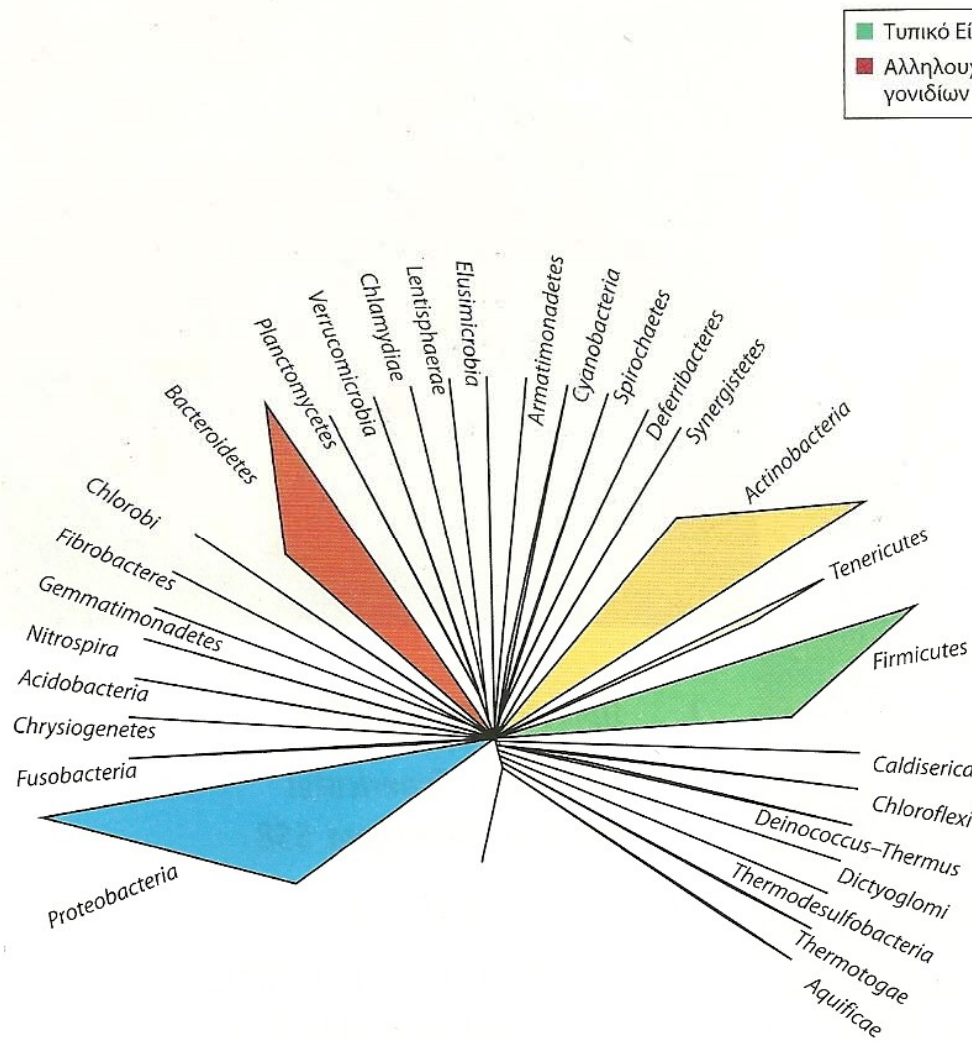
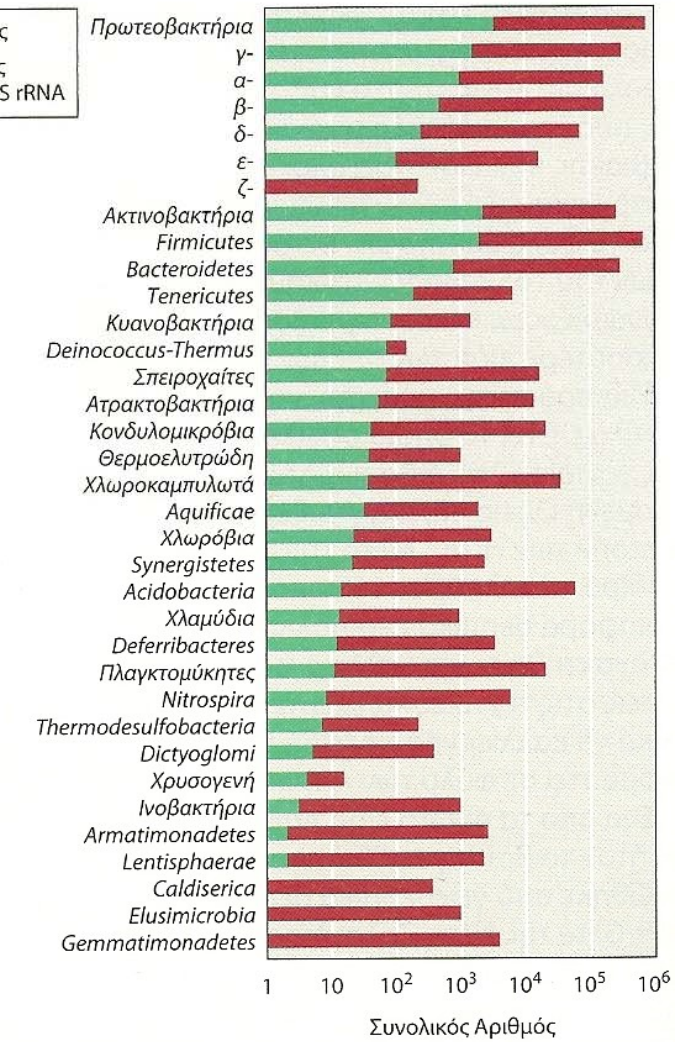


**Φυλογενετική
Βακτηριακή
Ποικιλότητα**



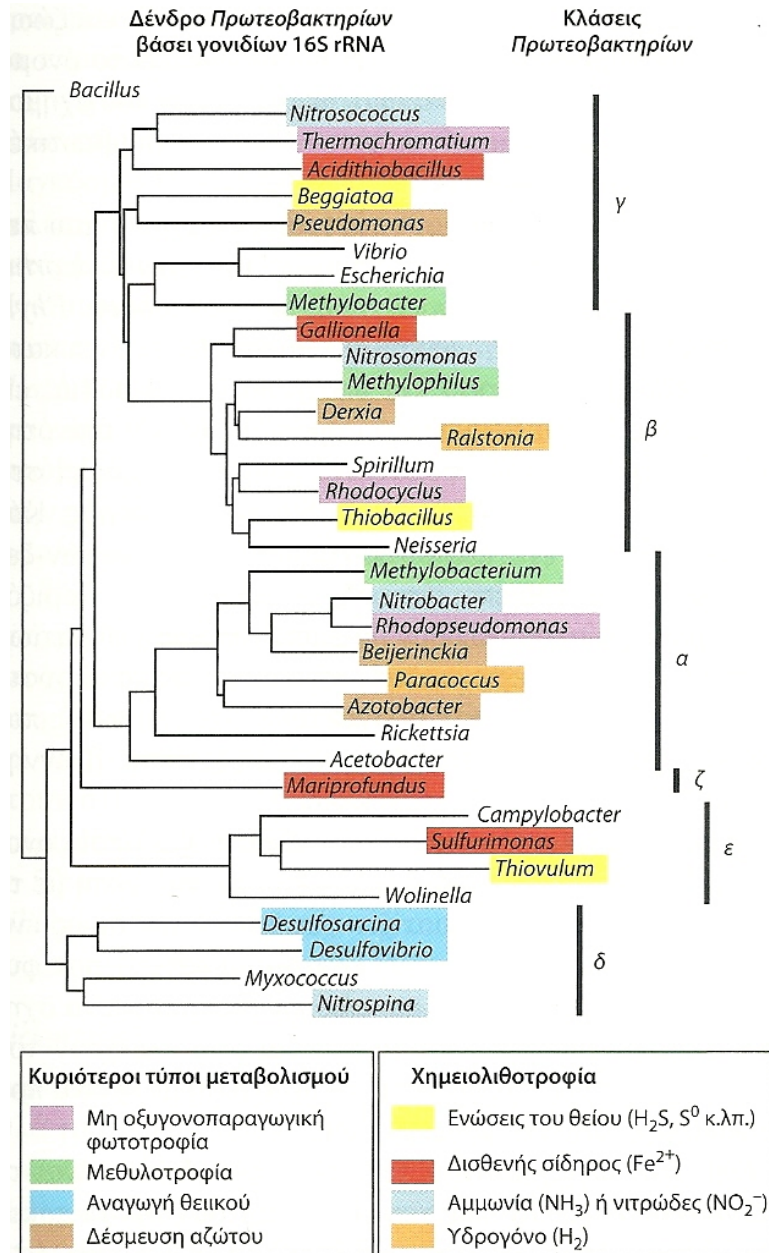
(α) Τα κυριότερα φύλα Βακτηρίων



(β) Αντιπροσωπευτικά είδη που έχουν καλλιεργηθεί σε σύγκριση με φυλοτύπους

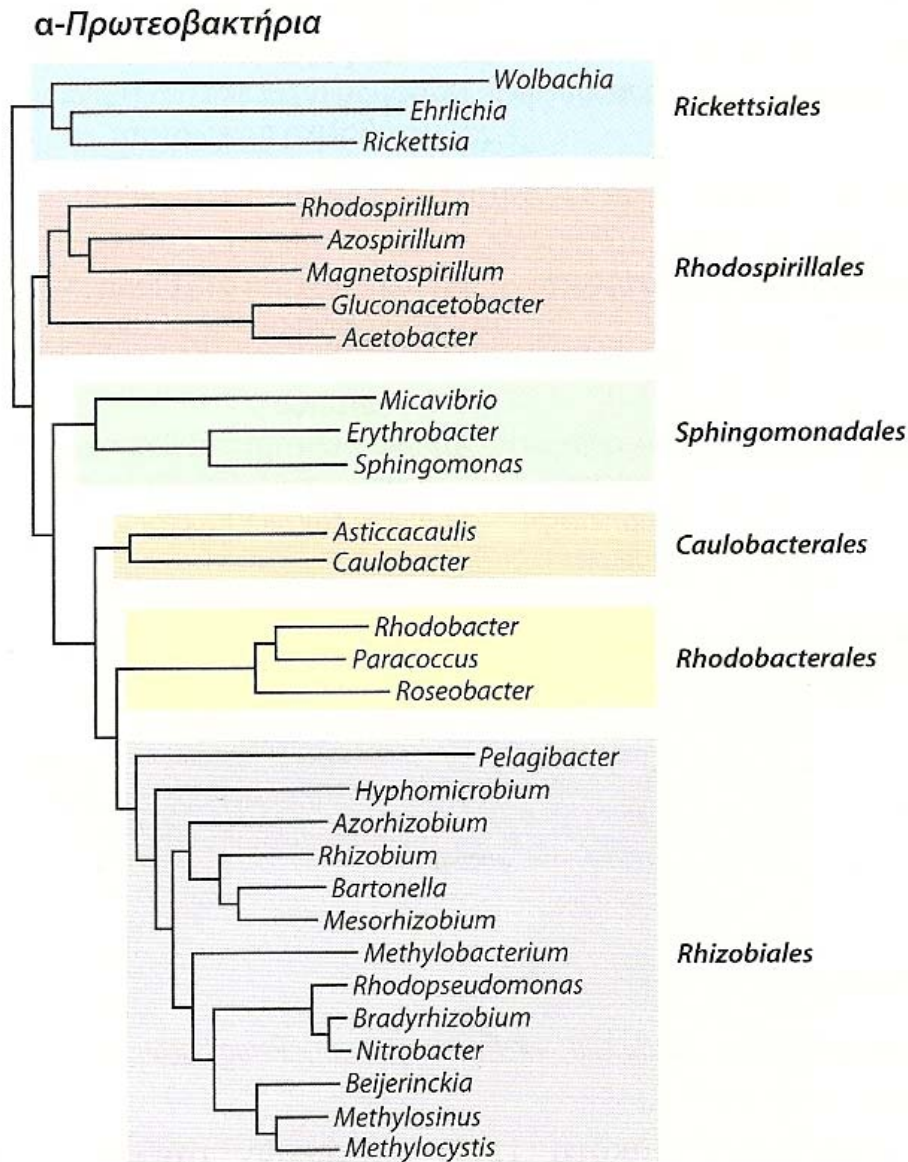
Σχ.207. Κυριότερα φύλα βακτηρίων, βάσει συγκρίσεων αλληλουχιών 16S rRNA. (α) Κύρια φύλα βακτηρίων που διαθέτουν είδη που έχουν καλλιεργηθεί. (β) Αριθμοί ειδών που έχουν καλλιεργηθεί και χαρακτηριστεί (πράσινες ράβδοι) και αριθμοί γνωστών αλληλουχιών γονιδίων 16S rRNA (κόκκινες ράβδοι).

Πρωτεοβακτήρια



Σχ.208. Φυλογενετικό δέντρο και μεταβολικές ιδιότητες σημαντικών γενών πρωτεοβακτηρίων.

α-Πρωτεοβακτήρια

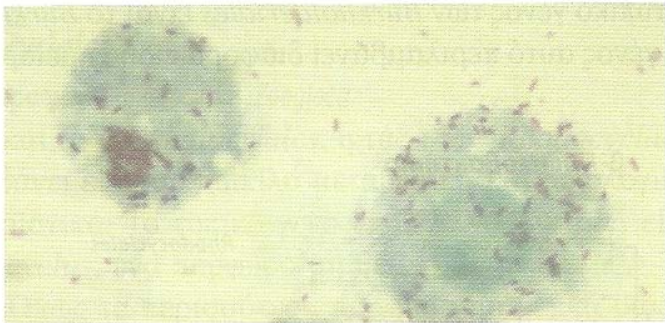


Σχ.209. Οι κυριότερες τάξεις α-Πρωτεοβακτηρίων. Το φυλογενετικό δέντρο βασίστηκε σε αλληλουχίες του 16S rRNA.

Rickettsiales

Κυριότερα γένη: *Rickettsia*, *Wolbachia*

- Μάλλον δεν προκαλούν ασθένειες στους φυσικούς ξενιστές, στα σπονδυλωτά όμως είναι παθογόνα (π.χ. τύφο στον άνθρωπο).
- Έχουν DNA και RNA, κυτταρικό τοίχωμα, και δυνατότητα εκτέλεσης ορισμένων μεταβολικών δραστηριοτήτων.



(α)

Willy Burgdorfer

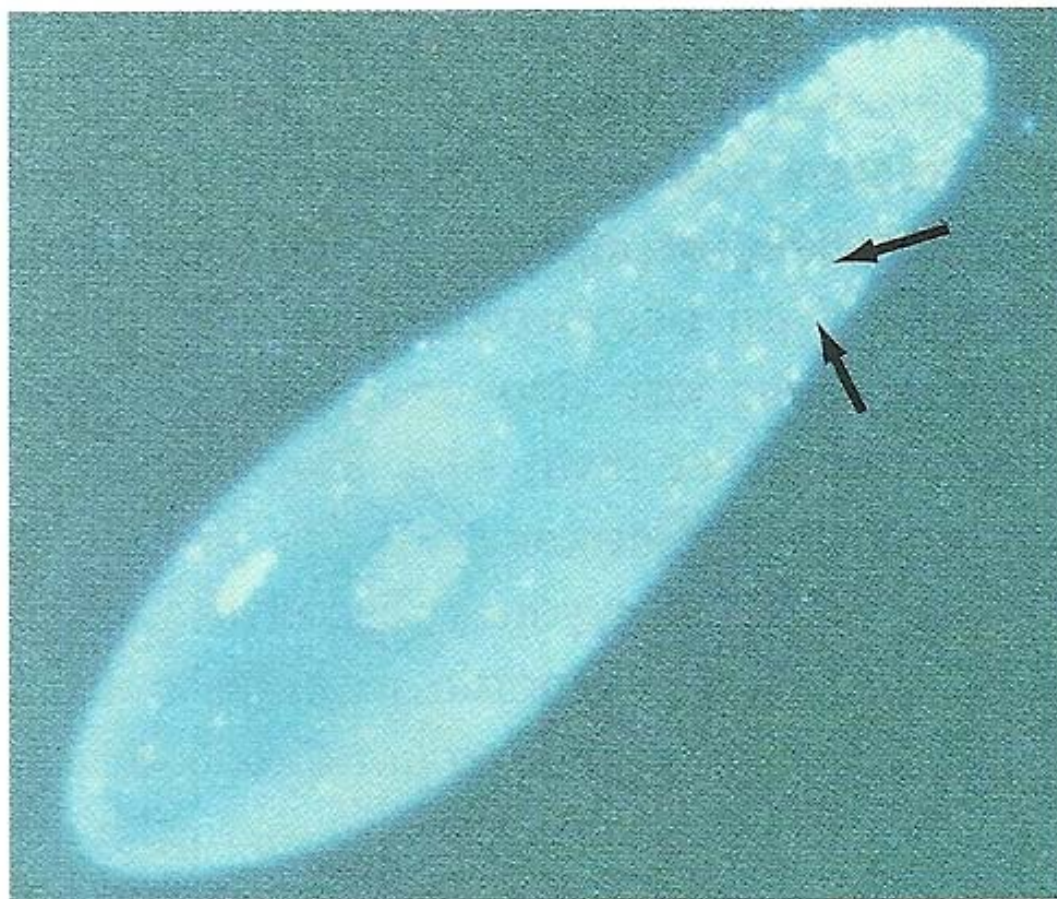


(β)

G. Devauchelle

Σχ.210. Ρικέτσιες που αναπτύσσονται στο εσωτερικό ξενιστικών κυττάρων.
(α) *Rickettsia rickettsii* σε ιστοκαλλιέργεια.
(β) Κύτταρα *Rickettsiella popilliae* στο εσωτερικό ερυθροκυττάρου ξενιστή, του σκαθαριού *Melolontha melolontha*.
Τα βακτήρια αναπτύσσονται μέσα σε χυμοτόπιο στο εσωτερικό κυττάρου-ξενιστή.

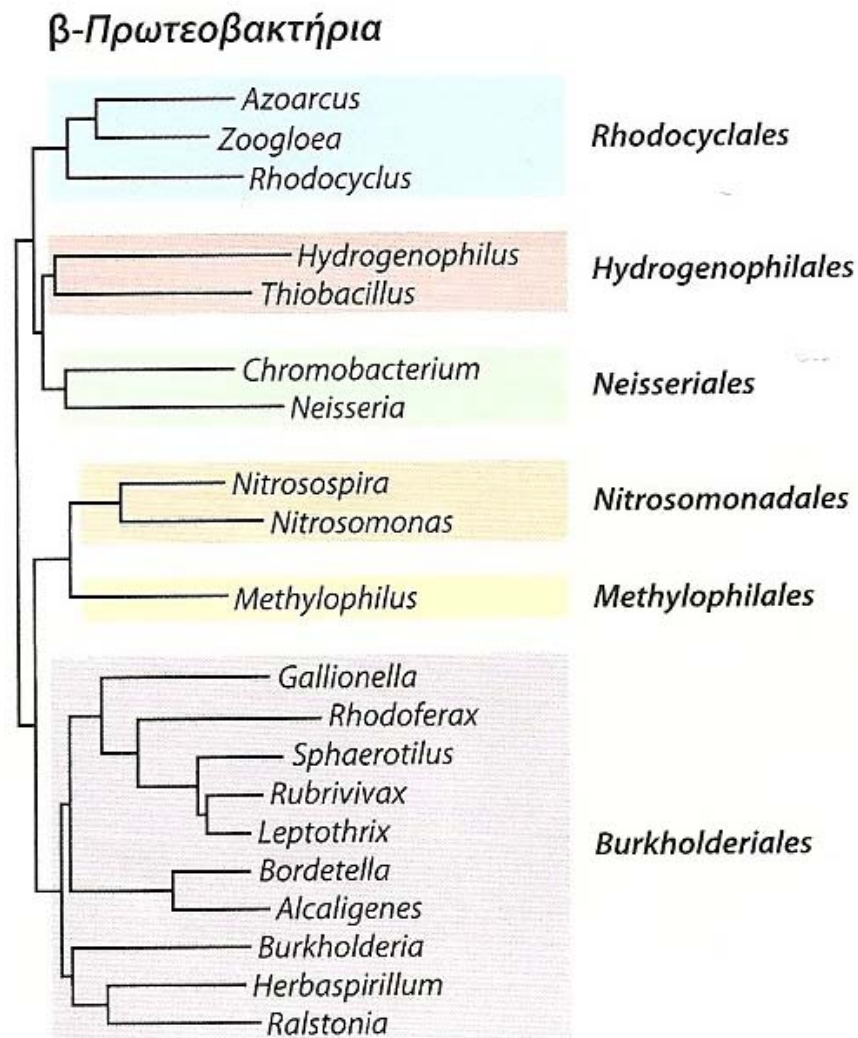
- Το γένος *Wolbachia* περιλαμβάνει είδη ραβδόμορφων πρωτεοβακτηρίων που είναι ενδοκυτταρικά παράσιτα αρθροπόδων εντόμων, δεν προκαλούν όμως ασθένειες σε σπονδυλωτά.
- Έχει φυλογενετική σχέση με τις ρικέτσιες και προκαλεί διάφορα συμπτώματα στους ξενιστές του, όπως παρθενογένεση (ανάπτυξη μη γονιμοποιημένων αυγών), θανάτωση των αρρένων, και μετατροπή των αρρένων εντόμων σε θήλεα.
- Σε διάφορα είδη σφηκών, οι άρρενες κανονικά γεννιούνται από μη γονιμοποιημένα αυγά (περιέχουν 1 σειρά χρωμοσωμάτων), ενώ τα θήλεα από γονιμοποιημένα αυγά (περιέχουν 2 σειρές χρωμοσωμάτων).
- Στα μολυσμένα με *Wolbachia* αυγά, προκαλείται με κάποιο τρόπο διπλασιασμός του αριθμού των χρωμοσωμάτων, με αποτέλεσμα την παραγωγή μόνο θήλεων.



Richard Stouthamer and Merijn Salverda

Σχ.211. *Wolbachia*. Μικροφωτογραφία αυγού της παρασιτοειδούς σφήκας *Trichogramma kaykai*, μολυσμένου με *Wolbachia pipientis*, το οποίο επάγει παρθενογένεση. Τα κύτταρα του *W. pipientis* βρίσκονται κυρίως στο στενό άκρο του αυγού.

β-Πρωτεοβακτήρια

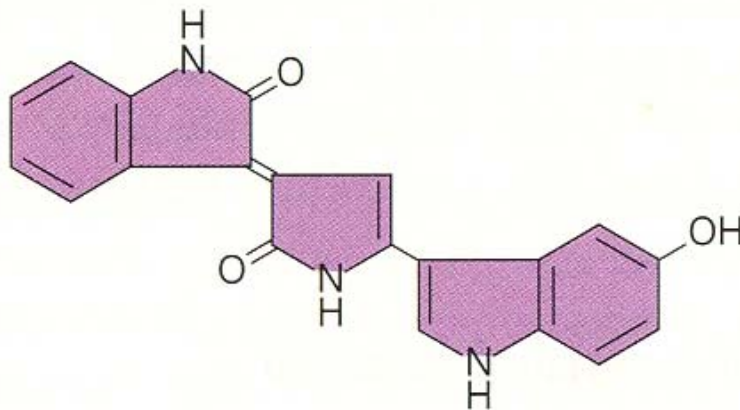


Σχ.212. Οι κυριότερες τάξεις β-Πρωτεοβακτηρίων. Το φυλογενετικό δέντρο βασίστηκε σε αλληλουχίες του 16S rRNA.

Neisseriales

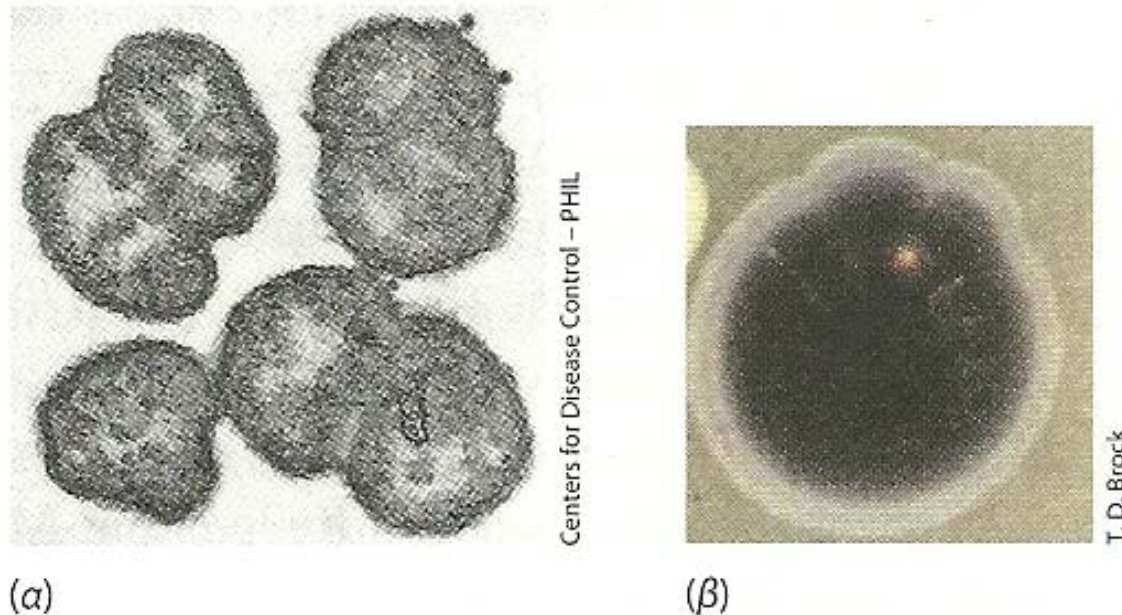
Κυριότερα γένη: *Neisseria*, *Chromobacterium*

- Τα κύτταρα του γένους *Neisseria* είναι αποκλειστικά κόκκοι και περιλαμβάνει παθογόνους του ανθρώπου (προκαλούν γονόρροια, μηνιγγίτιδα, κλπ).
- Το *Chromobacterium* είναι φυλογενετικά στενός συγγενής του *Neisseria*, αλλά είναι ραβδόμορφο.
- Το *C. violaceum* έχει πορφυρό χρώμα, το οποίο οφείλεται στην χρωστική **βιολασεΐνη**, ένωση αδιάλυτη στο νερό, με αντιμικροβιακές και αντιοξειδωτικές ιδιότητες, η οποία παράγεται μόνο σε θρεπτικά μέσα που περιέχουν τρυπτοφάνη.



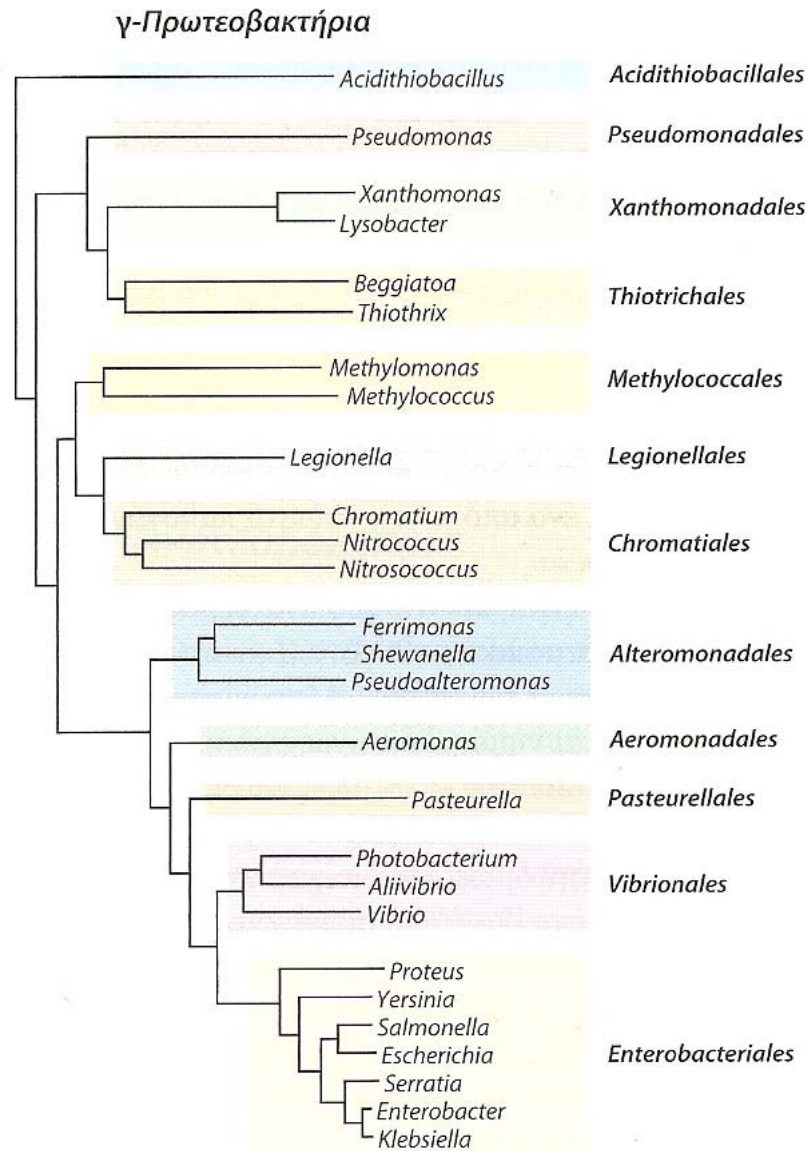
Σχ.213. Η βιολασεΐνη.

- Το *C. violaceum* είναι προαιρετικά αερόβιο, αναπτύσσεται ζυμωτικά με σάκχαρα και αεροβίως με αρκετές πηγές άνθρακα.
- Απαντά στο έδαφος και στο νερό και περιστασιακά σε πυώδη τραύματα ανθρώπων και ζώων.



Σχ.214. *Neisseria* και *Chromobacterium*. (α) Τυπική διάταξη κυττάρων *Neisseria gonorrhoeae* σε διπλούς κόκκους. (β) Αποικία *Chromobacterium violaceum*.

γ-Πρωτεοβακτήρια



Σχ.215. Οι κυριότερες τάξεις γ-Πρωτεοβακτηρίων. Το φυλογενετικό δέντρο βασίστηκε σε αλληλουχίες του 16S rRNA.

γ-Πρωτεοβακτήρια: *Enterobacteriales*

Κυριότερα γένη: *Enterobacter*, *Escherichia*, *Klebsiella*, *Proteus*, *Salmonella*, *Serratia*, *Shigella*

- Αποτελούν μια σχετικά ομοιογενή φυλογενετική ομάδα γ-πρωτεοβακτηρίων.
- Είναι Gram (-), μη σποριωτικά, ραβδόμορφα, ακίνητα ή αυτοκινούμενα με περίτριχα μαστίγια, προαιρετικώς αερόβια, αρνητικά στην οξειδάση.
- Έχουν σχετικά απλές διατροφικές απαιτήσεις και εκτελούν ζύμωση σακχάρων σχηματίζοντας ποικιλία τελικών προϊόντων.
- Σε αναερόβιες συνθήκες, η ενέργεια προέρχεται από ζύμωση σακχάρων, ενώ σε αερόβιες από την οξειδωτική αναπνοή.
- Η ζύμωση των σακχάρων γίνεται μέσω του μεταβολικού μονοπατιού *Embden-Meyerhof*.

- Ένα από τα κύρια ταξινομικά χαρακτηριστικά για τον διαχωρισμό των διαφόρων γενών εντερικών βακτηρίων είναι ο τύπος και οι αναλογίες των προϊόντων ζύμωσης που παράγονται κατά την αναερόβια ζύμωση της γλυκόζης.

- Αναγνωρίζονται δύο κύριοι μηχανισμοί:

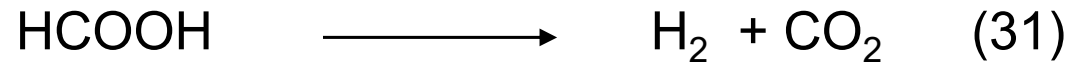
1. Η **μικτή οξεογόνος ζύμωση**, και

2. Η **ζύμωση της 2,3-βουτανεδιόλης**.

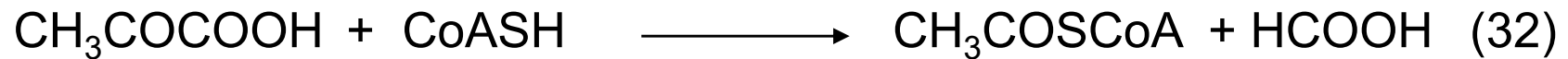
- Κατά τη μικτή οξεογόνο ζύμωση σχηματίζονται σημαντικές ποσότητες 3 οξέων (οξικού, γαλακτικού και ηλεκτρικού), αιθανόλης, CO₂ και H₂, αλλά όχι 2,3-βουτανεδιόλη.

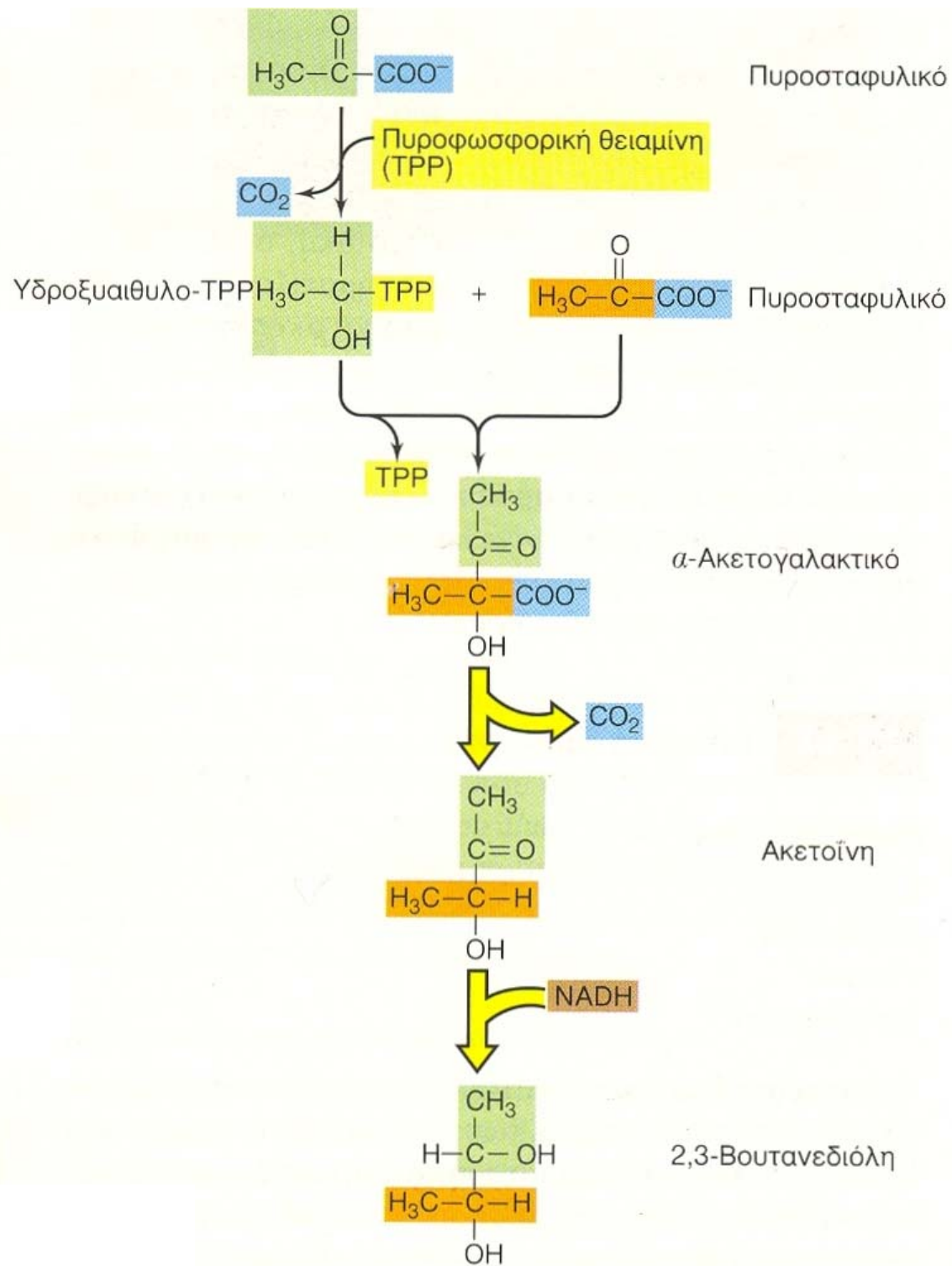
- Κατά τη ζύμωση της 2,3-βουτανεδιόλης σχηματίζονται μικρότερες ποσότητες οξέων, ενώ τα κύρια προϊόντα είναι 2,3-βουτανεδιόλη, αιθανόλη, CO₂ και H₂.

- Από τη μικτή οξεογόνος ζύμωση παράγονται ίσες ποσότητες CO₂ και H₂, ενώ κατά τη ζύμωση της 2,3-βουτανεδιόλης παράγεται σημαντικά περισσότερο CO₂ από H₂, καθώς τα βακτήρια της μικτής οξεογόνου ζύμωσης παράγουν CO₂ μόνο από μυρμηκικό οξύ μέσω της **υδρογονολυάσης του μηρμηκικού**:



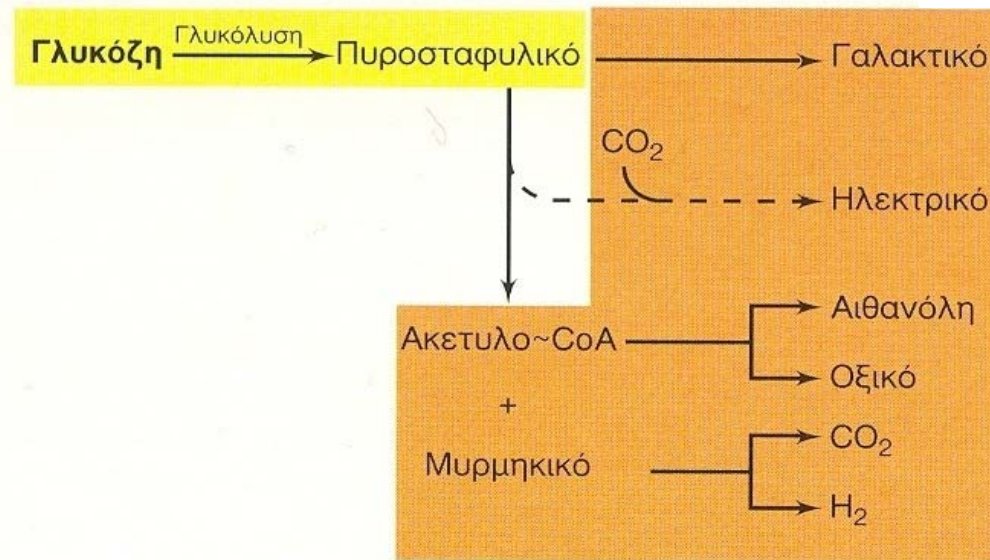
- Το μυρμηκικό σχηματίζεται από το πυροσταφυλικό:



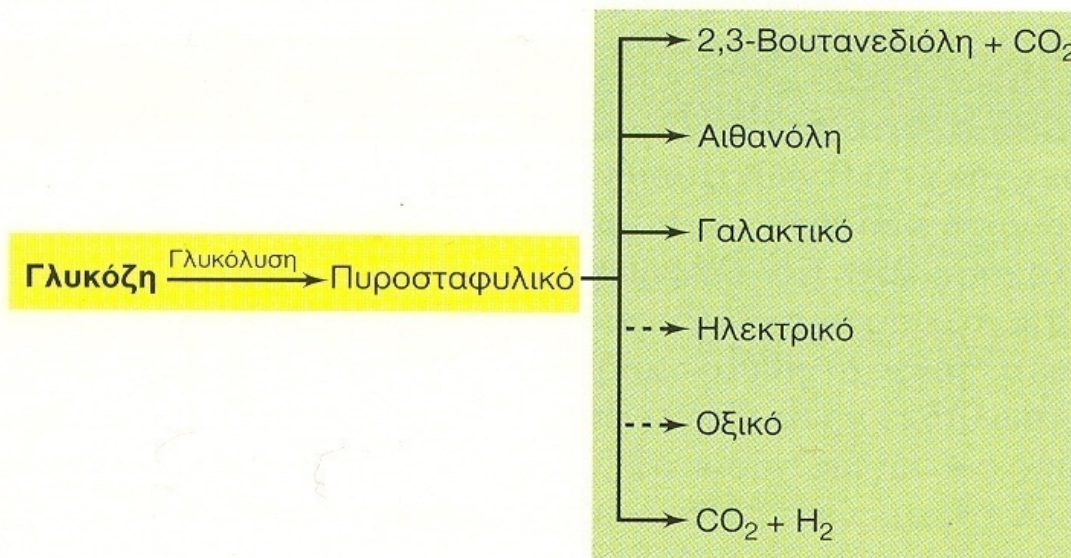


Σχ.216. Η βιοχημική οδός σχηματισμού 2,3-βουτανεδιόλης.

(α) Μικτή οξεογόνος ζύμωση (π.χ. *Escherichia coli*)



(β) Ζύμωση της βουτανεδιόλης (π.χ. *Enterobacter*)



Σχ.217. Εντερικές ζυμώσεις:
 (α) Μικτή οξεογόνος ζύμωση.
 (β) Ζύμωση 2,3-βουτανεδιόλης.

Βακτήρια μικτής οξειδωτικής ζύμωσης: *Escherichia*, *Salmonella*, *Shigella*, *Proteus*

Escherichia

- Μέλη του γένους *Escherichia* είναι κάτοικοι του εντερικού συστήματος του ανθρώπου και των θερμόαιμων ζώων.
- Παίζει σημαντικό ρόλο στη θρέψη, συνθέτοντας βιταμίνες (ιδιαίτερα βιταμίνη Κ) και βοηθά στην κατανάλωση O_2 , καθιστώντας ανοξικό το παχύ έντερο.
- Ορισμένα στελέχη είναι παθογόνα (συγκεκριμένα στελέχη σχηματίζουν αντιγόνο Κ που διευκολύνει στην πρόσδεση και στον αποικισμό του λεπτού εντέρου, ενώ άλλα παράγουν εντεροτοξίνη υπεύθυνη για συμπτώματα διάρροιας).

Salmonella

- Τα μέλη του γένους *Salmonella* χαρακτηρίζονται ανοσολογικά βάσει 3 αντιγόνων της κυτταρικής επιφάνειας:

1. **Αντιγόνα O.** Είναι πολυσακχαρίτες των λιποπολυσακχαριτών του εξωτερικού στρώματος του κυτταρικού τοιχώματος.

2. **Αντιγόνα Vi.** Είναι πολυσακχαρίτες της κάψουλας.

3. **Αντιγόνα H.** Είναι πρωτεΐνες των μαστιγίων.

Shigella

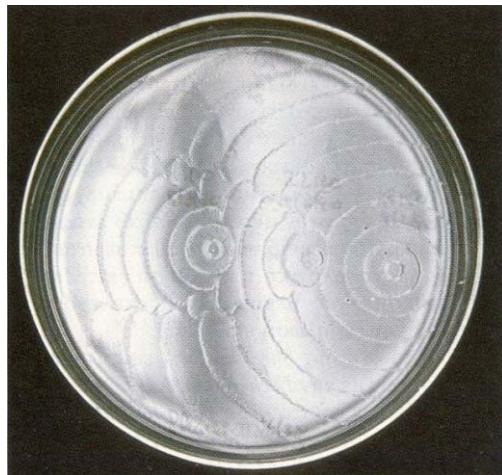
- Τα είδη του γένους ***Shigella*** είναι επίσης γενετικά στενοί συγγενείς με το γένος *Escherichia*.

- Το γένος *Shigella* είναι κοινό παθογόνο του ανθρώπου, το οποίο προκαλεί σοβαρή γαστρεντερίτιδα (**βακτηριακή δυσεντερία**).

- Το *Shigella dysenteriae* μεταδίδεται μέσω της τροφής και του νερού.

Proteus

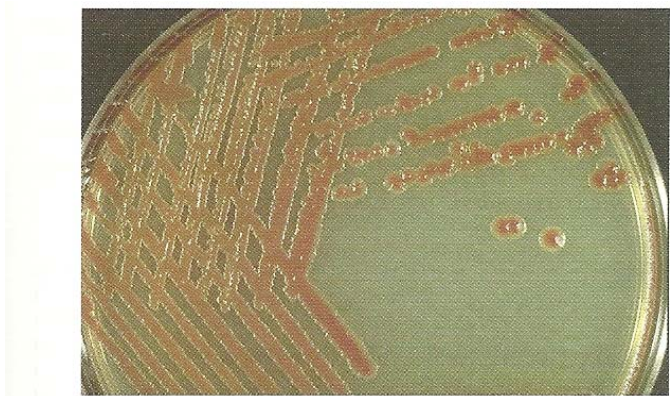
- Χαρακτηρίζεται από έντονη αυτοκινησία.
- Έχουν υψηλή πρωτεολυτική δραστικότητα και υδρολύουν την ουρία (ένζυμο **ουριάση**).
- Είναι συνήθης αιτιολογικός παράγοντας λοιμώξεων του ουροποιητικού συστήματος του ανθρώπου.
- Τα περισσότερα μέλη είναι ιδιαίτερα ευκίνητα και καλύπτουν ολόκληρη την επιφάνεια των τριβλίων (**κατάκλυση**).
- Τα κύτταρα στα άκρα της αναπτυσσόμενης αποικίας είναι κινητικότερα από εκείνα στο κέντρο της.



Σχ.218. Κατάκλυση στο γένος *Proteus*.

Ζυμωτές 2,3-βουτανεδιόλης: *Enterobacter*, *Klebsiella*, *Serratia*

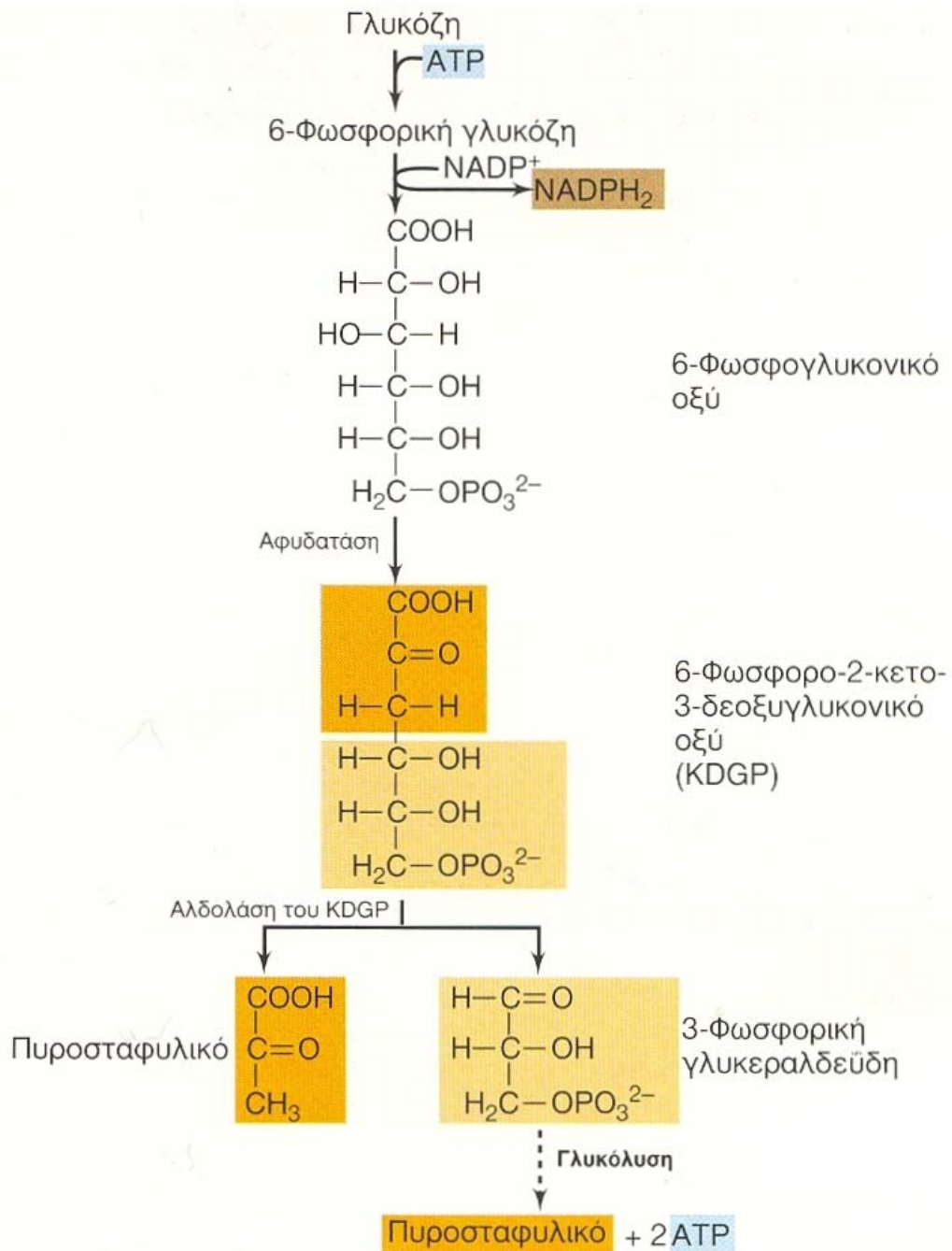
- Εκτελούν ζύμωση 2,3-βουτανεδιόλης.
- Το *Enterobacter aerogenes* συναντάται στο έδαφος, στα νερά και μερικές φορές στο πεπτικό σύστημα των ζώων.
- Το γένος *Serratia* σχηματίζει ερυθρές χρωστικές (**προδιγιοσίνες**) που περιέχουν πυρρόλιο, κατά τη στάσιμη φάση ανάπτυξης, ως δευτερογενείς μεταβολίτες.
- Αν και ο δακτύλιος πυρρολίου απαντά σε χρωστικές που εμπλέκονται στη μεταφορά ενέργειας (πορφυρίνες, χλωροφύλλες, κλπ), δεν υπάρχουν ενδείξεις ότι οι προδιγιοσίνες παίζουν ρόλο στη μεταφορά ενέργειας.
- Αντίθετα, η ακριβής λειτουργία τους παραμένει άγνωστη.



Σχ.219. Αποικίες *Serratia marcescens*.

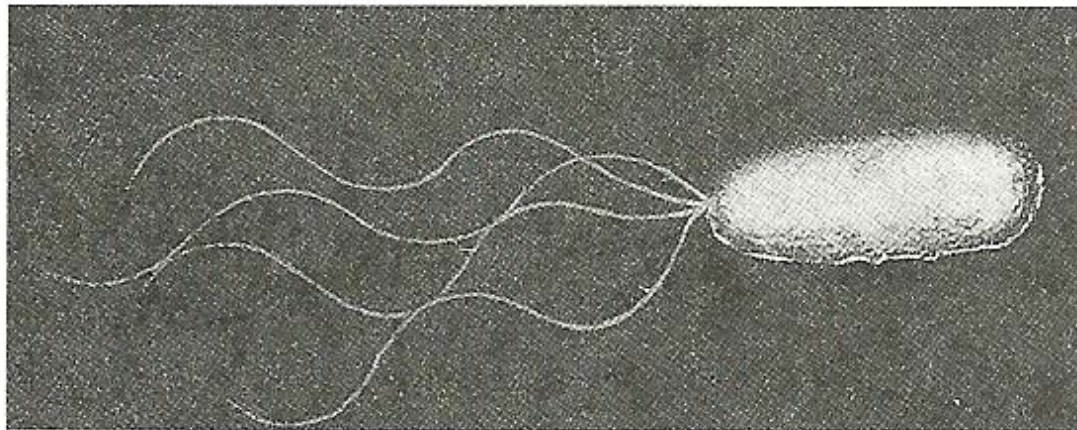
γ-Πρωτεοβακτήρια: *Pseudomonadales*

- Οι ψευδομονάδες είναι ευθύγραμμα ή κεκαμμένα ραβδόμορφα βακτήρια, όχι όμως δονακιοειδή.
- Κύρια χαρακτηριστικά ταυτοποίησης των ψευδομονάδων είναι η θετική δοκιμή οξειδάσης (χρησιμοποιείται για διάκριση από τα εντερικά βακτήρια).
- Έχουν πολύ απλές διατροφικές απαιτήσεις, αναπτύσσονται χημειοοργανοτροφικά σε ουδέτερο pH και σε μεσόφιλο εύρος θερμοκρασιών.
- Πολλά είδη μπορούν να χρησιμοποιούν ποικιλία οργανικών ενώσεων ως πηγή άνθρακα και ενέργειας.
- Εμφανίζουν αερόβιο μεταβολισμό, σπάνια έως καθόλου ζυμωτικό, αν και ορισμένα είδη αναπτύσσονται αναερόβια χρησιμοποιώντας NO_3^- ως ηλεκτρονιοδέκτη.
- Πολλές ψευδομονάδες [καθώς και άλλα Gram (-) βακτήρια] μεταβολίζουν την γλυκόζη μέσω της οδού **Entner-Doudoroff**.



Σχ.220. Το μεταβολικό μονοπάτι *Entner-Doudoroff*.

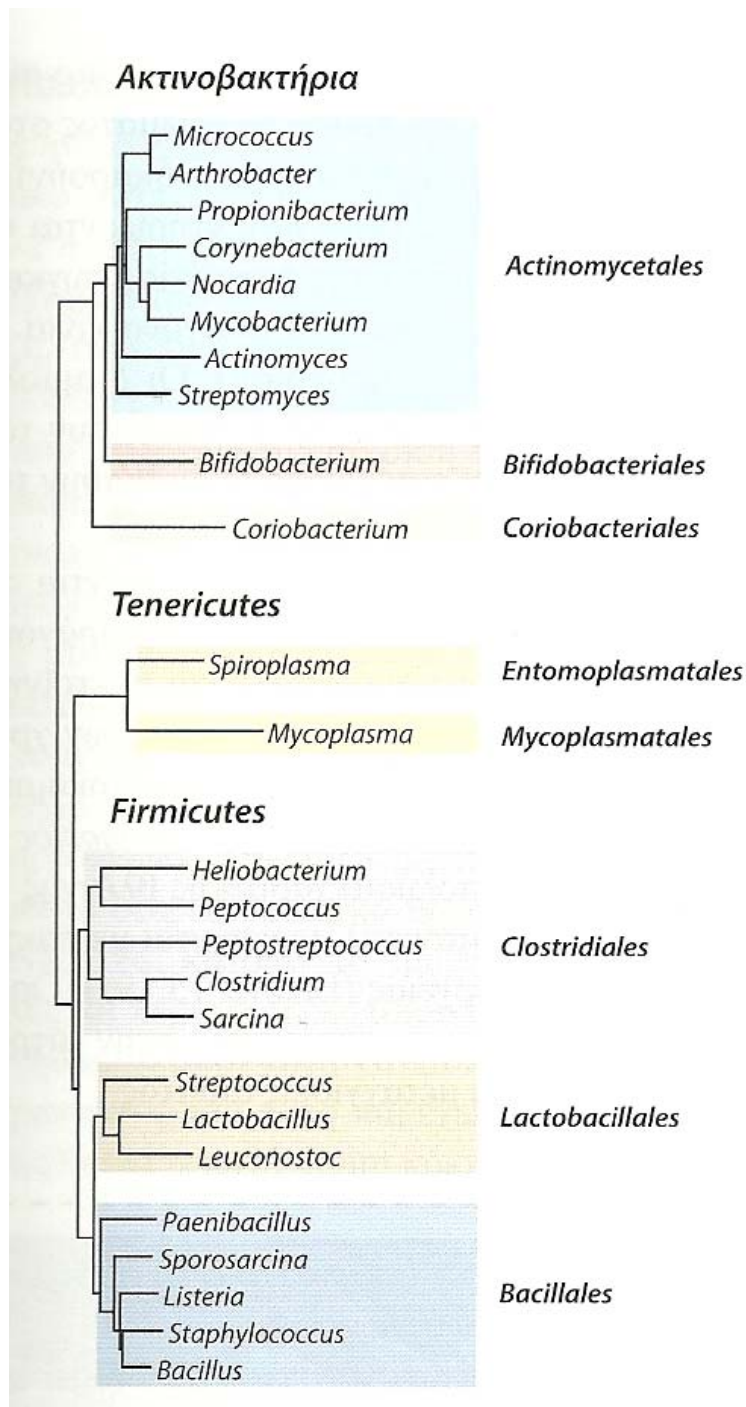
- Οι ψευδομονάδες απαντούν στο έδαφος και στο νερό και πιθανότατα είναι υπεύθυνες για την αποικοδόμηση πολλών διαλυτών ενώσεων που προέρχονται από τη διάσπαση φυτικής και ζωικής ύλης σε οξυγονούχα ενδιαιτήματα, ενώ πολλά είδη είναι παθογόνα.



Arthur Kelman

Σχ.221. *Pseudomonas*.

Firmicutes, Tenericutes και Ακτινοβακτήρια

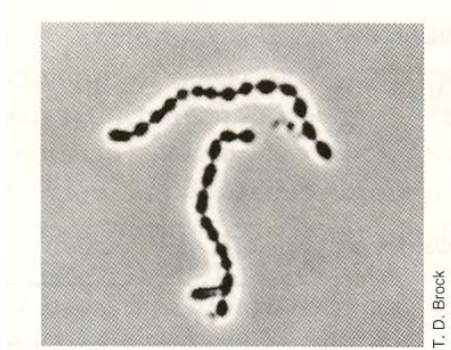


Σχ.222. Οι κυριότερες τάξεις Gram (+) βακτηρίων και συγγενών τους (με βάση την αλληλουχία 16S rRNA).

Firmicutes-Lactobacillales

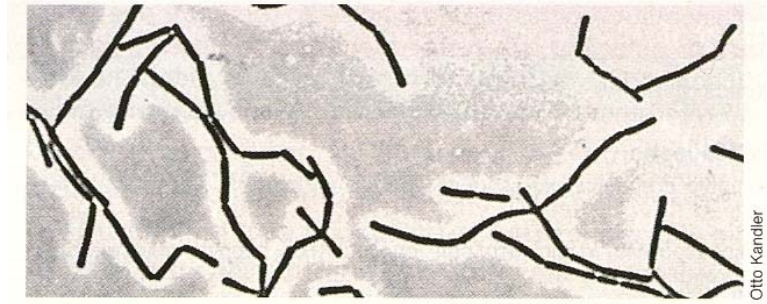
Κυριότερα γένη: *Lactobacillus*, *Streptococcus*

- Είναι Gram (+) βάκιλλοι και κόκκοι, χωρίς ικανότητα μετακίνησης, οι οποίοι παράγουν γαλακτικό οξύ ως κύριο ή μοναδικό προϊόν ζύμωσης.
- Είναι προαιρετικά αναερόβιοι και **αρνητικά** ως προς την **καταλάση**.
- Η απουσία της καταλάσης αποδεικνύεται εύκολα με τον μη σχηματισμό O₂.
- Τα γαλακτικά βακτήρια δεν μπορούν να συνθέσουν αίμη και επομένως δεν έχουν συστήματα μεταφοράς ηλεκτρονίων.
- Η αδυναμία τους αυτή είναι αποτέλεσμα περιορισμένης βιοσυνθετικής ικανότητας.
- Για την ανάπτυξή τους απαιτούν πλήθος αυξητικών παραγόντων (βιταμίνες B και πλήθος αμινοξέων).



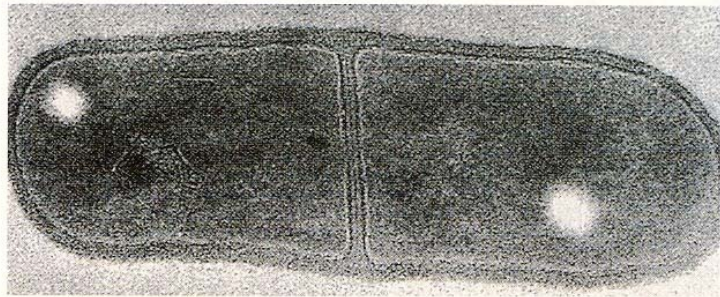
A

T. D. Brock



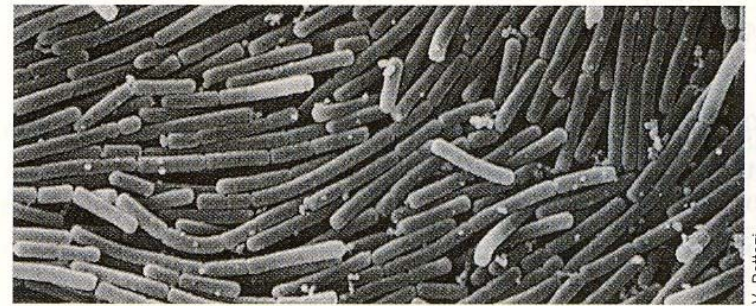
B

Otto Kandler



Γ

Otto Kandler

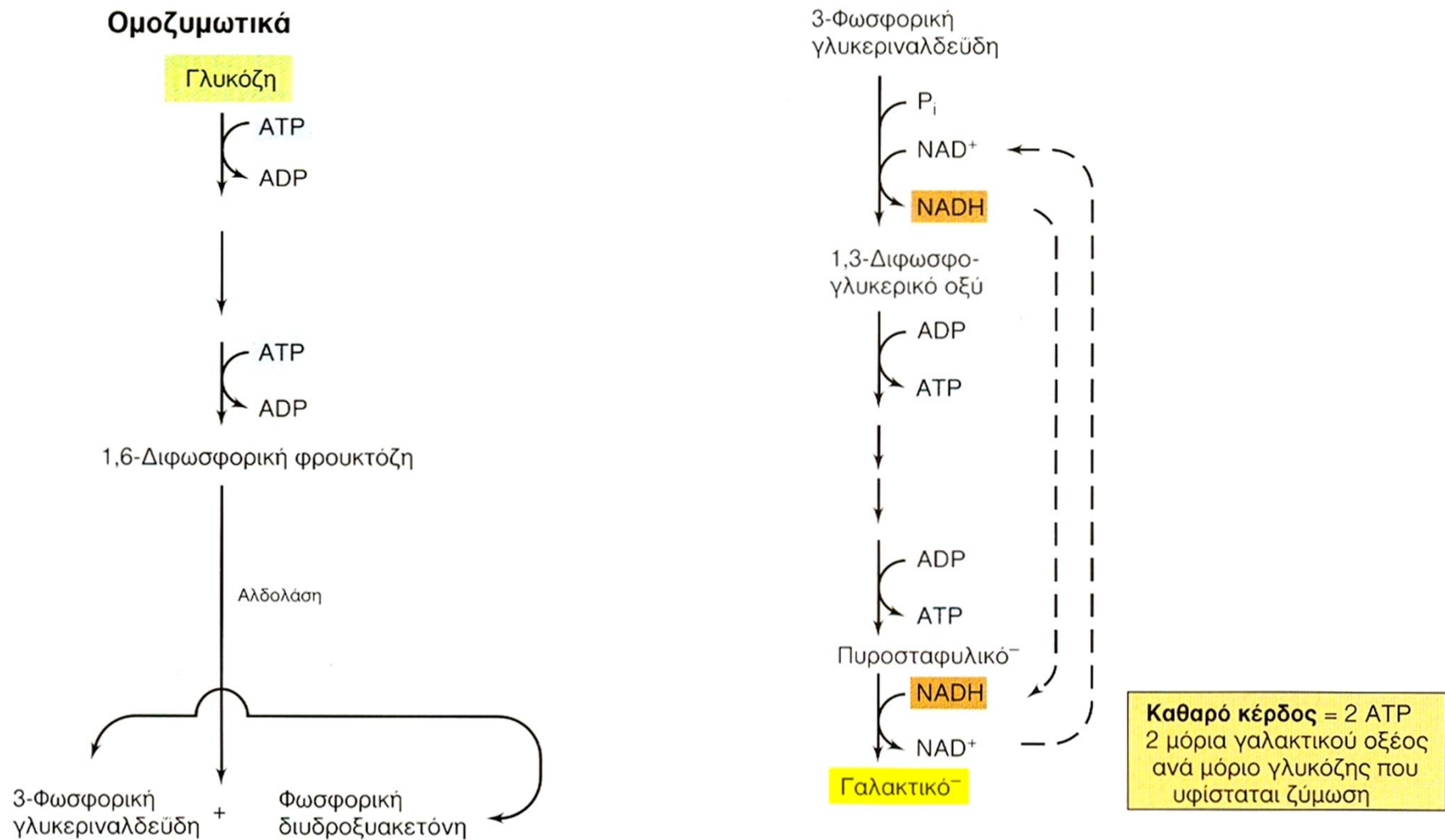


Δ

V. Bottazi

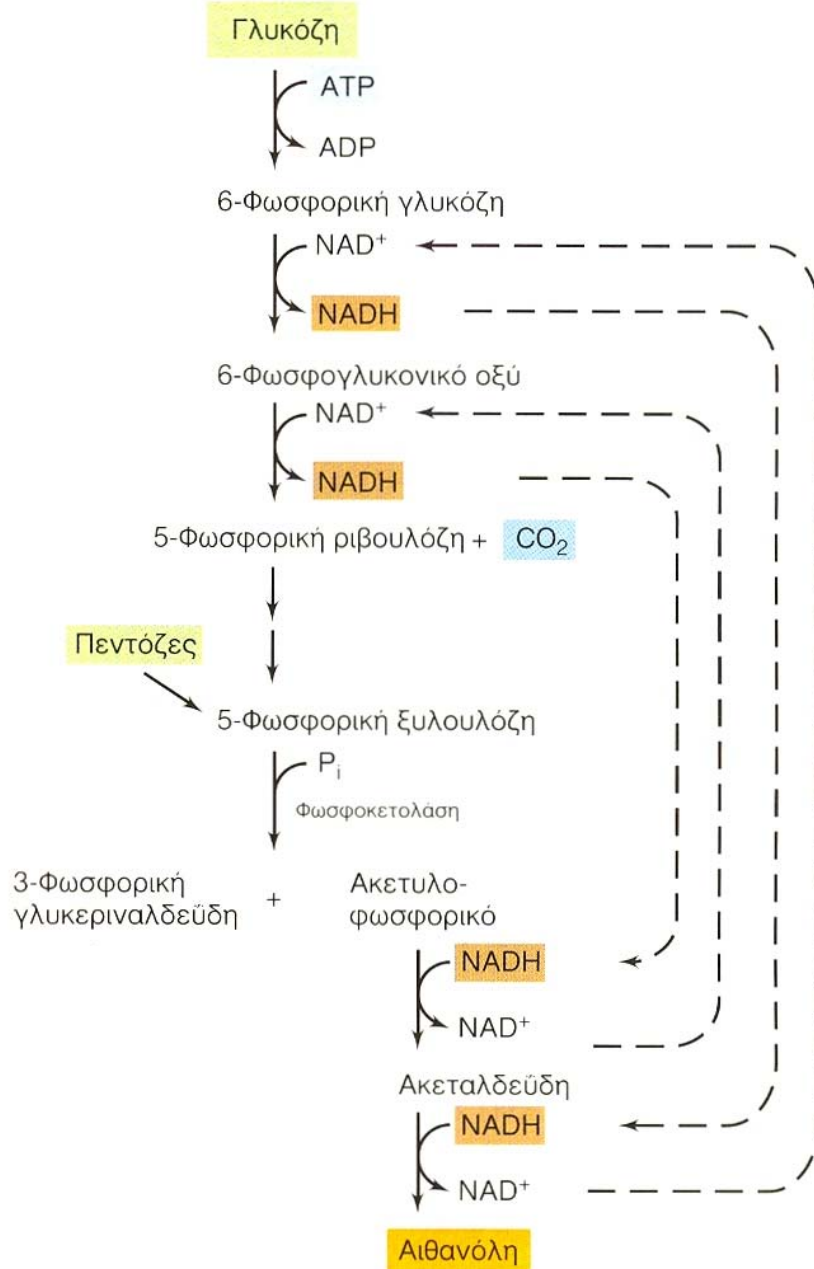
Σχ.223. Γαλακτικά βακτήρια. A: *Streptococcus lactis*, B: *Lactobacillus acidophilus*,
Γ: *Lactobacillus brevis*, Δ: *Lactobacillus delbrueckii*.

- Αναπτύσσονται συνήθως σε θρεπτικά υποστρώματα που περιέχουν εκχυλίσματα ζύμης ή προϊόντα πέψης φυτικών ή ζωικών ιστών.
- Από βιοχημικής άποψης, τα γαλακτικά βακτήρια διακρίνονται σε δύο ομάδες:
 1. Στα **ομοζυμωτικά**, τα οποία μετατρέπουν τη γλυκόζη αποκλειστικά σε **γαλακτικό οξύ**, και
 2. Στα **ετεροζυμωτικά**, τα οποία μετατρέπουν τη γλυκόζη σε **γαλακτικό οξύ**, **αιθανόλη** και **CO₂**.
- Τα ετεροζυμωτικά αναγνωρίζονται από την παραγωγή CO₂ στην καλλιέργεια.
- Η διαφορά μεταξύ ομοζυμωτικών και ετεροζυμωτικών βακτηρίων οφείλεται στο γεγονός ότι στα ετεροζυμωτικά απουσιάζει η **αλδολάση** από την γλυκόλυση.

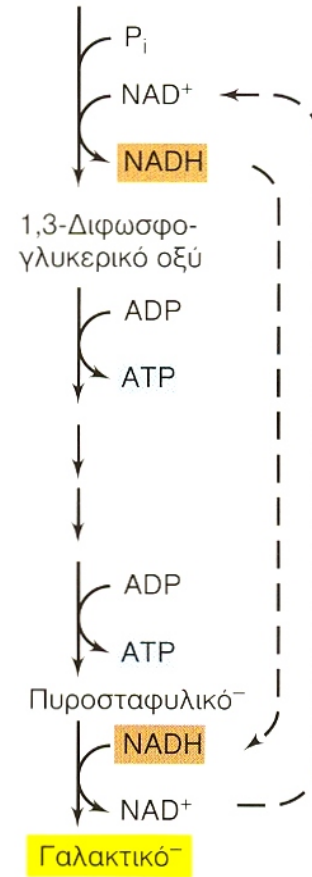


Σχ.224. Ομοζυμωτική ζύμωση.

Ετεροζυμωτικά

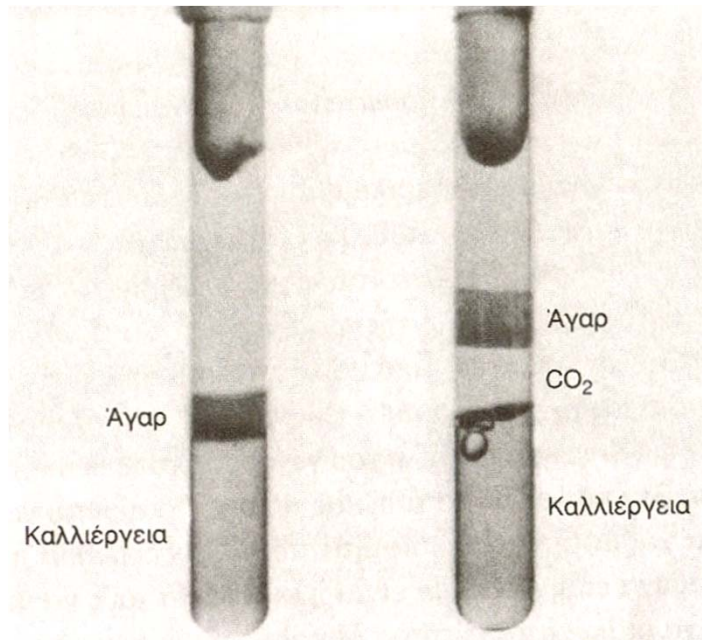


3-Φωσφορική γλυκεριναλδεΐδη



Καθαρό κέρδος = 1 ATP
 (1 γαλακτικό + 1 αιθανόλη + 1 CO₂)
 ανά μόριο γλυκόζης που υφίσταται ζύμωση. Ήσσονα προϊόντα (οξικό, μυρμηκικό, γλυκερίνη) από εναλλακτικές οδούς

Σχ.225. Ετεροζυμωτική ζύμωση.



Σχ.226. Διάκριση μεταξύ ομοζυμωτικών και ετεροζυμωτικών βακτηρίων μέσω παραγωγής CO₂.

- Τα γαλακτικά βακτήρια συναντώνται:

1. Στο γάλα και σε προϊόντα γάλακτος, όπου εισχωρούν από την αγελάδα,
2. Σε διάφορα φυτά, όπου αναπτύσσονται με την κατανάλωση θρεπτικών συστατικών που ελευθερώνονται μετά τον θάνατο των φυτών και την αποσύνθεση των ιστών τους, και
3. Αποτελούν μέρος της κανονικής χλωρίδας του οργανισμού των ζώων (απαντώνται στον ρινοφάρυγγα, στην πεπτική κοιλότητα, στο έντερο, κλπ).

Πίνακας 1. Διάφορα οξυγαλακτικά βακτήρια.

Γένος	Σχήμα και διάταξη κυττάρων	Ζύμωση
<i>Streptococcus</i>	Κόκκοι σε αλυσίδες	Ομοζυμωτικό
<i>Leuconostoc</i>	Κόκκοι σε αλυσίδες	Ετεροζυμωτικό
<i>Pediococcus</i>	Κόκκοι σε τετράδες	Ομοζυμωτικό
<i>Lactobacillus</i>	(1) Ραβδόμορφα, συνήθως σε αλυσίδες (2) Ραβδόμορφα, συνήθως σε αλυσίδες	Ομοζυμωτικό Ετεροζυμωτικό
<i>Enterococcus</i>	Κόκκοι σε αλυσίδες	Ομοζυμωτικό
<i>Lactococcus</i>	Κόκκοι σε αλυσίδες	Ομοζυμωτικό

- Οι **γαλακτοβάκιλλοι** (*Lactobacillus*) είναι τυπικά ραβδόμορφα βακτήρια.
- Τα περισσότερα είδη είναι ομοζυμωτικά, υπάρχουν όμως και ετεροζυμωτικά.
- Είναι συνήθως ανθεκτικότεροι σε όξινα περιβάλλοντα από τα άλλα οξυγαλακτικά βακτήρια (αναπτύσσονται σε τιμές pH έως και 4).
- Χρησιμοποιούνται στην παραγωγή γαλακτοκομικών προϊόντων και είναι σπάνια, έως καθόλου παθογόνοι.

- Ορισμένα μέλη του γένους ***Streptococcus*** είναι παθογόνα του ανθρώπου και των ζώων.

- Για να διαχωρίζονται οι στρεπτόκοκκοι που δεν είναι εν γένει παθογόνοι από τους παθογόνους του ανθρώπου, έχουν αναγνωρισθεί 3 είδη:

1. Στρεπτόκοκκοι (*Streptococcus*),

2. Λακτόκοκκοι (*Lactococcus*), και

3. Εντερόκοκκοι (*Enterococcus*).

- Οι **στρεπτόκοκκοι** διαιρούνται σε 2 ομάδες συγγενικών ειδών:

- 1) Υποομάδα πυογόνων (χαρακτηριστικό είδος το *S. pyogenes* που αποτελεί αιτιολογικό παράγοντα λοιμώξεων του λαιμού), και

- 2) Υποομάδα *viridans* (χαρακτηριστικό είδος το *S. mutans* που αποτελεί αιτιολογικό παράγοντα οδοντικής τερηδόνας).

- Είδη που συνθέτουν τους μολυσματικούς παράγοντες στρεπτολυσίνη O ή S σχηματίζουν αποικίες πλήρους αιμόλυσης ερυθροκυττάρων σε τρυβλία άγαρ-αίματος (**αιμόλυση β**).
- Η αιμολυσίνη β αποτελεί διαγνωστική δοκιμασία των πυογόνων στρεπτόκοκκων.
- Οι στρεπτόκοκκοι της ομάδας *viridans* προκαλούν ατελή αιμόλυση στο άγαρ-αίματος, η οποία οδηγεί στην εμφάνιση πράσινου χρώματος κάτω από τις αποικίες.
- Οι στρεπτόκοκκοι διαιρούνται σε ανοσολογικές ομάδες (A, B, C, D, F, G, H) βάσει παρουσίας υδατανθρακικών αντιγόνων.
- Οι β-αιμολυτικοί στρεπτόκοκκοι του ανθρώπου συνήθως διαθέτουν το αντιγόνο της ομάδας A, ενώ οι εντερόκοκκοι το αντιγόνο της ομάδας D.

Firmicutes*-Μη σποριωτικά *Bacillales* και *Clostridiales

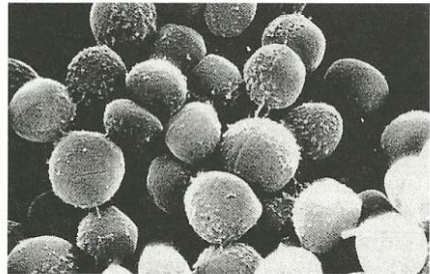
Κυριότερα γένη: *Listeria*, *Staphylococcus*, *Sarcina*

Listeria

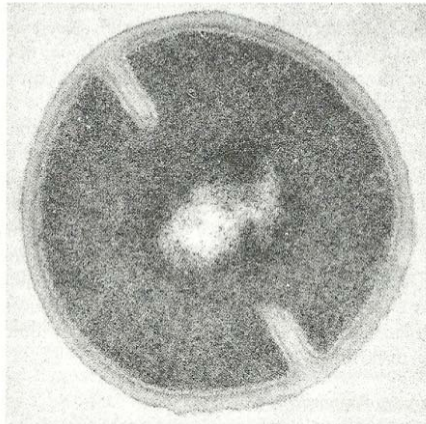
- Είναι Gram (+) και καταλάση (+) αερόβιοι κοκκοβάκιλλοι.
- Σχηματίζουν αλυσίδες 3-5 κυττάρων.
- Χαρακτηριστικός εκπρόσωπος είναι το είδος *L. monocytogenes*.
- Είναι παθογόνοι και προκαλούν από τροφική δηλητηρίαση έως θανατηφόρα μορφή μηνιγγίτιδας.
- Συναντώνται σε έτοιμα προς βρώση τρόφιμα, κυρίως γαλακτοκομικά προϊόντα.
- Κάποια είδη μπορούν να αναπτυχθούν σε χαμηλές θερμοκρασίες.

Staphylococcus

- Είναι προαιρετικά αερόβιοι, καταλάση (+) και παράγουν οξύ από γλυκόζη τόσο αερόβια όσο και αναερόβια.
- Μπορούν να αναπτύσσονται σε υψηλές συγκεντρώσεις αλάτων (για την απομόνωσή τους χρησιμοποιείται θρεπτικό μέσο με 7.5% NaCl).
- Οι σταφυλόκοκκοι είναι συνήθη παράσιτα του ανθρώπου (*S. epidermidis*) και άλλων θηλαστικών και περιστασιακά παθογόνα (*S. aureus*).



(α)

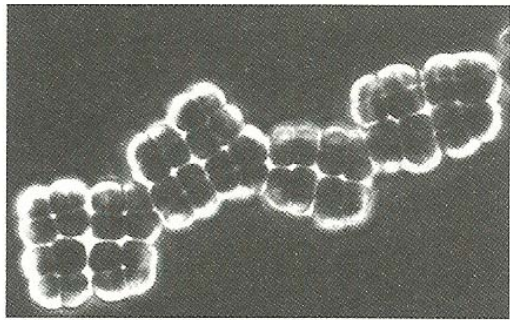


(β)

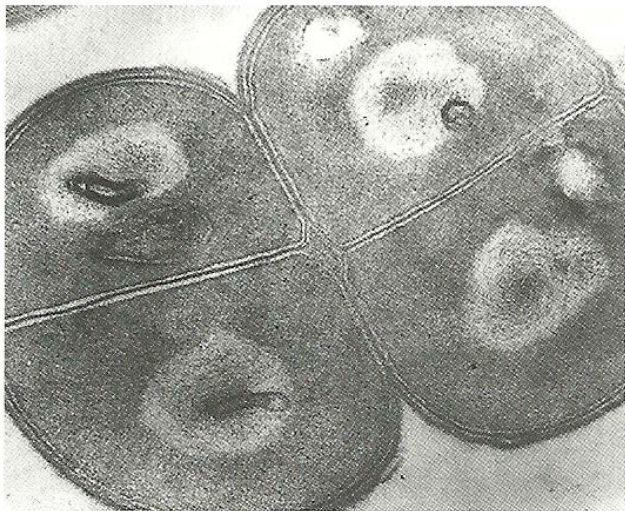
Σχ.227. (α) *Staphylococcus aureus*.
(β) *S. aureus* σε φάση διαίρεσης.

Sarcina

- Είναι υποχρεωτικώς αναερόβια, εξαιρετικά ανθεκτικά σε όξινο περιβάλλον (αναπτύσσονται μέχρι και σε pH: 2).
- Απομονώνονται από το χώμα, τη λάσπη, τα κόπρανα, και τα περιεχόμενα του στομάχου (προκαλούν γαστρεντερικές παθήσεις).



(α)



(β)

Σχ.228. (α) *Sarcina*.
(β) *Sarcina ventriculi*. Η εξωτερική στοιβάδα του κυττάρου αποτελείται από κυτταρίνη με αποτέλεσμα την δημιουργία συσσωματωμάτων.

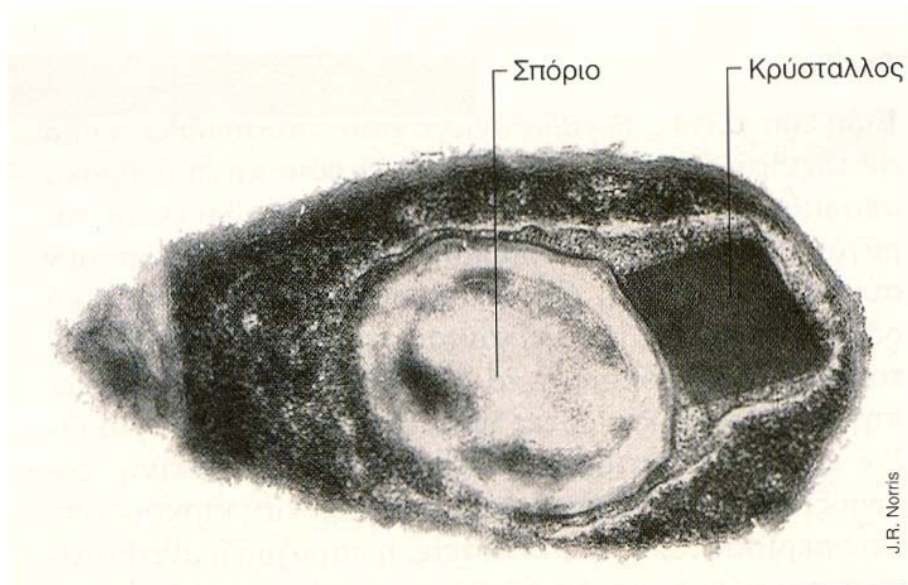
Firmicutes*-Σποριωτικά *Bacillales* και *Clostridiales

Κυριότερα γένη: *Bacillus*, *Clostridium*, *Sporosarcina*

- Η ικανότητα σχηματισμού ενδοσπορίων προέκυψε μια μόνο φορά κατά την πορεία της εξέλιξης, σε κάποιον κοινό πρόγονο των *Bacillales*, *Clostridiales* ή *Lactobacillales*.
- Ωστόσο, πολλά *Bacillales* και *Clostridiales*, καθώς και το σύνολο των *Lactobacillales* δεν παράγουν ενδοσπόρια.
- Τα γένη που σχηματίζουν ενδοσπόρια διακρίνονται βάσει της μορφολογίας του κυττάρου, του σχήματος, της θέσης του ενδοσπορίου στο κύτταρο, της σχέσης με το O₂ και του ενεργειακού μεταβολισμού.
- Παρά την ύπαρξη σημαντικής γενετικής ετερογένειας μεταξύ των ενδοσποριογονικών βακτηρίων, όλα τα ενδοσποριογόνα βακτήρια σχετίζονται από πλευράς οικολογίας, καθώς απαντούν κυρίως στο έδαφος.
- Η δυνατότητα σχηματισμού ενδοσπορίων προσδίδει πλεονέκτημα στην επιβίωσή τους στις αντίξοες συνθήκες του περιβάλλοντος.

Bacillus* και *Paenibacillus

- Πολλοί **βάκιλλοι** (μέλη του ***Bacillus***) παράγουν εξωκυτταρικά υδρολυτικά ένζυμα που διασπούν σύνθετα πολυμερή (πολυσακχαρίτες, νουκλεϊκά οξέα, λιπίδια), ενώ πολλά είδη παράγουν αντιβιοτικά (βακιτρακίνη, πολυμυξίνη, κλπ).
- Αρκετά είδη (*P. popilliae*, *B. thuringiensis*) παράγουν τοξικές εντομοκτόνες πρωτεΐνες (**βιολογικά εντομοκτόνα**).
- Και τα 2 παθογόνα των εντόμων παράγουν κατά τη διάρκεια της σπορίωσης μια κρυσταλλική πρωτεΐνη (**παρασποριακό σώμα**) που εναποτίθεται στο εσωτερικό του σποριαγγείου, αλλά έξω από το ενδοσπόριο.

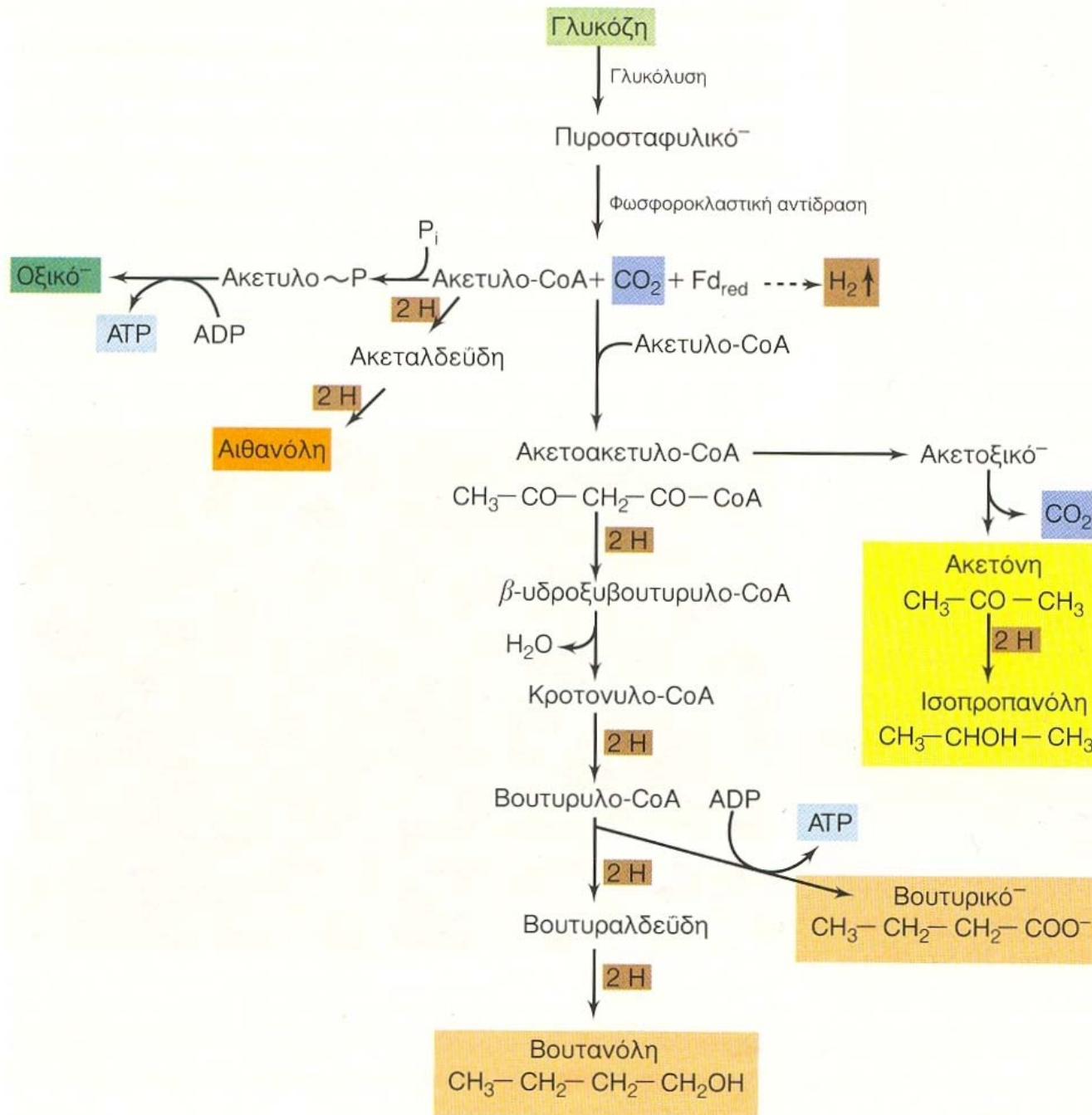


Σχ.229. Σχηματισμός τοξικού παρασποριακού κρυστάλλου στο *Bacillus thuringiensis*.

- Ο *P. ropilliae* προκαλεί μια θανατηφόρο κατάσταση, γνωστή ως «γαλακτώδης νόσος» στις προνύμφες του ιαπωνικού σκαθαριού και άλλων συγγενικών του ειδών (οικογένεια *Scarabaeidae*).
- Στην περίπτωση του *B. thuringiensis*, η κρυσταλλική πρωτεΐνη (**τοξίνη Bt**) είναι μια προτοξίνη, η οποία μετατρέπεται σε τοξίνη μέσω πρωτεολυτικής διάσπασης στο πεπτικό σύστημα της νύμφης.
- Η τοξίνη προσφύεται στα εντερικά επιθηλιακά κύτταρα και επάγει τον σχηματισμό πόρων, με αποτέλεσμα τη λύση των κυττάρων του εντέρου.
- Τα μέλη του *Bacillus* είναι υποχρεωτικώς ή προαιρετικώς αερόβια.

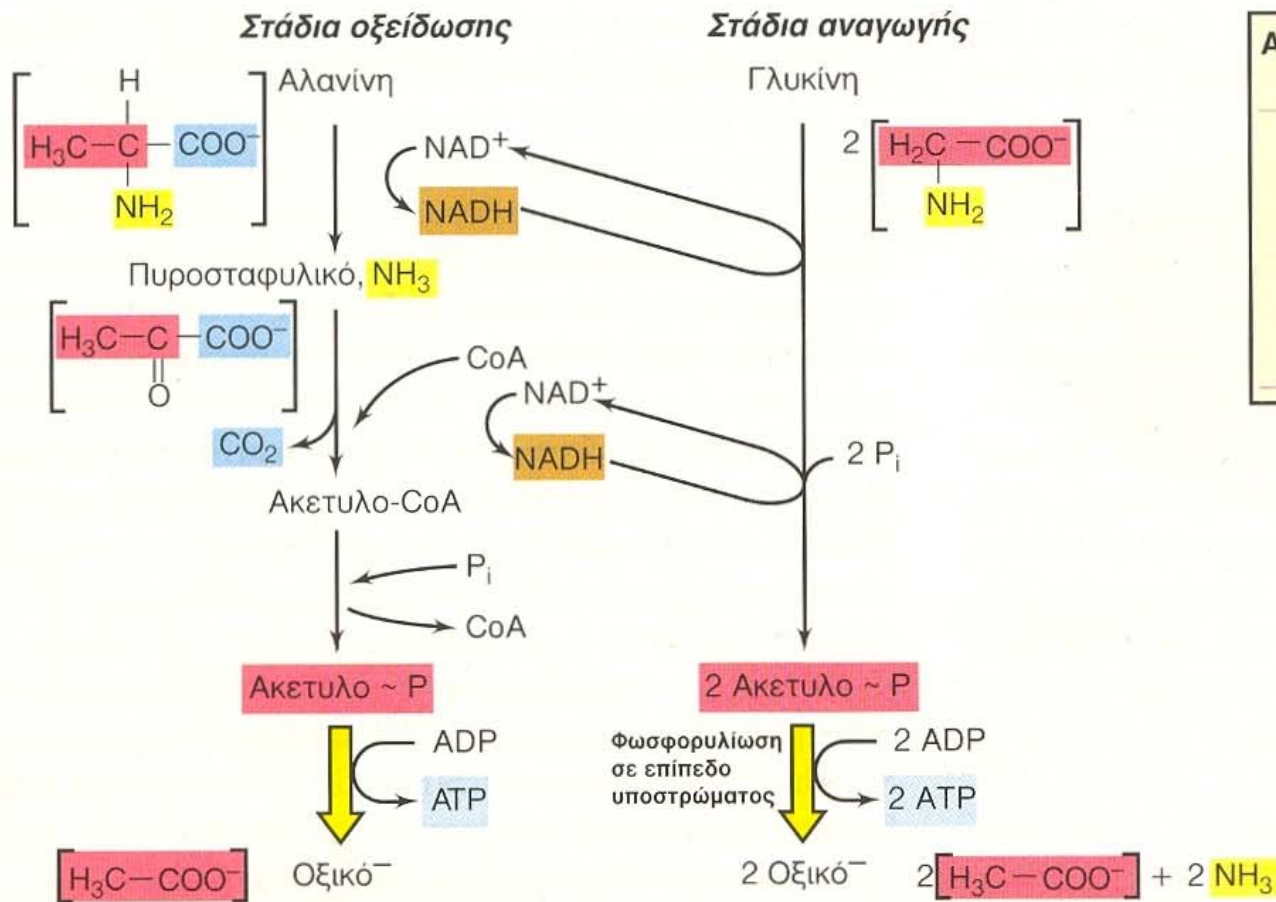
Clostridium

- Δεν διαθέτουν σύστημα κυτοχρωμάτων και μηχανισμό οξειδωτικής φωσφορυλίωσης.
- Αρκετά είδη του γένους *Clostridium* εκτελούν ζύμωση σακχάρων παράγοντας βουτυρικό οξύ ως κύριο τελικό προϊόν (ορισμένα είδη παράγουν επίσης ακετόνη και βουτανόλη).
- Οι αναλογίες των διάφορων προϊόντων επηρεάζονται από τη διάρκεια και τις συνθήκες της ζύμωσης.
- Στα αρχικά στάδια, τα κύρια προϊόντα είναι βουτυρικό και οξικό οξύ (παραγωγή ATP), αλλά καθώς μειώνεται το pH του θρεπτικού μέσου αναστέλλεται η σύνθεση οξέων και αρχίζει η συσσώρευση των ουδέτερων προϊόντων (ακετόνης και βουτανόλης σε αναλογία 1:1).
- Εάν το pH του θρεπτικού μέσου διατηρηθεί σταθερό (με προσθήκη CaCO_3), σχηματίζονται ελάχιστες ποσότητες ουδέτερων προϊόντων, ενώ τα κύρια προϊόντα της ζύμωσης είναι βουτυρικό και οξικό σε αναλογία 3:1.



Σχ.230. Σχηματισμός προϊόντων ζύμωσης από ορισμένα είδη *Clostridium*.

- Ορισμένα είδη του τύπου ακετόνης-βουτανόλης δεσμεύουν N_2 , ενώ μια ομάδα *Clostridium* διασπά την κυτταρίνη προς οξέα και αλκοόλες.
- Μια άλλη ομάδα *Clostridium* προσλαμβάνει ενέργεια από τη ζύμωση αμινοξέων.
- Ορισμένα είδη εκτελούν ζύμωση συγκεκριμένων αμινοξέων, ενώ άλλα μόνο ζευγών αμινοξέων.
- Στην περίπτωση ζύμωσης ζευγών αμινοξέων, το ένα λειτουργεί ως δότης και το άλλο ως δέκτης ηλεκτρονίων (**αντίδραση Stickland**).
- Στην περίπτωση του *Clostridium sporogenes*, η αλανίνη λειτουργεί ως δότης και η γλυκίνη ως δέκτης ηλεκτρονίων.
- Τα αμινοξέα που μπορούν να υποστούν μεμονωμένα ζύμωση είναι η αλανίνη, η κυστεΐνη, το γλουταμινικό οξύ, η γλυκίνη, η σερίνη, η ιστιδίνη και η τρυπτοφάνη, ενώ τα προϊόντα είναι εν γένει οξικό οξύ, βουτυρικό οξύ, CO_2 και H_2 .
- Πολλά από τα προϊόντα ζύμωσης των αμινοξέων είναι δύσοσμες ουσίες.



Αμινοξέα που συμμετέχουν σε συζευγμένες ζυμώσεις (αντίδραση Stickland)

Αμινοξέα που οξειδώνονται:

Αλανίνη
 Λευκίνη
 Ισολευκίνη
 Βαλίνη
 Ιστιδίνη

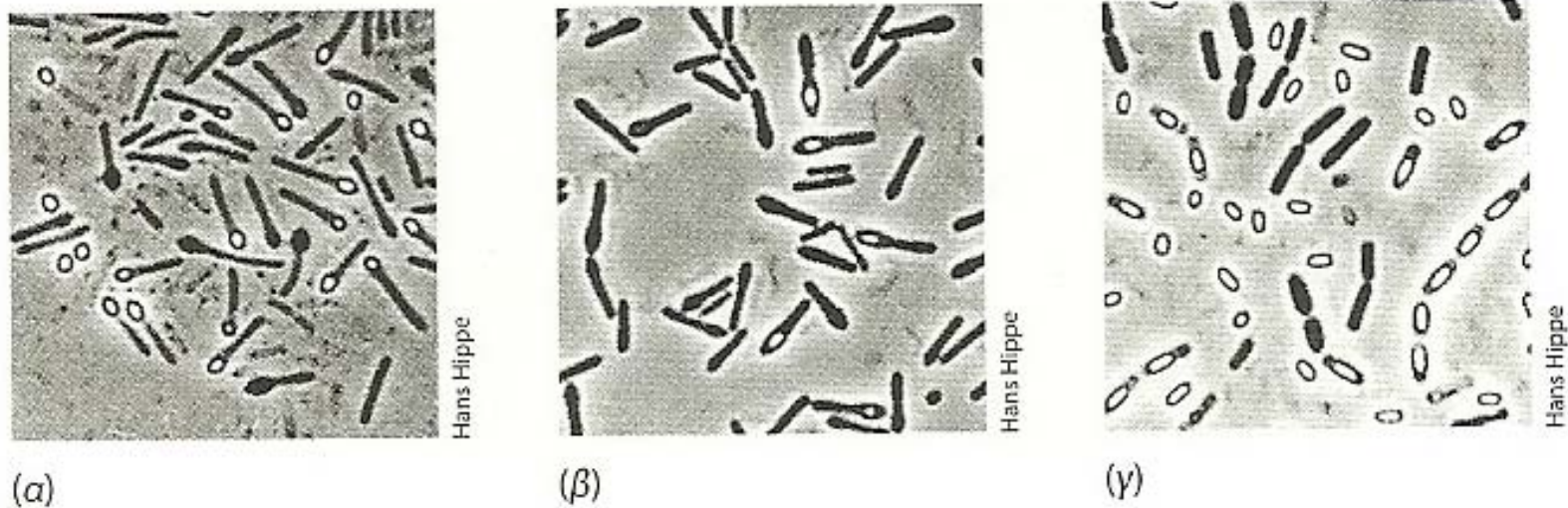
Αμινοξέα που ανάγονται:

Γλυκίνη
 Προλίνη
 Υδροξυπρολίνη
 Τρυπτοφάνη
 Αργινίνη



Σχ.231. Αντίδραση Stickland.

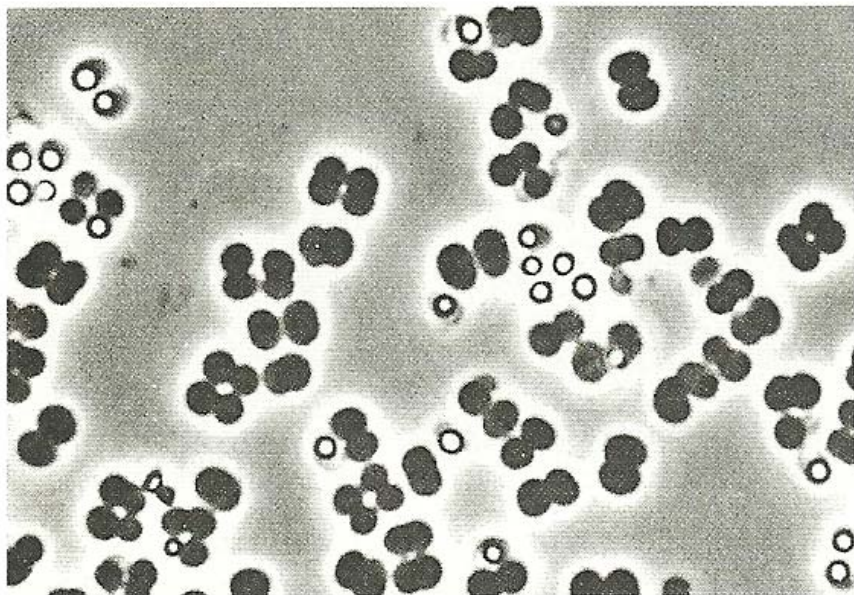
- Κύριο ενδιαίτημα των *Clostridium* είναι το έδαφος (κυρίως ανοξικοί θύλακες στους οποίους βρίσκονται προαιρετικά αναερόβιοι μικροοργανισμοί που καθιστούν ανοξικό το περιβάλλον).
- Πολλά μέλη του *Clostridium* είναι παθογόνα για τον άνθρωπο (το *Clostridium botulinum* προκαλεί την ασθένεια της αλαντίασης, το *Clostridium tetani* προκαλεί τέτανο και το *Clostridium perfringens* προκαλεί γάγραινα).



Σχ.232. Είδη *Clostridium*. (α) *Clostridium cadaveris*, ενδοσπόρια στο άκρο. (β) *Clostridium sporogenes*, ενδοσπόρια κοντά στο άκρο. (γ) *Clostridium bifermetans*, ενδοσπόρια στο κέντρο.

Sporosarcina

- Το γένος ***Sporosarcina*** είναι μοναδικό μεταξύ των ενδοσποριογονικών βακτηρίων γιατί τα κύτταρά του είναι κόκκοι και όχι ραβδόμορφα.
- Αποτελείται από αυστηρά αερόβια σφαιρικά έως ωειδή κύτταρα σχηματίζοντας τετράδες ή κύβους από 8 ή περισσότερα κύτταρα.
- Το *S. ureae* αποικοδομεί την ουρία προς CO₂ και NH₃, αυξάνοντας το pH.
- Είναι κοινό στο έδαφος.



Σχ.233. *Sporosarcina ureae*.

***Tenericutes*: μυκοπλάσματα**

Κυριότερα γένη: *Mycoplasma*, *Spiroplasma*

- Δεν έχουν κυτταρικό τοίχωμα, ούτε σταθερή μορφολογία.
- Αν και δεν αντιδρούν θετικά στη χρώση Gram, αφού δεν διαθέτουν κυτταρικό τοίχωμα, έχουν σαφή φυλογενετική συγγένεια με τα *Firmicutes*.
- Έχουν εξαιρετικά μικρό γονιδίωμα.
- Ο ενεργειακός μεταβολισμός των μυκοπλάσμάτων ποικίλλει σημαντικά, αφού άλλα είναι αερόβια, άλλα προαιρετικά και άλλα υποχρεωτικά αναερόβια.
- Τα μυκοπλάσματα μοιάζουν με τους πρωτοπλάστες ως προς την απουσία κυτταρικού τοιχώματος, είναι όμως ανθεκτικότερα στην ωσμωτική λύση, επιβιώνοντας σε συνθήκες στις οποίες οι πρωτοπλάστες λύνονται.

- Η αντοχή στην ωσμωτική λύση καθορίζεται εν μέρει από την παρουσία στερολών στην κυτταροπλασματική μεμβράνη, καθιστώντας την σταθερότερη από εκείνη άλλων προκαρυωτών.
- Ορισμένα μυκοπλάσματα χρειάζονται στερόλες στα θρεπτικά μέσα ανάπτυξής τους.
- Εκτός από τις στερόλες, πολλά μυκοπλάσματα περιέχουν λιπογλυκάνες (ετεροπολυσακχαρίτες συνδεδεμένοι μέσω ομοιοπολικών δεσμών με μεμβρανικά λιπίδια).
- Οι λιπογλυκάνες βρίσκονται ενσωματωμένες στην κυτταροπλασματική μεμβράνη και μοιάζουν με τους λιπολυσακχαρίτες (LPS), με εξαίρεση την απουσία του λιπιδίου A.
- Οι λιπογλυκάνες σταθεροποιούν τη μεμβράνη και διευκολύνουν την πρόσφυση των μυκοπλάσμάτων σε υποδοχείς επιφάνειας ζωικών κυττάρων.

- Στο άγαρ αναπτύσσονται βυθισμένα στο θρεπτικό μέσο και σχηματίζουν τη χαρακτηριστική εμφάνιση «τηγανητού αυγού».



Σχ.234. Τυπική εμφάνιση «τηγανιτού αυγού» αποικιών μυκοπλάσματος σε άγαρ.

Spiroplasma

- Το γένος ***Spiroplasma*** αποτελείται από ελικοειδή ή σπειροειδή κύτταρα, που κινούνται με περιστροφικές κινήσεις (όπως μια βίδα), αν και στερούνται κυτταρικού τοιχώματος και μαστιγίων.
- Πιστεύεται ότι εσωτερικά ινίδια παίζουν ρόλο στην αυτόνομη κίνηση.
- Έχουν απομονωθεί από τσιμπούρια, από υγρά του αγγειακού συστήματος των φυτών και έντομα που τρέφονται με αυτά τα υγρά, καθώς και από την επιφάνεια άνθεων και άλλων τμημάτων των φυτών.
- Το *Spiroplasma citri* έχει απομονωθεί από φύλλα εσπεριδοειδών, στα οποία προκαλεί ασθένεια.

Ακτινοβακτήρια: κορυνόμορφα και βακτήρια του προπιονικού οξέος

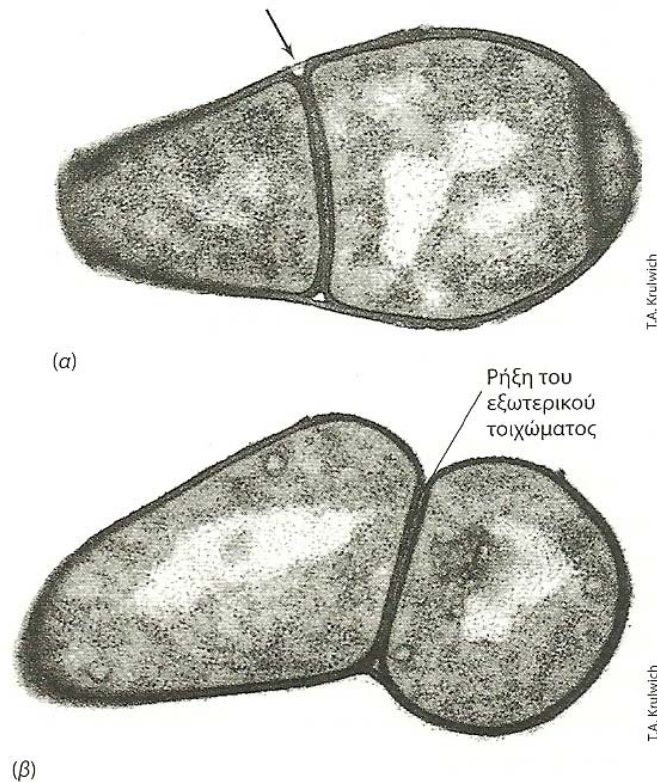
Κυριότερα γένη: *Arthrobacter*, *Corynebacterium*, *Propionibacterium*

Κορυνοβακτήρια

- Είναι αερόβιοι, μη αυτοκινούμενοι ραβδόμορφοι μικροοργανισμοί που σχηματίζουν χαρακτηριστικά κύτταρα ακανόνιστου σχήματος, ροπαλοφόρα, ή ομάδες κυττάρων σε διάταξη V.
- Οι ομάδες κυττάρων σε διάταξη V δημιουργούνται ως αποτέλεσμα της αμοιβαίας απομάκρυνσης των θυγατρικών κυττάρων μετά την κυτταρική διαίρεση λόγω θραύσης του τοιχώματος (**θραυστική διαίρεση**).



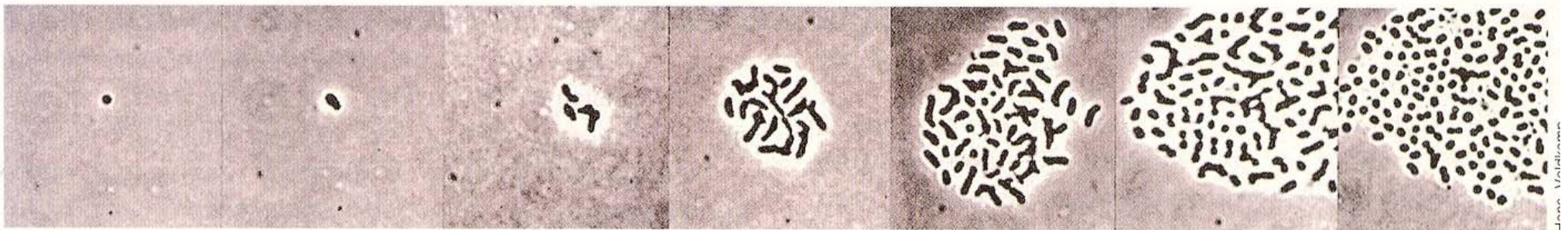
Σχ.235. Θραυστική διαίρεση σε *Arthrobacter crystallopoietes*.



Σχ.236. Θραυστική διαίρεση στο *Arthrobacter*.

- Η θραυστική διαίρεση συμβαίνει επειδή το κυτταρικό τοίχωμα αποτελείται από δύο στοιβάδες.
- Μόνο η εσωτερική στοιβάδα συμμετέχει στον σχηματισμό εγκάρσιου τοιχώματος, οπότε τα θυγατρικά κύτταρα παραμένουν συνδεδεμένα μεταξύ τους από την εξωτερική στοιβάδα του τοιχώματος.
- Περιλαμβάνουν πολλούς παθογόνους των ζώων και του ανθρώπου (π.χ. το *Corynebacterium diphtheriae* είναι ο αιτιολογικός παράγοντας της διφθερίτιδας).

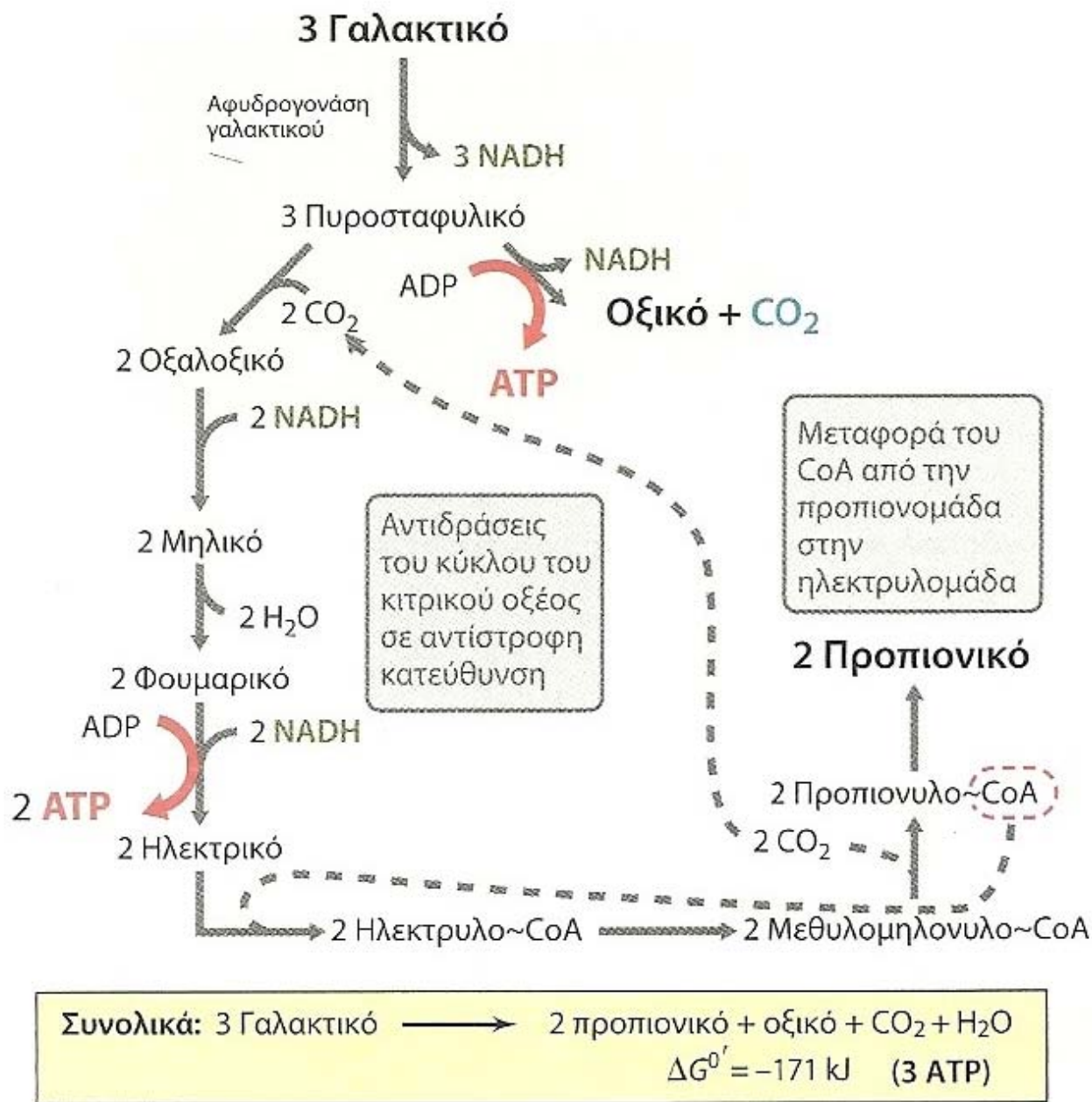
- Το γένος ***Arthrobacter***, που απαντά συνήθως στο έδαφος, διακρίνεται από το *Corynebacterium* βάσει του βιολογικού κύκλου του, ο οποίος περιλαμβάνει τον μετασχηματισμό ραβδόμορφων βακτηρίων σε σφαιρικά και κατόπιν σε ραβδόμορφα.
- Ο διαχωρισμός, όμως, των δύο γενών βάσει του βιολογικού κύκλου δεν είναι απόλυτος, καθώς ορισμένα κορυνοβακτήρια σχηματίζουν κοκκοειδή στοιχεία κατά την ανάπτυξή τους.
- Το γένος *Arthrobacter* εμφανίζει αξιοσημείωτη αντοχή στη ξήρανση και στην απουσία τροφής, αν και δεν σχηματίζει σπόρια ή ληθαργικά κύτταρα.
- Έχουν απομονωθεί στελέχη που αποικοδομούν ζιζανιοκτόνα, καφεΐνη, νικοτίνη, φαινόλες, κλπ.



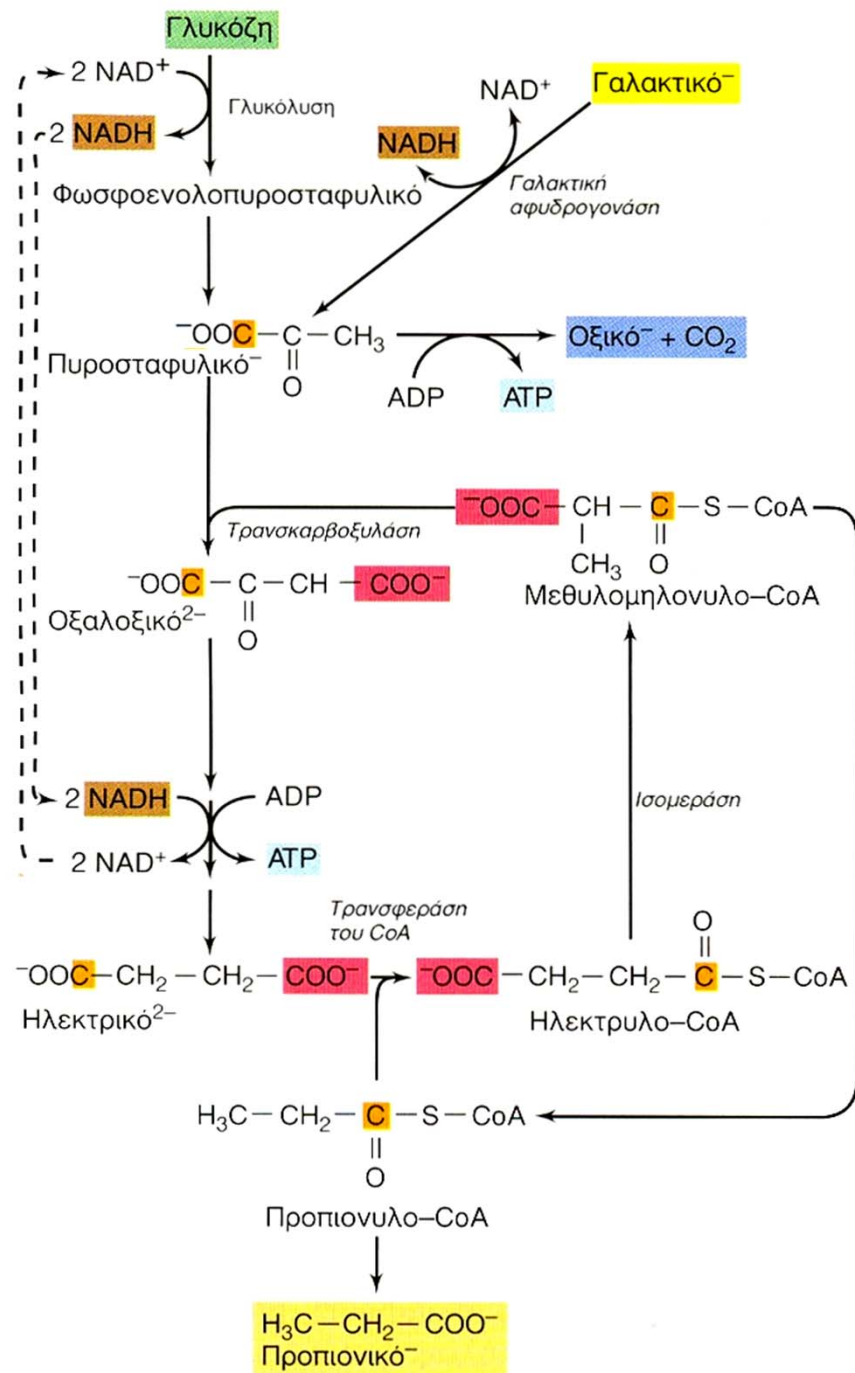
Σχ.237. Στάδια βιολογικού κύκλου *Arthrobacter globiformis*.

Βακτήρια του προπιονικού οξέος (*Propionibacterium*)

- Ανακαλύφθηκαν για πρώτη φορά στο Ελβετικό τυρί Emmental.
- Είναι αναερόβια έως αερόνεκτικά.
- Το προπιονικό οξύ είναι υπεύθυνο εν μέρει τουλάχιστον για την χαρακτηριστική γεύση του συγκεκριμένου τυριού.
- Αν και το προπιονικό οξύ παράγεται και από ορισμένα άλλα βακτήρια, η παραγωγή του αποτελεί χαρακτηριστικό του συγκεκριμένου γένους.
- Εκτελούν ζύμωση γαλακτικού οξέος, παράγοντας προπιονικό οξύ, οξικό οξύ και CO₂.
- Η αναερόβια ζύμωση του γαλακτικού οξέος προς προπιονικό παρουσιάζει ενδιαφέρον, καθώς το γαλακτικό οξύ είναι το τελικό προϊόν ζύμωσης των γαλακτικών βακτηρίων.



Σχ.238. Η ζύμωση του προπιονικού οξέος στο *Propionibacterium*.



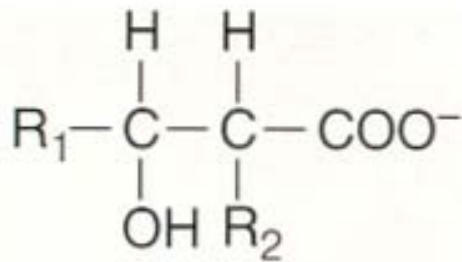
Σχ.239. Σχηματισμός προπιονικού οξέος από προπιονικά βακτήρια.

Ακτινοβακτήρια: *Mycobacterium*

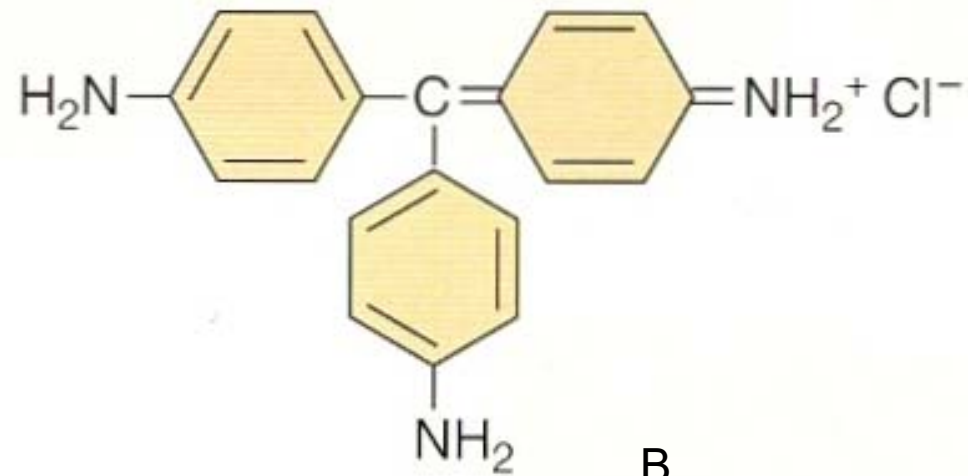
Κυριότερα γένη: *Mycobacterium*

- Αποτελείται από ραβδόμορφους μικροοργανισμούς, οι οποίοι σε κάποιο στάδιο του βιολογικού τους κύκλου αποκτούν μια ιδιότητα που ονομάζεται **οξεαντοχή (χρώση Ziehl-Neelsen)**.
- Η οξεαντοχή οφείλεται στην παρουσία στην επιφάνεια του κυττάρου ιδιαίτερων λιπιδικών συστατικών (**μυκολικά οξέα**).
- Για τη χρώση αυτή χρησιμοποιείται **μίγμα φαινόλης και χρωστικής (βασική φουξίνη)** και τα κύτταρα βάφονται κόκκινα.
- Η χρωστική εισέρχεται στα κύτταρα με αργή, μέχρις εξατμίσεως, θέρμανση του επιχρισμένου σε αντικειμενοφόρο πλάκα εναιωρήματος κυττάρων για 2-3min.
- Ρόλος της φαινόλης είναι η ενισχυμένη διείσδυση της φουξίνης στα λιπίδια.
- Μετά τη χρώση, ακολουθεί αποχρωματισμός με όξινη αλκοόλη.

- Τα μέλη του γένους *Mycobacterium* δεν αποχρωματίζονται (κόκκινα), ενώ τα υπόλοιπα βακτήρια αποχρωματίζονται και βάφονται στη συνέχεια κυανά, καθώς ακολουθεί χρώση με κυανό του μεθυλενίου.
- Η διαφορά οφείλεται στην παρουσία ιδιαίτερων λιπιδικών συστατικών (**μυκολικών οξέων**) στην επιφάνεια των κυττάρων των μυκοβακτηρίων.
- Η βασική φουξίνη συνδέεται με το μυκολικό οξύ μέσω ιοντικών δεσμών μεταξύ COO^- και NH_2^+ .



A

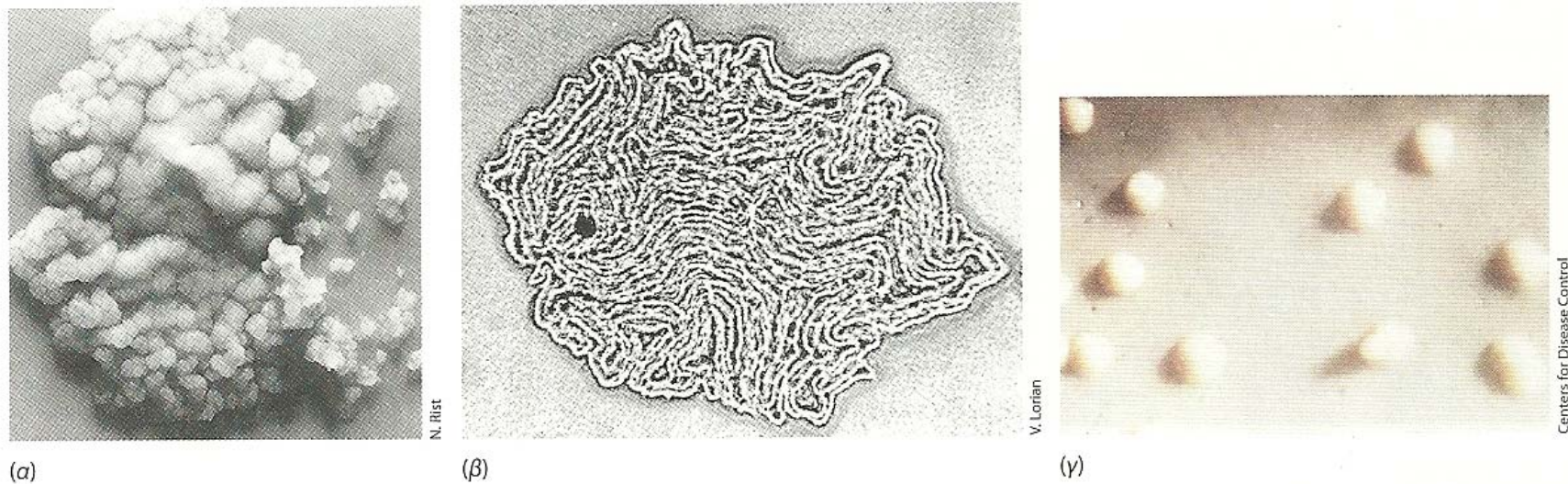


B

Σχ.240. A: Μυκολικό οξύ. B: Βασική φουξίνη.

- Τα μυκοβακτήρια δεν χρωματίζονται καλά με τη μέθοδο Gram, λόγω της υψηλής περιεκτικότητας της επιφάνειάς τους σε λιπίδια.
- Αν το λιπιδικό τμήμα του κυττάρου αφαιρεθεί με αλκαλική αιθανόλη, το εναπομένον ακέραιο κύτταρο δεν είναι οξεάντοχο, αλλά Gram (+).
- Τα μυκοβακτήρια είναι υποχρεωτικώς αερόβια και υπάρχει πιθανότητα να αναπτυχθούν με διακλαδώσεις ή νηματοειδώς.
- Τα νημάτιά τους κατακερματίζονται με την παραμικρή διαταραχή, σε αντίθεση με τα νημάτια των ακτινομυκήτων.
- Γενικά, χωρίζονται σε 2 ομάδες:
 1. Στα βραδέως αναπτυσσόμενα, και
 2. Στα ταχέως αναπτυσσόμενα.

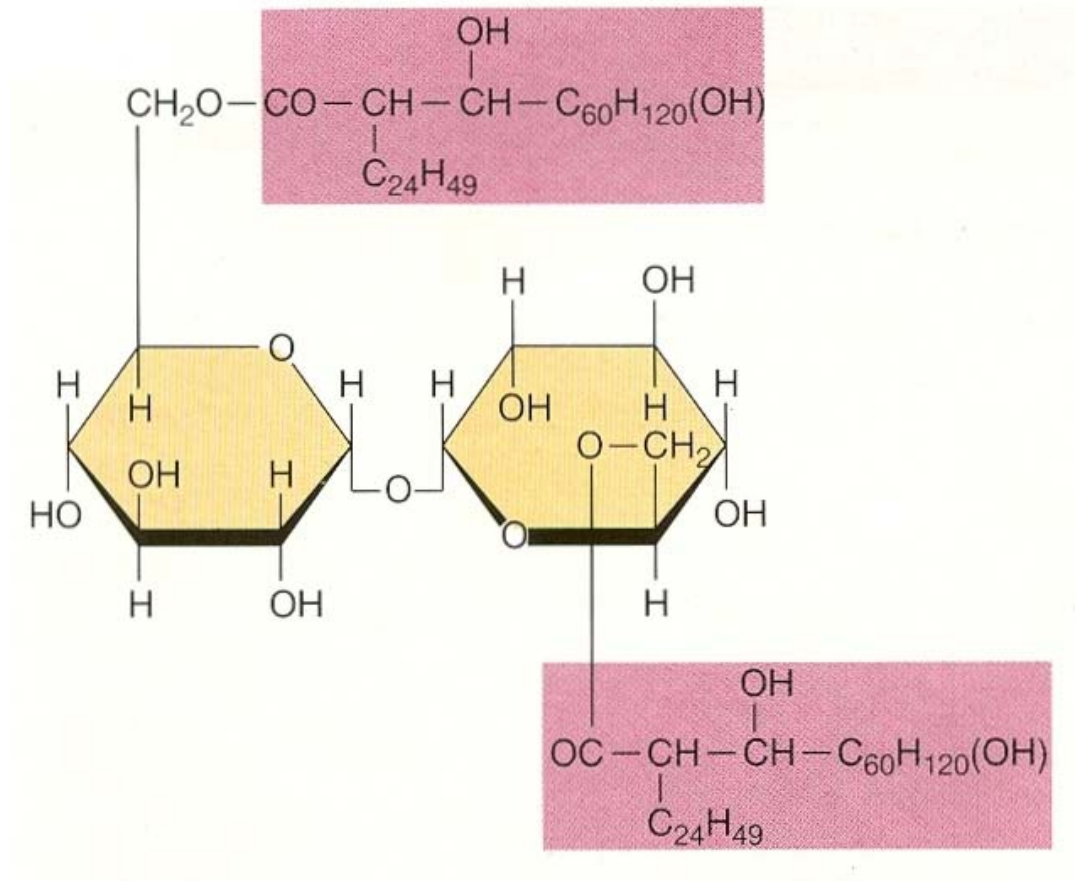
- Όταν αναπτύσσονται σε στερεές επιφάνειες σχηματίζουν συνεκτικές, «συμπαγείς» αποικίες, στις οποίες τα κύτταρα συσσωρεύονται, παρά επεκτείνονται στην επιφάνεια του άγαρ.
- Ο σχηματισμός αυτός οφείλεται μάλλον στην υψηλή περιεκτικότητα σε λιπίδια και στην υδρόφοβη φύση της επιφάνειας των κυττάρων.



Σχ.241. Χαρακτηριστική μορφολογία αποικίας μυκοβακτηρίων. (α) *Mycobacterium tuberculosis*. (β) *M. tuberculosis* σε πρώιμο στάδιο. Φαίνεται η χαρακτηριστική σχοινοειδής ανάπτυξη. (γ) *Mycobacterium avium* που απομονώθηκε ως περιστασιακό παθογόνο από ασθενή με AIDS.

- Το *Mycobacterium tuberculosis* είναι ο αιτιολογικός παράγοντας της φυματίωσης και είναι ανθεκτικό σε χημικούς παράγοντες, όπως τα αλκάλια και οι φαινόλες για αρκετό χρονικό διάστημα.
- Χαρακτηριστικό πολλών μυκοβακτηρίων είναι ο σχηματισμός κίτρινων καροτενοειδών χρωστικών και βάσει της παραγωγής τους κατατάσσονται σε 3 ομάδες:
 1. Στελέχη χωρίς χρωστικές (περιλαμβάνει το *Mycobacterium tuberculosis*),
 2. Στελέχη που σχηματίζουν χρωστική μόνο παρουσία φωτός (**φωτοχρωμογένεση**), και
 3. Στελέχη που σχηματίζουν χρωστική ακόμα και όταν καλλιεργούνται στο σκοτάδι (**σκοτοχρωμογένεση**).
- Η φωτοεπαγωγή σχηματισμού καροτενοειδών χρωστικών γίνεται από μικρού μήκους κύματος (κυανό) φως μόνο παρουσία O₂.
- Τα καροτενοειδή προστατεύουν μάλλον τα μυκοβακτήρια από οξειδωτικές βλάβες προκαλούμενες από μονήρες οξυγόνο.

- Η σχοινοειδής ανάπτυξη του *Mycobacterium tuberculosis* οφείλεται στην ύπαρξη ενός χαρακτηριστικού λιπιδίου πάνω στην κυτταρική επιφάνεια (**σχοινοειδής παράγοντας**), ο οποίος είναι γλυκολιπίδιο.



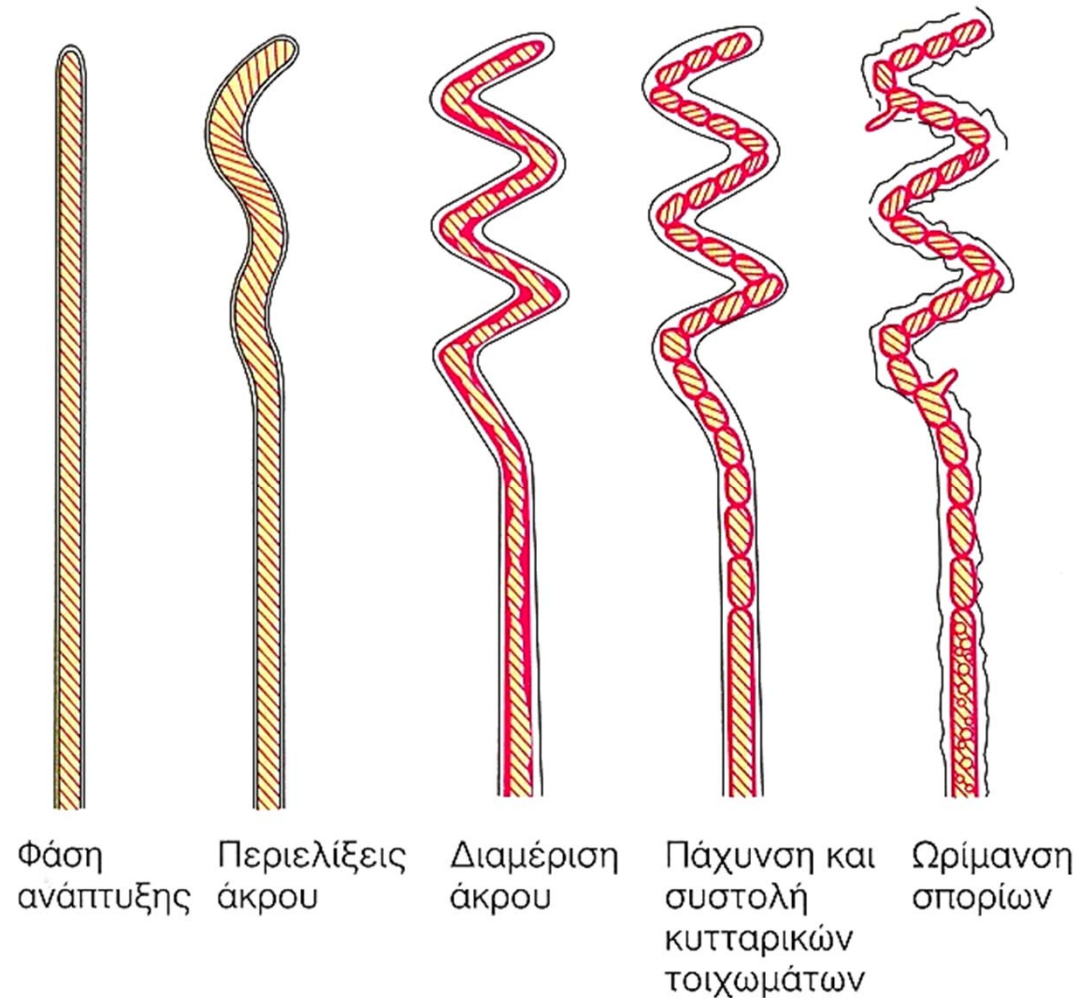
Σχ.242. Δομή σχοινοειδούς παράγοντα του *Mycobacterium tuberculosis*: 6,6'-διμυκολοτρεχαλόζη.

Νηματοειδή Ακτινοβακτήρα: *Streptomyces* και συγγενείς

Κυριότερα γένη: *Streptomyces*

- Οι ακτινομύκητες είναι μια μεγάλη ομάδα νηματοειδών βακτηρίων που σχηματίζουν περιπλεγμένο δίκτυο νηματίων (**μυκήλιο**), ανάλογο με το μυκήλιο των νηματοειδών μυκήτων.
- Οι περισσότεροι ακτινομύκητες σχηματίζουν σπόρια και ο τρόπος σχηματισμού σπορίων από το μυκήλιο έχει τόσο φυλογενετική, όσο και ταξινομική σημασία.
- Το γένος ***Streptomyces*** περιλαμβάνει πολλά είδη (πάνω από 500).
- Τα νημάτια των *Streptomyces* έχουν απροσδιόριστο σχήμα και δεν διαθέτουν εγκάρσια τοιχώματα στη βλαστική μορφή.
- Η ανάπτυξη γίνεται από το άκρο του νήματος και συχνά συνοδεύεται από διακλαδώσεις.

- Καθώς η αποικία γηράσκει, σχηματίζονται χαρακτηριστικά εναέρια νημάτια (σποριοφόρα), τα οποία προεκτείνονται πάνω από την επιφάνεια της αποικίας και δίνουν γένεση σε σπόρια.



Σχ.243. Στάδια παραγωγής σπορίων στα αερομυκήλια.



Euθύγραμμη



Εύκαμπτη



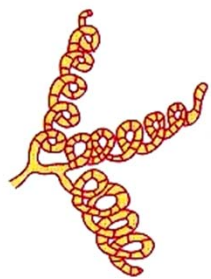
Με δέσμες



Μονοσπόνδυλη
χωρίς σπείρες



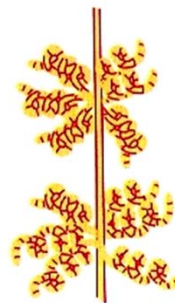
Ανοικτοί βρόχοι,
πρωτόγονες σπείρες,
άγκιστρα



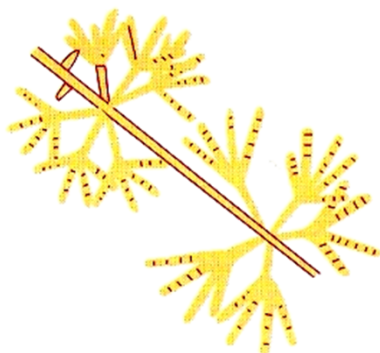
Ανοικτές σπείρες



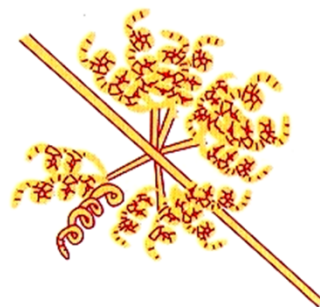
Κλειστές σπείρες



Μονοσπόνδυλη
με σπείρες



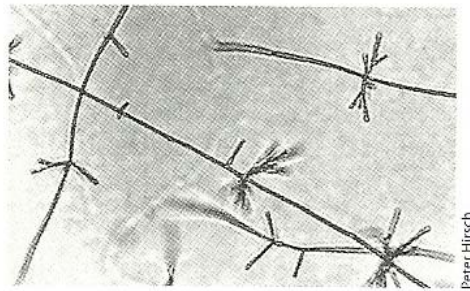
Δισπόνδυλη
χωρίς σπείρες



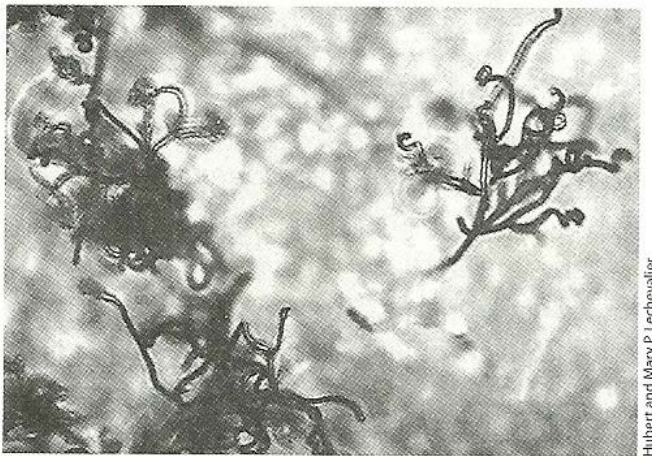
Δισπόνδυλη
με σπείρες

Σχ.244. Διάφοροι τύποι δομών που φέρουν σπόρια στους στρεπτομήκυτες.

- Τα σπόρια των *Streptomyces* (**κονίδια**) δεν έχουν καμία σχέση με τα ενδοσπόρια των *Bacillus* και *Clostridium*, καθώς τα σπόρια των στρεπτομυκήτων παράγονται με τον απλό σχηματισμό εγκάρσιων τοιχωμάτων στα πολυπυρηνικά σποριοφόρα.
- Τα σπόρια των ακτινομυκήτων δεν είναι περισσότερο ανθεκτικά στη θερμότητα από τις βλαστικές μορφές, αν και ορισμένα από αυτά είναι ανθεκτικά στην ξηρασία.



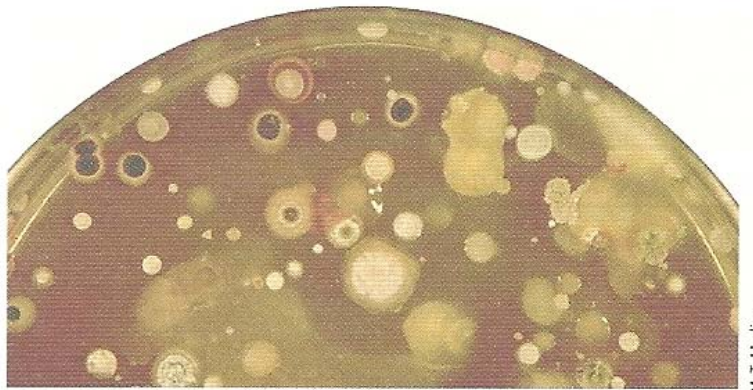
(α)



(β)

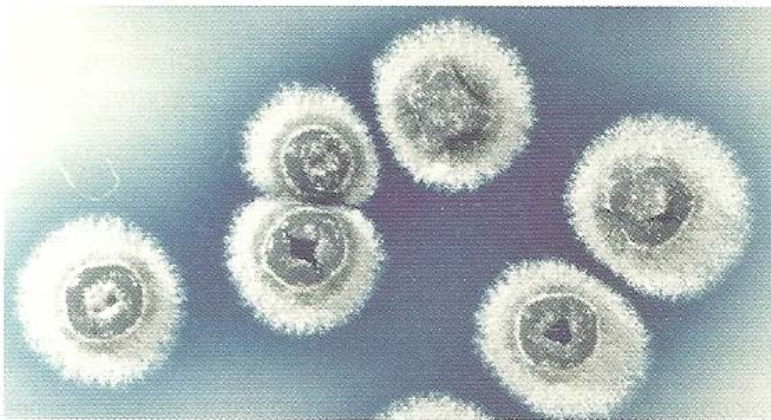
Σχ.245. Δομές *Streptomyces* που φέρουν σπόρια.

- Τα κονίδια και τα σποριοφόρα συχνά έχουν χρωστικές, οι οποίες προσδίδουν στην ώριμη αποικία χαρακτηριστικό χρώμα.
- Τα σπόρια μάλλον διευκολύνουν την αναπαραγωγή εξαιτίας της ευκολίας με την οποία διασπείρονται στο περιβάλλον.



M. T. Madigan

(α)



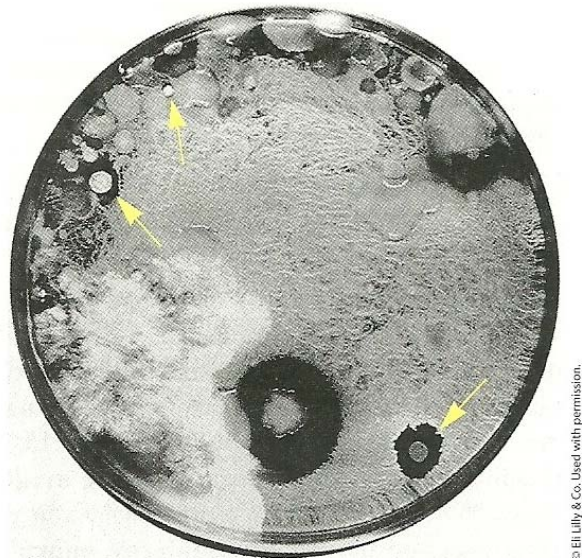
David A. Hopwood

(β)

Σχ.246. *Streptomyces*.
(α) Αποικίες *Streptomyces* και άλλων βακτηρίων του εδάφους σε τρυβλίο με άγαρ καζεΐνης και αμύλου. Οι αποικίες του *Streptomyces* έχουν διάφορα χρώματα και εμφανίζουν αρκετές μαύρες κηλίδες.
(β) Αποικίες *S. coelicolor*.

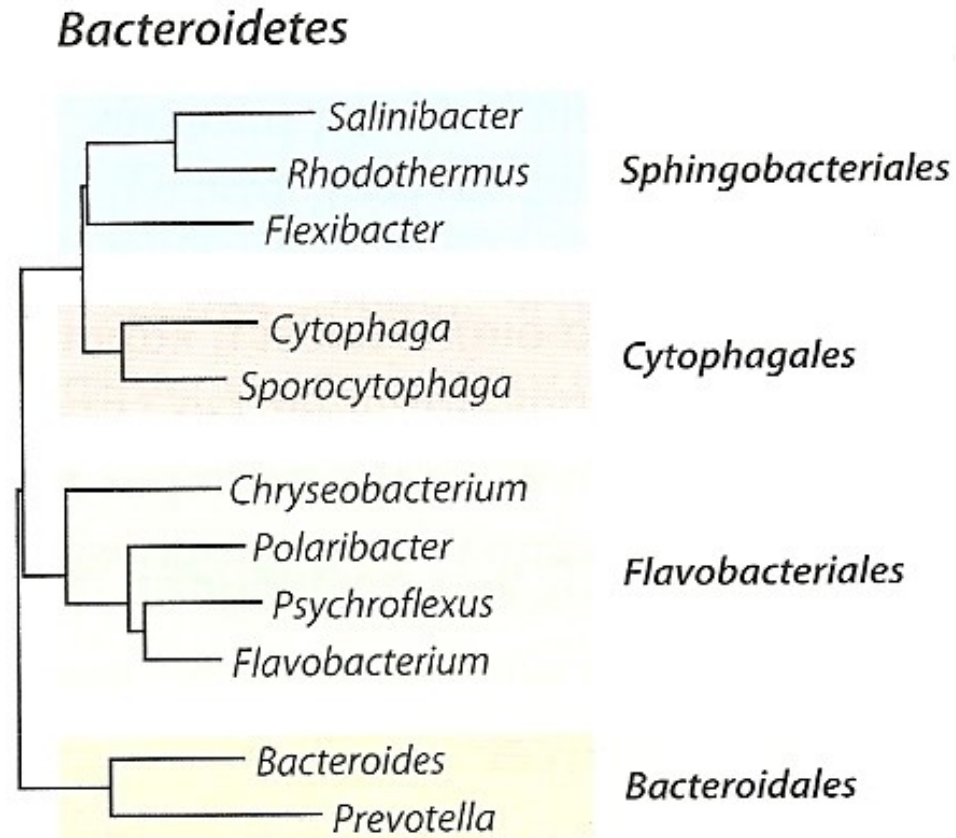
- Αν και ορισμένοι στρεπτομύκητες απαντούν σε υδατικά ενδιαιτήματα, οι περισσότεροι είναι μικροοργανισμοί του εδάφους.
- Η χαρακτηριστική «χωμάτινη» οσμή του εδάφους οφείλεται στην παραγωγή σειράς μεταβολιτών των στρεπτομυκήτων (**γεωσμίνες**), οι οποίες είναι τερπενοειδή C15.
- Τα αλκαλικά και ουδέτερα εδάφη είναι καταλληλότερα για την ανάπτυξη των στρεπτομυκήτων απ' ό,τι τα όξινα.
- Οι στρεπτομύκητες έχουν αρκετά μεγάλη διατροφική ευελιξία, ενώ μπορούν να χρησιμοποιήσουν ευρύτατη ποικιλία σακχάρων, αλκοολών, οργανικών οξέων, αμινοξέων και αρωματικών ενώσεων.
- Πολλά στελέχη παράγουν εξωκυτταρικά υδρολυτικά ένζυμα, τα οποία τους επιτρέπουν να χρησιμοποιούν πολυσακχαρίτες (άμυλο, κυτταρίνη, ημικυτταρίνη), πρωτεΐνες, λιπαρές ενώσεις, υδρογονάνθρακες, λιγνίνη, κλπ.
- Η πλέον, όμως, ενδιαφέρουσα ιδιότητα των στρεπτομυκήτων είναι η παραγωγή **αντιβιοτικών**.

- Ορισμένοι οργανισμοί παράγουν περισσότερα του ενός αντιβιοτικά, ενώ το ίδιο αντιβιοτικό μπορεί να παράγεται από διαφορετικά είδη που βρίσκονται σε διαφορετικές και πολύ απομακρυσμένες περιοχές του πλανήτη.
- Αν και ένας οργανισμός που παράγει αντιβιοτικά είναι ανθεκτικός στα δικά του αντιβιοτικά, παραμένει συνήθως ευαίσθητος στα αντιβιοτικά που παράγονται από άλλους στρεπτομύκητες.
- Η παραγωγή αντιβιοτικών, που σχετίζεται με τη σπορίωση (διαδικασία που προκαλείται από την έλλειψη θρεπτικών στοιχείων), ίσως είναι ένας μηχανισμός αναστολής της ανάπτυξης άλλων μικροοργανισμών που ανταγωνίζονται τα κύτταρα των *Streptomyces* για τα λιγοστά διαθέσιμα θρεπτικά συστατικά.



Σχ.247. Αντιβιοτικά από *Streptomyces*. Οι αποικίες που περικλείονται από ζώνες αναστολής (βέλη) είναι στρεπτομύκητες.

Bacteroidetes



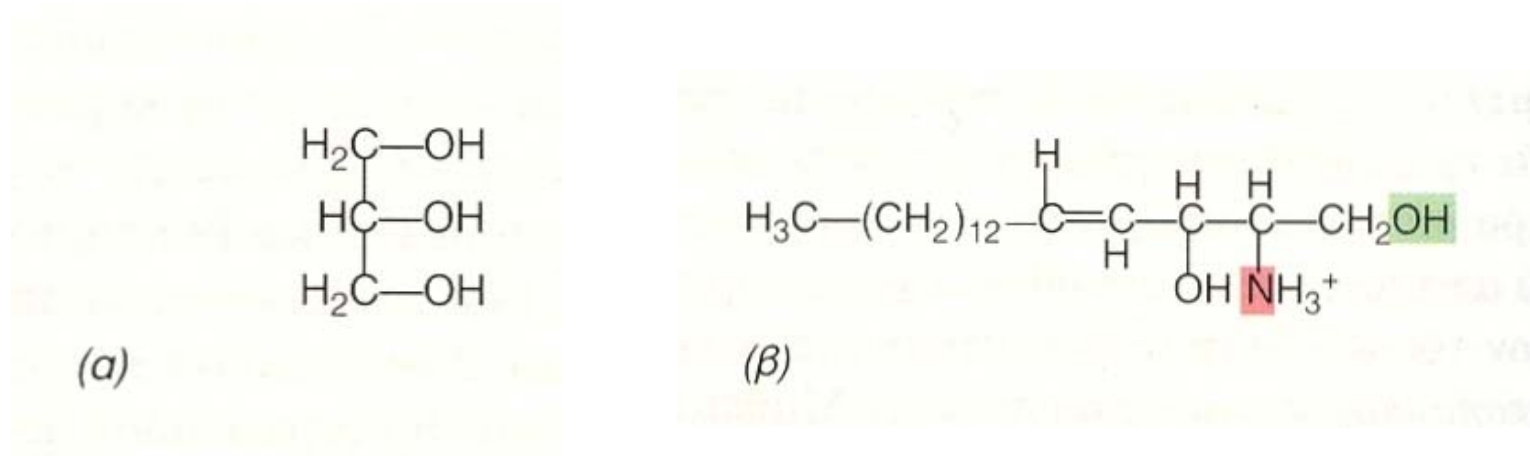
Σχ.248. Οι κυριότερες τάξεις των *Bacteroides* (με βάση την αλληλουχία 16S rRNA).

Bacteroidales

Κυριότερα γένη: *Bacteroides*

- Το γένος ***Bacteroides*** περιλαμβάνει κυρίως υποχρεωτικώς αναερόβια είδη που δεν παράγουν σπόρια, αλλά έχουν την ικανότητα ζύμωσης σακχάρων κυρίως προς οξικό και ηλεκτρικό οξύ.
- Απαντούν συνήθως στον πεπτικό σωλήνα των ζώων και του ανθρώπου.
- Στον άνθρωπο αποτελούν τον επικρατέστερο πληθυσμό βακτηρίων του παχέος εντέρου (10^{10} - 10^{11} κύτταρα/g κοπράνων).
- Ωστόσο, κάποια είδη είναι περιστασιακά παθογόνα.

- Μερικά είδη μπορούν να συνθέτουν σφιγγολιπίδια (λιπίδια που έχουν σφιγγοσίνη αντί γλυκερόλης).



Σχ.249. Σύγκριση (α) Γλυκερόλης, (β) Σφιγγοσίνης.

Cytophagales, Flavobacteriales* και *Shingobacteriales

Κυριότερα γένη: ***Cytophaga, Sporocytophaga, Flexibacter***

Cytophagales

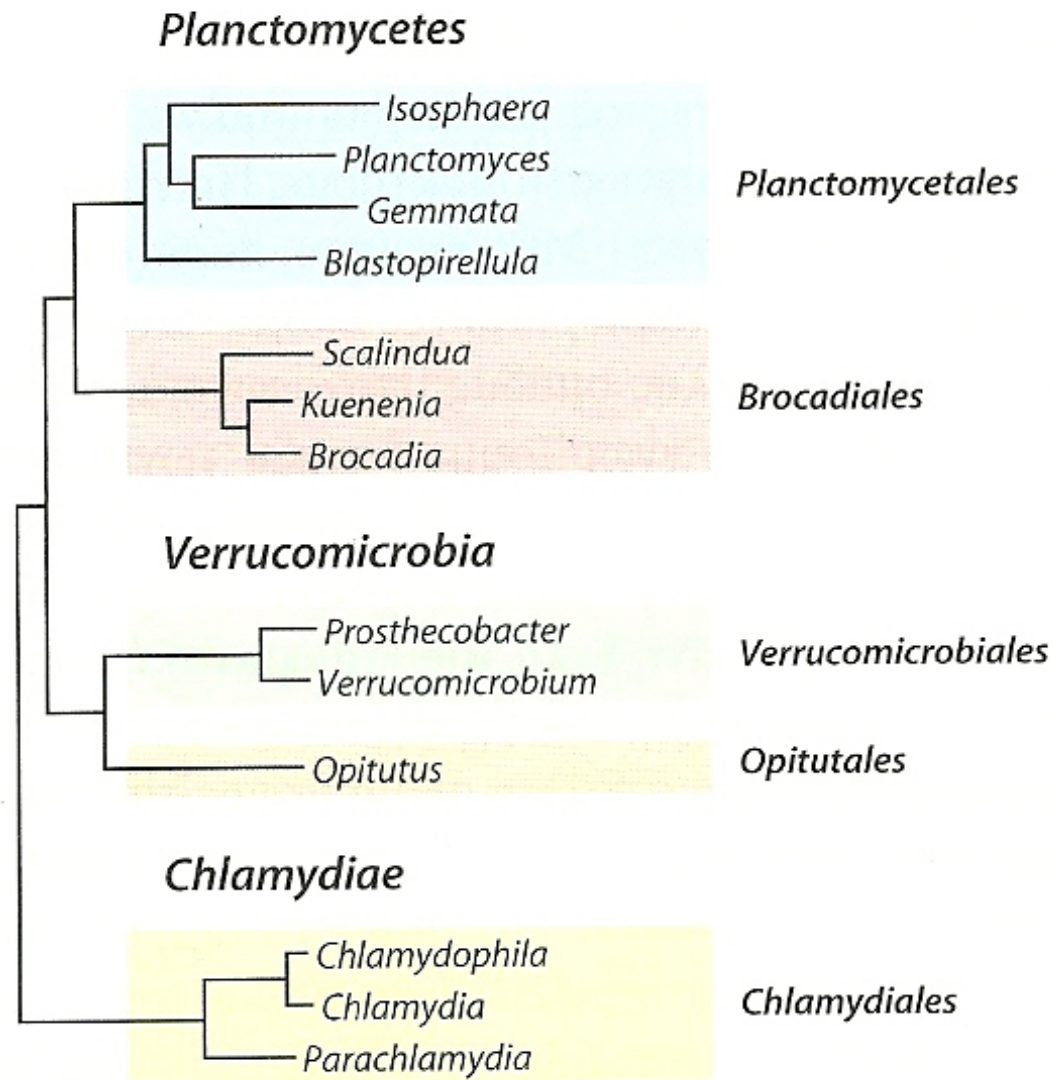
- Τα μέλη της ομάδας ***Cytophaga*** είναι επιμήκεις, λεπτοί ράβδοι που κινούνται με ολίσθηση.
- Είναι Gram (-) και σχεδόν αποκλειστικά αερόβια, αν και κάποια είδη διαθέτουν περιορισμένες ικανότητες ζύμωσης.
- Πολλά είδη καταβολίζουν πολυσακχαρίτες, όπως κυτταρίνη, άγαρ και χιτίνη.
- Ορισμένα μέλη δεν παράγουν εξωκυτταρικές κυτταρινάσες, αλλά παραμένουν προσκολλημένες στο κυτταρικό τοίχωμα και συνεπώς πρέπει να προσκολληθούν στις ίνες κυτταρίνης για να τις διασπάσουν.

- Ορισμένα είδη *Cytophaga* είναι παθογόνα των ψαριών (το *C. colummaris* προκαλεί την ασθένεια κολουμνάρης και το *C. psychrophila* την ασθένεια του ψυχρού νερού).
- Τα μολυσμένα ψάρια φέρουν κατεστραμμένους ιστούς συχνά γύρω από τα βράγχια (πιθανώς οφείλεται σε ισχυρή πρωτεολυτική δράση των μελών *Cytophaga* που απομονώνονται από τέτοια ψάρια).
- Το συγγενικό είδος ***Sporocytophaga*** είναι μορφολογικά και φυσιολογικά παρόμοιο με το *Cytophaga*, αλλά τα κύτταρα σχηματίζουν σφαιρικές ληθαργικές δομές (μικροκύστεις), όμοιες με εκείνες των καρποφορούντων μυξοβακτηρίων.

Flavobacteriales* και *Sphingobacteriales

- Είναι κατά κανόνα αερόβια και προαιρετικώς αερόβια χημειοργανότροφα.
- Τα είδη του ***Flavobacterium*** απαντούν κυρίως σε υδάτινα ενδιαιτήματα του γλυκού και θαλάσσιου νερού, καθώς και στα τρόφιμα και σε εργοστάσια επεξεργασίας τροφίμων.
- Οι αποικίες του *Flavobacterium* είναι συχνά κιτρινωπές.
- Σπάνια είναι παθογόνα, ωστόσο, το είδος *F. meningosepticum* έχει συνδεθεί με περιστατικά παιδικής μηνιγγίτιδας.
- Τα ***Sphingobacteriales*** είναι φαινοτυπικά παρόμοια με πολλά *Flavobacteriales*.
- Από πλευράς φυσιολογίας, μπορούν γενικά να διασπάσουν μεγαλύτερο εύρος σύνθετων πολυσακχαριτών από τα *Flavobacteriales* (από αυτήν την άποψη μοιάζουν με είδη *Cytophagales*).

Χλαμύδια, πλαγκτομύκητες και κονδυλομικρόβια

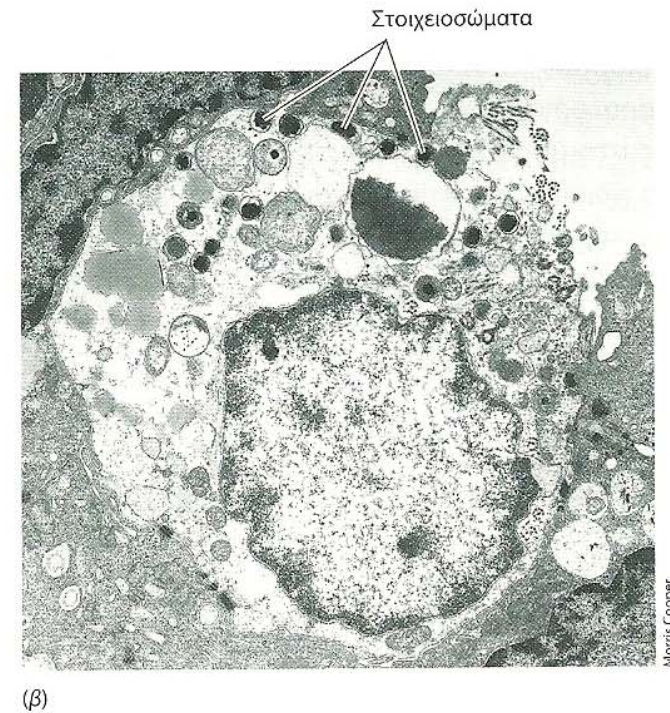
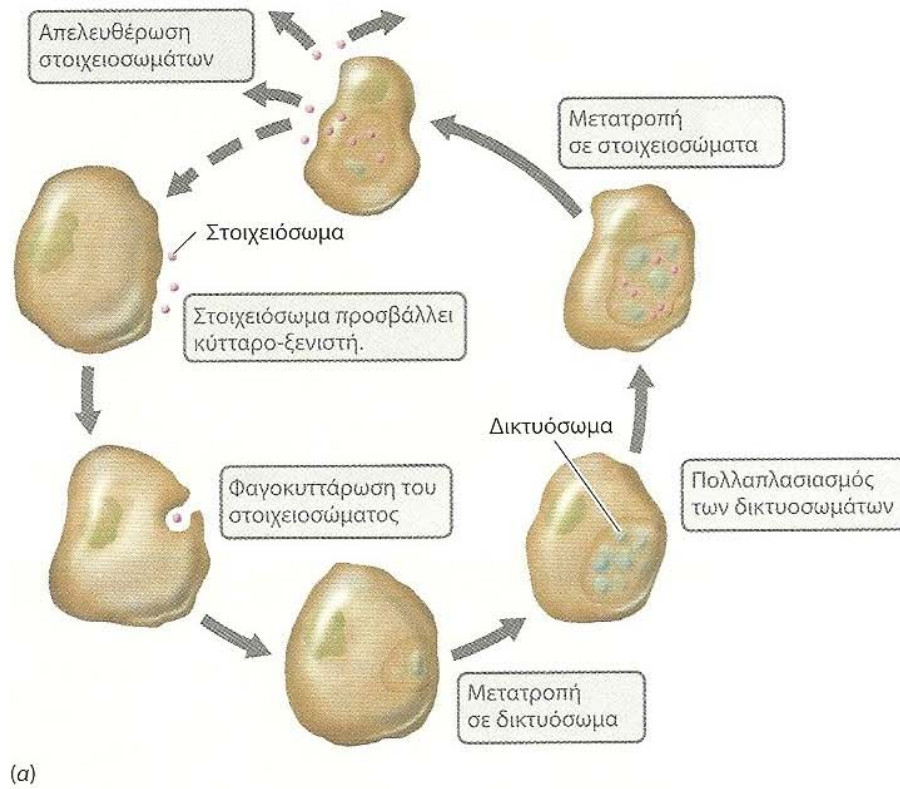


Σχ.250. Οι κυριότερες τάξεις των *Chlamydiae*, *Planctomycetes* και *Verrucomicrobia* (με βάση την αλληλουχία 16S rRNA).

Χλαμύδια

Κυριότερα γένη: *Chlamydia*, *Clamydophila*, *Parachlamydia*

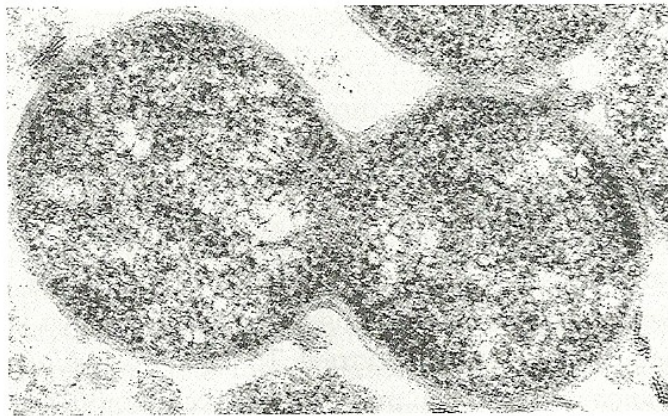
- Είναι υποχρεωτικώς παρασιτικά βακτήρια με μικρή μεταβολική ικανότητα.
- Έχουν κυτταρικά τοιχώματα Gram (-) τύπου και οι βιοσυνθετικές ικανότητές τους είναι πολύ πιο περιορισμένες ακόμη και από αυτές των ρικετσιών (υποχρεωτικά ενδοκυτταρικά παράσιτα).
- Σε αντίθεση με τις ρικέτσιες, τα χλαμύδια δεν μεταδίδονται με τα αρθρόποδα, αλλά είναι κυρίως αερομεταφερόμενοι εισβολείς του αναπνευστικού συστήματος.
- Διακρίνονται 2 κυτταρικοί τύποι σε ένα τυπικό κύκλο ζωής:
 1. Ένα μικρό, συμπαγές, σχετικά ανθεκτικό στη ξηρασία κύτταρο (**στοιχειόσωμα**), το οποίο είναι το μέσο διασποράς, και
 2. Ένα μεγαλύτερο, λιγότερο συμπαγές, διαιρούμενο με διχοτόμηση κύτταρο (**δικτυόσωμα**), που είναι η βλαστική μορφή.



Σχ.251. Ο μολυσματικός κύκλος των χλαμυδίων. (α) Σχηματική αναπαράσταση του κύκλου. Ο κύκλος ολοκληρώνεται σε 48h. (β) Μόλυνση ανθρώπινου κυττάρου από χλαμύδια: Ένα κύτταρο μολυσμένης σάλπιγγας διαρρηγνύεται και απελευθερώνει ώριμα στοιχειοσώματα.

Σημαντικά είδη:

- ***Chlamydophila psittaci***, που προκαλεί την ασθένεια της ψιττάκωσης (ασθένεια των πτηνών που περιστασιακά μεταδίδεται και στους ανθρώπους προκαλώντας συμπτώματα πνευμονίας),
- ***Chlamydia trachomatis***, αιτιολογικός παράγοντας του τραχώματος (ασθένεια που πλήττει το μάτι και μπορεί να οδηγήσει στην τύφλωση) και άλλων ασθενειών του ανθρώπου, και
- ***Chlamydophila pneumoniae***, που προκαλεί πολλά αναπνευστικά σύνδρομα.



Σχ.252. *Chlamydophila psittaci* σε κύτταρο ιστοκαλλιέργειας ποντικού.

Μοριακές και μεταβολικές ιδιότητες

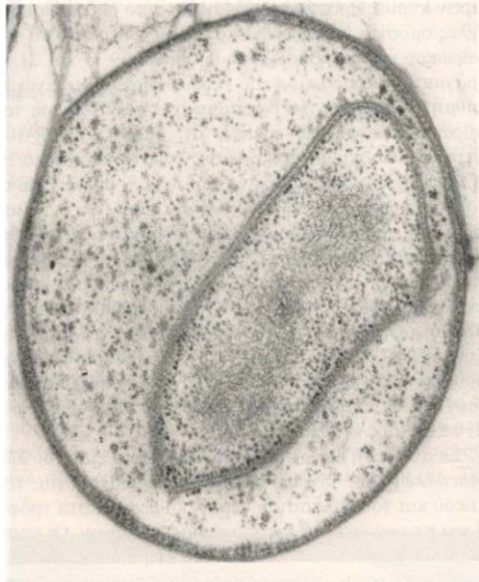
- Το *C. trachomatis* διαθέτει γονίδια που κωδικοποιούν βιοσυνθετικές λειτουργίες πεπτιδογλυκάνης, αν και δεν έχει ανιχνευθεί πεπτιδογλυκάνη στο κυτταρικό τοίχωμα.
- Το *C. trachomatis* δεν διαθέτει γονίδια που κωδικοποιούν την πρωτεΐνη FtsZ (καθοριστικής σημασίας πρωτεΐνη για τη δημιουργία διαφραγμάτων κατά την κυτταροδιαίρεση), η οποία θεωρούνταν απαραίτητη για την ανάπτυξη όλων των προκαρυωτών.
- Επιπλέον, ορισμένα γονίδια του *C. trachomatis* είναι ευκαρυωτικής προέλευσης (ένδειξη οριζόντιας μεταφοράς γονιδίων από τον ξενιστή στο βακτήριο).

Πλαγκτομύκητες

Κυριότερα γένη: *Planctomyces*, *Blastopirellula*, *Gemmata*, *Brocardia*

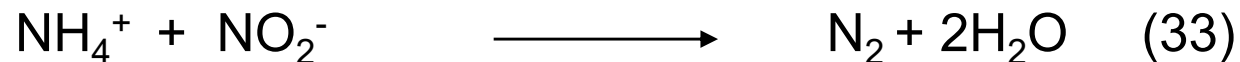
Διαμερισματοποίηση στους πλαγκτομύκητες

- Ένα από τα κύρια χαρακτηριστικά των πλαγκτομυκήτων είναι η διαμερισματοποίηση των κυττάρων τους (είναι οι μόνοι μεταξύ των γνωστών προκαρυωτών που έχουν εκτεταμένη εσωτερική δομή, η οποία περιλαμβάνει πυρήνα περιβαλλόμενο από μεμβράνη).
- Η διαμερισματοποίηση των πλαγκτομυκήτων τείνει να καταστήσει ασαφή τη διάκριση μεταξύ προκαρυωτών και ευκαρυωτών.



Σχ.253. Λεπτή τομή κυττάρου *Gemmata obsuriglobus*. Φαίνεται το πυρηνοειδές που περιβάλλεται από πυρηνικό φάκελο.

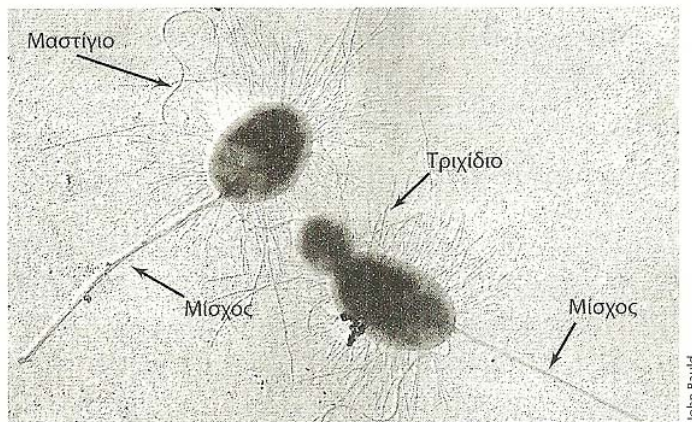
- Όλοι οι πλαγκτομύκητες παράγουν μια δομή που περικλείεται από μεμβράνη (**πιρελλουλόσωμα**) που περιέχει το πυρηνοειδές, ριβοσώματα και άλλα κυτταρικά συστατικά.
- Ωστόσο, σε ορισμένους πλαγκτομύκητες (π.χ. *Gemmata*), το πυρηνοειδές περικλείεται από «πυρηνικό φάκελο», δηλ. μεμβράνη διπλής στοιβάδας, όπως η πυρηνική μεμβράνη των ευκαρυωτών.
- Ένα άλλο διαμέρισμα (**αναμμοξειώσωμα**) απαντά σε είδη των *Brocadiales* (π.χ. *Brocardia anammoxidans*).
- Το *B. anammoxidans* καταλύει την αναερόβια οξείδωση της NH_3 (anammox).



- Η μεμβράνη του αναμμοξειώσωματος αποτελείται από ιδιαίτερα λιπίδια, τα οποία στεγανοποιούν και προστατεύουν το κυτταρόπλασμα από τοξικές ενδιάμεσες ενώσεις της αναερόβιας οξείδωσης της NH_3 .

Planctomyces

- Το *Planctomyces* είναι έμμισχο βακτήριο (όπως το *Caulobacter*).
- Σε αντίθεση όμως με το *Caulobacter*, ο μίσχος του αποτελείται από πρωτεΐνη και δεν έχει κυτταρικό τοίχωμα ή κυτταρόπλασμα.
- Ο μίσχος του *Planctomyces* προφανώς βοηθά στην προσκόλληση.
- Το *Planctomyces* και τα συγγενικά του γένη δεν έχουν πεπτιδογλυκάνη, αλλά τα κυτταρικά τοιχώματά τους είναι τύπου στοιβάδας S, αποτελούμενα από πρωτεΐνη πλούσια σε κυστεΐνη (υπό τη μορφή κυστίνης).



Σχ.254. *Planctomyces maris*.

- Επομένως, είναι ανθεκτικοί σε αντιβιοτικά που παρεμποδίζουν τη σύνθεση πεπτιδογλυκάνης (πενικιλίνη και κεφαλοσπορίνες).
- Το *Planctomyces*, όπως και το *Caulobacter*, είναι εκβλαστανόν βακτήριο και στον κύκλο ζωής του, τα πλανοκύτταρα προσκολλώνται σε επιφάνεια, αναπτύσσουν μίσχο στο σημείο προσκόλλησης, και στον αντίθετο πόλο δημιουργούν με εκβλάστηση νέο κύτταρο.
- Το θυγατρικό κύτταρο αναπτύσσει μαστίγιο, αποκολλάται από το μητρικό κύτταρο, και αρχίζει ένα νέο κύκλο ζωής.
- Τα είδη του *Planctomyces* είναι προαιρετικώς αερόβια, χημειοργανότροφα και αναπτύσσονται είτε με ζύμωση, ή με αναπνευστικό καταβολισμό σακχάρων.
- Το ενδιαίτημα των *Planctomyces* είναι κυρίως υδάτινο, θαλάσσιο ή γλυκού νερού.

Κονδυλομικρόβια

Κυριότερα γένη: *Verrucomicrobium*, *Prostheco bacter*

- Σχηματίζουν κυτταροπλασματικές αποφύσεις (προσθήκες).
- Τα γένη *Verrucomicrobium* και *Prostheco bacter* έχουν 2 ή περισσότερες προσθήκες/κύτταρο και διαιρούνται συμμετρικά, έτσι ώστε τόσο τα μητρικά όσο και τα θυγατρικά κύτταρα να έχουν προσθήκες κατά τη στιγμή της κυτταρικής διαίρεσης, σε αντίθεση με τα κύτταρα του *Caulobacter* που έχουν μία και μοναδική προσθήκη και παράγουν μαστιγιοφόρα πλανοκύτταρα χωρίς προσθήκες.
- Τα κονδυλομικρόβια έχουν πεπτιδογλυκάνη στα κυτταρικά τους τοιχώματα και είναι από αερόβια έως προαιρετικώς αερόβια με ικανότητα ζύμωσης διαφόρων σακχάρων.

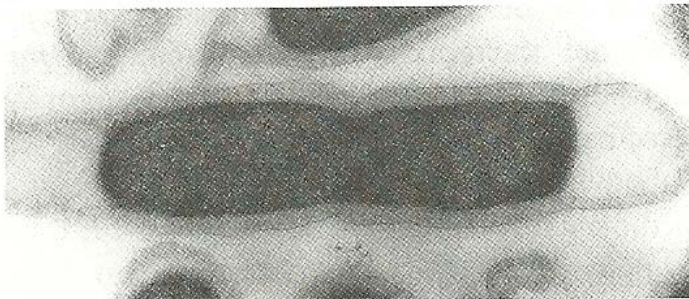
- Τα είδη του γένους *Prostheco bacter* περιέχουν 2 γονίδια ευκαρυωτικών κυττάρων που κωδικοποιούν τουμπουλίνη.
- Αν και η σημαντική για την κυτταρική διαίρεση πρωτεΐνη FtsZ είναι, επίσης, ομόλογη της τουμπουλίνης, η δομή των πρωτεϊνών του *Prostheco bacter* μοιάζει περισσότερο με την ευκαρυωτική τουμπουλίνη, παρά με την FtsZ.
- Υπάρχουν παντού στη φύση, σε ενδιαιτήματα γλυκού ή θαλάσσιου νερού, στα δάση και σε καλλιέργειες.

Υπερθερμόφιλα βακτήρια με πρώιμες φυλογενετικές διακλαδώσεις

Thermogogae και *Thermodesulfobacteria*

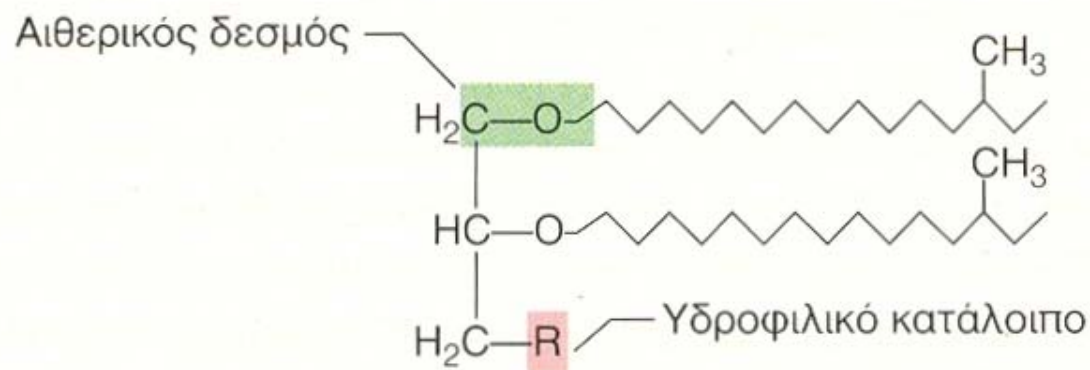
Κυριότερα γένη: *Thermotoga*, *Thermodesulfobacterium*

- Το *Thermotoga* είναι ραβδόμορφο και υπερθερμόφιλο (αναπτύσσεται μέχρι και στους 90°C, με βέλτιστη θερμοκρασία ανάπτυξης 80°C).
- Είναι Gram (-), αναερόβιο, ζυμωτικό χημειοργανότροφο που καταβολίζει σάκχαρα και πολυμερή (π.χ. άμυλο) και παράγει ως προϊόντα ζύμωσης γαλακτικό, οξικό, CO₂ και H₂.
- Δεν παράγει σπόρια.



Σχ.255. *Thermotoga maritima*.

- Το *Thermodesulfobacterium* είναι θερμοφίλο, θειοαναγωγικό βακτήριο.
- Αν και δεν είναι υπερθερμόφιλο (βέλτιστη θερμοκρασία ανάπτυξης 70°C), είναι το πλέον θερμοφίλο από όλα τα θειοαναγωγικά βακτήρια.
- Είναι αυστηρά αναερόβιο και δεν μπορεί να χρησιμοποιήσει το οξικό οξύ ως δότη ηλεκτρονίων (όπως και τα θειοαναγωγικά βακτήρια της ομάδας I), αλλά χρησιμοποιεί γαλακτικό, πυροσταφυλικό και αιθανόλη ανάγοντας το SO_4^{2-} σε H_2S .
- Το *Thermodesulfobacterium* περιέχει αιθεροσυνδεδεμένα λιπίδια (οι πλευρικές αλυσίδες της γλυκερόλης αποτελούνται από υδρογονάνθρακες C17 μαζί με ορισμένα λιπαρά οξέα).



Σχ.256. Δομή λιπιδίου *Thermodesulfobacterium*.

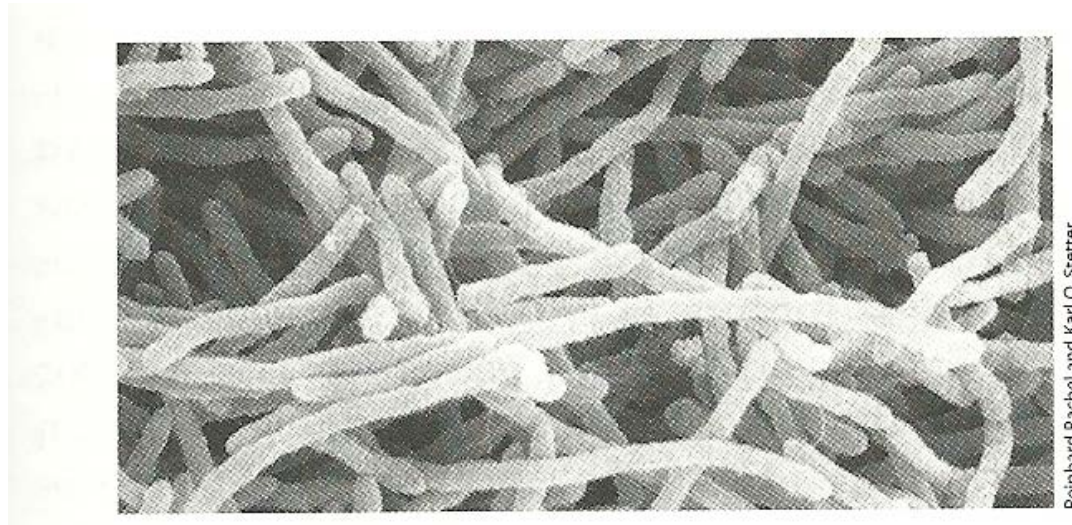
Aquificae

Κυριότερα γένη: *Aquifex*, *Thermocrinis*

- Το γένος ***Aquifex*** είναι υποχρεωτικά χημειολιθότροφο και αυτοτροφικό υπερθερμόφιλο (το πιο θερμόφιλο από όλα τα γνωστά βακτήρια).
- Αναπτύσσεται μέχρι τους 95°C (με βέλτιστη θερμοκρασία ανάπτυξης 85°C).
- Τα διάφορα είδη του *Aquifex* χρησιμοποιούν ως δότες ηλεκτρονίων H₂, S⁰, ή S₂O₃²⁻ και ως δέκτες ηλεκτρονίων O₂ ή NO₃⁻.
- Ανέχεται μόνο πολύ χαμηλές συγκεντρώσεις O₂, ενώ είναι εντελώς ανίκανο να αναπτυχθεί χημειοργανοτροφικά με βάση οργανικές ενώσεις και σύνθετα μίγματα (π.χ. εκχύλισμα ζύμης ή κρέατος).
- Η αυτοτροφία του στηρίζεται στην αντίστροφη πορεία του κύκλου του κιτρικού οξέος (αυτή η σειρά αντιδράσεων εκτελείται και στα πράσινα θειοβακτήρια).
- Το γονιδίωμά του είναι εκπληκτικά μικρό (μόλις το 1/3 του μεγέθους του γονιδιώματος της *E. coli*).

Thermocrinis

- Το γένος ***Thermocrinis*** είναι υπερθερμόφιλο (με βέλτιστη θερμοκρασία ανάπτυξης 80°C), χημειολιθότροφο, που χρησιμοποιεί ως ηλεκτρονιοδότες H₂, S₂O₃²⁻ ή θείο και ως δέκτη ηλεκτρονίων O₂.



Σχ.257. Κύτταρα *Thermocrinis ruber* που αναπτύσσονται σε γυάλινη αντικειμενοφόρο πλάκα καλυμμένη με πυρίτιο.

Άλλα βακτήρια

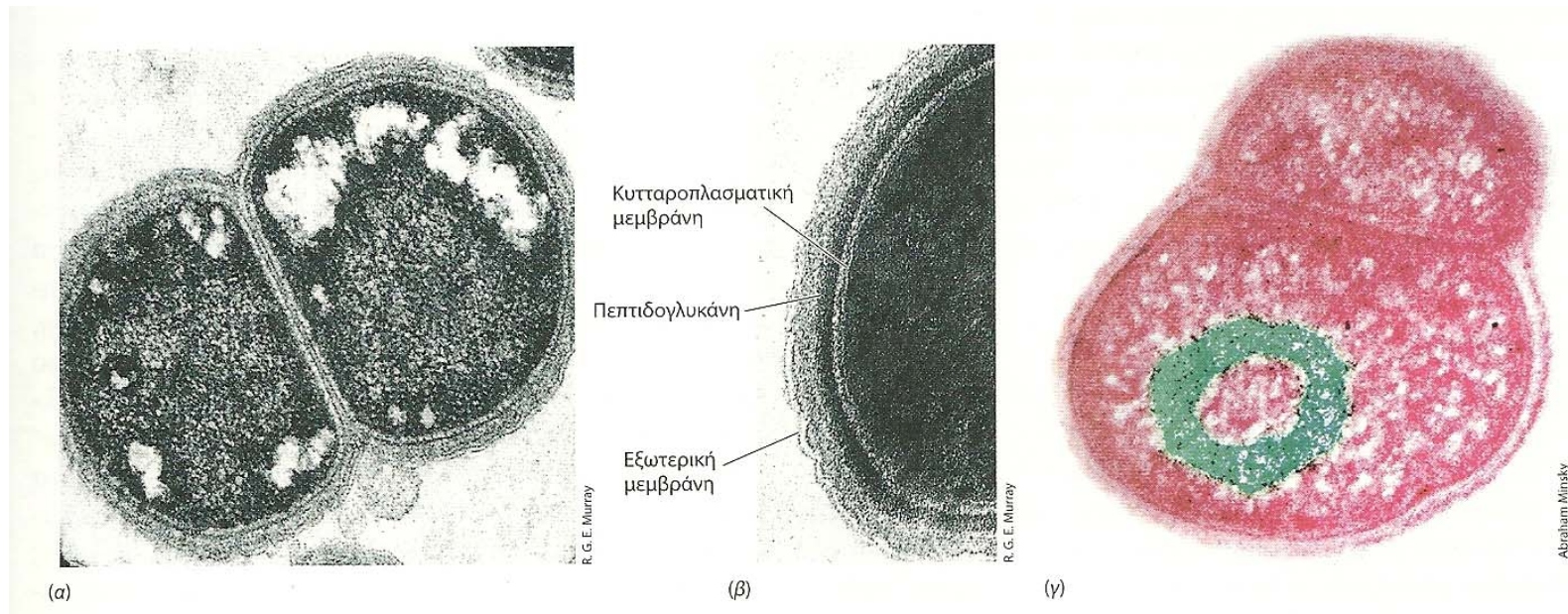
Deinococcus-Thermus

Κυριότερα γένη: *Deinococcus*, *Thermus*

- Το γένος ***Deinococcus*** περιλαμβάνει Gram (+) κόκκους, αλλά διαθέτουν κυτταρικό τοίχωμα με δομή Gram (-) βακτηρίων, που αποτελείται από αρκετές στοιβάδες, συμπεριλαμβανομένης εξωτερικής μεμβράνης.
- Όμως, δεν διαθέτει λιπίδιο A.
- Οι περισσότεροι δεινόκοκκοι έχουν ερυθρό ή ρόδινο χρώμα, λόγω των καροτενοειδών που περιέχουν.
- Πολλά στελέχη είναι ιδιαίτέρως ανθεκτικά στην υπεριώδη ακτινοβολία και στην ξηρασία.
- Η αντοχή στην ακτινοβολία μπορεί να χρησιμοποιηθεί επωφελώς στην απομόνωση των δεινοκόκκων.

- Τα κύτταρα του *D. radiodurans* επιβιώνουν ύστερα από έκθεση έως και σε 15.000Gy ακτινοβολίας (ο άνθρωπος πεθαίνει ύστερα από έκθεση σε λιγότερα από 5Gy).
- Η ανθεκτικότητα στην ακτινοβολία οφείλεται σε ισχυρούς μηχανισμούς επιδιόρθωσης του DNA (το χρωμόσωμα αποκαθίσταται ακόμα και όταν είναι «θρυμματισμένο»).
- Πιστεύεται ότι η ιδιαίτερη διάταξη του DNA στα κύτταρα του *D. radiodurans* παίζει σημαντικό ρόλο στην αντοχή στην ακτινοβολία.
- Τα κύτταρα του *D. radiodurans* απαντούν πάντα σε ζεύγη ή τετράδες.
- Το DNA δεν είναι διάσπαρτο, αλλά σχηματίζει σπειροειδή δομή.
- Η επιδιόρθωση διευκολύνεται από τη σύντηξη πυρηνοειδών γειτονικών διαμερισμάτων, καθώς η σπειροειδής δομή παρέχει μια «πλατφόρμα» για ομόλογο ανασυνδυασμό.

- Ο *D. radiodurans* είναι επίσης ανθεκτικό και στη μεταλλαξιγόνο δράση πολλών μεταλλαξιγόνων (περιλαμβάνει ένζυμα επιδιόρθωσης ρήξεων στο μονόκλωνο και στο δίκλωνο DNA και για την αφαίρεση και επισκευή διμερών θυμίνης).
- Η νιτροζογουανιδίνη όμως, η οποία επάγει ελλείμματα στο DNA (και παρόμοια χημικά μεταλλαξιγόνα), φαίνεται να έχει μεταλλαξιγόνο δράση.



Σχ.258. *Deinococcus radiodurans*. (α) Ηλεκτρονικό μικρογράφημα *D. radiodurans*. (β) Μικρογράφημα τοιχωματικής στοιβάδας. (γ) Κύτταρα *D. radiodurans* που έχουν χρωματιστεί. Διακρίνεται η σπειροειδής μορφολογία του πυρηνοειδούς (πράσινο).