peptona-extracto de levadura-glucosa) son: ácido acético, anhídrido carbónico, hidrógeno, etanol y pequeñas cantidades de ácido láctico.

Steenbergen et al. (44) aislaron de pacientes con infección bucal una especie asacarolítica productora de pigmento negro, que denominaron *Bacteroides endodontalis*. El ADN de este microorganismo tiene muy escasa homología con el ADN de *Bacteroides gingivalis* y *Bacteroides asaccharolyticus*. El porcentaje de G+C de la nueva especie se sitúa entre el 49,6 y el 50,2.

Love et al. (28) caracterizaron fenotípicamente 17 microorganismos asacarolíticos productores de pigmento negro, que aislaron de infecciones de los tejidos blandos del gato. Sus principales características son las siguientes: catalasa positivos, requieren vitamina K y hemina para su crecimiento, no crecen en presencia de bilis y no tienen actividad α -glucosidasa. Todos difieren fenotípicamente de los microorganismos pigmentados asacarolíticos (*Bacteroides gingivalis* y *Bacteroides asaccharolyticus*) y de los pigmentados sacarolíticos (*Bacteroides levii*, *Bacteroides intermedius* y *Bacteroides macacae*).

Más tarde, Okuda et al. (33) describen una nueva especie no productora de pigmento y sacarolítica, aislada a partir de periodontitis humanas. Este nuevo microorganismo que produce enzimas que hidrolizan la heparina,

es denominado *Bacteroides heparinolyticus*. Produce, como principal producto de fermentación a partir de la glucosa (PYG), ácido succínico. El porcentaje de moles de G+C de su ADN oscila entre 47 y 49. Tiene muy poca homología con el ADN de las especies descritas anteriormente; igualmente difiere desde el punto de vista serológico (pruebas de difusión en gel y aglutinación celular) con otras especies de *Bacteroides*.

Nuevamente, Love et al. (29) aíslan 60 microorganismos anaerobios estrictos gramnegativos a partir de abscesos subcutáneos de perros y gatos. Todos estos microorganismos crecen bien en presencia del 20% de bilis y producen ácido acético, ácido propiónico y ácido succínico como principales productos del metabolismo. Tras realizar la homología ADN/ADN con los microorganismos del grupo *Bacteroides fragilis*, comprueban que únicamente tres de ellos pertenecen a este grupo. Los 57 microorganismos restantes tienen unos bajos niveles de homología con el ADN de las bacterias de origen humano: *B. fragilis*, *B. distasonis*, *B. vulgatus*, *B. thetaiotaomicron* y *B. ovatus*. No obstante, presentan cierta homología con el ARN ribosómico de dichas especies. En vista de todo lo anterior, proponen la creación de una nueva especie bacteriana, a partir de un grupo de 52 microorganismos que se caracterizan por ser: bacilos gramnegativos anaerobios estrictos, inmóviles, no formadores de esporas, no productores de pigmentos, no productores de indol, capaces de crecer en presencia del 20% de bilis y débilmente fermentadores de los carbohidratos. El nombre propuesto para denominar esta nueva especie es: *Bacteroides tectum*. El contenido en moles de G+C de su ADN es del 46%, si bien, como se comentó anteriormente, no muestra una elevada homología con el ADN de los microorganismos humanos del género *Bacteroides*, a los que, no obstante, se parece fenotípicamente.

Tanner et al. (47) aíslan de lesiones periodontales de la cavidad oral humana un grupo de 12 microorganismos pertenecientes al género *Bacteroides*. La capa de peptidoglicán que se encuentra entre la capa externa e interna de la pared celular de *Bacteroides ovatus* y *Bacteroides thetaiotaomicron* no es identificada en este grupo. Estos microorganismos presentan únicamente parecido con la pared celular de *B. distasonis*; sin embargo, la capa externa de *B. distasonis* es menos densa y tiene un tamaño aproximado de 17 nm. El contenido de moles de G+C es del 46%. El nombre propuesto para este grupo de microorganismos es: *Bacteroides forsythus*.

En 1978 Johnson (25) y Johnson y Ault (26) describen, aunque no les dan nombre, tres grupos de bacilos anaerobios estrictos

gramnegativos, aislados de heces humanas, en función de la homología ADN/ADN. Las principales características de estos tres grupos bacterianos son las de crecer en presencia del 20% de bilis y producir ácido succínico como principal producto final del metabolismo. Estos microorganismos se consideran pertenecientes al género *Bacteroides* debido a que son inmóviles, anaerobios obligados, bacilo gramnegativos, producen grandes cantidades de ácido succínico a partir de la glucosa y contienen un 40-46% de moles de G+C en su ADN. Recientemente, Johnson y Harich (27) vuelven a estudiar estos microorganismos y observan que están relacionados a través de la homología del ARN con las especies del grupo *Bacteroides fragilis*. Los nombres propuestos por estos investigadores para estas bacterias son los de: *Bacteroides caccae*, *Bacteroides merdae* y *Bacteroides stercoris*.

Benno et al. (1) aíslan una serie de microorganismos pertenecientes al género *Bacteroides*, a partir de abscesos y heces de cerdo. Se puede establecer una gran similitud entre estos microorganismos y los pertenecientes al grupo *Bacteroides ruminicola/oralis*, en base a sus características fenotípicas. Un total de 164 microorganismos anaerobios estrictos, gramnegativos, inmóviles, no formadores de esporas, no productores de pigmento, y productores de acetato y succinato a partir de la glucosa, fueron divididos en tres grupos (grupo I, II y III) en base a la fermentación de los carbohidratos y al contenido de moles de G+C de su ADN. Basándose en la homología ADN/ADN, siendo ésta entre los tres grupos inferior al 48%, consideran a cada uno de estos tres grupos como especies diferentes. Algunos de estos microorganismos tienen características fenotípicas similares a las descritas para *Bacteroides oralis*, *Bacteroides ruminicola*, *Bacteroides veroralis* y *Bacteroides pentosaceus*, pero la homología del ADN de los microorganismos de referencia con el de dichas especies es insignificante. En base a todo lo anterior, cada uno de estos grupos bacterianos se asimila a una especie bacteriana diferente, con las siguientes denominaciones: *Bacteroides pyogenes*, *Bacteroides suis* y *Bacteroides helcogenes*.

Brazier et al. (3) estudian un grupo de microorganismos aislados de la cavidad oral y de abscesos subcutáneos del gato, que no parecen descritos en el género *Bacteroides*. Tras 48 horas de incubación en anaerobiosis en el medio agar *Anaerobe fastidiosus* (Oxoid) producen colonias de 2-3 mm de diámetro, no hemolíticas, pequeñas, redondeadas y con formación de un pigmento amarillo-verdoso. El porcentaje de moles de G+C del ADN de este grupo de microorganismos es de 41. Los principales ácidos grasos

de cadena larga de su pared celular son: iso-C_{15:0} (49%), anteiso-C_{15:0} (11%), iso-C_{13:0} (11%) y 30 H iso-C_{17:0} (5%). El nombre propuesto para denominar a esta nueva especie es el de *Bacteroides flavofluorescens*.

Love et al. (30) describen una nueva especie asacarolítica aislada de abscesos subcutáneos y empiemas del gato, productora de pigmento negro. Este microorganismo denominado como *Bacteroides salivus* se caracteriza por ser asacarolítico, inmóvil, no formador de esporas y crecer en presencia del 20% de bilis. El contenido de moles de G+C de su ADN es del 42 al 44%. Su ADN presenta una homología del 12% con el ADN de *Bacteroides gingivalis* y del 1% con el ADN de *Bacteroides asaccharolyticus*. Se diferencia de *B. asaccharolyticus* y de *B. endodontalis*, en que tiene actividad tripsinolítica y produce grandes cantidades de ácido fenilacético.

Hamman (23) describe unas especies microaerotolerantes de bacilos gramnegativos, no formadores de esporas, aislados de lodo de aguas residuales y de *Paramecium caudatum*. Estas nuevas especies se denominan *Bacteroides* «strain» M89, *Bacteroides* «strain» M94 y *Bacteroides strain* M96. El porcentaje de moles de G+C es de 40 para *Bacteroides* «strain» M89 y *Bacteroides* «strain» M96 y de 41 para *Bacteroides* «strain» M94. Estos microorganismos se caracterizan por ser asacarolíticos, producir ácido acético, ácido propiónico, ácido succínico, pequeñas cantidades de ácido isobutírico y ácido isovalérico, contener esfingolípidos y ser sensibles al metronidazol. Estas especies pueden crecer, aunque lentamente, en atmósfera aeróbica. En *Bacteroides* «strain» M89 se ha demostrado la presencia de quinonas respiratorias del tipo MK-9, MK-10 y MK-11.

HABITAT Y PROCESOS PATOLÓGICOS EN LOS QUE INTERVIENEN

Las bacterias pertenecientes al género *Bacteroides*, en términos generales, forman parte de la población bacteriana normal de las membranas mucosas de la cavidad oral, tracto gastrointestinal y tracto genitourinario del hombre, gato, oveja, caballo, cerdo, vaca, pollo, conejo, etcétera (15).

B. nodosus es la única especie del género *Bacteroides* de importancia capital a la hora de producir enfermedad infecciosa específica en los animales domésticos. En este sentido, ha sido descrita su participación decisiva en el desencadenamiento del pederro ovino y caprino (4, 7, 46). Los restantes representantes de este género bacteriano se comportan, en mayor o en menor grado,

como patógenos oportunistas en una amplia variedad de procesos supurativos y necróticos localizados en distintos lugares de la economía animal (22).

Estos microorganismos se manifiestan como verdaderos patógenos para la especie humana, en la que originan como procesos más importantes: infecciones abdominales endógenas, abscesos en distintas localizaciones, infecciones perineales y perirectales, infecciones del tracto urinario, infecciones del tracto genital femenino e infecciones postquirúrgicas (19, 20, 34).

Bacteroides nodosus

Bacteroides nodosus aparece descrito en el volumen I de la 9.^a edición del Manual de Bergey (24), anteriormente ha recibido otras denominaciones tales como *Fusiformis nodosus* (2) y *Ristella nodosa* (35).

Los miembros de esta especie bacteriana se caracterizan por ser bacilos rectos o ligeramente curvados, con medidas de 1 a 1,7 µm de ancho por 3-6 µm de largo e inmóviles. Desde el punto de vista de la morfología, hay que señalar que presentan frecuentemente los extremos hinchados y que normalmente se encuentran aislados, si bien otras veces pueden aparecer en parejas. Los aumentos terminales de las células son más pronunciados en los microorganismos aislados de las lesiones que en los obtenidos a partir de los cultivos. Como carácter importante hay que señalar que estas células bacterianas presentan un gran número de pili, y que la cantidad de los mismos está relacionada con la virulencia de la cepa y con los cambios en la morfología de las colonias (41). Existen diferentes opiniones acerca de la presencia de cápsula (13, 18).

Las colonias de la especie tipo miden de 0,5 a 2 mm. de diámetro. Desde el punto de vista morfológico hay que constatar que son lisas, convexas y translúcidas o semiopacas. Skerman et al. (43) describen tres tipos principales de morfología de colonias:

Colonias tipo B. Son colonias papilares, parecidas a las cuentas de un rosario. Los microorganismos productores del pederro ovino que producen este tipo de colonias pertenecen a la biovariedad más patógena.

Colonias tipo M. Son colonias mucoides. Los microorganismos productores de este tipo de colonias se aíslan de infecciones no invasivas del espacio interdental en ovejas y vacas. Se asimilan estas colonias a las biovariedades menos patógenas.

Colonias tipo C. Son colonias circulares. Estas colonias resultan de someter al microorganismo a pases repetidos en medios de cultivo líquidos. Se corresponden con las biovariedades apatógenas.

Los cambios en la morfología de la colonia están relacionados con los cambios en la patogenicidad, actividad elastasa y propiedades inmunoprotectoras.

En los medios de cultivo líquidos producen un ligero enturbiamiento y en algunas ocasiones les dan una apariencia granular. Crecen mejor bajo un 10% (como mínimo) de anhídrido carbónico, un 10% de suero de caballo y en presencia de Tween 80, tripsina y velocidades 0,02-0,05 M de arginina. La velocidad de crecimiento es mayor a un pH comprendido entre 6,4 y 7,6. Las temperaturas idóneas para el crecimiento de estas bacterias oscilan entre 37 y 45° C, creciendo pobremente a 30° C (42).

El contenido de moles de G+C de su ADN es del 45% (5).

Esta especie bacteriana ejerce su poder patógeno merced a los pili, a las proteínas externas de membrana (OMP), al lipopolisacárido endotóxico de la pared celular y a la producción de exoproteasas (17).

Claxton et al. (8) describieron 8 serovariedades diferentes de esta especie bacteriana, las cuales denominaron de la A a la H. Más tarde, Day et al. (14), basándose en la complejidad antigénica de los pili, propusieron la creación de 9 serovariedades nuevas que denominaron de la J a la R. La serovariedad I ha sido definida recientemente por Claxton (6). Cada uno de estos investigadores detecta, además, la existencia de subserovariedades dentro de cada serovariedad.

Egerton y Parsonson (16) clasificaron a *B. nodosus*, en función de las manifestaciones patológicas que ejercían en las pezuñas de las ovejas, en dos patovariedades: virulenta y benigna. Sin embargo, recientemente, Stewart et al. (45, 46) han reconocido una patovariedad de virulencia intermedia, la cual es muy difícil de distinguir, desde el punto de vista del ejercicio de su virulencia, de las otras dos patovariedades. Esta diferenciación de *B. nodosus* es muy importante en los planes de erradicación del pederro, ya que el gran coste económico de las medidas de control sólo está justificado cuando la infección está originada por *B. nodosus* virulento.

BIBLIOGRAFÍA

- (1) BENNO, Y.; MITSOUKA, T.; SHIRASAKA, S. (1982): *Anaerobic bacteria isolated from abscesses in pigs*. Jap. J. Vet. Sci., 44: 309-315.
- (2) BEVERIDGE, W. I. B. (1941): *Footrot in sheep: a transmissible disease due to infection with 'Fusiformis nodosus' (n. sp.)*. Bull. Coun. Scient. Ind. Res., 140: 1-56.
- (3) BRAZIER, J. S.; GRUFFYDD, E. A. D.; GRUFFID, T. J. (1987): *An unusual anaerobic gram-negative bacillus isolated from feline gingiva*. Lett. Appl. Microbiol., 5: 79-81.
- (4) BRUGÈRE-PICOUX, J. (1987): *Le pietin du mouton*. Bull. Soc. Vet. Prat. de France. 71: 23-48.
- (5) CATO, E. P.; HOLDEMAN, L. V.; MOORE, W. E. C. (1979): *Proposal of neotype strains for seven non-saccharolytic 'Bacteroides' species*. Int. J. Syst. Bacteriol., 29: 427-434.
- (6) CLAXTON, P. D. (1986): *Serogrouping of 'Bacteroides nodosus' isolates*. En: *Footrot in ruminants: Proceedings of a workshop*. Stewart, D. J.; Peterson, J. E.; McKern, N. M.; Emery, D. L. pp. 131-134. Australian Wool Corporation Technical Publication. Melbourne.
- (7) CLAXTON, P. D.; O'GRADY, K. C. (1985): *Footrot in goats and characterisation of caprine isolates of 'Bacteroides nodosus'*. En: *Footrot in ruminants: Proceedings of a workshop*. Stewart, D. J.; Peterson, J. E.; McKern, N. M.; Emery, D. L. pp. 119-129. Australian Wool Corporation Technical Publication. Melbourne.
- (8) CLAXTON, P. D.; RIBEIRO, L. A.; EGERTON, J. R. (1983): *Classification of 'Bacteroides nodosus' by agglutination test*. Aust. Vet. J., 60: 331-334.
- (9) COLLINS, M. D.; SHAH, H. N. (1986a): *Reclassification of 'Bacteroides termitidis' Sebald (Holdman and Moore) in a New Genus 'Sebaldella', as 'Sebaldella termitidis' comb. nov.* Int. J. Syst. Bacteriol., 36: 349-350.
- (10) COLLINS, M. D.; SHAH, H. N. (1986b): *Reclassification of 'Bacteroides praeacutus' Tisser (Holdeman and Moore) in a New Genus, 'Tissierella', as 'Tissierella praeacuta' comb. nov.* Int. J. Syst. Bacteriol., 36: 461-463.
- (11) COLLINS, M. D.; SHAH, H. N. (1987): *Recent advances in the taxonomy of the genus 'Bacteroides'*. En: *Recent advances in anaerobic bacteriology*. Borriello, S. P.; Hardie, J. M.; Drasar, B. S.; Duerden, B. I.; Lyson, R. J. pp. 249-258. Martinus Nijhoff Publishers. Dordrecht.
- (12) COLLINS, M. D.; SHAH, H. N.; MITSOUKA, T. (1985): *Reclassification of 'Bacteroides microfusus' (Kaneuchi and Mitsouka) in a New Genus 'Rikenella', as 'Rikenella microfusus' comb. nov.* Syst. Appl. Microbiol., 6: 79-81.
- (13) COOPER, B. S. (1977): *Differences in morphology of 'Bacteroides nodosus' attributable to culture media*. New Zeal. Vet. J., 25: 16-20.
- (14) DAY, S. E. J.; THORLEY, C. M.; BEESLEY, J. E. (1985): *Serotyping of 'Bacteroides nodosus': proposal for 9 further serotypes (J R) and a study of the antigenic complexity of 'Bacteroides nodosus' pili*. En: *Footrot in ruminants*. Stewart, D. J.; Peterson, J. E.; McKern, N. M.; Emery, D. L. pp. 147-160. Australian Wool Corporation Technical Publication. Melbourne.
- (15) DOWELL, V. R.; LOMBARD, G. L. (1981): *Pathogenic members of the genus 'Bacteroides'*. En: *The Prokaryotes*. Vol. II Mortimer, P. S.; Heinz, S.; Hans, G. T.; Albert, B.; Hans, G. S. ed. 1. pp. 1425-1449. Springer-Verlag, New York.
- (16) EGERTON, J. R.; PARSONSON, B. V. (1969): *Benign footrot. A specific interdigital dermatitis of sheep associated with infection by less proteolytic strains of 'Fusiformis nodosus'*. Aust. Vet. J., 45: 345-349.
- (17) EMERY, L. D. (1988): *Approaches to identify and neutralize virulence determinans of 'Fusobacterium and Bacteroides' spp.* En: *Virulence Mechanisms of Bacterial Pathogens*. Roth, J. A. ed 1. pp. 343-362. American Society for Microbiology, Washington, D.C.
- (18) EVERY, D.; SKERMAN, T. M.; (1980): *Ultrastructure of the 'Bacteroides nodosus' cell envelope layers and surface*. J. Bacteriol., 141: 845-857.
- (19) FINEGOLD, S. M.; GEORGE, W. L.; MULLIGAN, M. E. (1986): *Anaerobic infections*. Chorpenning, N. E. Year Book Medical Publisher. London.
- (20) GARCÍA-RODRÍGUEZ, J. A. (1980): *Bacterias anaerobias. Importancia clínica y microbiológica*. Universidad de Salamanca. Salamanca.

- (21) GHARBIA, S. E.; SHAH, H. N. (1988): Characteristics of glutamate dehydrogenase, a new diagnostic marker for the genus «Fusobacterium». J. Gen. Microbiol., 134: 327-332.
- (22) HAGAN, W. A.; BRUNER, D. W. (1988): Microbiology and Infectious Diseases of Domestic Animals, ed. 8, pp 161-170. Comstock Publishing Associates, London.
- (23) HAMMANN, R. (1988): Characterization of microaerotolerant «Bacteroides» strains isolated from sewage sludge and «Paramecium caudatum». Int. J. Syst. Bacteriol., 38: 259-264.
- (24) HOLDEMAN, L. V.; KELLEY, R. W.; MOORE, W. E. C. (1984): Genus I «Bacteroides» Castellani and Chalmers 1919, 959^{nl}. En: Bergey's Manual of Systematic Bacteriology. Vol. 1. Krieg, N. R.; Holt, J. G. ed. 9, pp 604-631. Williams and Wilkins, Baltimore.
- (25) JOHNSON, J. L. (1978): Taxonomy of the «Bacteroides». I. Deoxyribonucleic acid homologies among «Bacteroides fragilis» and other saccharolytic «Bacteroides» species. Inst. J. Syst. Bacteriol., 28: 245-256.
- (26) JOHNSON, J. L.; AULT, D. A. (1978): Taxonomy of the Bacteroides. II Correlation of phenotypic characteristics with deoxyribonucleic acid homology groupings for «Bacteroides fragilis» and other saccharolytic «Bacteroides» species. Int. J. Syst. Bacteriol., 28: 257-268.
- (27) JOHNSON, J. L.; HARICH, B. (1986): Ribosomal ribonucleic acid homology among species of the genus «Bacteroides». Int. J. Syst. Bacteriol., 36: 71-79.
- (28) LOVE, D. N.; JONES, R. F.; CALVERLEY, A. (1984): Asaccharolytic black-pigmented «Bacteroides» strains from soft-tissue infection in cats. Int. J. Syst. Bacteriol., 34: 300-303.
- (29) LOVE, D. N.; JOHNSON, J. L.; JONES, R. F.; BAILEY, M.; CLAVERLEY, A. (1986): Bacteroides tectum sp. nov. and characteristics of other nonpigmented Bacteroides isolates from soft-tissue infections from cats and dogs. Int. J. Syst. Bacteriol., 36: 123-128.
- (30) LOVE, D. N.; CATO, E. P.; JOHNSON, J. L.; JONES, R. F.; BAILEY, M. (1987): Deoxyribonucleic acid hybridization among strains of fusobacteria isolated from soft tissue infections of cats: comparison with human and animal type strains from oral and other sites. Int. J. Syst. Bacteriol., 37: 23-26.
- (31) MONTGOMERY, L.; FLESHER, B.; STHAL, D. (1988): Transfer of Bacteroides succinogenes (Hungate) to Fibrobacter gen. nov. as Fibrobacter succinogenes comb. nov. and description of Fibrobacter intestinalis sp. nov. Int. J. Syst. Bacteriol., 38: 430-435.
- (32) MURRAY, W. D.; SOWDEN, L. C.; COLVIN, L. (1984): Bacteroides cellulosolvans sp. nov. a cellulolytic species from sewage sludge. Int. J. Syst. Bacteriol., 34: 185-187.
- (33) OKUDA, K.; KATO, T.; SHIOZU, J.; TAKAZOE, I.; NAKAMURA, T. (1985): Bacteroides heparinolyticus sp. nov. isolated from humans with periodontitis. Int. J. Syst. Bacteriol. 35: 438-442.
- (34) PLATA, A. M. (1986): Infecciones abdominales endógenas. Papel de las bacterias anaerobias y control de las mismas por antimicrobianos. Tesis doctoral. Universidad de Salamanca.
- (35) PREVOT, A. R. (1938): Etudes de systématique bacterienne. III. Invalidité du genre Bacteroides (Castallani et Chalmers). Demembrement et reclassification. Ann. Inst. Past: 60: 285-307.
- (36) SHAH, H. N.; COLLINS, M. D. (1982a): Reclassification of Bacteroides Hypermegas (Harrison and Hansen) in a New Genus Megamonas, as Megamonas hypermegas comb. nov. Zbl. Bakteri. Hyg. 1: 394-398.
- (37) SHAH, H. N.; COLLINS, M. D. (1982b): Reclassification of Bacteroides multiacidus (Mitsouka, Terada, Watanabe and Uchida) in a new genus Mitsoukella, as Mitsoukella multiacidus comb. nov. Zbl. Bakteri. Hyg. 1: 491-494.
- (38) SHAH, H. N.; COLLINS, M. D. (1983): Genus Bacteroides: a chemotaxonomical perspective. J. Appl. Bacteriol., 55: 403-416.
- (39) SHAH, H. N.; COLLINS, M. D. (1986): Reclassification of Bacteroides furcosus Veillon and Zuber (Hauduroy, Ehringer, Urbain, Guillot and Magrou) in a New genus Anaerorhabdus, as Anaerorhabdus furcosus comb. nov. Syst. Appl. Microbiol., 8: 86-88.
- (40) SHAH, H. N.; COLLINS, M. D. (1989): Proposal to restrict the genus Bacteroides (Castellani and Chalmers) to Bacteroides fragilis and closely related species. Int. J. Syst. Bacteriol., 39: 85-87.
- (41) SHORT, J. A.; THORLEY, C. M.; WALKER, P. D. (1976): An electron microscope study of Bacteroides nodosus: Ultrastructure of organisms from primary isolates and different colony types. J. Appl. Bacteriol., 40: 311-315.
- (42) SKERMAN, T. M. (1975): Determination of some in vitro growth requirement of Bacteroides nodosus. J. Gen. Microbiol., 87: 107-119.
- (43) SKERMAN, T. M.; Erastmson, S. K.; Every, D. (1981): Differentiation of Bacteroides nodosus. Biotypes and colony variants in relation to their virulence and immunoprotective properties in sheep, Infec. Immun., 32: 788-795.
- (44) STEENBERGEN, T. J. M.; WINKELHOFF, A. J.; MAYRAND, D.; GRENIER, D.; DE GRAAFF, J. (1984): Bacteroides endodontalis sp. nov. an asaccharolytic black-pigmented Bacteroides species from infected dental root canals. Int. J. Syst. Bacteriol., 34: 118-120.
- (45) STEWART, D. J.; CLARK, B. L.; PETERSON, J. E.; GRIFFITHS, D. A.; SMITH, E. F. (1982): Importance of pilus-associated antigen in Bacteroides nodosus vaccines. Res. Vet. Sci., 32: 140-147.
- (46) STEWARD, D. J.; CLARK, B. L.; JARRETT, R. G. (1984): Differences between strains of Bacteroides nodosus in their effects on the severity of foot rot, body weight and wool growth in Merino sheep. Aus. Vet. J., 61: 348-352.
- (47) TANNER, A. C. R.; LISTGARTEN, M. A.; EBERSOLE, J. L.; STREEMPKO, M. N. (1986): Bacteroides forsythus sp. nov., a slowgrowing, fusiform Bacteroides sp. from the human oral cavity. Int. J. Syst. Bacteriol., 36: 213-221.