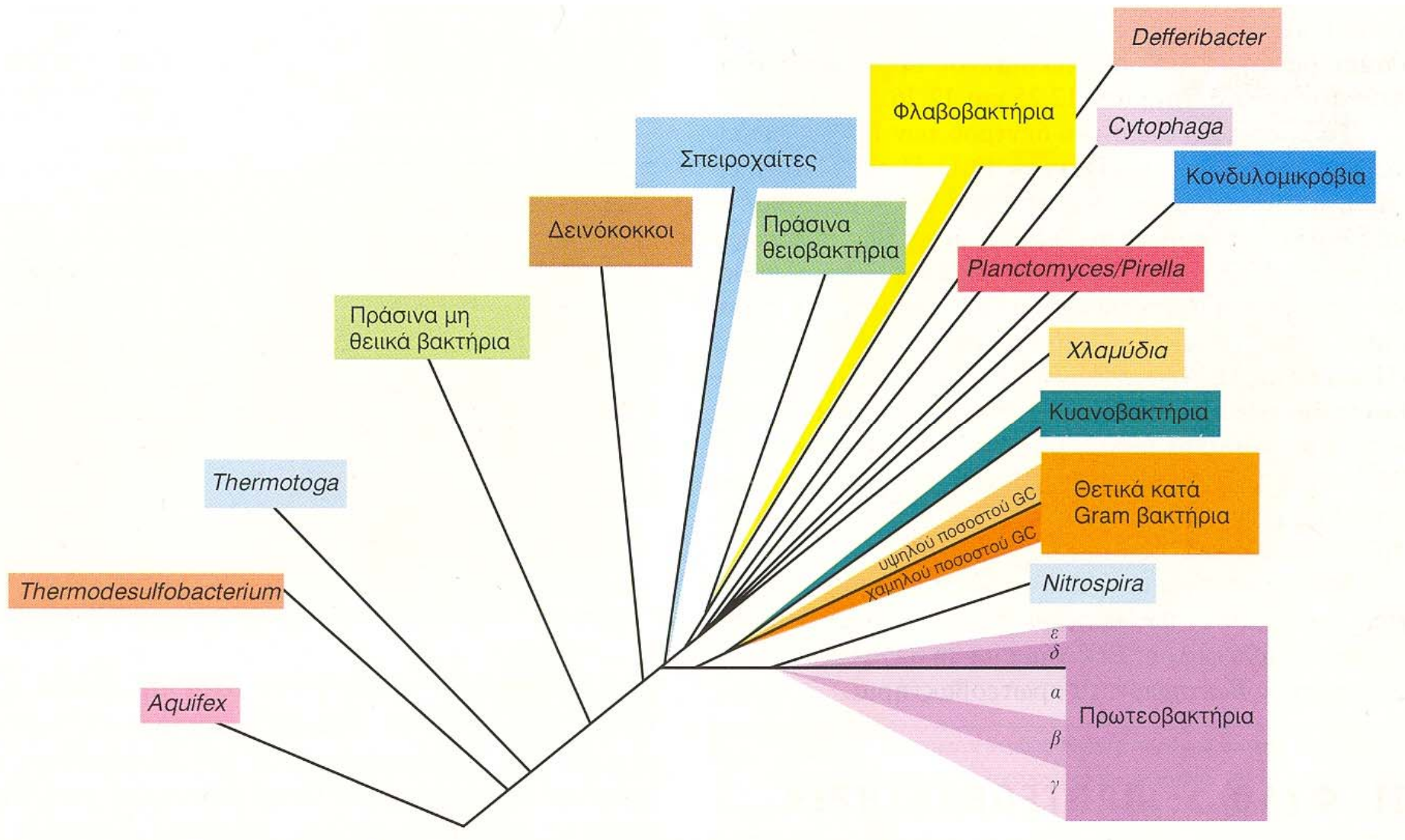


**Λειτουργική
Βακτηριακή
Ποικιλότητα**



Σχ.166. Φυλογενετικό δέντρο κυριότερων φύλων βακτηρίων βασισμένο σε συγκρίσεις αλληλουχίας rRNA 16S.

Ποικιλότητα φωτοτροφικών βακτηρίων

Κυανοβακτήρια

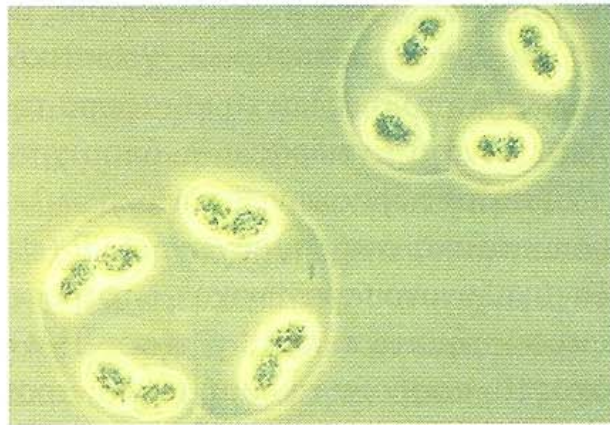
Κυριότερα γένη: *Prochlorococcus*, *Crocospaera*, *Synechococcus*, *Trichodesmium*, *Oscillatoria*, *Anabaene*

- Είναι μια μεγάλη και μορφολογικά ετερογενής ομάδα φωτοτροφικών βακτηρίων.
- Είναι **οξυγονοπαραγωγικά** φωτότροφα.
- Η μορφολογική ποικιλομορφία των κυανοβακτηρίων είναι εντυπωσιακή.
- Υποδιαιρούνται σε 5 μορφολογικούς τύπους:
 1. Μονοκύτταρα που διαιρούνται με απλή διχοτόμηση (*Chroococcales*),
 2. Μονοκύτταρα που διαιρούνται με πολλαπλή διχοτόμηση (*Pleurocapsales*),
 3. Νηματοειδείς μορφές χωρίς ετεροκύστες (*Oscillatoriales*),

4. Νηματοειδείς μορφές διαιρούμενα κατά μήκος ενός άξονα και με ικανότητα κυτταρικής διαφοροποίησης (ετεροκύστες) (*Nostocales*), και

5. Νηματοειδείς μορφές με διακλαδώσεις (*Stigonematales*).

- Η δομή του κυτταρικού τοιχώματος ορισμένων κυανοβακτηρίων είναι παρόμοια με εκείνη των Gram (-) βακτηρίων.
- Έχουν μόνο **χλωροφύλλη α**, αλλά και χαρακτηριστικές χολοπρωτεΐνες (**φυκοχολεΐνες**), που λειτουργούν ως επικουρικές χρωστικές στη φωτοσύνθεση.
- Τα *Prochlorococcus* και *Prochloron* είναι τα μόνα που περιέχουν χλωροφύλλη α και β, αλλά όχι φυκοχολεΐνες.
- Μια κατηγορία φυκοχολεϊνών, οι **φυκοκυανίνες**, είναι κυανές και μαζί με την πράσινη χλωροφύλλη α ευθύνονται για το κυανοπράσινο χρώμα αυτών των βακτηρίων.
- Ορισμένα κυανοβακτήρια παράγουν φυκοερυθρίνη, μια κόκκινη φυκοχολεΐνη, με αποτέλεσμα τα είδη που την παράγουν να είναι κόκκινα ή καφέ.



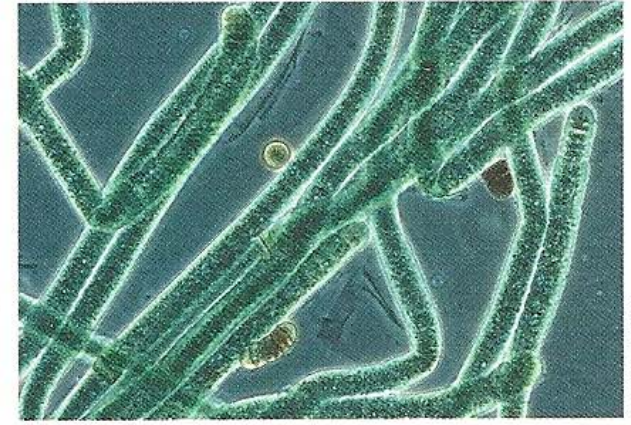
Susan Barns and Norman Pace

(α)



Daniel H. Buckley

(β)



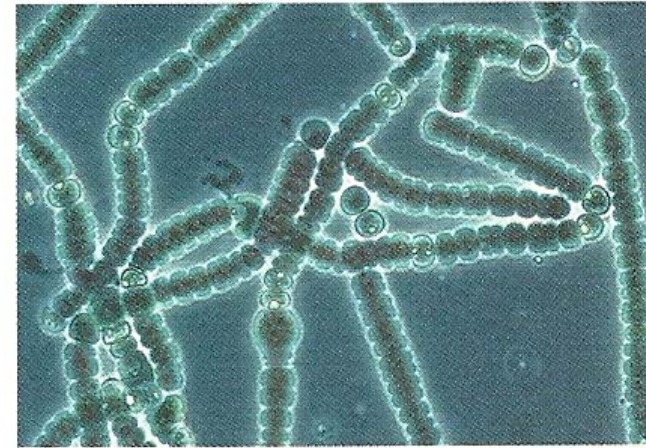
Daniel H. Buckley

(γ)



Daniel H. Buckley

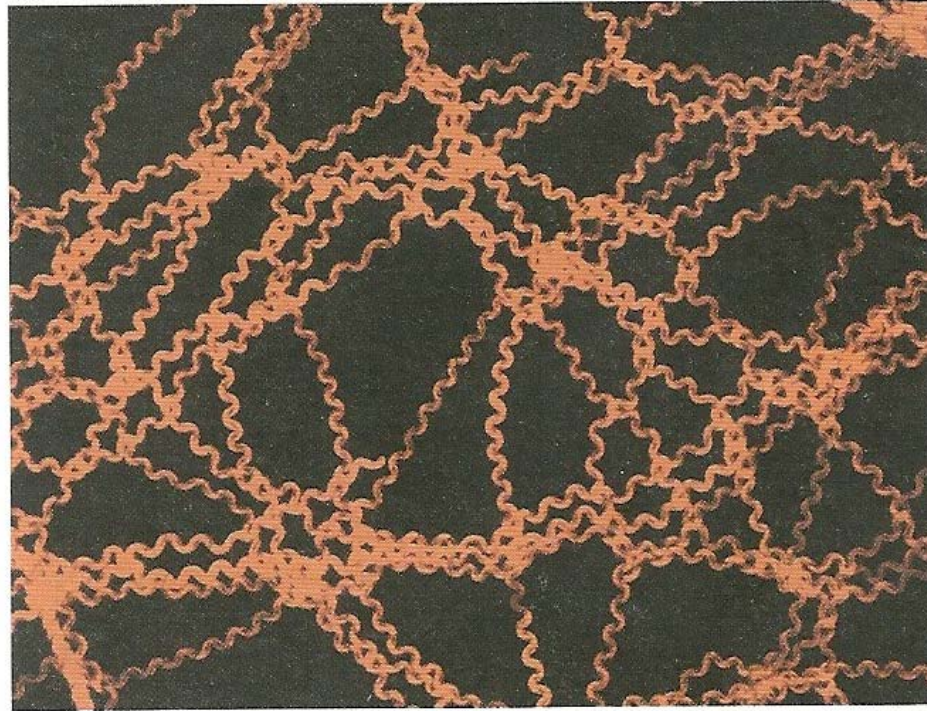
(δ)



Daniel H. Buckley

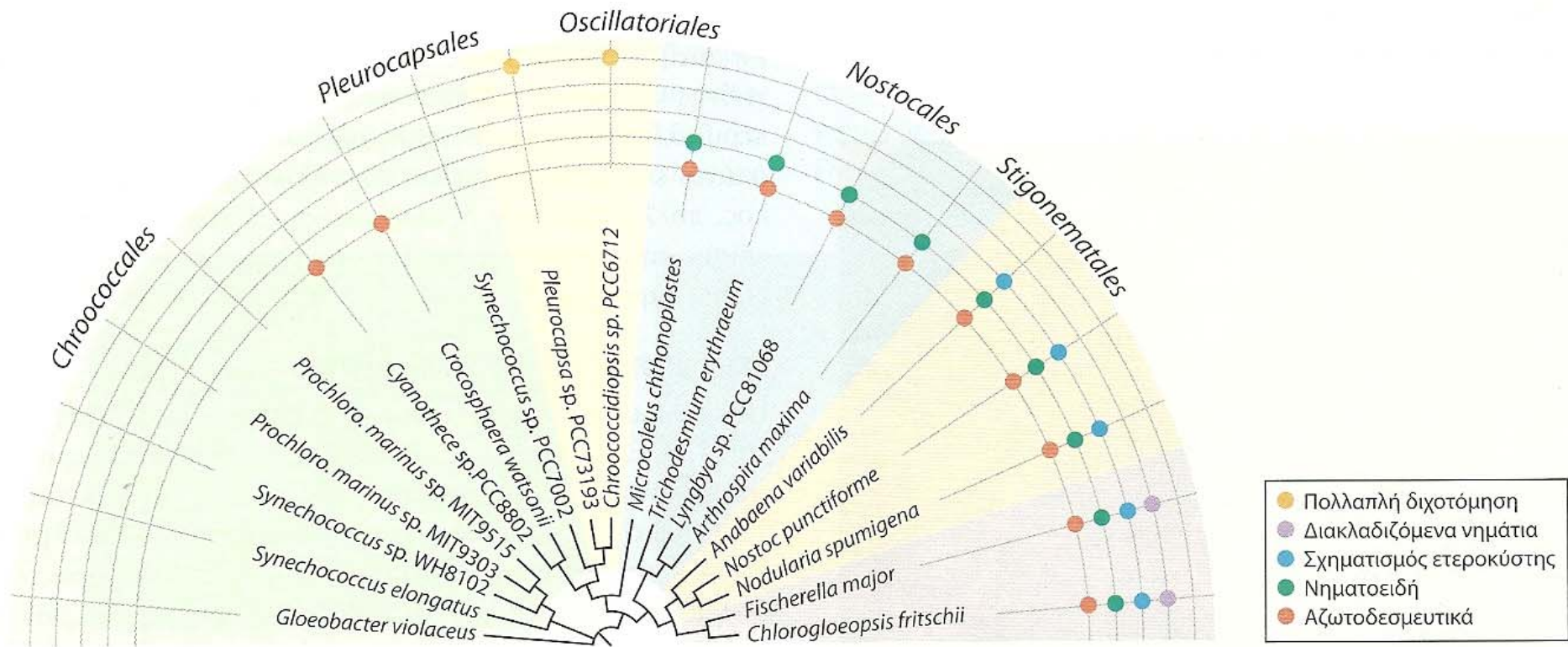
(ε)

Σχ.167. Οι πέντε κύριοι μορφολογικοί τύποι κυανοβακτηρίων. (α) Μονοκυτταρικός τύπος (*Gloeotheca*).
(β) Αποικιακός τύπος (*Pleurocapsa*). (γ) Νηματοειδής τύπος (*Lyngbia*).
(δ) Νηματοειδής ετεροκυστικός τύπος (*Nodularia*). (ε) Νηματοειδής διακλαδιζόμενος τύπος (*Fischerella*).



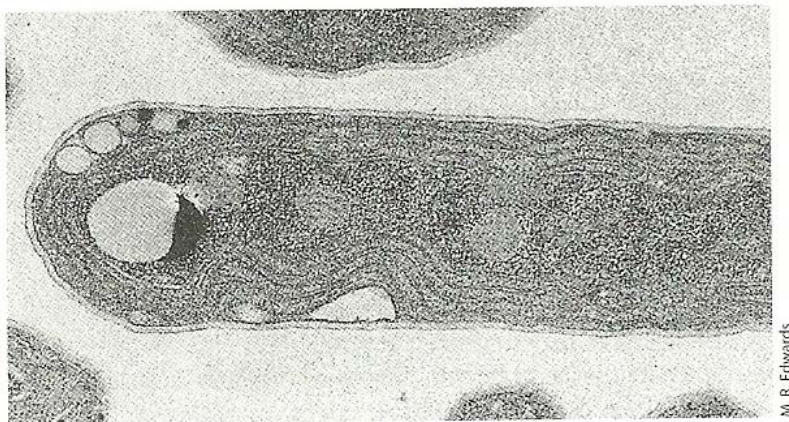
Daniel H. Buckley

Σχ.168. Φθορισμός φυκοκυανίνης στα κυανοβακτήρια (*Spirulina*).



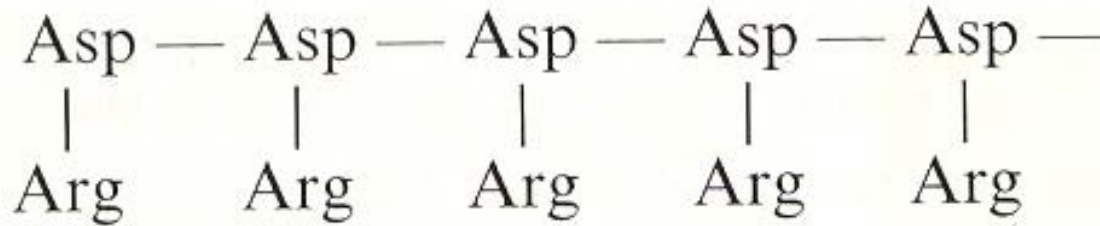
Σχ.169. Φυλογενετική χαρτογράφηση κυανοβακτηρίων με χαρακτηριστικά ταξινομικής σημασίας (το δενδρόγραμμα προκύπτει από ανάλυση συντηρημένων πρωτεϊνικών αλληλουχιών σε γονιδιώματα κυανοβακτηρίων).

- Σε πολλά κυανοβακτήρια υπάρχουν **αεροκυστίδια**, ο ρόλος των οποίων είναι η ρύθμιση της άνωσης, έτσι ώστε τα κύτταρα να μένουν σε θέση όπου η ένταση του φωτός είναι άριστη για φωτοσύνθεση.
- Όλα τα είδη έχουν ικανότητα δέσμευσης CO₂ μέσω του κύκλου του Calvin.
- Έχουν φωτοσύστημα τύπου I και II.
- Η φωτοσύνθεση συντελείται στη θυλακοειδή μεμβράνη (σύνθετο και με πολλαπλά στρώματα σύστημα μεμβρανών που περιέχει φωτοχρωστικές και πρωτεΐνες).
- Στα περισσότερα μονοκύτταρα κυανοβακτήρια οι θυλακοειδείς μεμβράνες διατάσσονται σε ομόκεντρους κύκλους στην περιφέρεια του κυτταροπλάσματος.



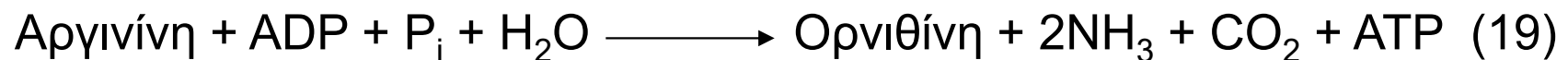
Σχ.170. Θυλακοειδή στα κυανοβακτήρια (*Synechococcus lividus*).

- Πολλά κυανοβακτήρια περιέχουν **κυανοφυκίνη** (συμπολυμερές ασπαρτικού και αργινίνης), η οποία μπορεί να αποτελέσει μέχρι και το 10% της κυτταρικής μάζας.



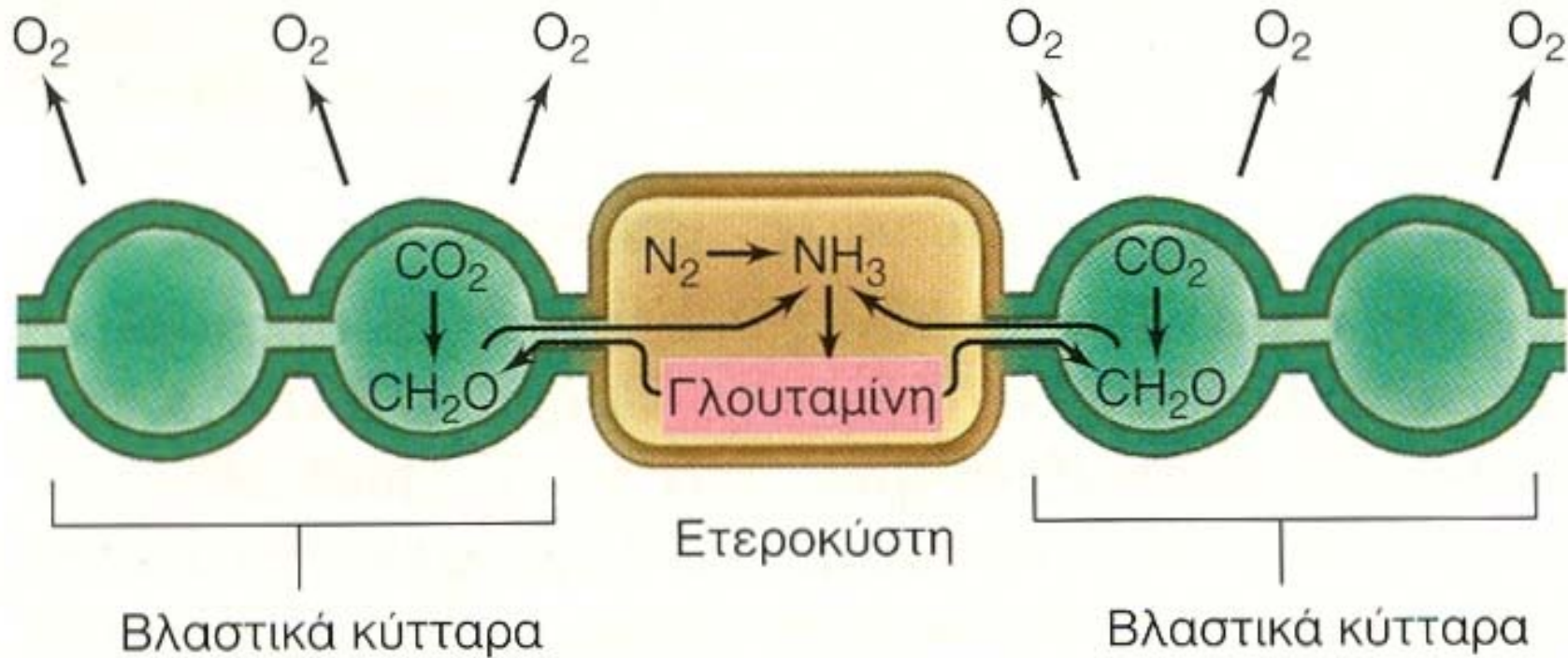
Σχ.171. Δομή κυανοφυκίνης.

- Η κυανοφυκίνη είναι προϊόν αποθήκευσης αζώτου και ενέργειας και όταν το άζωτο στο περιβάλλον μειωθεί, η κυανοφυκίνη διασπάται και χρησιμοποιείται.
- Η αργινίνη της κυανοφυκίνης μπορεί να υδρολυθεί και να δώσει ορνιθίνη με ταυτόχρονη παραγωγή ATP:



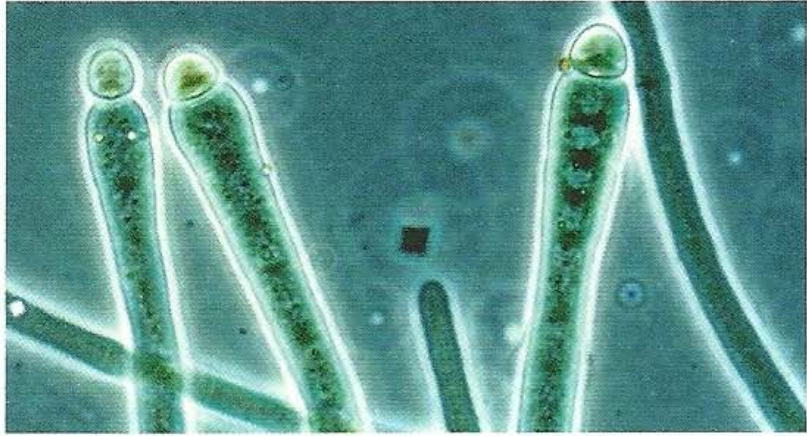
- Πολλά κυανοβακτήρια δεσμεύουν N_2 .
- Καθώς η αζωτάση είναι ευαίσθητη στο O_2 , έχουν αναπτυχθεί μηχανισμοί διαχωρισμού από την φωτοσύνθεση.
- Τα *Chyanothecae* και *Crocospaera*, δεσμεύουν N_2 μόνο τη νύχτα, όταν δεν εκτελείται φωτοσύνθεση.
- Το νηματοειδές *Trichodesmium* δεσμεύει N_2 μόνο την ημέρα, μάλλον αναστέλλοντας παροδικά την φωτοσύνθεση.
- Πολλά μέλη των *Nostocales* και *Stigonematales* σχηματίζουν εξειδικευμένα κύτταρα, τις **ετεροκύστεις**.
- Οι ετεροκύστεις προκύπτουν από τη διαφοροποίηση βλαστικών κυττάρων και παίζουν ρόλο στην καθήλωση του αζώτου (αναγωγή του N_2 σε NH_3).

- Οι ετεροκύστες έχουν διακυτταρικές συνδέσεις με γειτονικά βλαστικά κύτταρα και μεταξύ τους λαμβάνει χώρα αμοιβαία ανταλλαγή υλικών, έτσι ώστε να διοχετεύονται προϊόντα της φωτοσύνθεσης προς τις ετεροκύστες και προϊόντα της δέσμευσης του N_2 από τις ετεροκύστες στα βλαστικά κύτταρα.
- Οι ετεροκύστες διατηρούν το φωτοσύστημα I, έχουν χάσει όμως το φωτοσύστημα II, οπότε δεν παράγουν με φως O_2 , ούτε όμως αφομοιώνουν CO_2 .
- Οι ετεροκύστες περιβάλλονται από ένα παχύ κυτταρικό τοίχωμα, που περιέχει μεγάλες ποσότητες γλυκολιπιδίων, τα οποία βοηθούν στη μείωση της διάχυσης O_2 μέσα στο κύτταρο.
- Καθώς η αζωτάση είναι ευαίσθητη στο O_2 , οι ετεροκύστες διατηρώντας ένα ανοξικό περιβάλλον, σταθεροποιούν το σύστημα δέσμευσης του αζώτου σε οργανισμούς που δεν είναι απλώς αερόβιοι, αλλά και παραγωγοί οξυγόνου.



Σχ.172. Μοντέλο λειτουργίας ετεροκύστης.

- Τα κυανοπράσινα βακτήρια που φυσιολογικά παράγουν ετεροκύστεις, όταν αναπτύσσονται φωτοσυνθετικά παρουσία αμμωνίας ή νιτρικών αλάτων, σπάνια τις δημιουργούν.
- Μόλις η καλλιέργεια στερείται πηγές αζώτου, παρατηρείται σύνθεση αζωτάσης.



Daniel H. Buckley

(α)



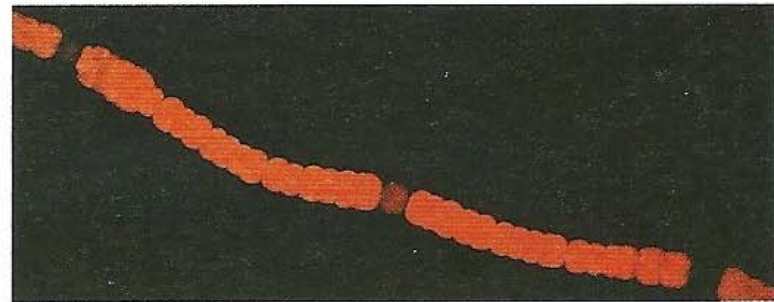
Daniel H. Buckley

(β)



Daniel H. Buckley

(γ)



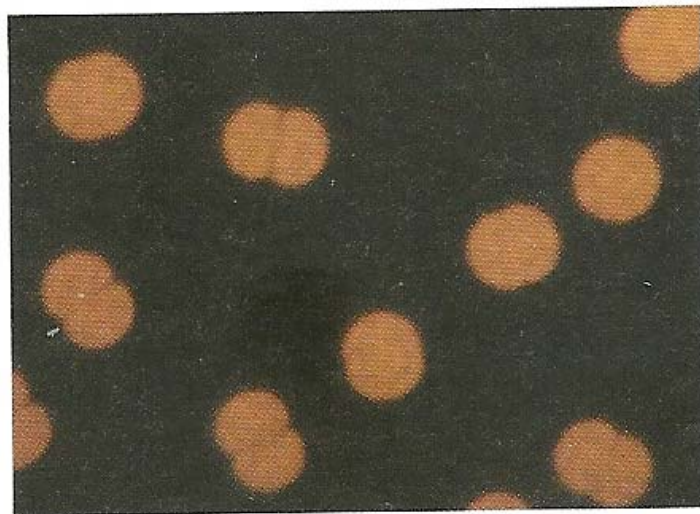
Daniel H. Buckley

(δ)

Σχ.173. Ετεροκύστεις. (α, β) *Calothrix*. (γ, δ) *Fisherella*.

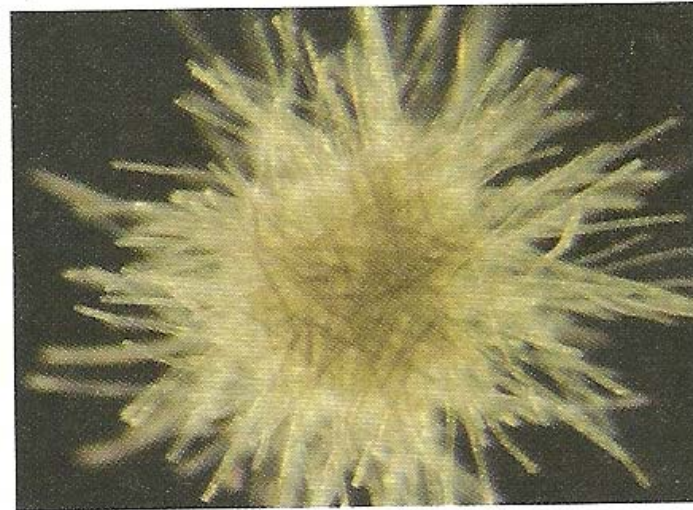
- Πολλά κυανοβακτήρια εκδηλώνουν κίνηση ολίσθησης, καθώς δεν έχουν παρατηρηθεί ποτέ περιστρεφόμενα μαστίγια.
- Η ολίσθηση εκδηλώνεται μόνο όταν το κύτταρο ή το νημάτιο βρίσκεται σε επαφή με στερεή επιφάνεια, ή με άλλο κύτταρο ή νημάτιο.
- Κάποια είδη παράγουν υπνοσπόρια (ακινέτες) που προστατεύουν τον οργανισμό κατά τη διάρκεια περιόδων σκότους, ξηρασίας, ή ψύχους.
- Τα κυανοβακτήρια υπάρχουν παντού στη φύση, σε χερσαία, θαλάσσια και γλυκού νερού ενδιαιτήματα.
- Είναι εξαιρετικά σημαντικά για τους ωκεανούς, αφού συνεισφέρουν το 80% της θαλάσσιας φωτοσύνθεσης και το 35% της φωτοσυνθετικής δραστηριότητας στη γη.
- Πολλά κυανοβακτήρια είναι υπεύθυνα για την ανάπτυξη δυσάρεστης οσμής και την αλλοίωση της γεύσης του γλυκού νερού (η κύρια ένωση που παράγεται είναι γεωσμίνη).

- Ορισμένα παράγουν ισχυρές νευροτοξίνες, σχηματίζοντας τοξικές ανθίσεις.



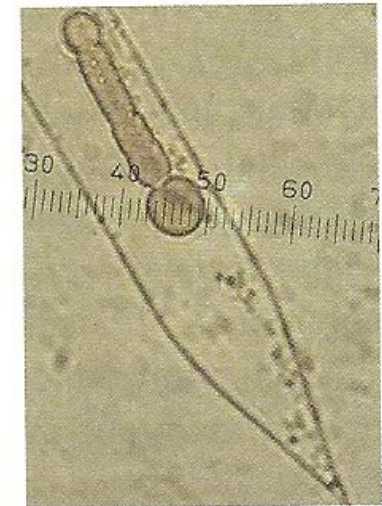
Rachel Foster

(α)



Angel White

(β)



Angel White

(γ)

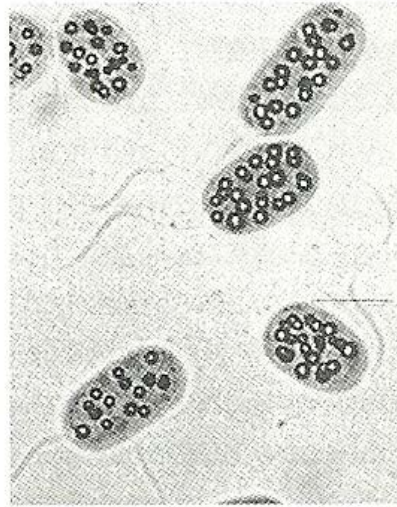
Σχ.174. Θαλάσσια αζωτοδεσμευτικά κυανοβακτήρια. (α) *Crocosphaera*. (β) *Trichodesmium*. (γ) Διάτομο με συμβιωτικό κυανοβακτήριο *Richella*.

Πορφυρά θειοβακτήρια

Κυριότερα γένη: *Chromatium*, *Ectothiorhodospira*

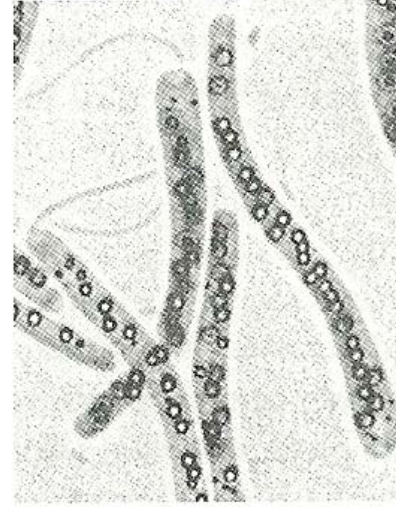
- Πρόκειται για φυλογενετικά συνεκτική ομάδα της τάξης *Chromatiales* των γ-πρωτεοβακτηρίων.
- Χρησιμοποιούν H_2S ως δότη ηλεκτρονίων για την αναγωγή του CO_2 .
- Έχουν φωτοσυστήματα τύπου II, διαθέτουν βακτηροχλωροφύλλη α ή β και η δέσμευση του CO_2 επιτυγχάνεται μέσω του κύκλου του Calvin.
- Το H_2S οξειδώνεται προς στοιχειακό S, το οποίο αποθηκεύεται σε σφαιρίδια στο εσωτερικό των κυττάρων.
- Όταν η συγκέντρωση H_2S είναι περιοριστική, το S οξειδώνεται περαιτέρω προς SO_4^{2-} .
- Πολλά πορφυρά βακτήρια μπορούν να χρησιμοποιήσουν και άλλες ανηγμένες μορφές θείου, όπως $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$.

- Ταξινομούνται σε δυο οικογένειες: *Chromatiaceae* και *Ectothiorhodospiraceae*.
- Τα *Chromatiaceae* (γένη *Chromatium* και *Thiocapsa*) αποθηκεύουν κοκκία S⁰ στο εσωτερικό των κυττάρων (στο περίπλασμα) και διαθέτουν κυστοειδή ενδοκυτταρικά φωτοσυνθετικά συστήματα μεμβρανών.
- Στα μέλη της οικογένειας *Ectothiorhodospiraceae* (γένη *Ectothiorhodospira* και *Halorhodospira*) το S⁰ εναποτίθεται εξωτερικά του κυττάρου και έχουν ελασματικά ενδοκυτταρικά συστήματα μεμβρανών.
- Τα γένη *Ectothiorhodospira* και *Halorhodospira* παρουσιάζουν ιδιαίτερο ενδιαφέρον γιατί είναι εξαιρετικά αλόφιλα.
- Τα πορφυρά θειοβακτήρια απαντώνται γενικά σε φωτεινές μη οξυγονοπαραγωγικές ζώνες λιμνών και σε «θειούχες» πηγές.



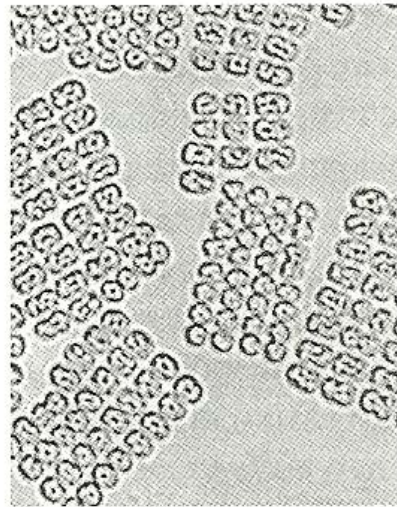
Norbert Pfennig

(α)



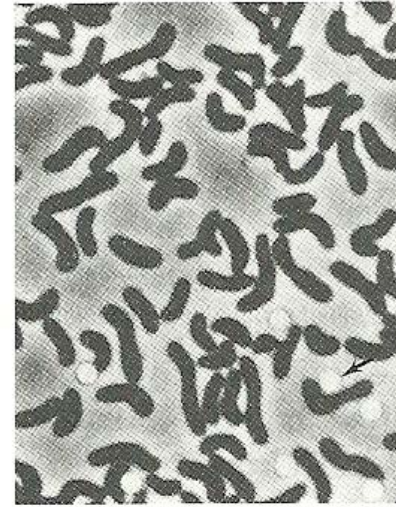
Norbert Pfennig

(β)



Norbert Pfennig

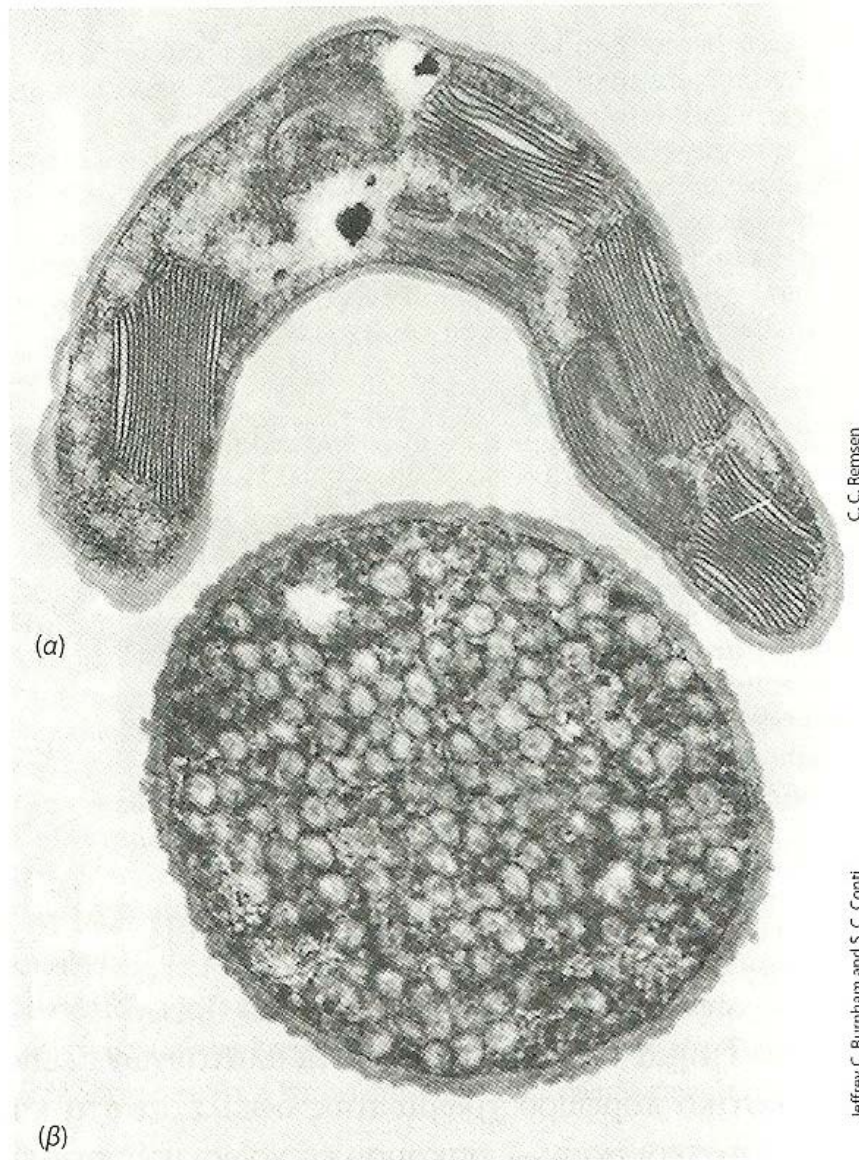
(γ)



Johannes F. Imhof

(δ)

Σχ.175. Μικροφωτογραφίες πορφυρών θειοβακτηρίων.
(α) *Chomatium okenii*. (β) *Thiospirillum jenense*. (γ) *Thiopedia rosea*. (δ) *Ectothiorhodospira mobilis*.



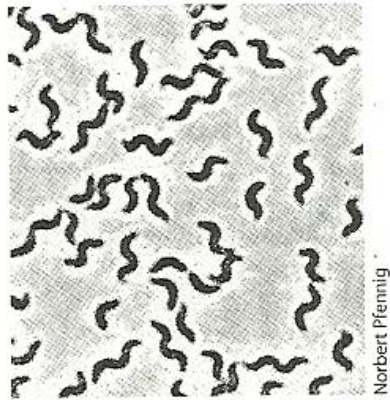
Σχ.176. Συστήματα μεμβρανών στα πορφυρά
φωτοτροφικά βακτήρια.
(α) *Ectothiorhodospira mobilis*.
(β) *Allochromatium vinosum*.

Πορφυρά μη θειικά βακτήρια

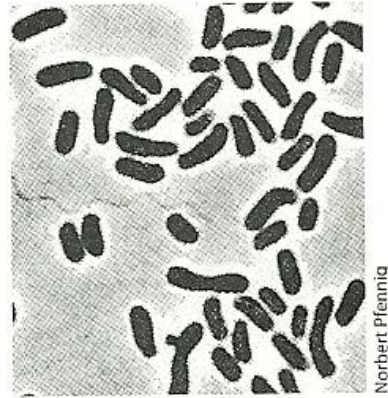
Κυριότερα γένη: γένη: *Rhodospirillum*, *Rhodoferax*, *Rhodobacter*

- Ονομάστηκαν «μη θειικά» γιατί αρχικά πιστευόταν ότι δεν μπορούσαν να χρησιμοποιήσουν θείο ως ηλεκτρονιοδότη για την αναγωγή του CO₂.
- Παρόλ' αυτά, το θείο είναι δυνατόν να χρησιμοποιηθεί από τα περισσότερα είδη, αν και επίπεδα θείου που χρησιμοποιούνται από τα πορφυρά θειοβακτήρια είναι τοξικά για τα πορφυρά μη θειικά.
- Ανήκουν στα α- (*Rhodospirillum*, *Rhodobacter*, *Rhodopseudomonas*) ή β-πρωτεοβακτήρια (*Rubrivirax*, *Rhodoferax*).
- Συνθέτουν σειρά καροτενοειδών που τους προσδίδουν διάφορα χρώματα (συνήθως πορφυρό, κόκκινο ή πορτοκαλί).
- Εμφανίζουν τον πιο πολύπλευρο μεταβολισμό μεταξύ όλων των μικροοργανισμών.

- Χρησιμοποιούν το φωτοσύστημα II, διαθέτουν βακτηριοχλωροφύλλη α ή β και δεσμεύουν το CO_2 μέσω του κύκλου του Calvin.
- Πολλά είδη μπορούν να αναπτύσσονται φωτοαυτοτροφικά με $\text{CO}_2 + \text{H}_2$, ή $\text{CO}_2 +$ χαμηλά επίπεδα H_2S , ακόμα και Fe^{2+} .
- Τα περισσότερα είδη μπορούν να αναπτυχθούν στο σκοτάδι με αερόβιο μεταβολισμό.
- Υπό αερόβιες συνθήκες, δότης ηλεκτρονίων είναι μια οργανική ένωση ή σε μερικά είδη κάποια ανόργανη ουσία (π.χ. H_2).
- Άλλα είδη μπορούν να αναπτυχθούν με ζύμωση ή αναερόβια αναπνοή, χρησιμοποιώντας διάφορους δότες και δέκτες ηλεκτρονίων.
- Πάντως, χαρακτηριστική ικανότητα αυτής της ομάδας είναι η **φωτοετεροτροφία**.
- Σχεδόν όλα τα πορφυρά μη θειικά βακτήρια μπορούν να δεσμεύσουν N_2 .



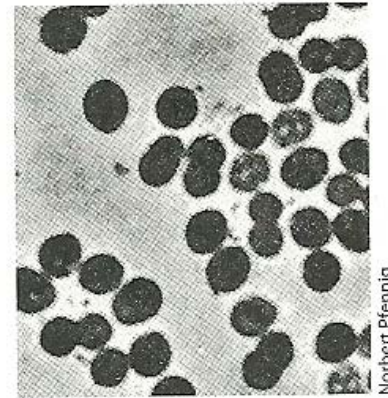
(α)



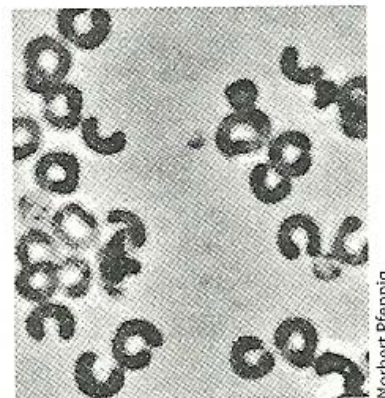
(β)



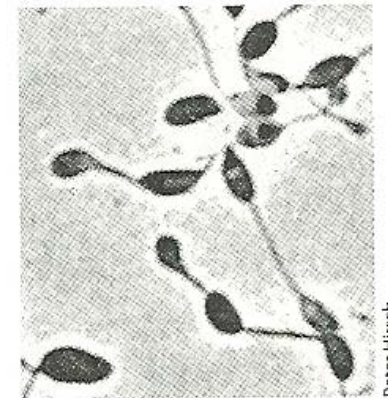
(γ)



(δ)



(ε)



(στ)

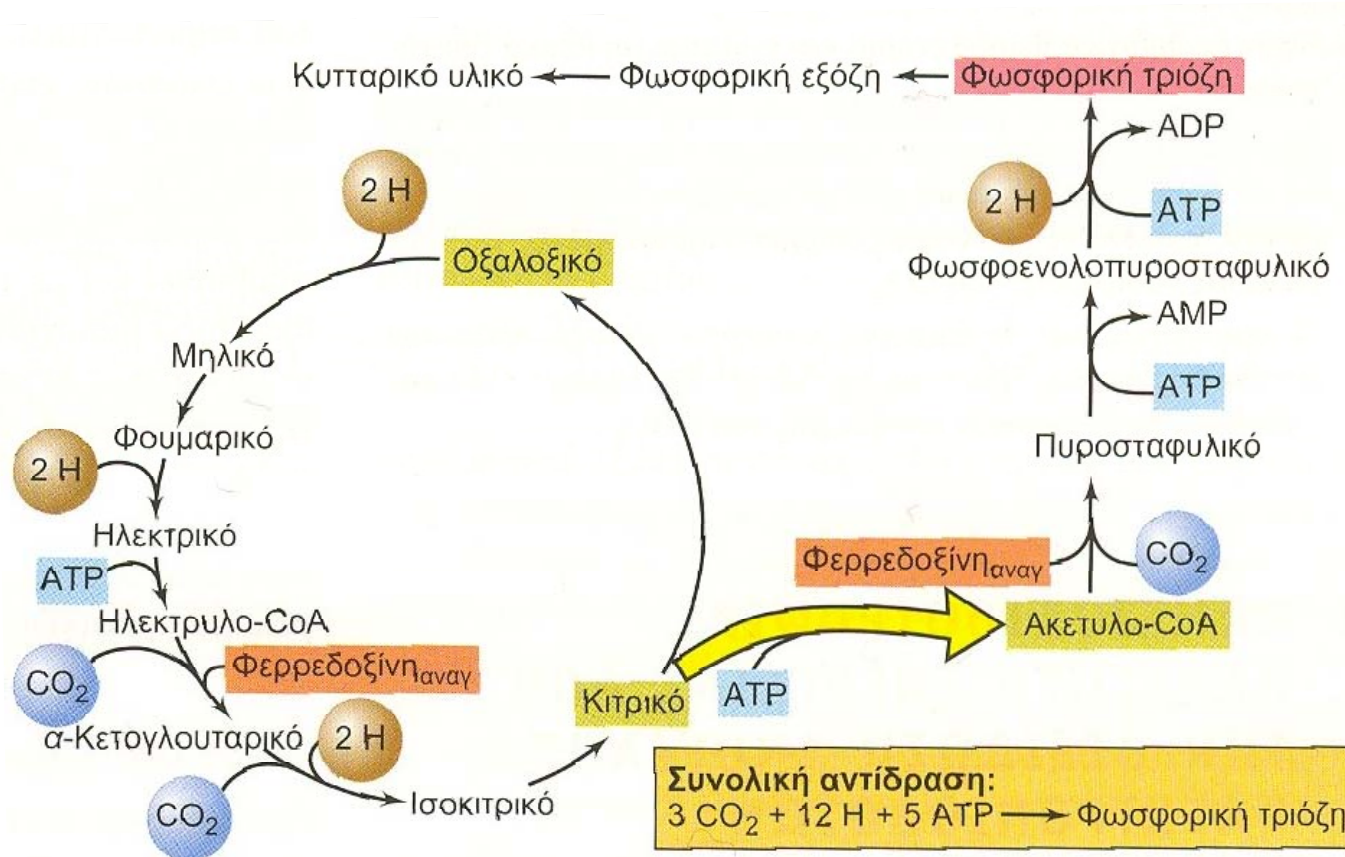
Σχ.177. Πορφυρά μη θειικά
 βακτήρια.
 (α) *Phaespirillum fulvum*.
 (β) *Rhodoblastus acidophilus*.
 (γ) *Rhodobacter sphaeroides*.
 (δ) *Rhodopila globiformis*.
 (ε) *Rhodocyclus purpureus*.
 (στ) *Rhodomicrobium vannielii*.

Πράσινα θειοβακτήρια

Κυριότερα γένη: *Chlorobium*, *Chlorobaculum*, *Chlorochromatium*

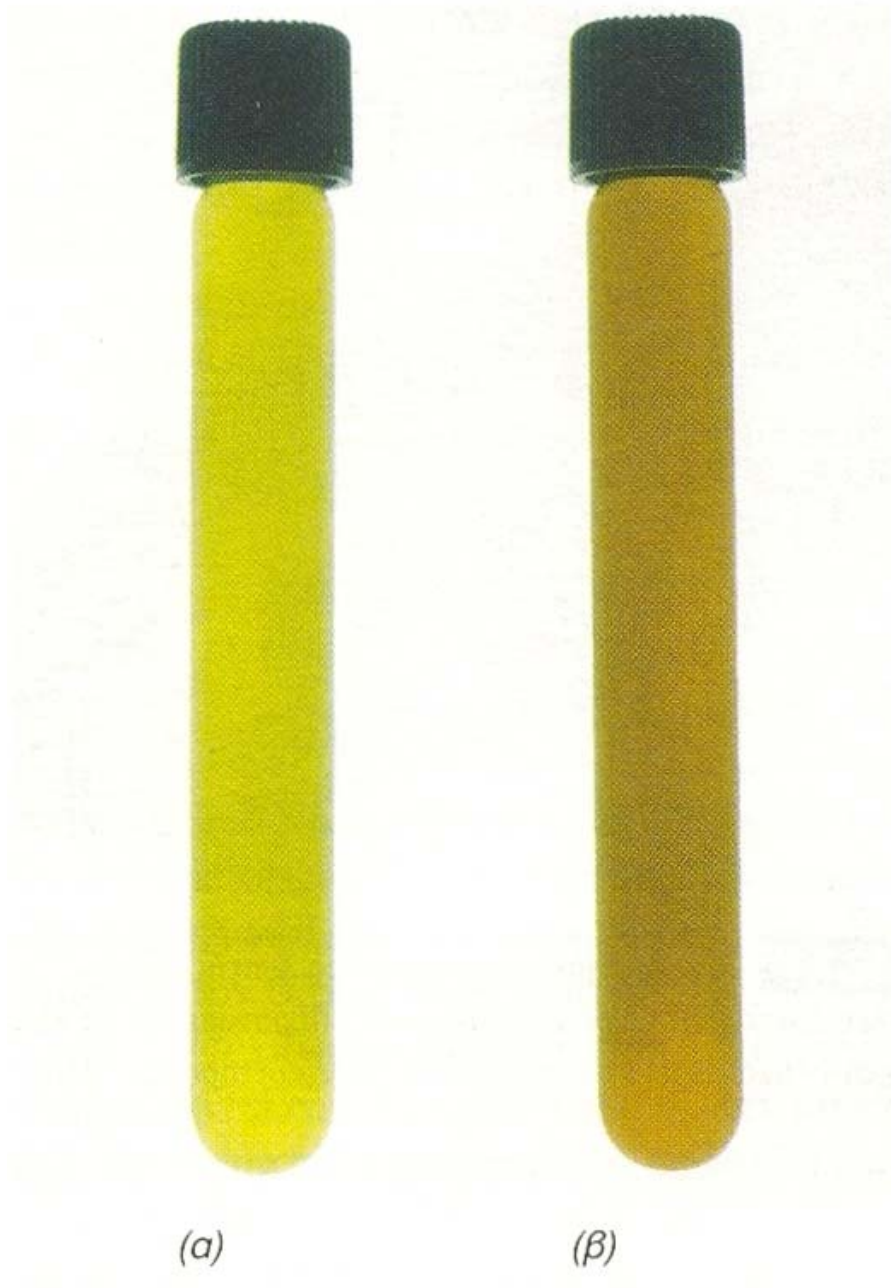
- Συνιστούν μια φυλογενετικά συμπαγή ομάδα που σχηματίζουν το φύλο των **χλωρόβιων**.
- Είναι μη αυτοκινούμενα, φωτοτροφικά και υποχρωτικά αναερόβια βακτήρια που δεν παράγουν O_2 .
- Όπως και τα πορφυρά θειοβακτήρια, χρησιμοποιούν H_2S ως ηλεκτρονιοδότη, το οποίο οξειδώνουν αρχικά προς S^0 και κατόπιν προς SO_4^{2-} .
- Σε αντίθεση με τα πορφυρά θειοβακτήρια, το θείο που παράγεται βρίσκεται έξω από το κύτταρο.
- Χρησιμοποιούν το φωτοσύστημα I.

- Πάρα πολλά είδη αφομοιώνουν οργανικές ενώσεις παρουσία φωτός (φωτοετεροτροφία).
- Όμως, η απόλυτη αυτοτροφία δεν συντηρείται από τις αντιδράσεις του κύκλου του Calvin, αλλά από την αντίστροφη πορεία του κύκλου του κιτρικού οξέος.

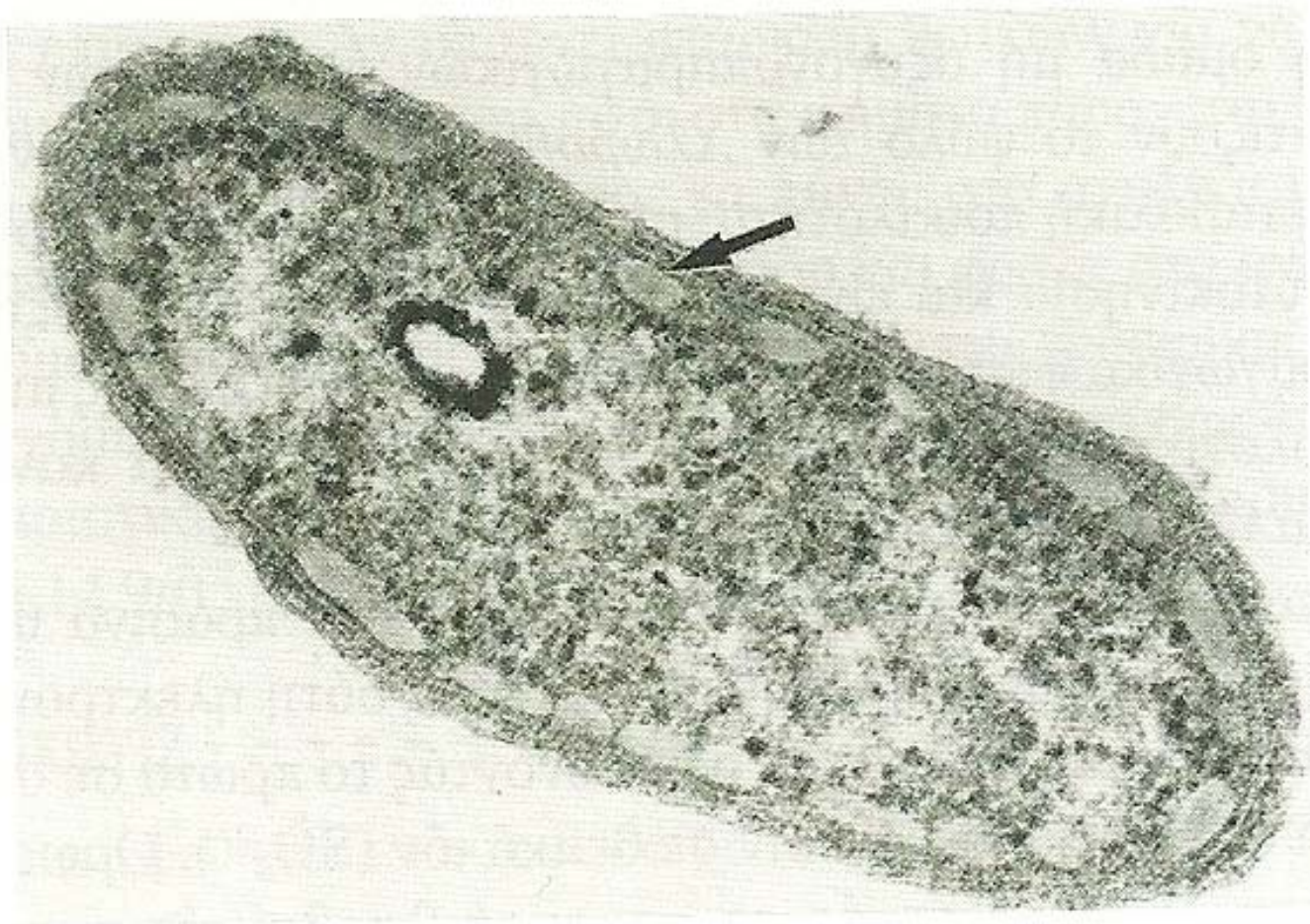


Σχ.178. Ο αντίστροφος κύκλος του κιτρικού οξέος.

- Τα πράσινα θειοβακτήρια περιέχουν βακτηριοχλωροφύλλη α και μια από τις βακτηριοχλωροφύλλες γ, δ ή ε.
- Οι βακτηριοχλωροφύλλες γ, δ και ε συμμετέχουν μόνο σε φωτοσυλλεκτικές αντιδράσεις και βρίσκονται στα **χλωροσώματα** (επιμήκη σωμάτια συνδεδεμένα με την κυτταροπλασματική μεμβράνη).
- Η φωτεινή ενέργεια που απορροφάται από τις βακτηριοχλωροφύλλες γ, δ ή ε στο χλωρόσωμα διοχετεύεται στη βακτηριοχλωροφύλλη α, η οποία βρίσκεται στο κέντρο αντιδράσεων και στην πρωτεΐνη FMO που συνδέει το χλωρόσωμα με την κυτταροπλασματική μεμβράνη.
- Υπάρχουν είδη πράσινων θειοβακτηρίων με πράσινο ή καστανό χρώμα (τα καστανόχρωμα είδη περιέχουν βακτηριοχλωροφύλλη ε και καροτενοειδή).
- Όπως και τα πορφυρά, τα πράσινα θειοβακτήρια ζουν σε ανοξικά υδατικά ενδιαιτήματα, ιδιαίτερα εκεί που το H_2S αφθονεί.
- Καθώς το χλωρόσωμα είναι μια ιδιαίτερα αποτελεσματική φωτοσυλλεκτική δομή, απαιτείται λίγο φως για τις φωτοσυνθετικές λειτουργίες των πράσινων θειοβακτηρίων.



Σχ.179. Πράσινα και καστανά χλωρόβια.
(α) *Chlorobium tepidum*.
(β) *Chlorobium phaeobacteroides*.



Σχ.180. *Chlorobaculum tepidum*. Τα χλωροσώματα διακρίνονται με το βέλος.

- Ορισμένα πράσινα θειοβακτήρια μπορούν να σχηματίζουν στενή διμελή σχέση με κάποιο χημειοργανοτροφικό βακτήριο, από την οποία προκύπτει και για τα 2 μέλη αμοιβαίο όφελος (**μικροβιακοί συνεταιρισμοί**).
- Το φωτοτροφικό μέλος (επιβίωτο), φαίνεται ότι έχει φυσική επαφή με το μη φωτοτροφικό μέλος, αν και ο μηχανισμός προσκόλλησης δεν είναι γνωστός.
- Ο μικροβιακός συνεταιρισμός ***Chlorocromatium aggregatum*** έχει πράσινο χρώμα, γιατί τα επιβίωτα είναι πράσινα θειοβακτήρια που περιέχουν βακτηριοχλωροφύλλη γ ή δ και πράσινα καροτενοειδή και περιστοιχίζουν ένα μη φωτοσυνθετικό κύτταρο.
- Ο ***Pelochromatium roseum*** είναι καστανόχρωμος μικροβιακός συνεταιρισμός.
- Καθώς τα επιβίωτα είναι προσαρμοσμένα σε πολύ στενό εύρος έντασης φωτός και συγκέντρωσης σουλφιδίων, ο ρόλος του κεντρικού κυττάρου, πιθανόν, έγκειται στο να διατηρεί τον μικροβιακό συνεταιρισμό στην κατάλληλη θέση της υδάτινης στήλης, στην οποία επικρατούν άριστες συνθήκες για φωτοσύνθεση.

Πράσινα μη θειικά βακτήρια

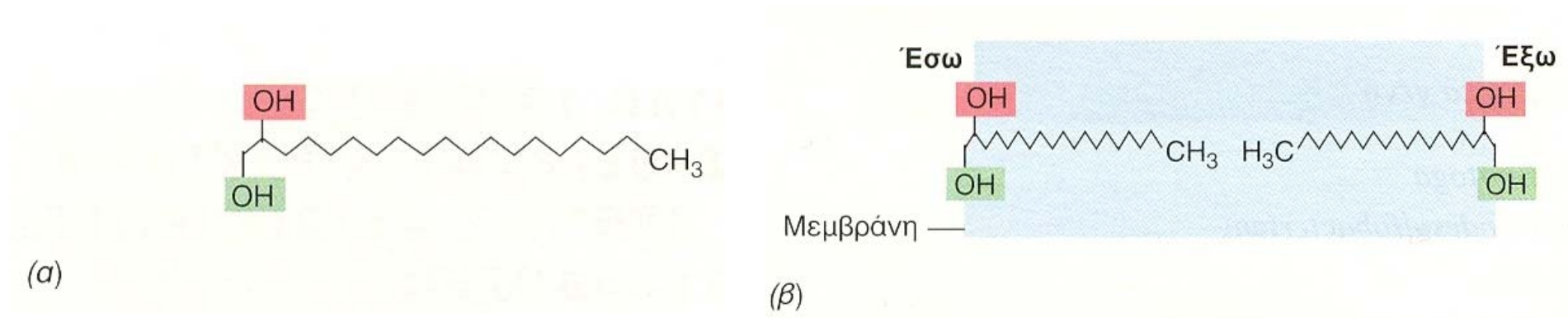
Κυριότερα γένη: *Chloroflexus*, *Heliothrix*, *Roseiflexus*

- Τα πράσινα μη θειικά βακτήρια ανήκουν στην τάξη των **χλωροκαμπυλωτών** του φύλου των **χλωροκαμπυλωτών**.
- Το υπόλοιπο φύλο περιέχει μικροοργανισμούς με ποικίλο μεταβολισμό.
- Το ***Chloroflexus***, καθώς και τα περισσότερα πράσινα μη θειικά βακτήρια, είναι νηματοειδείς προκαρυώτες που σχηματίζουν μικροβιακές στοιβάδες σε ουδέτερες έως αλκαλικές θερμές πηγές.
- Το *Chloroflexus* είναι φωτότροφο, αλλά δεν παράγει οξυγόνο.
- Ο φωτοσυνθετικός μηχανισμός του εμφανίζει χαρακτηριστικά τόσο των πορφυρών, όσο και των πράσινων θειοβακτηρίων.

- Περιέχει βακτηριοχλωροφύλλη α (βρίσκεται στην κυτταροπλασματική μεμβράνη) και βακτηριοχλωροφύλλη γ (βρίσκεται στα χλωροσώματα).
- Η φωτοαυτοτροφία του υποστηρίζεται από $\text{H}_2\text{S} + \text{CO}_2$ ή από $\text{H}_2 + \text{CO}_2$.
- Χρησιμοποιεί το φωτοσύστημα τύπου II.
- Η δέσμευση του CO_2 επιτυγχάνεται μέσω του κύκλου του υδροξυπυροπτιονικού οξέος (ασυνήθιστη οδός).
- Ωστόσο, επιτυγχάνεται καλύτερη φωτοτροφική ανάπτυξη με τη χρήση οργανικών ενώσεων ως πηγών άνθρακα (φωτοετεροτροφία).
- Το *Chloroflexus* αναπτύσσεται και στο σκοτάδι με αερόβιο αναπνοή, χρησιμοποιώντας ποικίλες πηγές άνθρακα.

Άλλα χλωροκαμπυλωτά: *Thermomicrobium*

- Το *Thermomicrobium* είναι υποχρωτικά αερόβιο, χημειοτροφικό, Gram (-) και ραβδόμορφο με βέλτιστη θερμοκρασία ανάπτυξης 75°C.
- Αναπτύσσεται σε σύνθετα θρεπτικά μέσα, ενώ τα λιπίδιά του έχουν 1,2-διαλκοόλες αντί γλυκερόλη και δεν περιέχουν εστερικούς ούτε αιθερικούς δεσμούς.
- Επιπλέον, τα κύτταρά του περιέχουν μικρές ποσότητες πεπτιδογλυκάνης και το τοίχωμά του αποτελείται κυρίως από πρωτεΐνη.



Σχ.181. Τα ασυνήθιστα λιπίδια του *Thermomicrobium*.

(α) Τα λιπίδια του *T. roseum* περιέχουν διόλες μακράς αλυσίδας.

(β) Σχηματισμός μεμβρανικής διπλοστοιβάδας από μακράς αλυσίδας διόλες.

Άλλα φωτοτροφικά βακτήρια: Ηλιοβακτήρια

- Είναι ανοξικά φωτοτροφικά, υποχρεωτικά αναερόβια, Gram (+) βακτήρια, που παράγουν την μοναδική, από άποψη δομής, βακτηριοχλωροφύλλη *g*.
- Χρησιμοποιούν φωτοσύστημα τύπου I.
- Μπορούν να αναπτυχθούν και χημειοτροφικά στο σκοτάδι με ζύμωση του πυροσταφυλικού οξέος.
- Παράγουν ενδοσπόρια.
- Διαβιούν στο έδαφος, κυρίως σε ορυζώνες, όπου η αζωτοδεσμευτική τους ικανότητα ωφελεί την καλλιέργεια ρυζιού.

Βακτηριακή ποικιλότητα στον κύκλο του θείου

Μη αφομοιωτικά θειικοαναγωγικά βακτήρια

Κυριότερα γένη: *Desulfovibrio*, *Desulfobacter*

- Τα περισσότερα ανήκουν στα δ-πρωτεοβακτήρια.
- Κάποια απαντούν στα *Firmicutes* (*Desulfotomaculum*, *Desulfosporosinus*), στα *Thermodesulfobacteria* (*Thermodesulfobacterium*) και στα *Nitrospira* (*Thermodesulfovibrio*).
- Αναγωγή θειικών γίνεται και από το *Archaeoglobus* (Ευρυαρχαιωτικά).
- Το SO_4^{2-} λειτουργεί ως δέκτης ηλεκτρονίων σε ανοξικές συνθήκες και οργανικές ενώσεις ή H_2 ως ηλεκτρονιοδότες.
- Όλα σχεδόν χρησιμοποιούν γαλακτικό και πυροσταφυλικό οξύ, ενώ πολλά είδη οξειδώνουν αλκοόλες μικρής αλυσίδας (αιθανόλη, προπανόλη και βουτανόλη).

- Διακρίνονται σε 2 φυσιολογικούς τύπους:

- 1) Ατελώς οξειδωτικοί (ομάδα I), και

- 2) Πλήρως οξειδωτικοί (ομάδα II).

- Οι ατελώς οξειδωτικοί (*Desulfonivbrio*, *Desulfomonas*, *Desulfotomaculum* και *Desulfobulbus*) δεν μπορούν να οξειδώσουν το οξικό προς CO₂.

- Οι πλήρως οξειδωτικοί (*Desulfobacter*, *Desulfococcus*, *Desulfosarcina* και *Desulfonema*) οξειδώνουν πλήρως το οξικό και άλλα λιπαρά οξέα προς CO₂.

- Κάποια θειικοαναγωγικά βακτήρια χρησιμοποιούν, εκτός από το θειικό, το NO₃⁻ ως ηλεκτρονιοδέκτη ανάγοντάς το σε NH₃, αλλά και S⁰ ή HO-CH₂-CH₂-SO₃ (ισεθιονικό), τα οποία τα ανάγουν προς H₂S.

- Ορισμένα είδη (*Desulfonivibrio oxyclinae*) είναι αρκετά ανεκτικά στο O_2 (συνήθως συνυπάρχουν με κυανοβακτήρια που παράγουν O_2) και στην πραγματικότητα αναπνέουν με ηλεκτρονιοδέκτη O_2 .
- Η αερόβια αναπνοή αποτελεί μάλλον μέσο απομάκρυνσης του O_2 .
- Τα θειικοαναγωγικά βακτήρια είναι διαδεδομένα σε υδατικά και χερσαία ανοξικά ενδιαιτήματα.
- Η ανάπτυξη του *Desulfotomaculum* (σχηματίζει ενδοσπόρια) σε κονσέρβες και η αναγωγή θειικών προκαλεί την αλλοίωση γνωστή ως θειούχο οσμή.
- Τα είδη *Thermodesulfobacterium*, *Thermodesulfonivibrio* και *Archaeoglobus* (αρχαίο) είναι θερμοφιλα και απαντούν σε γεωθερμικά περιβάλλοντα (χερσαίες και υποθαλάσσιες θερμές πηγές και πετρελαιοπηγές).

Μη αφομοιωτικά θειοαναγωγικά βακτήρια

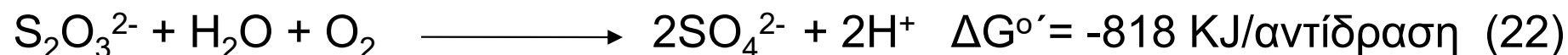
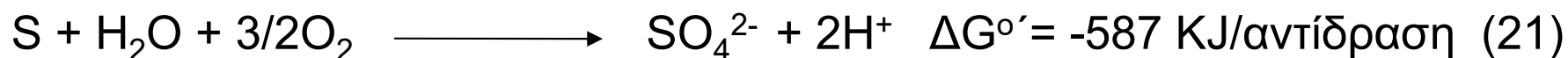
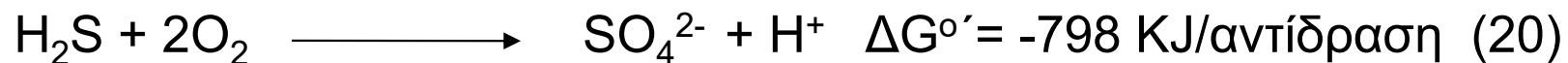
Κυριότερα γένη: *Deulfuromonas*, *Wolinella*, *Sulfolobus*

- Ανάγουν το S^0 και άλλες οξειδωμένες μορφές του προς H_2S , όχι, όμως, το SO_4^{2-} .
- Συχνά, ανάγουν εναλλακτικούς ηλεκτρονιοδέκτες (NO_3^- , $S_2O_3^{2-}$).
- Είδη του *Desulforomonas* είναι πλήρεις οξειδωτές του οξικού, ηλεκτρικού, αιθανόλης και προπανόλης.
- Αντίθετα, τα *Sulfospirillum* και *Wolinella* εκτελούν ημιτελείς οξειδώσεις (αδυνατούν να χρησιμοποιήσουν το οξικό ως δότη ηλεκτρονίων).

Μη αφομοιωτικά θειοξειδωτικά βακτήρια

Σημαντικά γένη: *Thiobacillus*, *Beggiatoa*

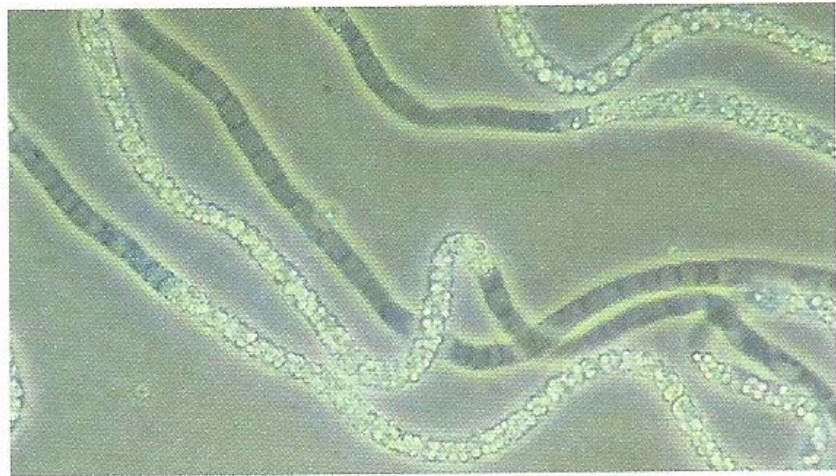
- Οι θειούχες ενώσεις που χρησιμοποιούνται συχνά ως ηλεκτρονιοδότες είναι οι H_2S , S , και $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$.



Σχ.183. Αντιδράσεις παραγωγής ενέργειας από τα θειοξειδωτικά βακτήρια.

- Μερικά χημειολιθότροφα του θείου είναι υποχρεωτικά χημειολιθότροφα (είναι και αυτότροφα δεσμεύοντας CO₂ μέσω του κύκλου του Calvin).
- Στα κύτταρα των υποχρεωτικά χημειολιθότροφων, συχνά απαντούν καρβοξυσώματα, δομές που περιέχουν μεγάλες ποσότητες ενζύμων του κύκλου του Calvin και πιθανώς αυξάνουν την ταχύτητα καθήλωσης του CO₂.
- Υπάρχουν, όμως, και ορισμένα γένη, όπως το *Beggiatoa*, τα περισσότερα είδη του οποίου αποκτούν ενέργεια μέσω οξειδωσης ανόργανων ενώσεων θείου, αλλά καθώς δεν διαθέτουν τα ένζυμα του κύκλου του Calvin, χρειάζονται οργανικές ενώσεις ως πηγές άνθρακα (**μικτοτροφία**).
- Στη φύση, το *Beggiatoa* απαντά κυρίως σε ενδιαιτήματα πλούσια σε H₂S, όπως σε θειικές πηγές, αποσυντιθέμενα στρώματα φυκών, λιμναία στρώματα ιλύος, κλπ.

- Το *Beggiatoa* μπορεί να προκαλέσει σημαντικά προβλήματα σε ιζήματα εγκαταστάσεων βιολογικού καθαρισμού και σε λιμνάζοντα βιομηχανικά απόβλητα (εργαστασίων κονσερβοποιίας, πολτοποίησης χαρτιού, ζυθοποιίας, κλπ).
- Τα προβλήματα αυτά (γνωστά και ως φαινόμενα διόγκωσης ιλύος) εμφανίζονται όταν τα εν λόγω βακτήρια ξεπερνούν σε ανάπτυξη τη φυσική μικροχλωρίδα των συστημάτων αποχέτευσης, η οποία αποτελείται από μικροοργανισμούς όπως το *Zoogloea*.



Σχ.184. Νηματοειδή θειοξειδωτικά βακτήρια (*Beggiatoa*).

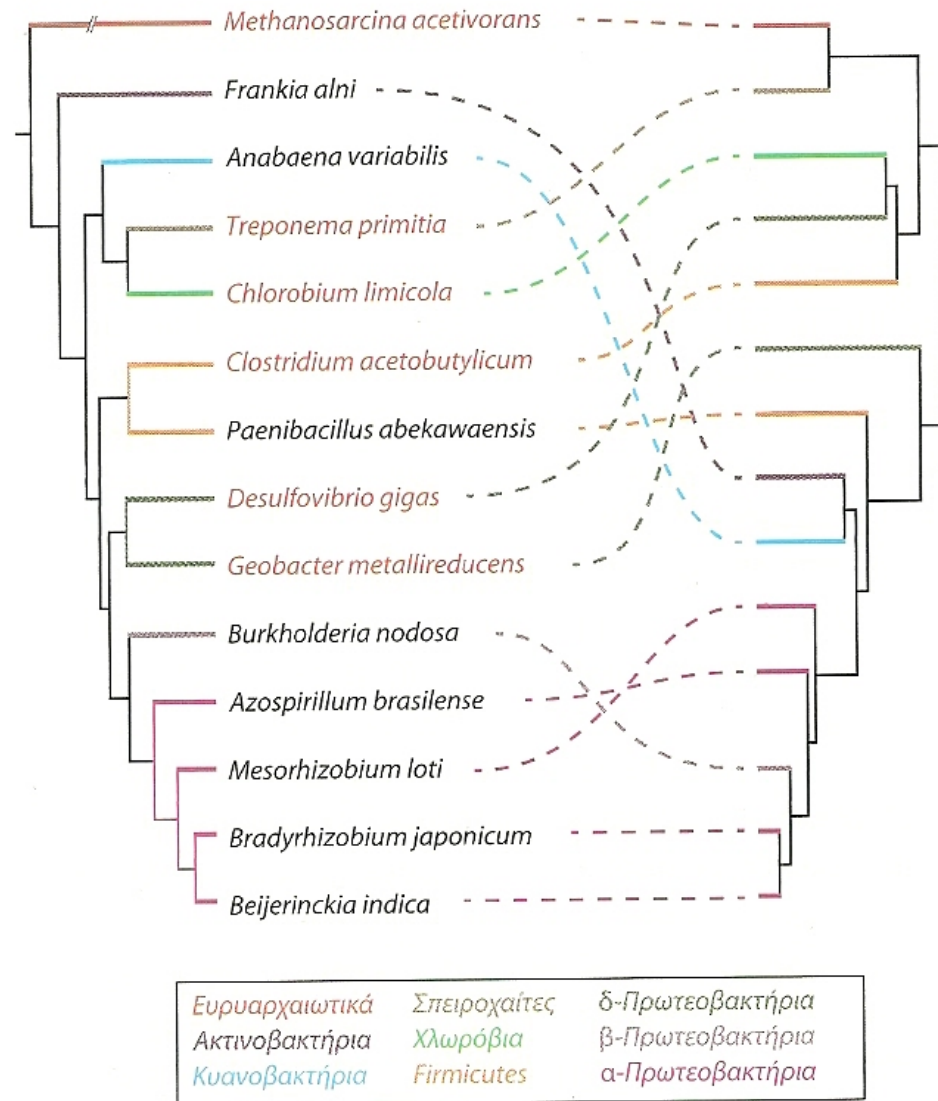
Βακτηριακή ποικιλότητα στον κύκλο του αζώτου

Αζωτοδεσμευτικά βακτήρια

Κυριότερα γένη: *Mesorhizobium*, *Desulfovibrio*, *Azotobacter*

- Τα διαζώτροφα είναι μικροοργανισμοί που καθλώνουν N_2 σε NH_3 .
- Η αζωτοδέσμευση απαιτεί ATP και διενεργείται από το ένζυμο αζωτάση (αναστέλλεται από το O_2).
- Η αζωτάση αποτελείται από 2 πρωτεΐνες, τη **διαζωτάση** και την **αναγωγάση της διαζωτάσης**.
- Τα διαζώτροφα δεσμεύουν N_2 μόνο απουσία άλλων μορφών N.
- Το γονίδιο *nifH* κωδικωποιεί την αζωτάση (έχουν περιγραφεί > 30,000 μοναδικές αλληλουχίες γονιδίων *nifH*).
- Η φυλογενετική κατανομή της αζωτάσης στο δέντρο της ζωής έχει επηρεαστεί σε σημαντικό βαθμό από την οριζόντια ανταλλαγή γονιδίων.

Φυλογένεση γονιδίου 16S rRNA Φυλογένεση πρωτεΐνης NifH



Σχ.185. Σχέσεις αζωτοδεσμευτικών βακτηρίων, όπως προκύπτουν από αλληλουχίες γονιδίων 16S rRNA και αμινοξικές αλληλουχίες πρωτεϊνών *nifH*. Η ασυμφωνία μεταξύ των δυο δέντρων οφείλεται σε πολλαπλά συμβάντα οριζόντιας μεταφοράς του γονιδίου *nifH*.

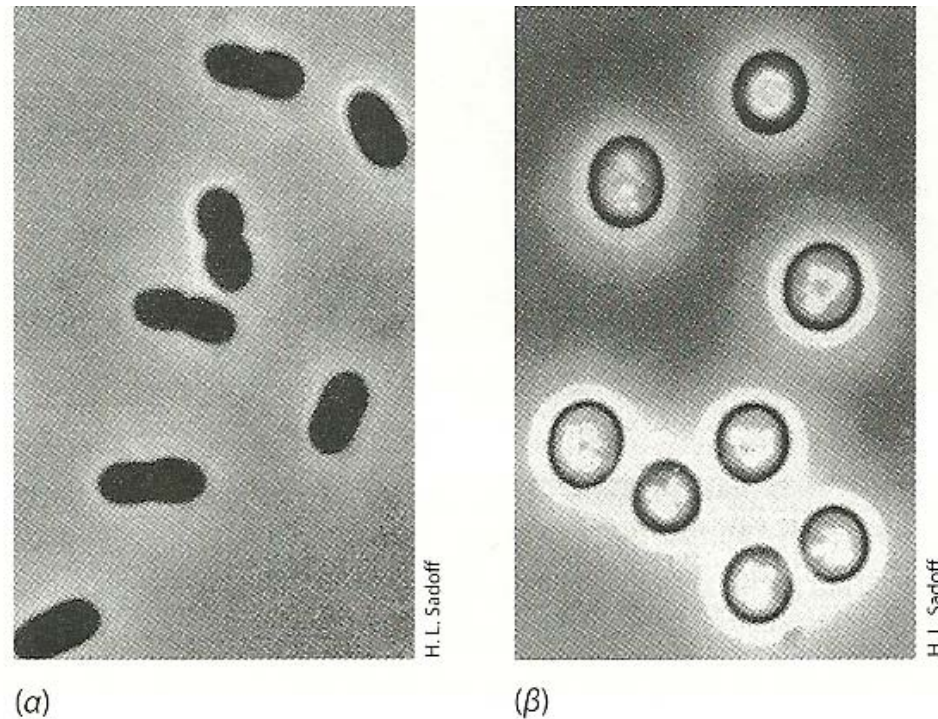
Συμβιωτικά διαζώτροφα

- Τα διαζώτροφα σχηματίζουν συμβιωτικές σχέσεις με φυτά, ζώα και μύκητες.
- Ένας ξενιστής παρέχει φιλόξενο περιβάλλον με πηγή C, ενέργειας και ρύθμιση συγκέντρωσης O₂ και ο μικροβιακός συμβιώτης προσφέρει σε αντάλλαγμα δεσμευμένο N.

Μη συμβιωτικά διαζώτροφα

- Σε θρεπτικά υλικά που περιέχουν υδατάνθρακες, τα μη συμβιωτικά αζωτοδεσμευτικά βακτήρια σχηματίζουν μεγάλου μεγέθους κάψες και γλοιώδεις στοιβάδες.
- Παρά το γεγονός ότι το *Azotobacter* είναι υποχρεωτικά αερόβιο, η **αζωτάση** του (ένζυμο που δεσμεύει N₂) είναι ευαίσθητη στο O₂.
- Πιστεύεται ότι ο χαρακτηριστικά υψηλός ρυθμός αναπνοής του *Azotobacter* και η βλεννοστοιβάδα της κάψας προστατεύουν την αζωτάση από το O₂.

- Το *Azotobacter* μπορεί να σχηματίσει ληθαργικές μορφές (κύστεις) που μοιάζουν με τα ενδοσπόρια.
- Οι κύστεις έχουν αμελητέα ενδογενή αναπνοή, είναι ανθεκτικές στην αποξήρανση, τη μηχανική αποικοδόμηση και την υπεριώδη ακτινοβολία, αντίθετα όμως με τα ενδοσπόρια, δεν είναι ανθεκτικές στη θέρμανση και δεν βρίσκονται σε απόλυτο λήθαργο, καθώς οξειδώνουν ταχύτατα εξωγενείς πηγές ενέργειας.



Σχ.186. *Azotobacter vinelandii*. (α) Βλαστικά κύτταρα. (β) Κύστεις.

Νιτροποιητικά και απονιτροποιητικά βακτήρια

Νιτροποιητικά βακτήρια

Κυριότερα γένη: *Nitrosomonas*, *Nitrobacter*

- Οι μικροοργανισμοί που μπορούν να αναπτύσσονται χημειολιθοτροφικά προσλαμβάνοντας ενέργεια από ανηγμένες ανόργανες ενώσεις ονομάζονται **νιτροποιητικοί**.
- Τα περισσότερα είδη έχουν την ικανότητα αυτότροφης ανάπτυξης (κοινό με τα φωτοτροφικά βακτήρια).
- Δεν γνωρίζουμε κανένα χημειολιθότροφο που να εκτελεί ολοκληρωμένα την οξείδωση της NH_3 προς NO_3^- .

- Συνεπώς, η νιτροποίηση στη φύση είναι αποτέλεσμα διαδοχικής δράσης δύο ξεχωριστών ομάδων μικροοργανισμών:

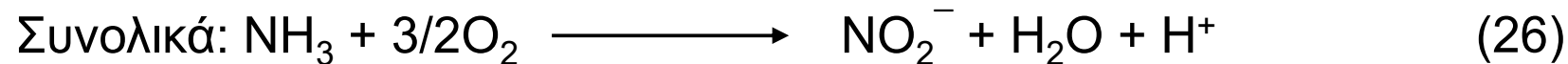
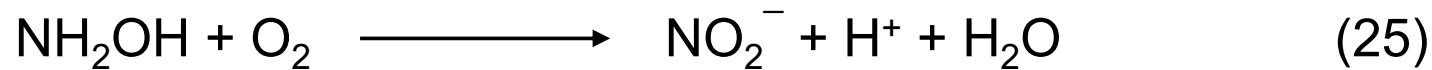
1. **Νιτροζοποιητικών** (π.χ. *Nitrosomonas*) βακτηρίων που οξειδώνουν την NH_3 προς NO_2^- , και

2. **Νιτροποιητικών** (π.χ. *Nitrobacter*) που οξειδώνουν τα NO_2^- προς NO_3^- .

- Πολλά είδη νιτροποιητικών βακτηρίων διαθέτουν πολύπλοκα συστήματα εσωτερικών μεμβρανών (παρόμοια με αυτά των πορφυρών φωτοτροφικών βακτηρίων).

- Στις μεμβράνες βρίσκεται το ένζυμο μονοοξυγονάση της αμμωνίας.

Νιτροζοποιητικά βακτήρια



$$\Delta G^{\circ'} = -275 \text{ kJ/αντίδραση}$$

Νιτροποιητικά βακτήρια



$$\Delta G^{\circ'} = -74,1 \text{ kJ/αντίδραση}$$

Σχ.187. Αντιδράσεις οξείδωσης ανόργανων ενώσεων του αζώτου από τα νιτροποιητικά βακτήρια.

Απονιτροποιητικά βακτήρια

Κυριότερα γένη: *Pseudomonas*

- Μπορούν να αναπτύσσονται αναεροβίως μέσω αναγωγής των NO_3^- και NO_2^- προς NO , N_2O και N_2 .
- Οι απονιτροωτές είναι συνήθως προαιρετικά αερόβιοι και κατά προτίμηση αναπτύσσονται αεροβίως όταν υπάρχει O_2 .
- Έχουν μεγάλη σημασία για τα γεωργικά εδάφη, όπου προκαλούν απώλειες αζωτούχων λιπασμάτων και παραγωγή N_2O .
- Το N_2O είναι το κύριο αέριο θερμοκηπίου, καθώς διασπάται από το ηλιακό φως σε $\text{NO}\cdot$, το οποίο αντιδρά με το O_3 σχηματίζοντας NO_2^- .
- Το NO_2^- επιστρέφει στην γη με την βροχή ως HNO_2 (όξινη βροχή).

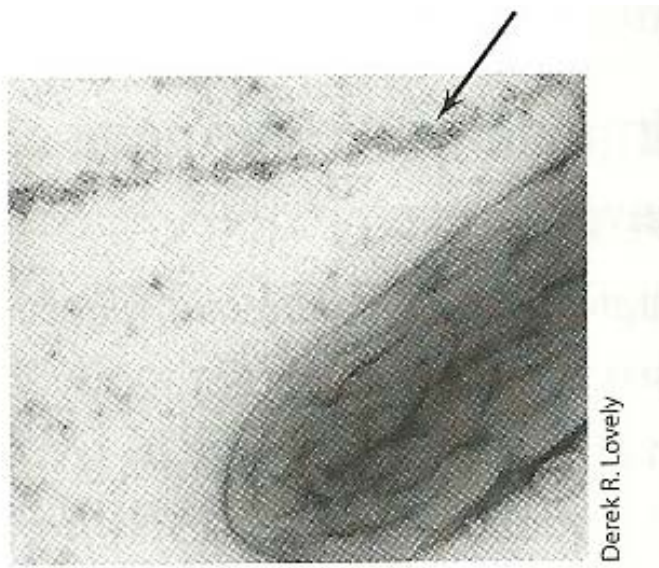
Ποικιλότητα άλλων χημειοτροφικών βακτηρίων

Μη αφομοιωτικά σιδηροαναγωγικά βακτήρια

Κυριότερα γένη: *Geobacter*, *Shewanella*

- Πρέπει να υπερβούν ένα βασικό εμπόδιο: την αναγωγή αδιάλυτου σε νερό δέκτη ηλεκτρονίων.
- Φέρουν στην εξωτερική μεμβράνη ή σε τριχίδια κυττοχρώματα (ασυνήθιστο χαρακτηριστικό).
- Τα περισσότερα είδη χρησιμοποιούν οξειδία του σιδήρου ή του μαγγανίου ως δέκτες ηλεκτρονίων.
- Κάποια μπορούν να χρησιμοποιήσουν και άλλες ενώσεις ως δέκτες ηλεκτρονίων, όπως νιτρικό οξύ, φουμαρικό οξύ, ανόργανες ενώσεις θείου, κοβάλτιο, χρώμιο, σελήνιο, αρσενικό, κλπ.

- Δότες ηλεκτρονίων είναι κατά κανόνα οργανικές ενώσεις, όπως λιπαρά οξέα, αλκοόλες, σάκχαρα, κλπ, ή H_2 .
- Ωστόσο, αδυνατούν να αναπτυχθούν αυτοτροφικά (χρειάζονται πηγή C).
- Τα περισσότερα γένη είναι υποχρεωτικώς αναερόβια (*Geobacter*).
- Ορισμένα, όμως, είναι προαιρετικώς αερόβια (*Shewanella*), δηλ. αναπτύσσονται αερόβια παρουσία O_2 .



Σχ.188. Κυτόχρωμα OmcS στα τριχίδια (βέλος) του *Geobacter sulfurreducens* μετά από χρώση με αντίσωμα σημασμένο με χρυσό.

Οξειδωτικά βακτήρια του υδρογόνου

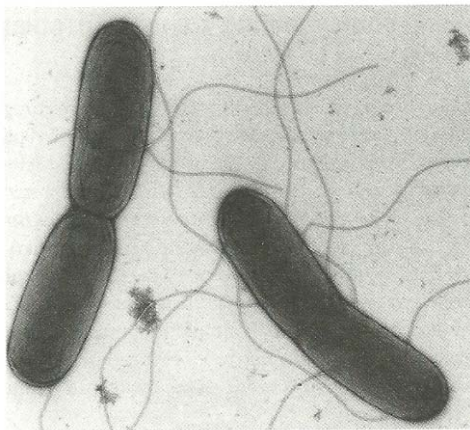
Κυριότερα γένη: *Ralstonia*, *Alcaligenes*

- Αναπτύσσονται με ηλεκτρονιοδότη H_2 και O_2 ηλεκτρονιοδέκτη.



- Πολλοί από αυτούς αναπτύσσονται αυτοτροφικά (χρησιμοποιούν τον κύκλο του Calvin για τη δέσμευση του CO_2), όμως σχεδόν όλα είναι προαιρετικά χημειολιθότροφα.
- Στην ομάδα αυτή υπάρχουν Gram (-) αλλά και Gram (+) βακτήρια.
- Όλα τα οξειδωτικά βακτήρια περιέχουν **υδρογονάσες** για τη δέσμευση του H_2 , το οποίο χρησιμοποιείται είτε για παραγωγή ATP είτε ως αναγωγική ουσία για την αυτότροφη ανάπτυξή τους.
- Τα περισσότερα βακτήρια του υδρογόνου αναπτύσσονται καλύτερα χημειολιθοτροφικώς (προαιρετικά χημειολιθότροφα) υπό μικροαερόβιες συνθήκες (επίπεδα O_2 5-10%), καθώς οι υδρογονάσες είναι ευαίσθητες στο O_2 .

- Στο θρεπτικό μέσο ανάπτυξης βακτηρίων του υδρογόνου είναι απαραίτητο να υπάρχει Ni^{2+} (το χρησιμοποιούν οι υδρογονάσες ως μεταλλοσυμπράγοντα).
- Ορισμένα βακτήρια του υδρογόνου δεσμεύουν μοριακό N_2 (τα συγκεκριμένα είναι ευαίσθητα στο O_2).
- Ορισμένα είδη χρησιμοποιούν το CO ως πηγή ενέργειας (**καρβοξυδότερα**).
- Τα ηλεκτρόνια από την οξείδωση του CO προς CO_2 (το ένζυμο που καταλύει την οξείδωση ονομάζεται **αφυδρογονάση του CO** και περιλαμβάνει μολυβδαίνιο) εισέρχονται στην αλυσίδα μεταφοράς ηλεκτρονίων (παραγωγή ATP).
- Η κατανάλωση CO από τα καρβοξυδότερα είναι πολύ σημαντική από οικολογική άποψη.



Σχ.189. *Ralstonia eutropha*, ένα χημειολιθότροφο που οξειδώνει H_2 .

Μεθανιότροφα και μεθυλότροφα

Κυριότερα γένη: *Methylomonas*, *Methylobacter*

- Το CH_4 είναι διαδεδομένο στη φύση, καθώς παράγεται από μεθανιογόνα αρχαία.
- Είναι από τα κύρια αέρια σε διάφορους τύπους ανοξικής ιλύος, σε έλη, στον προστόμαχο των ζώων, κύριο συστατικό του φυσικού αερίου, κλπ.
- Οι μικροοργανισμοί που μπορούν να αναπτυχθούν καταναλώνοντας μόνο ενώσεις ενός ατόμου C ονομάζονται **μεθυλότροφοι**.
- Οι μικροοργανισμοί που οξειδώνουν το CH_4 , χρησιμοποιώντας και μερικές ακόμα ενώσεις με ένα άτομο C ως δότες ηλεκτρονίων για την παραγωγή ενέργειας και ως μοναδικές πηγές C, ονομάζονται **μεθανιότροφοι**.
- Πολλοί μεθυλότροφοι (όχι όλοι) είναι και μεθανιότροφοι.

Αερόβια προαιρετικά μεθυλότροφα

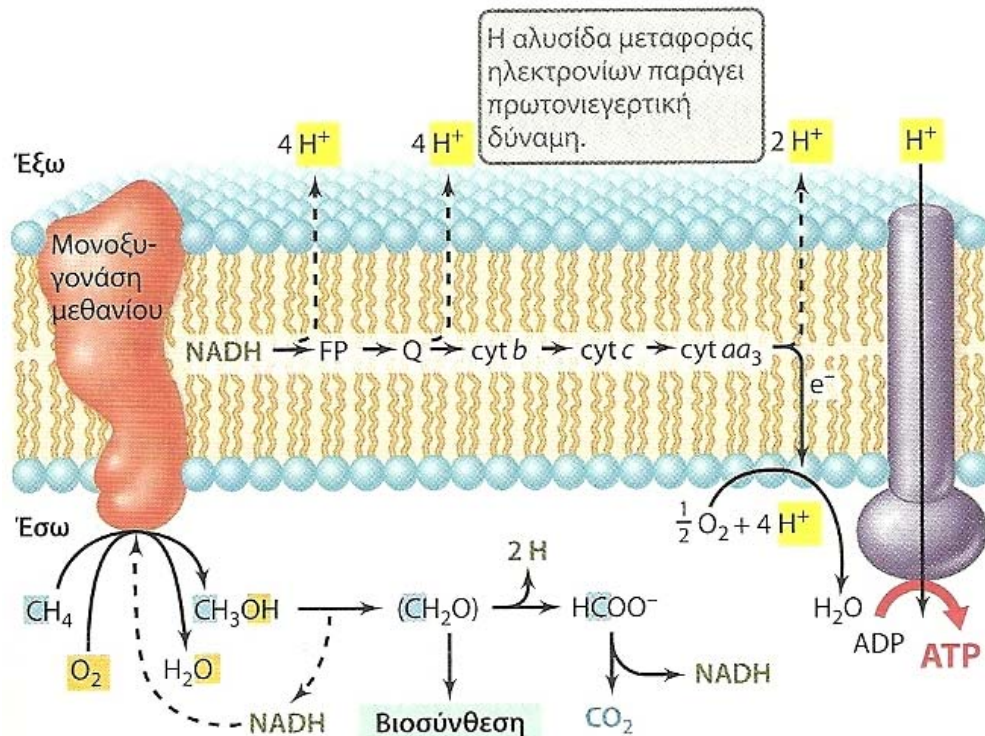
Κυριότερα γένη: *Hyphomicrobium*, *Methylobacterium*

- Δεν μπορούν να χρησιμοποιήσουν CH_4 , αλλά άλλες μεθυλιωμένες ενώσεις.
- Εμφανίζουν μεταβολική ποικιλότητα και τα περισσότερα είδη μπορούν να αναπτυχθούν αερόβια, χρησιμοποιώντας οργανικές ενώσεις (οργανικά οξέα, αιθανόλη, και σάκχαρα).
- Όταν αυξάνονται με μεθυλοτροφία, τα περισσότερα είδη αναπτύσσονται αερόβια με CH_3OH .
- Τα περισσότερα είναι υποχρεωτικώς αερόβια, αν και ορισμένα είδη διαθέτουν ικανότητα απονιτροποίησης (μεταφορά ηλεκτρονίων από CH_4 προς NO_3^- και σχηματισμός NO_2^- και περαιτέρω αναγωγή του NO_2^- σε N_2).

Αερόβια μεθανιότροφα

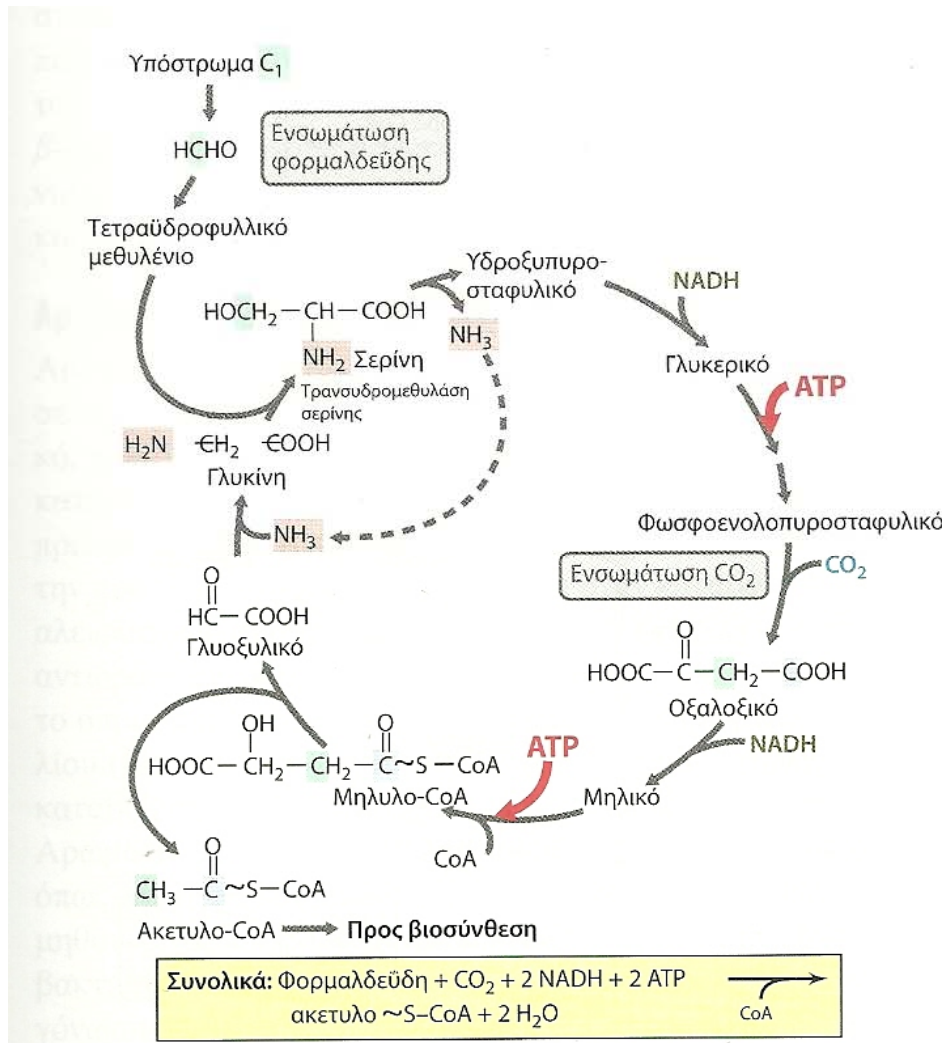
Κυριότερα γένη: *Methylomonas*, *Methylosinus*

- Οι μεθανιότροφοι διαθέτουν το ένζυμο **μονοξυγονάση του μεθανίου**, που εισάγει ένα άτομο O στο μόριο του CH₄ (είναι υποχρεωτικά αερόβιοι).
- Όλοι οι μεθανιότροφοι χρησιμοποιούν **υποχρεωτικά** ενώσεις με ένα άτομο C, γιατί δεν μπορούν να μεταβολίσουν ενώσεις με δεσμούς μεταξύ ατόμων C.

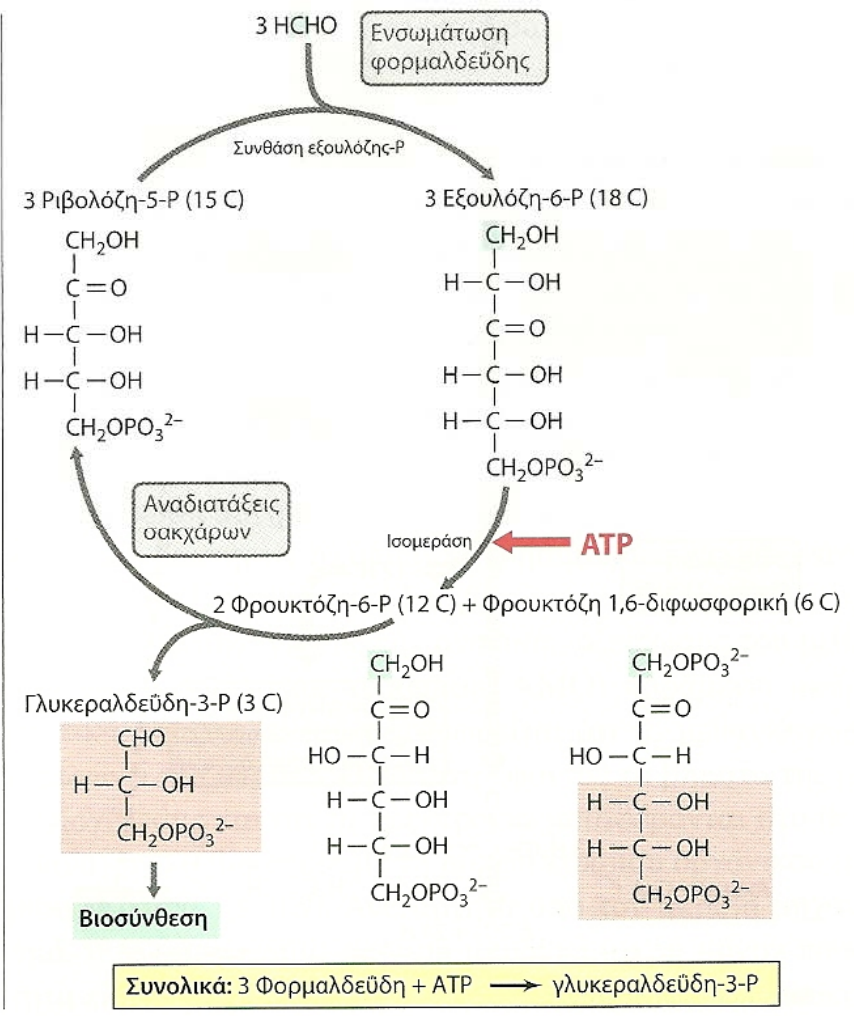


Σχ.190. Οξείδωση CH₄ από μεθανιότροφα.

- Τα μεθανιότροφα τύπου I αφομοιώνουν ενώσεις με 1 άτομο C μέσω του κύκλου της μονοφωσφορικής ριβουλόζης και η μονοξυγονάση εδράζει σε δέσμες δισκόμορφων κυστιδίων.
- Τα μεθανιότροφα τύπου II αφομοιώνουν ενώσεις με 1 άτομο C μέσω του κύκλου της σερίνης και η μονοξυγονάση εδράζει σε μεμβράνες σε δέσμες.
- Τα οξειδωτικά βακτήρια του CH_4 διαθέτουν σχετικά μεγάλες ποσότητες **στερολών**.
- Στα μεθανιότροφα, οι στερόλες ίσως αποτελούν βασικό μέρος του σύνθετου συστήματος εσωτερικών μεμβρανών.
- Απαντούν πολύ συχνά σε υδατικά και χερσαία περιβάλλοντα που υπάρχουν πηγές CH_4 .

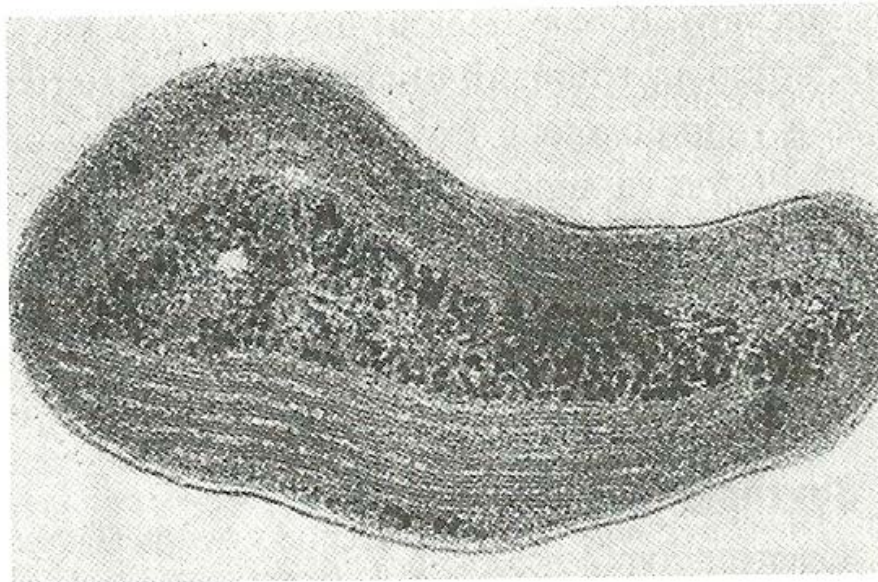


(α) Η οδός της σερίνης



(β) Η οδός της μονοφωσφορικής ριβουλόζης

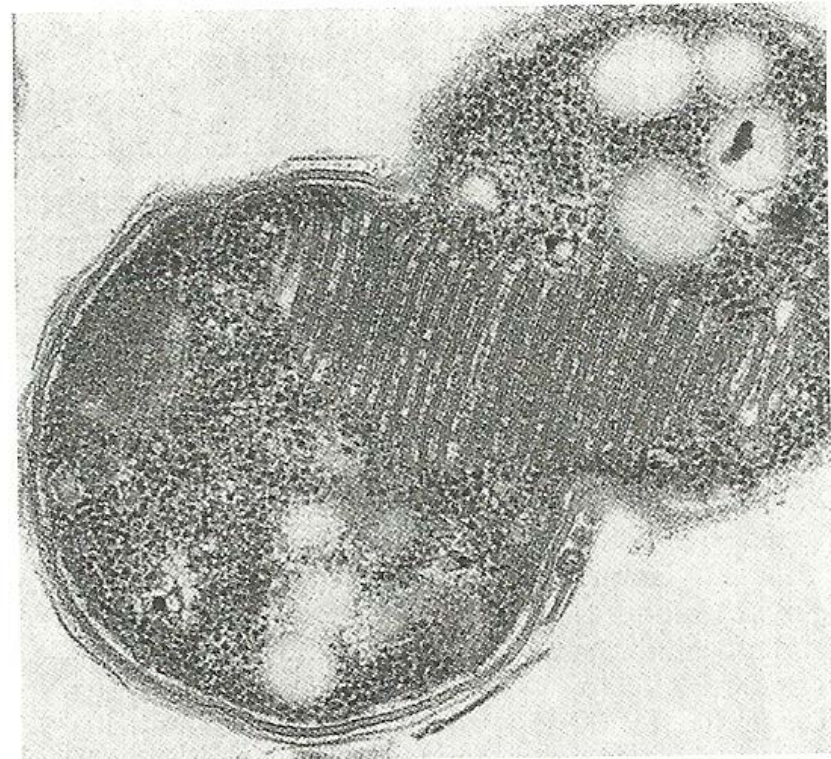
Σχ.191. Η οδός της σερίνης και της μονοφωσφορικής ριβουλόζης για την αφομοίωση ομάδων C₁.



(α)

D. W. Ribbons

51



(β)

D. W. Ribbons

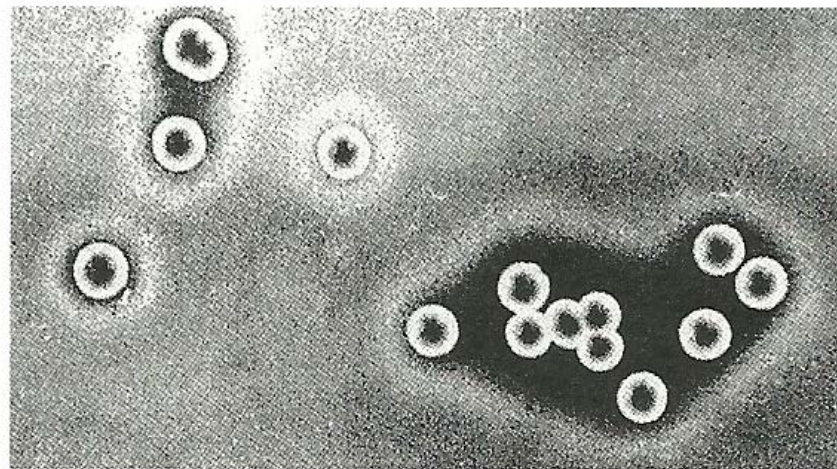
Σχ.192. Μεθανιότροφα. (α) Σύστημα μεμβρανών τύπου II στο *Methylosinus*.
(β) Σύστημα μεμβρανών τύπου I στο *Methylococcus capsulatus*.

Βακτήρια του οξικού οξέος

Κυριότερα γένη: *Acetobacter*, *Gluconobacter*

- Συνιστούν μια ομάδα Gram (-) αερόβιων αυτοκινούμενων βακίλλων, οι οποίοι εκτελούν ατελή οξειδωση αλκοολών και σακχάρων προς οργανικά οξέα.
- Ανήκουν στα α -πρωτεοβακτήρια.
- Οξειδώνουν την **αιθανόλη** σε **οξικό οξύ**, ενώ ως υποστρώματα μπορούν να αποτελέσουν επίσης πολλοί υδατάνθρακες και αλκοόλες.
- Ιδανικό pH για ανάπτυξη είναι 5-6, αλλά αναπτύσσονται σε τιμές $\text{pH} < 5$.
- Είναι μικροοργανισμοί με μεγάλη βιομηχανική σημασία κυρίως για την παραγωγή ξυδιού.
- Είναι ετερογενές σύνολο αποτελούμενο από μικροοργανισμούς με περίτριχη, αλλά και πολική μαστιγιοφορία.

- Τα πολικά μαστιγιοφόρα κατατάσσονται στο γένος ***Gluconobacter***, ενώ τα περίτριχα στο γένος ***Acetobacter***.
- Το γένος *Acetobacter* οξειδώνει περαιτέρω το οξικό οξύ προς CO₂, καθώς διαθέτει πλήρη κύκλο του Krebs, σε αντίθεση με το γένος *Gluconobacter*, το οποίο δεν διαθέτει πλήρη κύκλο του Krebs.



Σχ.193. Αποικίες *Acetobacter aceti* σε θρεπτικό μέσο agar-CaCO₃. Οι ζώνες διαύγασης οφείλονται στη διαλυτοποίηση του CaCO₃ από το οξικό οξύ που παράγεται.

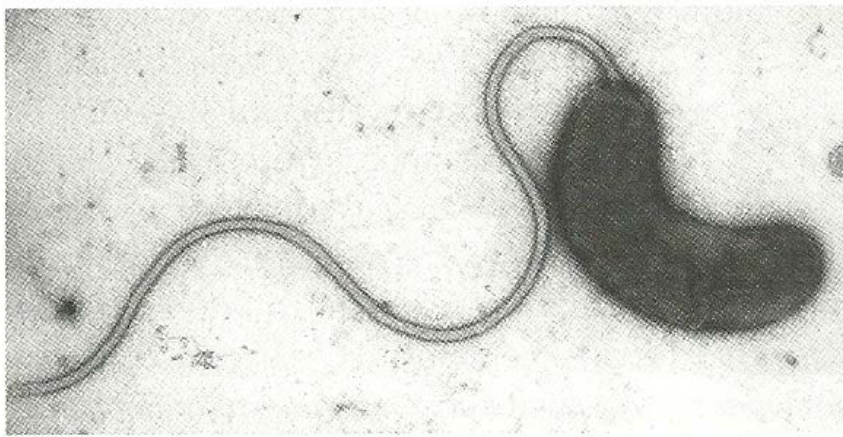
- Ενδιαφέρουσα ιδιότητα ορισμένων βακτηρίων του οξικού οξέος είναι η σύνθεση κυτταρίνης.
- Η σχηματιζόμενη κυτταρίνη δεν διαφέρει από τη φυτική, με εξαίρεση το ότι είναι καθαρή (δεν περιέχει ημικυτταρίνη, λιγνίνη, κλπ).
- Η κυτταρίνη σχηματίζει μάζα έξω από το κυτταρικό τοίχωμα με τα βακτήρια να είναι ενσωματωμένα σε ένα στρώμα ακανόνιστα διατεταγμένων μικροϊνιδίων κυτταρίνης.
- Πιστεύεται ότι ο σχηματισμός του στρώματος κυτταρίνης αποτελεί μέσο παραμονής των οξικών βακτηρίων στην επιφάνεια του υγρού, όπου υπάρχει άμεσα διαθέσιμο οξυγόνο.

Βακτήρια θηρευτές

Κυριότερα γένη: *Bdellovibrio*, *Myxococcus*

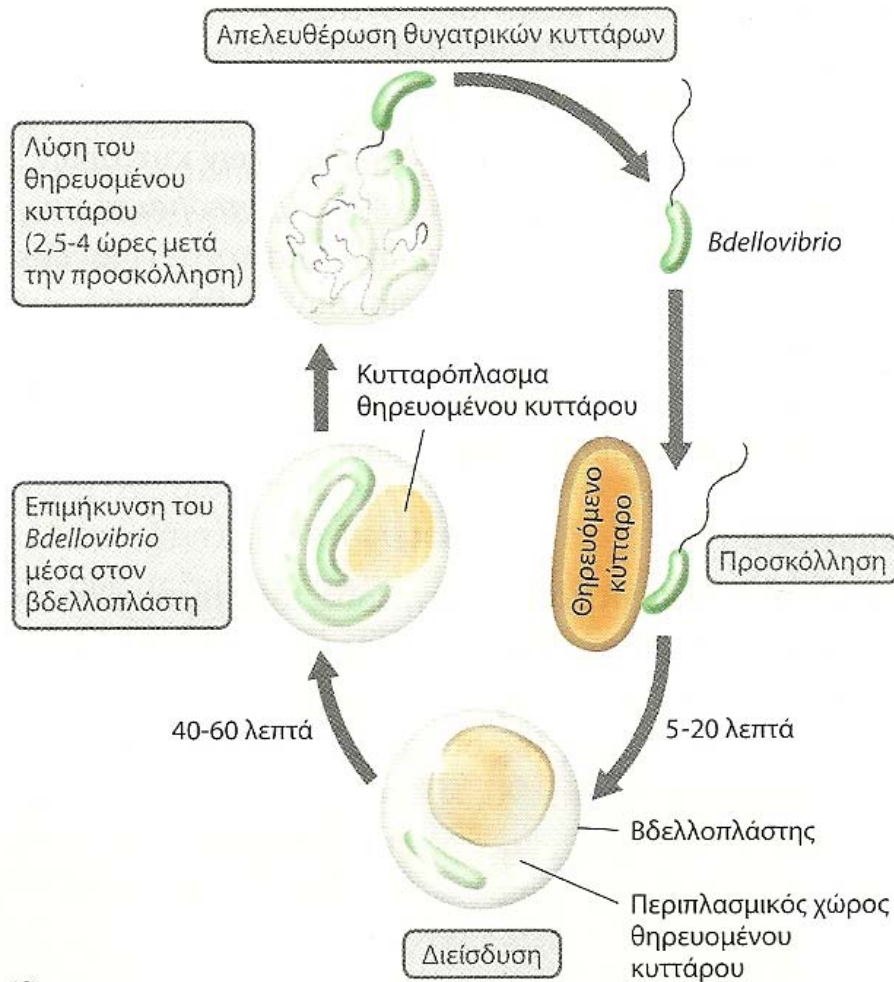
Bdellovibrio

- Έχουν την ασυνήθιστη ιδιότητα να θηρεύουν άλλα βακτήρια, χρησιμοποιώντας ως τροφή τα κυτταροπλασματικά συστατικά των ξενιστών τους.
- Είναι μικρά κύτταρα με έντονη κινητικότητα, που προσκολλώνται στην επιφάνεια των κυττάρων-ξενιστών.
- Αναπτύσσονται στο περίπλασμα, σχηματίζοντας μια σφαιρική δομή (βδελλοπλάστης).
- Προσβάλλουν μεγάλη ποικιλία Gram (-) βακτηρίων, όχι όμως Gram (+) βακτήρια.
- Είναι υποχρεωτικά αερόβια, ανήκουν στα δ-πρωτεοβακτήρια και προσλαμβάνουν ενέργεια από την οξείδωση αμινοξέων και οξικού οξέος.



Susan F. Koval

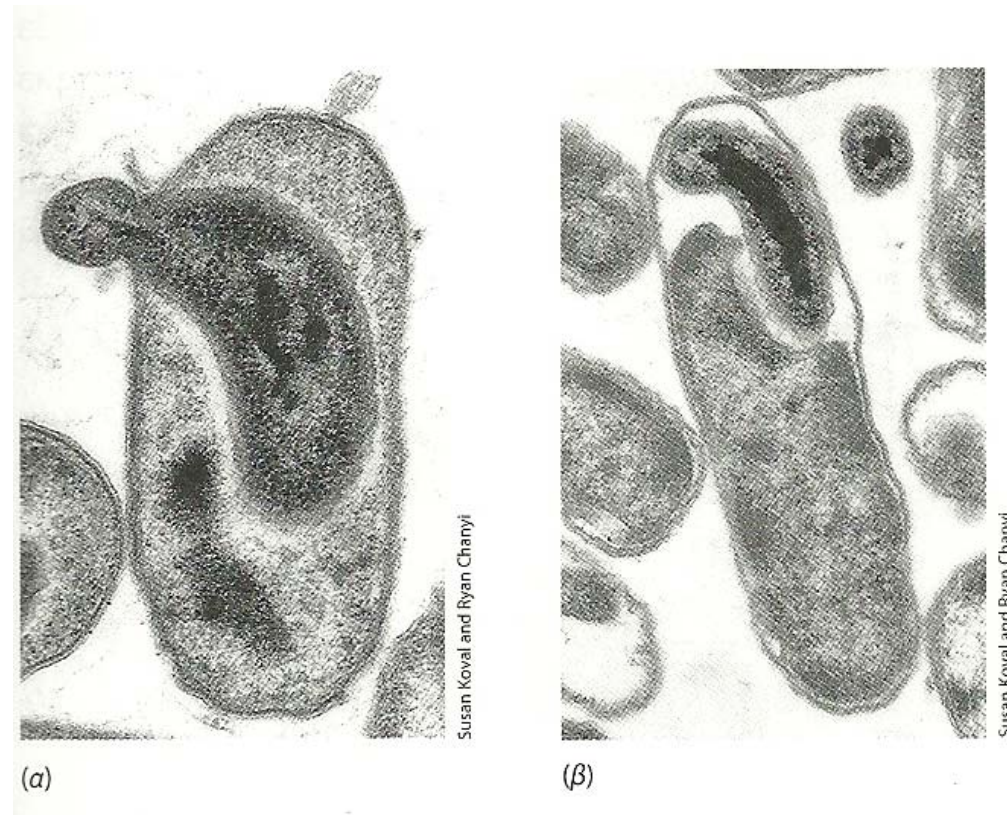
(α)



(β)

Σχ.194. Κύκλος ανάπτυξης του *Bdellovibrio*.
 (α) Ηλεκτρονικό μικρογράφημα *Bdellovibrio bacteriovorus*.
 (β) Τα στάδια θήρευσης.

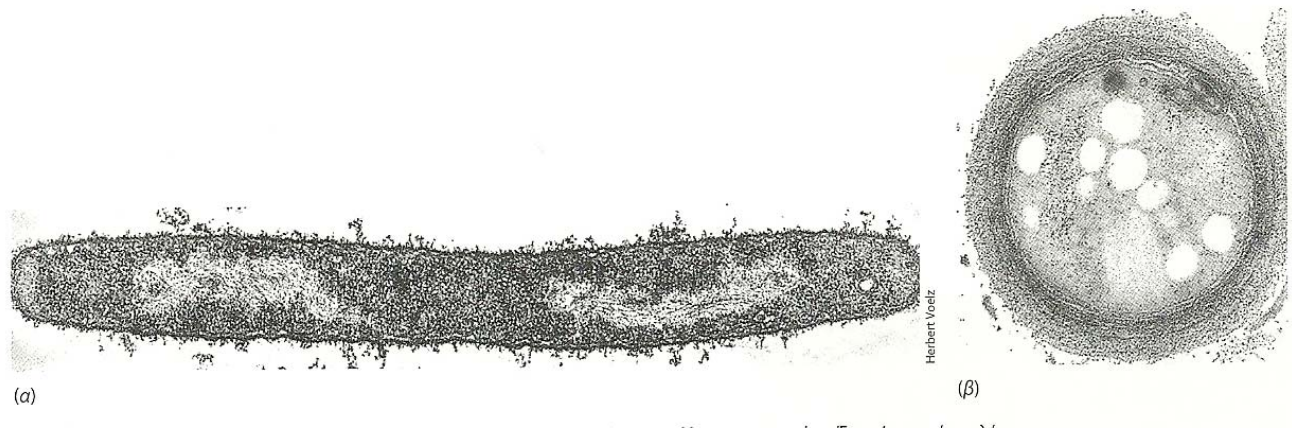
- Αφομοιώνουν νουκλεοτίδια, λιπαρά οξέα, μερικές φορές ακόμα και ολόκληρες πρωτεΐνες απευθείας από τους ξενιστή τους, χωρίς να τις διασπούν.
- Είναι ευρέως διαδεδομένα στο έδαφος και στο νερό, ακόμα και σε θαλάσσια περιβάλλοντα.



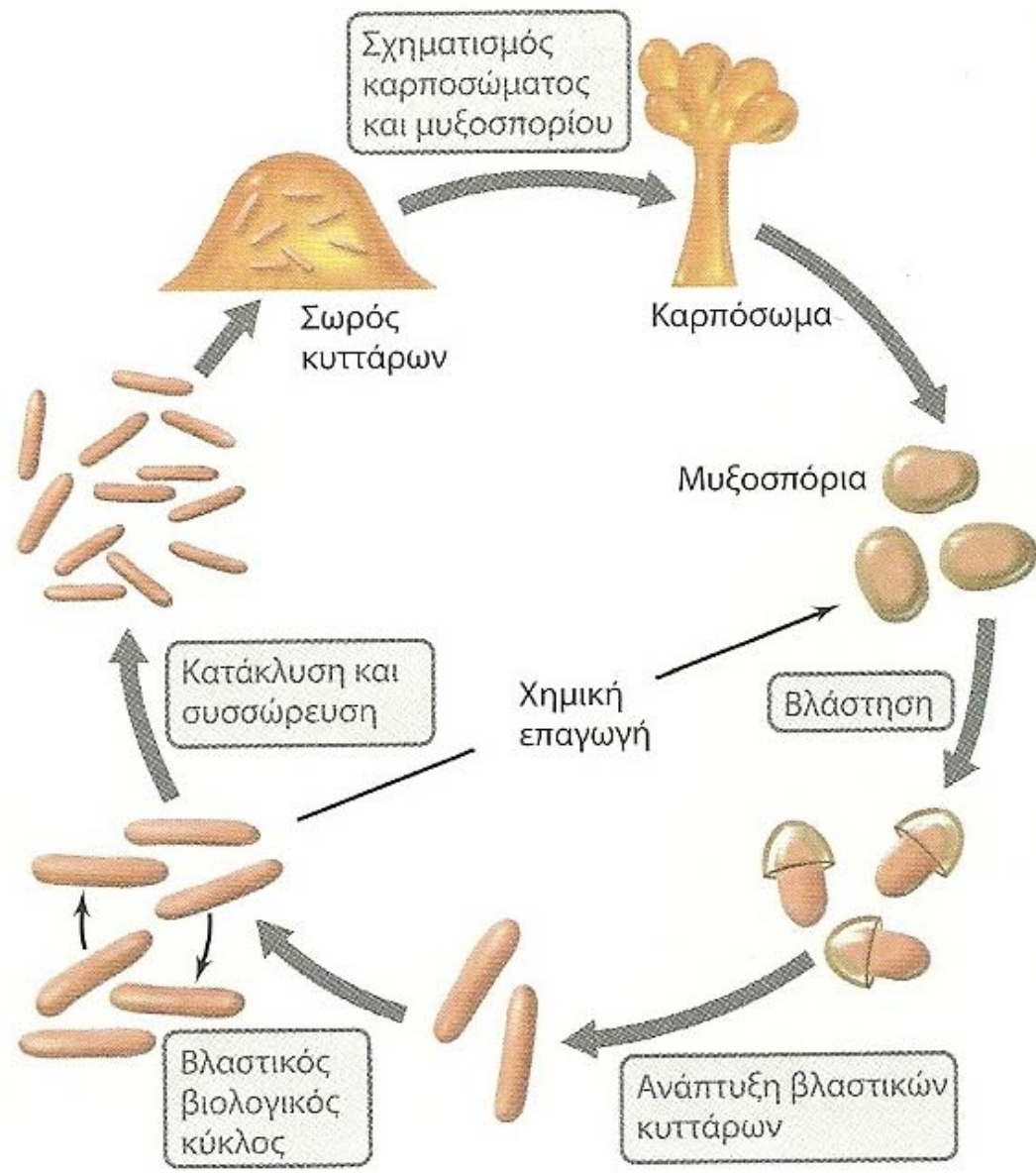
Σχ.195. Επίθεση του *Bdellovibrio* σε κύτταρο-θήραμα. (α) Είσοδος του κυττάρου-θηρευτή.
(β) Κύτταρο *Bdellovibrio* στο εσωτερικό του ξενιστή.

Μυξοβακτήρια

- Τα καρποφορούντα μυξοβακτήρια σχηματίζουν πολυκυτταρικές δομές, τα **καρποσώματα**.
- Τα βλαστικά κύτταρα των καρποφορούντων μυξοβακτηρίων είναι Gram (-) και αποκτούν τα θρεπτικά τους συστατικά κυρίως προκαλώντας τη λύση άλλων βακτηρίων.
- Υπό κατάλληλες συνθήκες, μεγάλος αριθμός βλαστικών κυττάρων συσσωρεύεται και σχηματίζει καρποσώματα στο εσωτερικό των οποίων ορισμένα κύτταρα μετατρέπονται σε ληθαργικές μορφές, τα **μυξοσπόρια**.

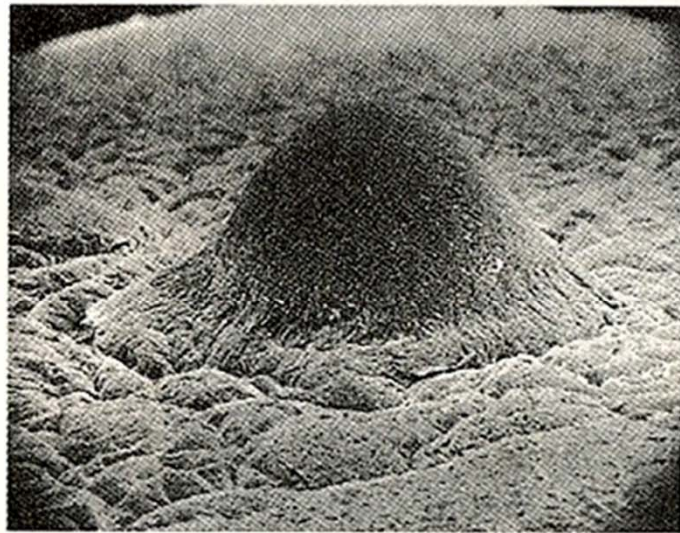


Σχ.196. Το *Myxococcus*. (α) Ηλεκτρονικό μικρογράφημα *Myxococcus xanthus*.
(β) Μυξοσπόριο *M. xanthus*.



Σχ.197. Βιολογικός κύκλος του *Myxococcus xanthus*.

- Τα καρποσώματα των μυξοβακτηρίων ποικίλλουν από απλές σφαιρικές μάζες μυξοσπορίων σε αραιή βλεννώδη ουσία, μέχρι σύνθετες μορφές με τοιχώματα καρποσώματος και μίσχο και είναι συνήθως έντονα χρωματισμένα.
- Ο σχηματισμός καρποσωμάτων δεν παρατηρείται όταν υπάρχουν διαθέσιμα θρεπτικά υλικά, αλλά όταν αυτά εξαντληθούν.
- Τα κύτταρα συσσωρεύονται πιθανότατα μέσω χημειοτακτικής απόκρισης και σχηματίζουν σωρούς.
- Καθώς οι σωροί αυξάνονται σε ύψος, αρχίζει η διαφοροποίηση του καρποσώματος σε μίσχο και κεφαλή.
- Ο μίσχος αποτελείται από βλεννώδη ουσία, στην οποία μπορεί να παγιδευτούν αρκετά κύτταρα.
- Κάθε καρπόσωμα μπορεί να περιέχει μέχρι 10^9 κύτταρα.



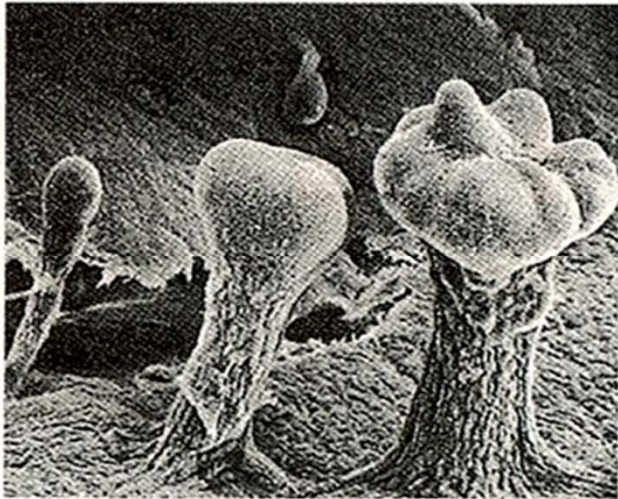
P. L. Grillo

(α)



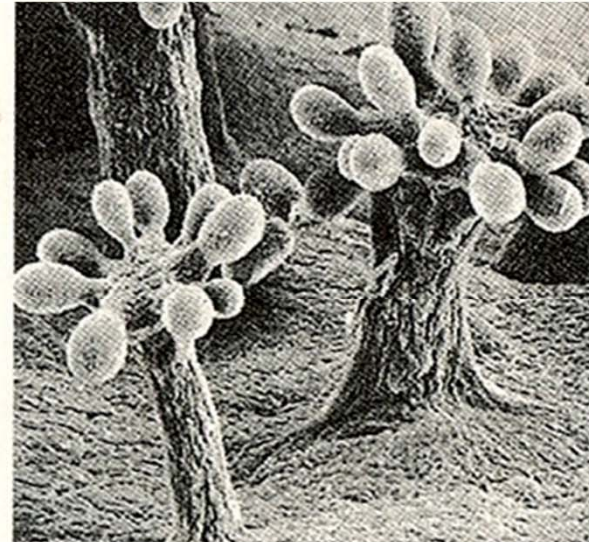
P. L. Grillo

(β)



P. L. Grillo

(γ)



P. L. Grillo

(δ)

Σχ.198. Σχηματισμός καρποσώματος στο *Chondromyces crocatus*.

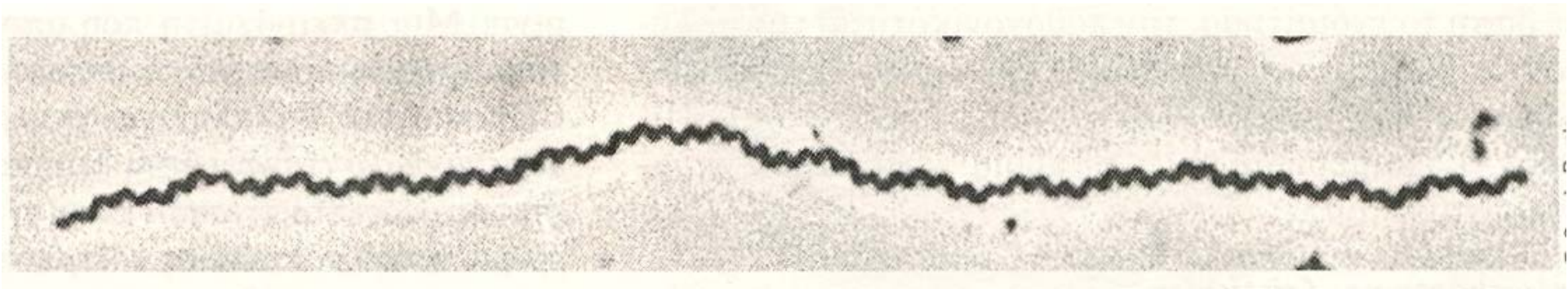
- Συγκρινόμενα με τα βλαστικά κύτταρα, το μυξοσπόριο είναι πιο ανθεκτικό στην αφυδάτωση, στις δονήσεις ηχητικών κυμάτων, στην υπεριώδη ακτινοβολία, και στη θερμότητα, αλλά ο βαθμός αντοχής στη θερμότητα είναι πολύ μικρότερος της αντίστοιχης του βακτηριακού ενδοσπορίου.
- Πιθανώς, η κύρια λειτουργία των μυξοσπορίων είναι η επιβίωση του οργανισμού λόγω αποξήρανσης του ενδιαιτήματός του.
- Μετά τη διασπορά σε ευνοϊκό ενδιαίτημα ή την αποκατάσταση των κατάλληλων συνθηκών ανάπτυξης, το μυξοσπόριο τελικά βλαστάνει αφού προηγηθεί τοπική ρήξη της κάψας.
- Τα μυξοβακτήρια είναι συνήθως χρωματισμένα με καροτενοειδείς χρωστικές, η σύνθεση των οποίων προάγεται με το φως και έχουν μάλλον φωτοπροστατευτικό ρόλο.

Μορφολογική ποικιλότητα βακτηρίων

Σπειροχαίτες

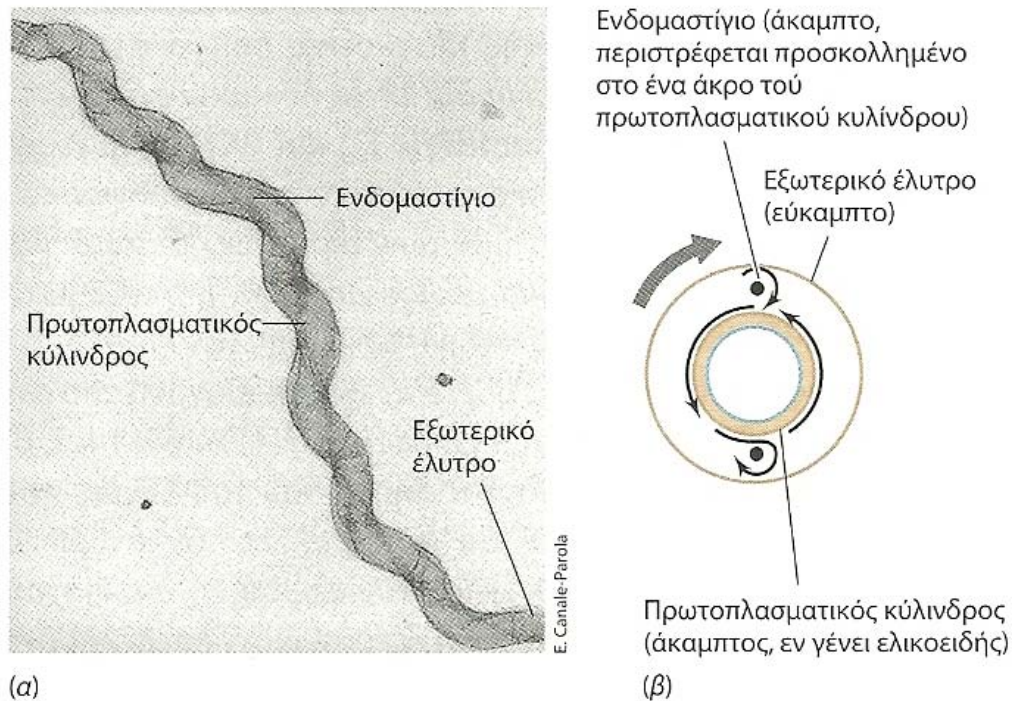
Κυριότερα γένη: *Spirochaeta*, *Treponema*, *Cristispira*, *Leptospira*, *Borrelia*

- Οι σπειροχαίτες είναι Gram (-), αυτοκινούμενα βακτήρια, σπειροειδούς σχήματος με έντονες περιελήξεις, κατά κανόνα λεπτά και εύκαμπτα.
- Είναι ευρύτατα διαδεδομένες στα υδατικά ενδιαιτήματα και στα ζώα και ορισμένες είναι παθογόνα.



Σχ.199. Η σπειροχαίτη *Spirochaeta stenostrepta*.

- Το κύτταρο μιας σπειροχαίτης αποτελείται από τον «**πρωτοπλασματικό κύλινδρο**», τα **ενδομαστίγια** και το **εξωτερικό έλυτρο**.
- Η αυτόνομη κίνηση επιτυγχάνεται με ένα ή πολλά μαστίγια που αναπτύσσονται από κάθε πόλο.

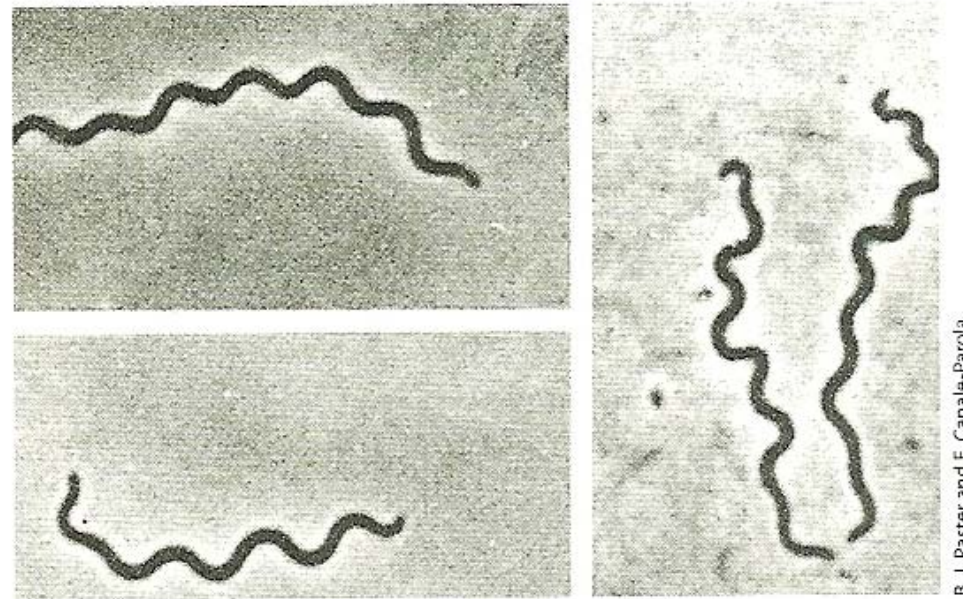


Σχ.200. Αυτοκινησία στις σπειροχαίτες.
 (α) Ηλεκτρονικό μικρογράφημα *Spirochaeta zuelzeri*.
 (β) Μηχανισμός κίνησης σπειροχαίτης.

- Σε αντίθεση με τα τυπικά μαστίγια των βακτηρίων, τα μαστίγια των σπειροχαιτών αναδιπλώνονται πίσω από κάθε πόλο γύρω από τον πρωτοπλασματικό κύλινδρο και παραμένουν στο περίπλασμα του κυττάρου (**ενδομαστίγια**).
- Τόσο τα ενδομαστίγια όσο και ο πρωτοπλασματικός κύλινδρος περιβάλλονται από μια πολυστοιβαδική, αλλά εύκαμπτη μεμβράνη (**εξωτερικό έλυτρο**).
- Τα ενδομαστίγια περιστρέφονται άκαμπτα.
- Άκαμπτος είναι και ο πρωτοπλασματικός κύλινδρος, ενώ το εξωτερικό έλυτρο είναι εύκαμπτο.
- Το κύτταρο της σπειροχαΐτης κινείται με συστολές και εκτάσεις εξαιτίας της στρέψης που ασκείται στα άκρα του πρωτοπλασματικού κυλίνδρου από τα περιστρεφόμενα ενδομαστίγια.

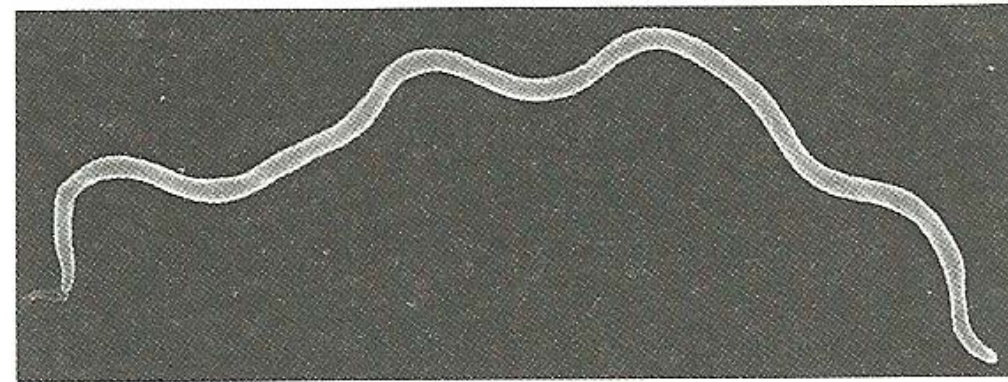
- Αν και τα ενδομαστίγια των σπειροχαιτών δεν εκτείνονται σε μεγάλη απόσταση από το κύτταρο, η περιστροφική κίνηση των μαστιγίων προσδίδει κινητικότητα, αν και πιο ακανόνιστη και απότομη συγκριτικά με την ήρεμη κολύμβηση που εξασφαλίζουν τα μαστίγια άλλων προκαρυωτών.
- Το γένος ***Spirochaeta*** περιλαμβάνει αναερόβιες και προαιρετικά αερόβιες σπειροχαίτες, συνήθεις στα υδατικά ενδιαιτήματα (νερά και ιλύ ποταμών, μικρών και μεγάλων λιμνών, και θαλασσών).
- Το γένος ***Cristispira*** απαντά σε διάφορα είδη μαλακίων (μύδια και στρείδια).
- Το γένος ***Treponema*** περιλαμβάνει αναερόβιες σπειροχαίτες.
- Το *T. pallidum* είναι ο αιτιολογικός παράγοντας της σύφιλης.
- Το *T. saccharophilum* είναι μια μεγάλη πηκτινολυτική σπειροχαίτη που ζει στον προστόμαχο των βοοειδών (εκτελεί αναερόβια ζύμωση πηκτίνης, αμύλου, και άλλων φυτικών πολυσακχαριτών).

- Τα γένη ***Leptospira*** και ***Leptonema*** είναι αυστηρά αερόβιες σπειροχαίτες που χρησιμοποιούν λιπαρά οξέα μακράς αλυσίδας.
- Τα τρωκτικά είναι οι φυσικοί ξενιστές των περισσότερων λεπτοσπειρών, αλλά απαντούν και σε σκυλιά και χοίρους.
- Στους ανθρώπους προκαλούν **λεπτοσπείρωση**, κατά την οποία ο παθογόνος εντοπίζεται στα νεφρά, προκαλώντας νεφρική ανεπάρκεια έως θάνατο.
- Τα περισσότερα είδη του γένους ***Borrelia*** είναι παθογόνα των ζώων και του ανθρώπου.



B. J. Paster and E. Canale-Parola

(α)



Susan Koval and George Chaconas

(β)

Σχ.201. *Treponema* και *Borrelia*. (α) *Treponema saccharophilum*, πηκτινολυτική σπειροχαίτη από προστόμαχο βοοειδών. (β) Ηλεκτρονικό μικρογράφημα *Borrelia burgdorferi*, αιτιολογικού παράγοντα της νόσου Lyme (μεταδίδεται με τσιμπούρια και προσβάλλει τον άνθρωπο και τα ζώα).

Βακτήρια με εκβλαστήσεις και ποροσθήκες/μίσχους

Κυριότερα γένη: *Hyphomicrobium*, *Caulobacter*

Διαίρεση με εκβλαστήσεις

- Αυτή η μεγάλη και ετερογενής ομάδα πρωτεοβακτηρίων περιλαμβάνει οργανισμούς που σχηματίζουν κυτταροπλασματικές προεκβολές (μίσχους, υφές, αποφύσεις).
- Προεκβολές μικρότερης διαμέτρου από το ώριμο κύτταρο, οι οποίες περιέχουν κυτταρόπλασμα και ορίζονται από το κυτταρικό τοίχωμα, ονομάζονται **ποροσθήκες**.
- Ξεχωριστό ενδιαφέρον παρουσιάζει το γεγονός ότι η κυτταρική διαίρεση είναι αποτέλεσμα **άνισης κυτταρικής αύξησης**.
- Ο σχηματισμός του νέου κυττάρου πραγματοποιείται από ένα συγκεκριμένο σημείο (**πολική αύξηση**).

Τα προϊόντα της κυτταρικής διαίρεσης είναι ισομεγέθη:



Διχοτόμηση: συμβατικά βακτήρια

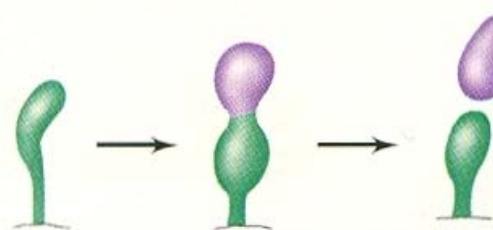
Τα προϊόντα της κυτταρικής διαίρεσης είναι ανισομεγέθη:



Απλή εκβλάστηση: *Pirella*, *Blastobacter*



Εκβλάστηση από υφές: *Hyphomicrobium*,
Rhodomicrobium, *Pedomicrobium*



Κυτταρική διαίρεση έμμιχου οργανισμού: *Caulobacter*

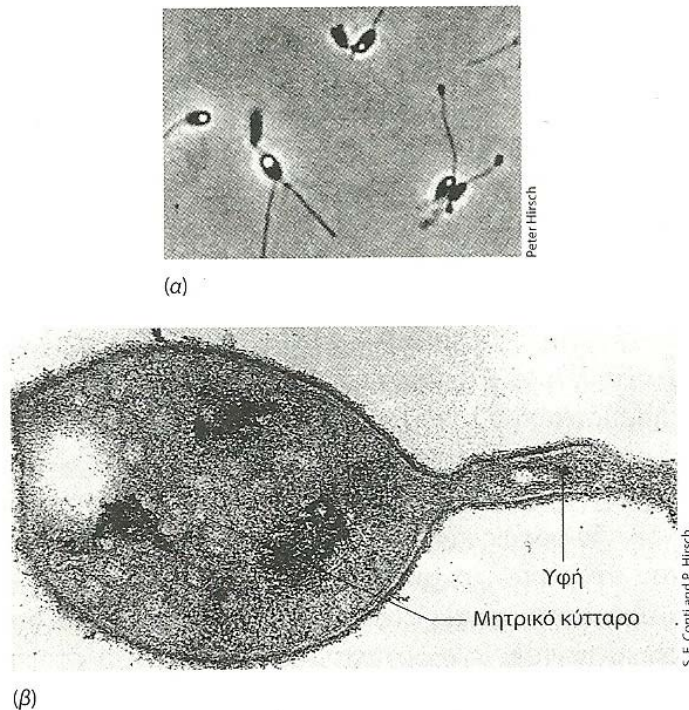


Πολική αύξηση χωρίς διαφοροποίηση κυτταρικού μεγέθους:
Rhodopseudomonas, *Nitrobacter*, *Methylosinus*

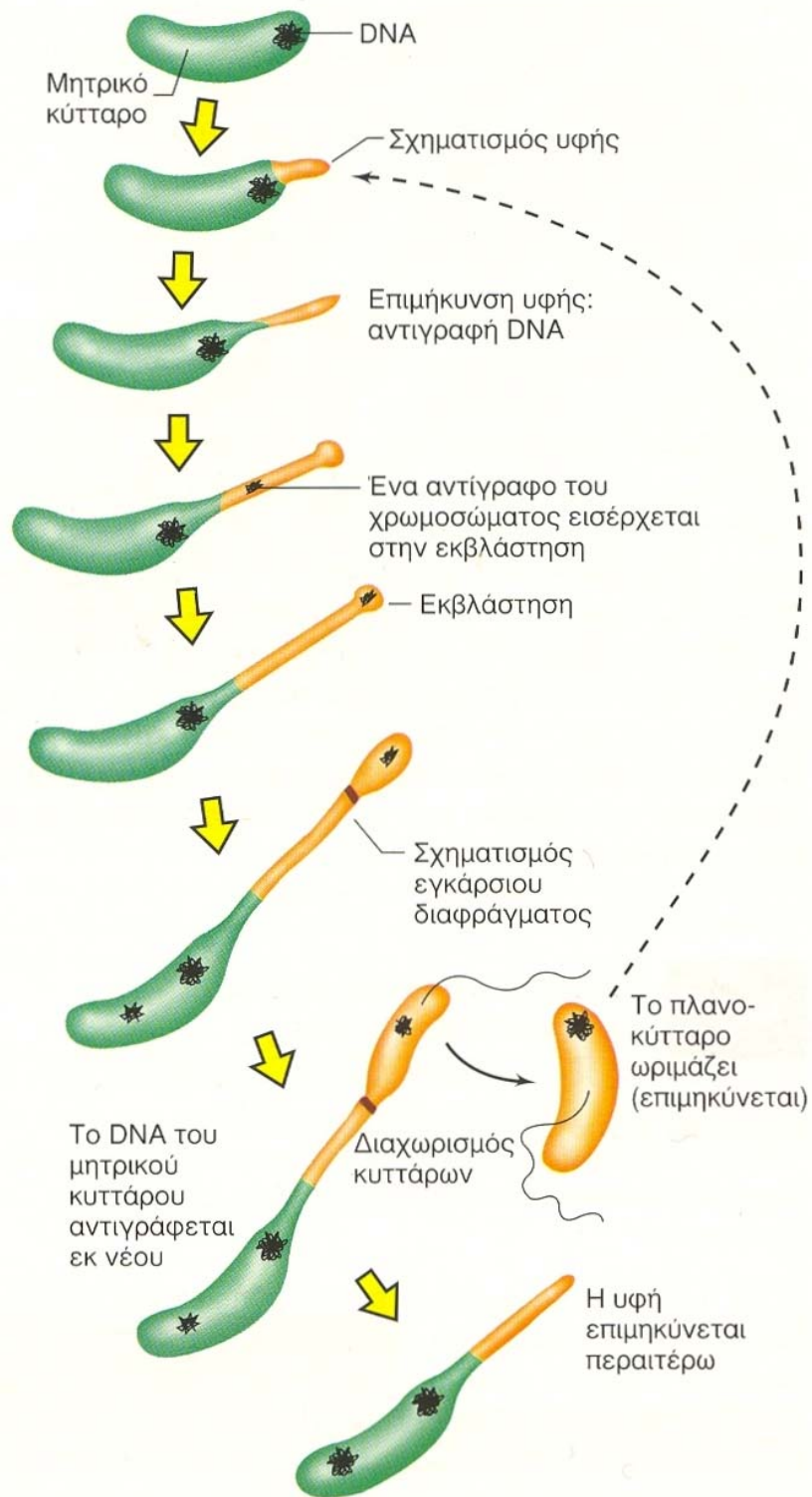
Σχ.202. Διαφορές στην κυτταρική διαίρεση μεταξύ συμβατικών βακτηρίων και βακτηρίων με εκβλαστήσεις και μίσχους.

Hyphomicrobium

- Το *Hyphomicrobium* είναι μεθυλότροφο και προτιμώμενες πηγές C είναι ενώσεις με 1 άτομο C, όπως μεθανόλη, μεθουλαμίνη, φορμαλδεΐδη και μυρμηκικό οξύ.
- Είναι ο μόνος γνωστός μικροοργανισμός που μπορεί να χρησιμοποιεί την μεθανόλη ως δότη και το νιτρικό ιόν ως δέκτη ηλεκτρονίων υπό ανοξικές συνθήκες για παραγωγή ενέργειας.



Σχ.203. Μορφολογία *Hyphomicrobium*.



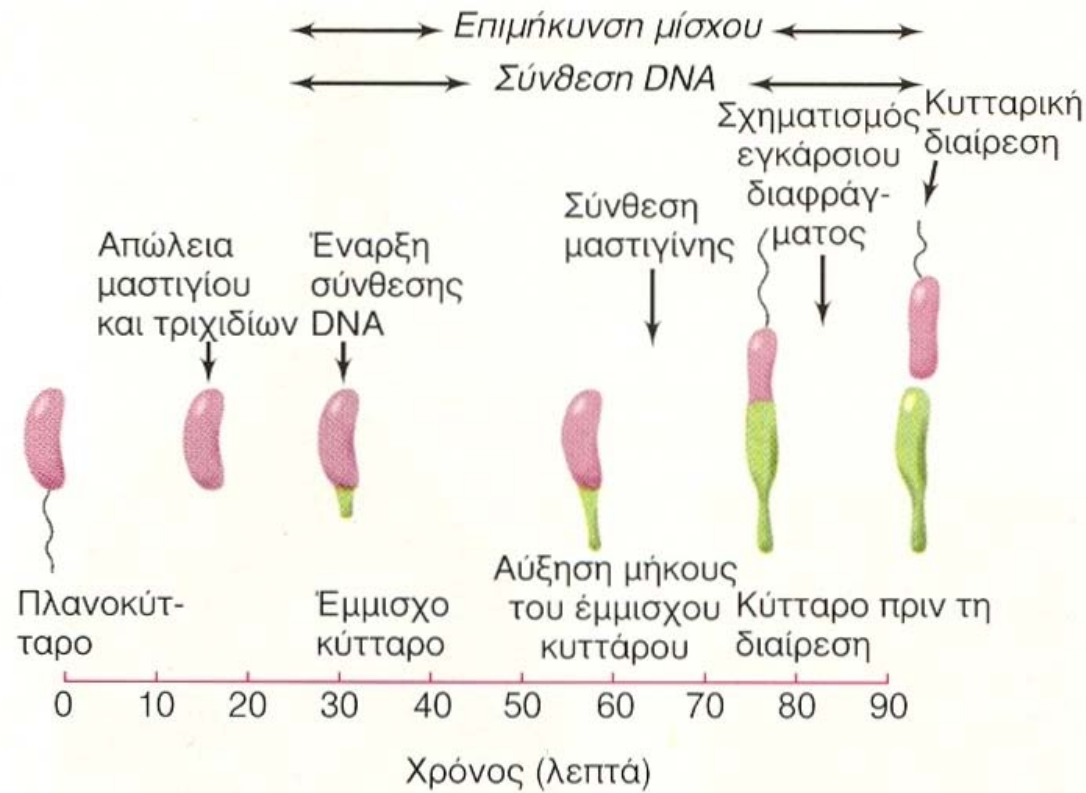
Σχ.204. Στάδια κυτταρικού κύκλου του *Hyphomicrobium*.

Προσθηκοφόρα και έμμιστα βακτήρια

- Τα βακτήρια με προσθήκες και μίσχους είναι χημειοργανοτροφικά αερόβια βακτήρια που προσκολλώνται σε κοκκώδη υλικά, φυτική ύλη ή άλλους μικροοργανισμούς σε υδάτινα ενδιαιτήματα.
- Αν και οι αποφύσεις χρησιμεύουν για την προσκόλληση, αυξάνουν επίσης σημαντικά την επιφάνεια των κυττάρων σε σχέση με τον όγκο και κατά συνέπεια την ικανότητα απορρόφησης θρεπτικών υλικών και απέκκρισης αποβλήτων, καθώς τα βακτήρια αυτά απαντούν σε νερά φτωχά σε θρεπτικά συστατικά.
- Άλλη λειτουργία των προσθηκών είναι η μείωση του ρυθμού καθίζησης σε ανοξικές ζώνες υδατικών ενδιαιτημάτων, καθώς είναι αυστηρά αερόβιοι μικροοργανισμοί.

Caulobacter

- Ο κύκλος κυτταρικής διαίρεσης του **Caulobacter** περιλαμβάνει μια διαδικασία άνισης διχοτόμησης.



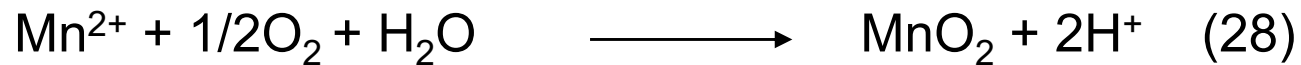
Σχ.205. Στάδια κυτταρικού κύκλου του *Caulobacter*.

Ελυτροφόρα βακτήρια

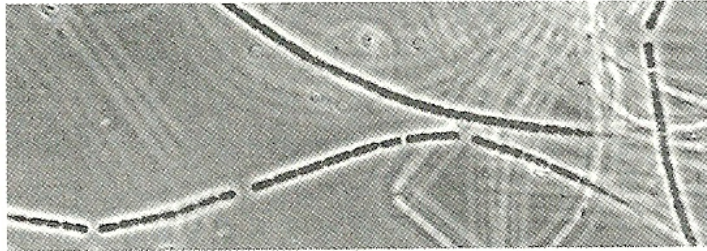
Κυριότερα γένη: *Sphaerotilus*, *Leptothrix*

- Είναι νηματοειδή β-πρωτεοβακτήρια με ιδιόμορφο βιολογικό κύκλο που περιλαμβάνει τον σχηματισμό μαστιγιοφόρων ολισθητικών κυττάρων στο εσωτερικό ενός σωλήνα ή ελύτρου (θήκης).
- Υπό ορισμένες (συνήθως δυσμενείς) συνθήκες, τα ολισθητικά κύτταρα εξέρχονται από το έλυτρο και διασπείρονται σε νέα περιβάλλοντα.
- Υπό ευνοϊκές συνθήκες, η βλαστική ανάπτυξη λαμβάνει χώρα στο εσωτερικό του νηματίου και οδηγεί στον σχηματισμό ενός μακρού ελύτρου γεμάτου από κύτταρα.
- Τα ελυτροφόρα βακτήρια απαντούν σε ενδιαιτήματα ρέοντος γλυκού νερού πλούσια σε οργανική ύλη (μολυσμένα υδάτινα ρεύματα, βιολογικά φίλτρα για την επεξεργασία λυμάτων με προσκολλημένη βιομάζα, κλπ).

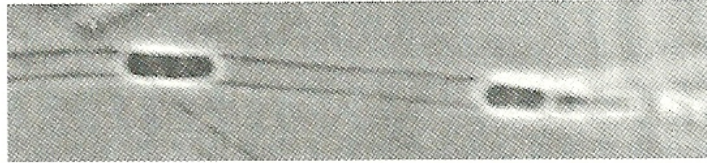
- Σε ενδισαιπήματα όπου υπάρχουν ενώσεις ανηγγμένου σιδήρου και μαγγανίου, τα έλυτρα μπορεί να επικαλυφθούν με υδροξειδίο του σιδήρου και οξειδίου του μαγγανίου:



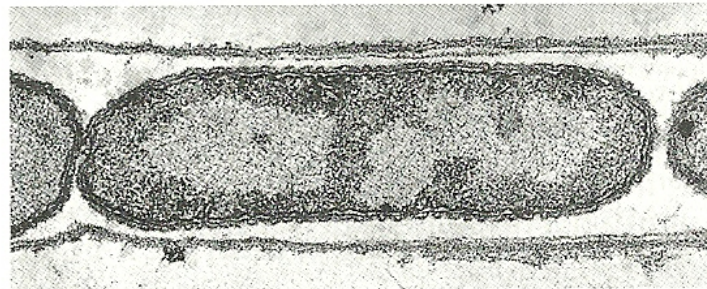
- Το ***Sphaerotilus*** είναι υποχρεωτικά αερόβιο και εμφανίζεται συχνά το φθινόπωρο σε μικρά ρεύματα με πεσμένα φύλλα, στους υπονόμους (γνωστό ως «μύκητας του υπονόμου»), κλπ.
- Το έλυτρο, στο οποίο δεν υπάρχει μουραμικό οξύ ή άλλα συστατικά του κυτταρικού τοιχώματος της πεπτιδογλυκάνης, αποτελείται από πρωτεΐνες, πολυσακχαρίτες και λιπίδια (είναι ανάλογο της κάψουλας).



(α)



T. D. Brock



(β)

J. F. M. Hoeniger



(γ)

J. F. M. Hoeniger

Σχ.206. *Sphaerotilus natans*.
(α) Υλικό από μολυσμένο ρυάκι.
Στάδιο ενεργού ανάπτυξης
(επάνω) και πλανοκύτταρα που
εγκαταλείπουν το έλυτρο (κάτω).
(β) Λεπτή τομή νηματίου.
Διακρίνεται καθαρά το έλυτρο.
(γ) Πλανοκύτταρο.

Βακτηριακή βιοφωταύγεια

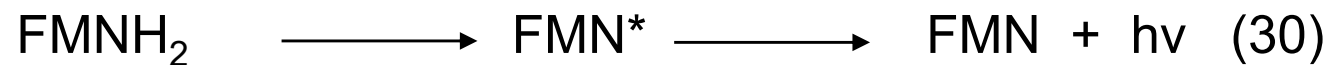
Κυριότερα γένη: *Vibrio*, *Photobacterium*

- Η ομάδα του *Vibrio* περιλαμβάνει Gram (-) προαιρετικά αερόβιους βακίλλους που διαθέτουν ζυμωτικό μεταβολισμό.
- Τα περισσότερα μέλη έχουν πολικά μαστίγια, αν και ορισμένα είναι περίτριχα.
- Είναι υδρόβια βακτήρια, απαντούν σε ενδιαιτήματα της θάλασσας και των γλυκών νερών.
- Το *Vibrio cholerae* είναι το αίτιο της ασθένειας της χολέρας στους ανθρώπους.
- Το *Vibrio parahaemolyticus* είναι θαλάσσιος μικροοργανισμός και αποτελεί το κύριο αίτιο γαστρεντερίτιδας στην Ιαπωνία, όπου συνηθίζεται η κατανάλωση ωμών ψαριών.
- Ορισμένα Gram (-) ραβδόμορφα βακτήρια με πολική μαστιγιοφορία εκπέμπουν φως (βιοφωταύγεια).

- Τα περισσότερα από τα βακτήρια αυτά έχουν ταξινομηθεί στο γένος *Photobacterium* (αλλά και ορισμένα στελέχη του γένους *Vibrio* εμφανίζουν βιοφωταύγεια).
- Αν και τα *Photobacterium* είναι προαιρετικώς αερόβια, εμφανίζουν βιοφωταύγεια μόνο παρουσία O₂.
- Η εκπομπή κυανοπράσινου φωτός (490nm) παρουσία οξυγόνου και μιας αλειφατικής αλδεΐδης με μεγάλη αλυσίδα (π.χ. δωδεκανάλης) είναι αποτέλεσμα δράσης του ενζύμου **λουσιφεράση** (οξειδάση), σύμφωνα με την αντίδραση:



- Η βιοφωταύγεια είναι αποτέλεσμα ενός ενδιάμεσου μορίου ενεργοποιημένης κατάστασης:



- Το σύστημα παραγωγής φωτός αποτελεί ουσιαστικά μια εναλλακτική οδό ροής ηλεκτρονίων από το FMNH₂ στο O₂ χωρίς την εμπλοκή άλλων φορέων ηλεκτρονίων, όπως κινόνες και κυτοχρώματα.
- Τα βακτήρια που εμφανίζουν βιοφωταύγεια παράγουν λακτόνη ακυλομοσερίνης (**αυτεπαγωγέας**), η οποία συσσωρεύεται στο θρεπτικό μέσο καλλιέργειας.
- Όταν η συγκέντρωσή της φθάσει σε κρίσιμο επίπεδο, προκαλείται η επαγωγή της βιοσύνθεσης της λουσιφεράσης (**αυτεπαγωγή**).
- Τα περισσότερα βακτήρια που εμφανίζουν το φαινόμενο της βιοφωταύγειας είναι θαλάσσια και απαντούν σε συμβίωση με ψάρια.