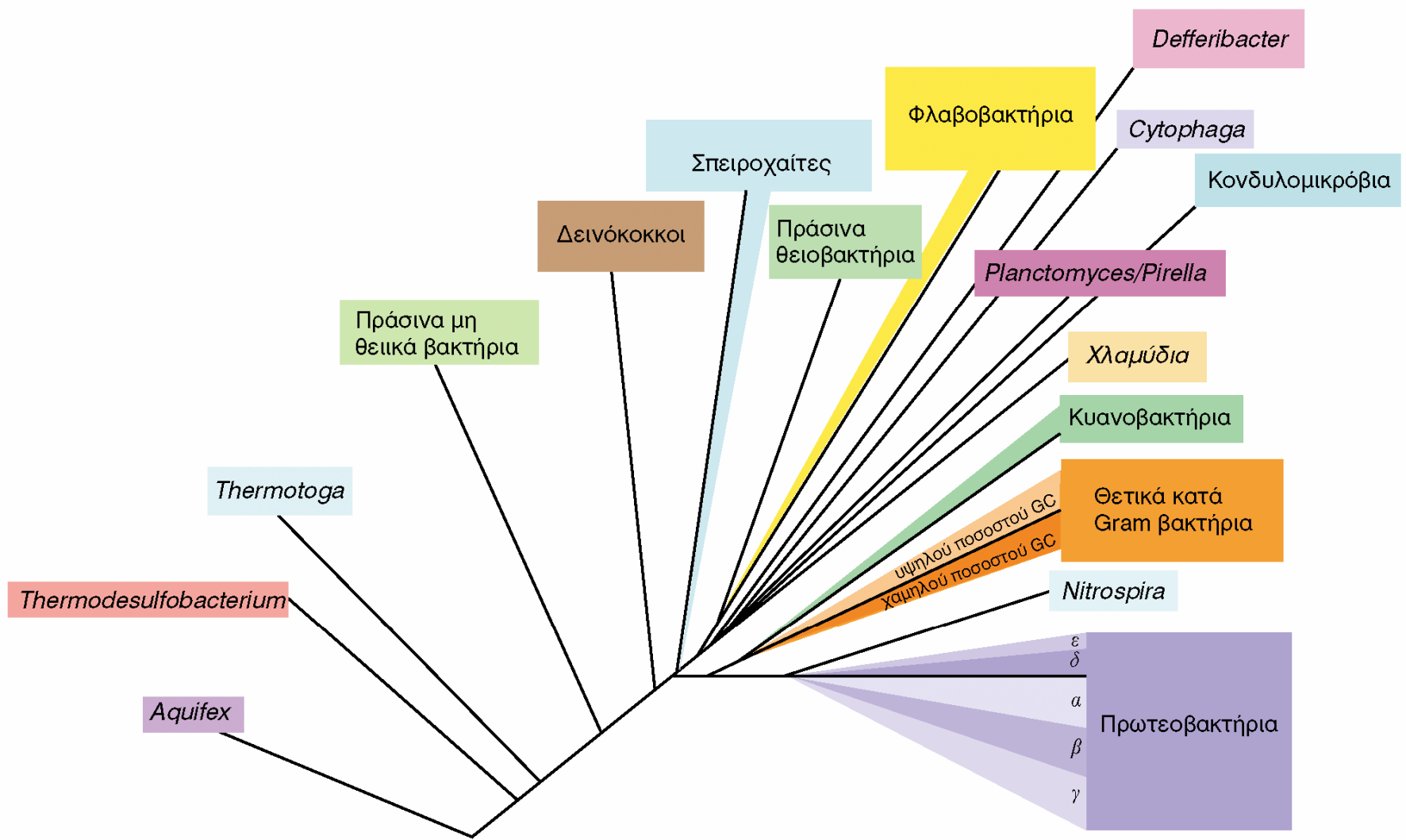


ΠΡΟΚΑΡΥΩΤΙΚΗ ΠΟΙΚΙΛΟΤΗΤΑ: ΒΑΚΤΗΡΙΑ

12

Το φυλογενετικό δέντρο των *Βακτηρίων* περιέχει περίπου 20 φύλα καλλιεργημένων αντιπροσώπων και άλλα 20-30 που γνωρίζουμε ότι υπάρχουν, αλλά δεν έχουν ακόμα καλλιεργηθεί. Τα διάφορα είδη των *Βακτηρίων* παρουσιάζουν τεράστια ποικιλότητα όσον αφορά τη μορφολογία, τη φυσιολογία, και την εξελικτική ιστορία τους. Το γιγάντιο θειοβακτήριο *Achromatium*, που φαίνεται εδώ, είναι ένα μόνο γένος χημειολιθοτρόφων, προκαρυωτικών οργανισμών που χρησιμοποιούν *ανόργανες* ενώσεις ως δότες ηλεκτρονίων για τον ενεργειακό μεταβολισμό. Στις διάφορες υποομάδες των πρωτεοβακτηρίων, του μεγαλύτερου φύλου των *Βακτηρίων*, απαντούν αρκετοί άλλοι φυσιολογικοί τύποι χημειολιθοτρόφων, αναρίθμητα χημειοργανότροφα, καθώς και μια σημαντική ομάδα φωτοτρόφων (τα πορφυρά βακτήρια).



Εικόνα 12.1 Λεπτομερές φυλογενετικό δέντρο των κυριότερων γενεαλογικών γραμμών (φύλων) των Βακτηρίων, βασισμένο σε συγκρίσεις των αλληλουχιών του ριβοσωματικού RNA 16S.

Υποδιαίρεση	Γένη	
α	<i>Acetobacter</i> <i>Agrobacterium</i> <i>Alcaligenes</i> <i>Azospirillum</i> <i>Beijerinckia</i> <i>Bradyrhizobium</i> <i>Brucella</i> <i>Caulobacter</i> <i>Ehrlichia</i> <i>Gluconobacter</i> <i>Hyphomicrobium</i> <i>Methylocystis</i>	<i>Nitrobacter</i> <i>Paracoccus</i> <i>Rhodospirillum</i> <i>Rhodopseudomonas</i> <i>Rhodobacter</i> <i>Rhodomicrobium</i> <i>Rhodovulum</i> <i>Rhodopila</i> <i>Rhizobium</i> <i>Rickettsia</i> <i>Sphingomonas</i> <i>Zymomonas</i>
β	<i>Aquaspirillum</i> <i>Bordetella</i> <i>Burkholderia</i> <i>Chromobacterium</i> <i>Gallionella</i> <i>Leptothrix</i> <i>Methylophilis</i> <i>Neisseria</i> <i>Nitrosomonas</i>	<i>Oxalobacter</i> <i>Ralstonia</i> <i>Rhodocyclus</i> <i>Rhodoferax</i> <i>Sphaerotilus</i> <i>Spirillum</i> <i>Thiobacillus</i> <i>Zoogloea</i>
γ	<i>Acetobacter</i> <i>Acinetobacter</i> <i>Azotobacter</i> <i>Chromatium</i> <i>Escherichia</i> <i>Ectothiorhodospira</i> <i>Erwinia</i> <i>Francisella</i> <i>Halomonas</i> <i>Halorhodospira</i> <i>Legionella</i> <i>Leucothrix</i> <i>Methylomonas</i> <i>Oceanospirillum</i>	<i>Photobacterium</i> <i>Pseudomonas</i> <i>Methylococcus</i> <i>Methylobacter</i> <i>Nitrosococcus</i> <i>Thiobacillus</i> <i>Thiomicrospira</i> <i>Thiospirillum</i> και άλλα πορφυρά θειοβακτήρια <i>Salmonella</i> και άλλα εντεροβακτήρια <i>Vibrio</i> <i>Xanthomonas</i>
δ	<i>Acinetobacter</i> <i>Aeromonas</i> <i>Bdellovibrio</i> <i>Desulfuromonas</i> <i>Desulfonivibrio</i> και τα περισσότερα άλλα θειοαναγωγικά βακτήρια <i>Francisella</i>	<i>Geobacter</i> <i>Halomonas</i> <i>Moraxella</i> <i>Myxococcus</i> και άλλα μυξοβακτήρια <i>Pelobacter</i> <i>Syntrophobacter</i>
ε	<i>Campylobacter</i> <i>Helicobacter</i> <i>Thiomicrospira</i>	<i>Thiovulum</i> <i>Wolinella</i>

^α Δεν επιδιώκουμε να είναι πλήρης ο πίνακας αυτός. Παρουσιάζονται μόνο γένη πρωτεοβακτηρίων που έχουν περιγραφεί καλά. Για έναν πλήρη κατάλογο των πρωτεοβακτηρίων και των λοιπών Βακτηρίων, βλ. Παράρτημα 2.

Πίνακας 1: Μείζονα γένη πρωτεοβακτηρίων.

Πορφυρά φωτοτροφικά βακτήρια

Πορφυρά μη θειικά
βακτήρια

Πορφυρά θειοβακτήρια

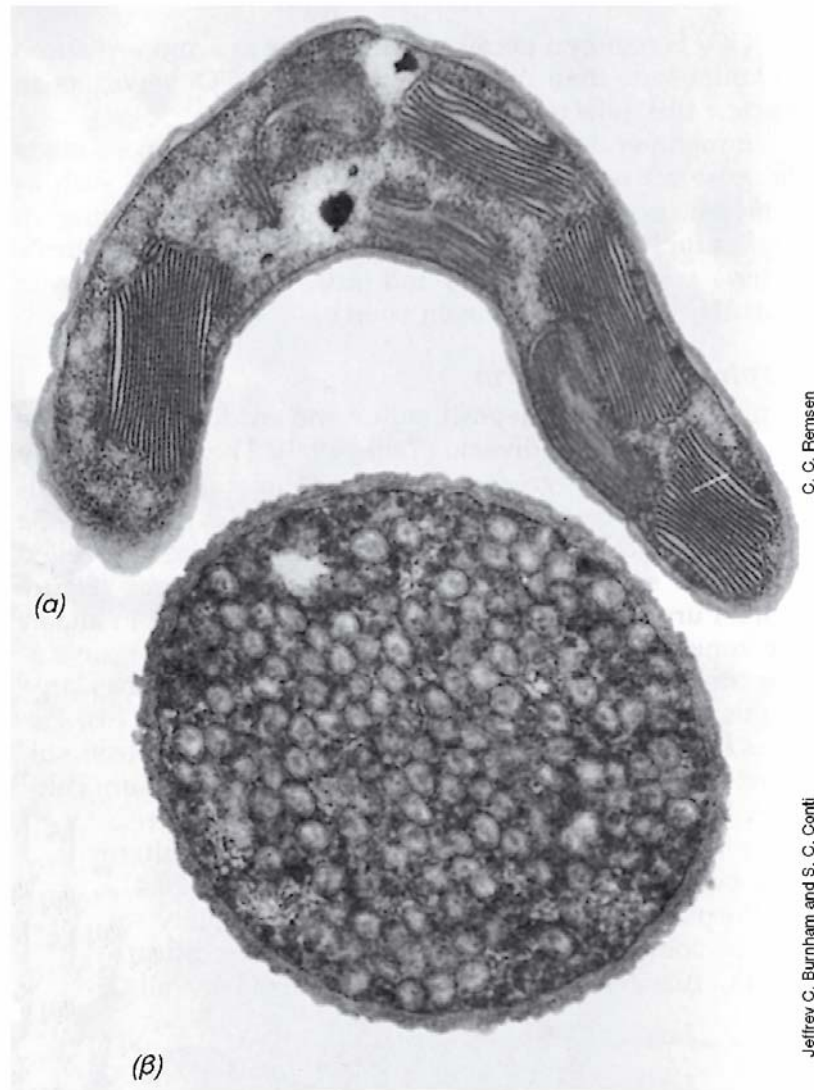
Τα πορφυρά φωτότροφα βακτήρια εκτελούν μη οξυγονοπαραγωγική **φωτοσύνθεση**, περιέχουν βακτηριοχλωροφύλλες και καροτενοειδείς χρωστικές → πορφυρό ή καστανό χρώμα. Ένθεση χρωστικών τους γίνεται σε φωτοσυνθετικά συστήματα μεμβρανών (Εικ. 2α). Τα συστήματα αυτά προέρχονται από εγκοιλώσεις της κυτταροπλασματικής μεμβράνης.

Τα πορφυρά θειοβακτήρια (Εικ. 2β,γ) (Πιν. 2) ανήκουν στα γ-πρωτεοβακτήρια. Χρησιμοποιούν υδρόθειο (H_2S) ως δότη ηλεκτρονίων για την αναγωγή του CO_2 κατά την φωτοσύνθεση. Το θειούχο ιόν οξειδώνεται σε στοιχειακό θείο. Το τελευταίο αποθηκεύεται σε σφαιρίδια στο εσωτερικό των κυττάρων. Πολλά από αυτά τα βακτήρια μπορούν επίσης να χρησιμοποιήσουν άλλες ανηγμένες ενώσεις του θείου ως δότες ηλεκτρονίων όπως π.χ το $S_2O_3^{2-}$. Απαντώνται σε φωτεινές μη οξυγονοπαραγωγικές ζώνες λιμνών (μερομεικτικές) και άλλων υδατικών ενδιαιτημάτων όπου υπάρχει H_2S καθώς και σε «θειούχες πηγές».



Norbert Pfennig

Εικόνα 12.2 Φωτογραφία υγρών καλλιεργειών πορφυρών φωτοτροφικών βακτηρίων, οι οποίες δείχνουν το χρώμα που παίρνουν τα διάφορα είδη από τις διαφορετικές καροτενοειδείς χρωστικές. Η κυανή καλλιέργεια είναι ένα μεταλλαγμένο παράγωγο του *Rhodospirillum rubrum* χωρίς καροτενοειδή, όπου φαίνεται ότι η βακτηριοχλωροφύλλη *a* είναι στην πραγματικότητα *κυανή*. Από τη φιάλη στο άκρο δεξιά (*Rhodobacter sphaeroides*, στέλεχος G) απουσιάζει ένα από τα καροτενοειδή του στελέχους άγριου τύπου, κατά συνέπεια το χρώμα της καλλιέργειας έχει μια πράσινη χροιά.



Εικόνα 12.3 Συστήματα μεμβρανών στα πορφυρά φωτοτροφικά βακτήρια, όπως εμφανίζονται στο ηλεκτρονικό μικροσκόπιο. (α) Το πορφυρό φωτοτροφικό βακτήριο *Ectothiorhodospira mobilis*, στο οποίο φαίνονται οι φωτοσυνθετικές μεμβράνες ως επίπεδα ελάσματα. (β) Το *Allochromatium vinosum*, ένα άλλο πορφυρό φωτοτροφικό βακτήριο, οι μεμβράνες του οποίου φαίνονται ως μεμονωμένα κυστίδια σφαιρικού σχήματος.



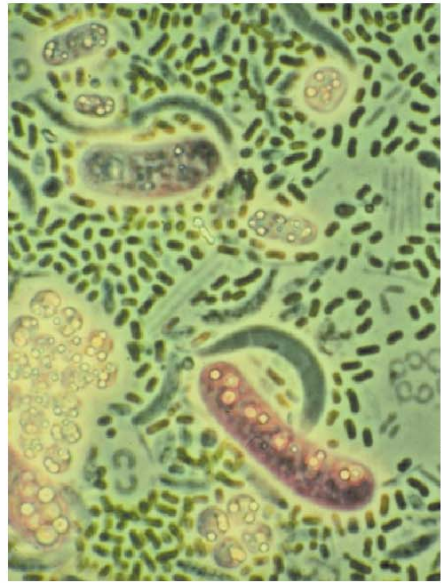
T. D. Brock

(α)



Jörg Overmann

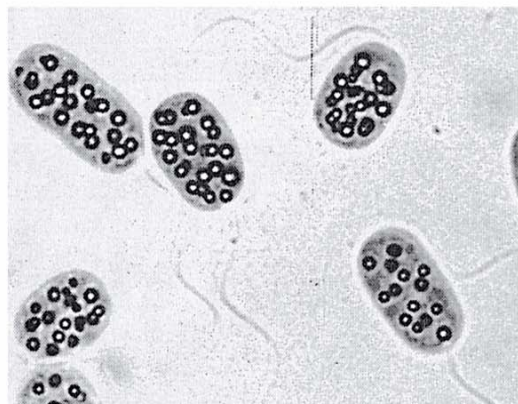
(β)



Douglas Caldwell

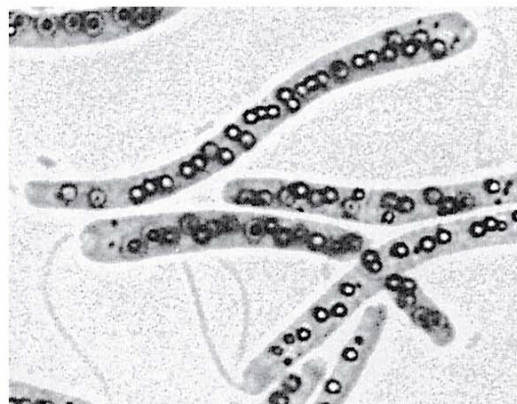
(γ)

Εικόνα 12.5 Μάζες πορφυρών θειοβακτηρίων. (α) *Thiopedia roseopersicina*, σε θειική πηγή στο Madison του Wisconsin (ΗΠΑ). Τα βακτήρια αναπτύσσονται κοντά στον βυθό της λιμνούλας που σχηματίζει η πηγή και ανέρχονται μέχρι την επιφάνεια (χάρη στα αεροκυτίδιά τους), όταν αναταραχθούν. Το πράσινο χρώμα προέρχεται από κύτταρα του ευκαρυωτικού φύκου *Spirogyra*. (β) Δείγμα νερού από τα 7 m, στη Λίμνη Mahoney της Βρετανικής Κολομβίας (Καναδάς). Κυριότερος οργανισμός είναι το *Amoebobacter purpureus*. (γ) Μικροφωτογραφία αντίθεσης φάσεων από στιβάδες πορφυρών θειοβακτηρίων μιας μικρής στρωματοποιημένης λίμνης στο Michigan (ΗΠΑ). Τα πορφυρά θειοβακτήρια περιλαμβάνουν είδη των γενών *Chromatium* (μεγάλα ραβδόμορφα) και *Thiocystis* (μικροί κόκκοι).



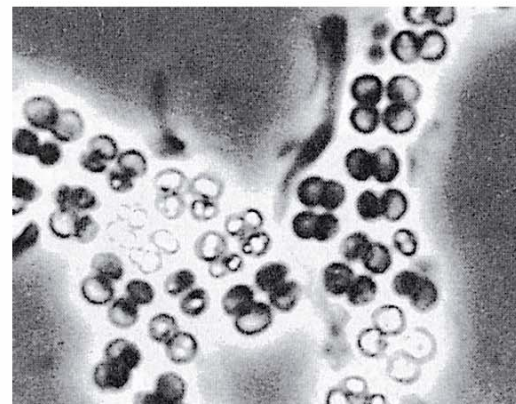
Norbert Pfennig

(α)



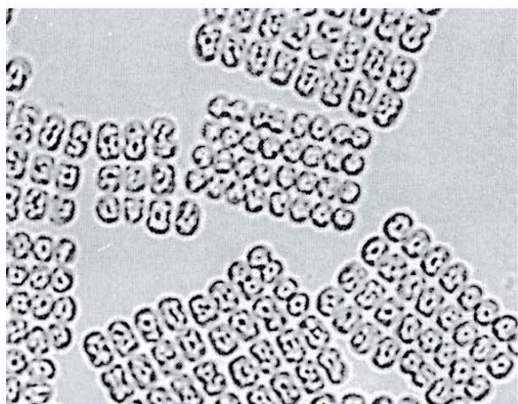
Norbert Pfennig

(β)



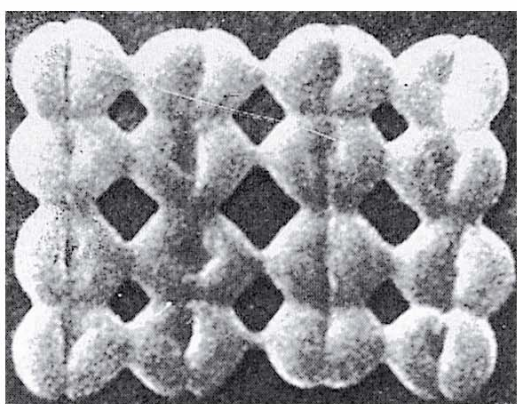
Peter Hirsch

(γ)



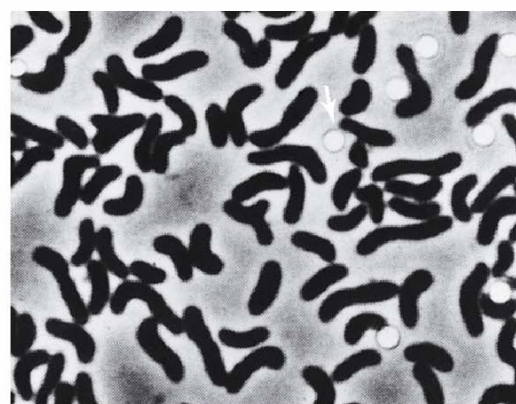
Norbert Pfennig

(δ)



R. Scherrer

(ε)



Johannes F. Imhoff

(στ)

Εικόνα 12.4

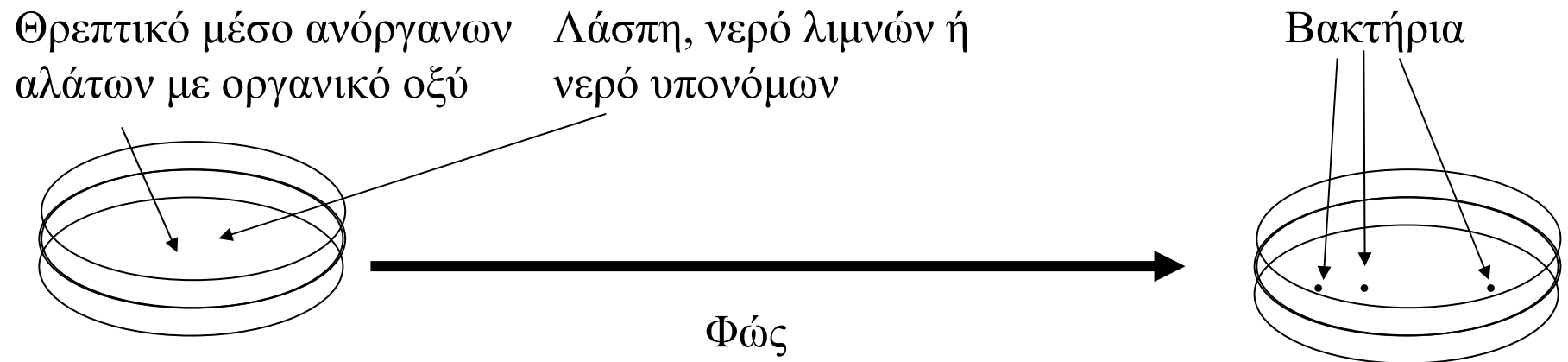
Μικροφωτογραφίες φωτεινού πεδίου πορφυρών θειοβακτηρίων (βλ. επίσης Πίνακα 12.2). (α) *Chromatium okenii*: τα κύτταρα έχουν πλάτος 5 μm περίπου. Παρατηρήστε τα σφαιρίδια στοιχειακού θείου στο εσωτερικό των κυττάρων. (β) *Thiospirillum jenense*: ένα πολύ μεγάλο σπειροειδές με πολική μαστιγοφορία· τα κύτταρα έχουν μήκος 30 μm περίπου. Παρατηρήστε τα σφαιρίδια θείου. (γ) *Thiocapsa*: τα κύτταρα έχουν πλάτος 2 μm περίπου. (δ) *Thiopedia rosea*: τα κύτταρα έχουν πλάτος 1,5 μm περίπου (ε) Μικρογράφημα ηλεκτρονικού μικροσκοπίου σάρωσης ενός φύλλου 16 κυττάρων του *Thiopedia rosea*, όπου φαίνονται τα κύρια επίπεδα διαίρεσης. (στ) Μικροφωτογραφία αντίθεσης φάσεων κυττάρων του *Ectothiorhodospira mobilis*. Τα κύτταρα έχουν πλάτος 0,8 μm περίπου. Παρατηρήστε τα εξωτερικά σφαιρίδια θείου (βέλος). Συγκρίνετε τη φωτογραφία του *Chromatium okenii* με τα σκίτσα των πορφυρών θειοβακτηρίων που σχεδίασε ο μεγάλος Ρώσος μικροβιολόγος Sergei Winogradsky, πριν από τουλάχιστον 115 χρόνια (🔗 Τμήμα 1.6 και Εικόνα 1.15). Αν και ο Winogradsky ποτέ δεν απέκτησε αμιγείς καλλιέργειες των οργανισμών αυτών, μελέτησε τη φυσική ιστορία τους και τον μετασχηματισμό των ενώσεων του θείου.

Χαρακτηριστικά	Γένος	Αριθμός ειδών	DNA (mol % GC)
Εξωτερική απόθεση θείου:			
Σπειράματα, πολικά μαστίγια	<i>Ectothiorhodospira</i>	9	62-67
Σπειράματα, ακραία αλκαλεόφιλα	<i>Thiorhodospira</i>	1	57
Σπειράματα, ακραία αλόφιλα	<i>Halorhodospira</i>	3	50-69
Εσωτερική απόθεση θείου:			
Δεν περιέχουν αεροκυστίδια			
Ωοειδή ή ραβδόμορφα, πολικά μαστίγια	<i>Chromatium;</i> <i>Allochromatium;</i> <i>Halochromatium;</i> <i>Rhabdochromatium;</i> <i>Thermochromatium;</i> <i>Isochromatium;</i> <i>Marichromatium</i>	23	48-70
Σφαιρικά, αλκαλεόφιλα	<i>Thioalkalicoccus</i>	1	64
Σφαιρικά, περιέχουν βακτηριοχλωροφύλλη β	<i>Thioflavicoccus</i>	1	66
Σφαιρικά	<i>Thiorhodococcus</i>	1	67
Σφαιρικά, διπλόκοκκοι, τετράδες, μη αυτοκινούμενο· κύτταρα διαμέτρου 1,2-3 μm	<i>Thiocapsa</i>	5	63-70
Σφαιρικά ή ωοειδή, πολικά μαστίγια· κύτταρα διαμέτρου 2,5-3 μm	<i>Thiocystis</i>	4	61-68
Σφαιρικά, διαμέτρου 1,5-2,5 μm	<i>Thiohalocapsa</i>	1	66
Σφαιρικά, διαμέτρου 1-2 μm	<i>Thiorhodococcus</i>	1	67
Σφαιρικά, διαμέτρου 1,2-1,5 μm	<i>Thiococcus</i>	1	69
Μεγάλα σπειράματα, πολικά μαστίγια	<i>Thiospirillum</i>	1	45
Μικρά σπειράματα	<i>Thiorhodovibrio</i>	1	61-62
Περιέχουν αεροκυστίδια			
Ακανόνιστα σφαιρικά, ωοειδή, μη αυτοκινούμενα	<i>Amoebobacter</i>	4	63-65
Ακανόνιστα σφαιρικά, σχηματίζουν μικρά πετάλια με 4-16 κύτταρα	<i>Thiolamprovulum</i>	1	
Ραβδόμορφα	<i>Lamprobacter</i>	1	64
Σφαιρικά, ωοειδή, πολικά μαστίγια	<i>Lamprocystis</i>	1	64
Ραβδόμορφα, μη αυτοκινούμενα· σχηματίζουν ακανόνιστο δίκτυο	<i>Thiodictyon</i>	2	65-66
Σφαιρικά, μη αυτοκινούμενα· σχηματίζουν επίπεδα φύλλα από τετράδες	<i>Thiopedia</i>	1	62-64

^a Από φυλογενετικής πλευράς, όλα είναι μέλη της υποδιαίρεσης γ των πρωτεοβακτηρίων (Εικόνα 12.1).

Πίνακας 2: Τα χαρακτηριστικά και τα γένη των πορφυρών θειοβακτηρίων.

Πολλά μη θειικά βακτήρια χρησιμοποιούν θείο για την αναγωγή του CO_2 σε κυτταρικές ενώσεις. Επίπεδα του θείου των πορφυρών θειοβακτηρίων είναι τοξικά για τα περισσότερα μη θειικά (Εικ. 2δ,ε) (Πιν. 3). Μια ομάδα από αυτά μπορεί να αναπτυχθεί αναερόβια στο σκοτάδι ενώ τα περισσότερα αναπτύσσονται αερόβια. Χρησιμοποιούν λιπαρά οργανικά οξέα, αμινοξέα, σάκχαρα, αλκοόλες και αρωματικές ενώσεις όπως το βενζοϊκό οξύ ως πηγές άνθρακα (φωτοετεροτροφία). Τα περισσότερα μπορούν επίσης να αναπτύσσονται φωτοαυτοτροφικά με $(\text{CO}_2 + \text{H}_2)$ ή $(\text{CO}_2 + \text{χαμηλά επίπεδα } \text{H}_2\text{S})$.



Χαρακτηριστικά	Γένος	Αριθμός ειδών	Ομάδα rRNA 16S ^a	DNA (mol % GC)
Σπειράματα, πολική μαστιγοφορία	<i>Rhodospirillum</i> ; <i>Phaeospirillum</i> ; <i>Rhodovibrio</i> ; <i>Rhodothalassium</i> ; <i>Roseospira</i> ; <i>Rhodospira</i> ;	15	α	62–68
Ραβδόμορφα, πολική μαστιγοφορία· διαιρούνται με εκβλάστηση	<i>Roseospirillum</i> <i>Rhodopseudomonas</i> ; <i>Rhodoplanes</i> ; <i>Rhodobium</i>	1 15 2 2	α α α	66 71 64–72 66–69 61–65
Ραβδόμορφα· διαιρούνται με διχοτόμηση	<i>Rhodobacter</i>	8	α	62–71
Ωοειδή έως ραβδόμορφα κύτταρα	<i>Rhodovulum</i>	4	α	64–68
Ωοειδή, περίτροχη μαστιγοφορία· ανάπτυξη με εκβλαστήσεις και σχηματισμό υψής	<i>Rhodomicrobium</i>	1	α	61–63
Μεγάλα σφαιρικά, οξεόφιλα (άριστο pH 5)	<i>Rhodopila</i>	1	α	66
Μικρά σφαιρικά αλκαλεόφιλα (άριστο pH 9)	<i>Rhodobaca</i>	1	α	59
Δακτυλιόσχημα ή σπειράματα	<i>Rhodocyclus</i>	3	β	64–66
Κεκαμμένα ραβδόμορφα	<i>Rubrivivax</i>	1	β	70–72
Κεκαμμένα ραβδόμορφα	<i>Rhodoferax</i>	2	β	59–60

^a Όλα είναι μέλη των πρωτεοβακτηρίων (βλ. Εικόνα 12.1 και Πίνακα 12.1).

Πίνακας 3: Τα χαρακτηριστικά και τα γένη των πορφυρών μη θεικών βακτηρίων.

Νιτροποιητικά βακτήρια

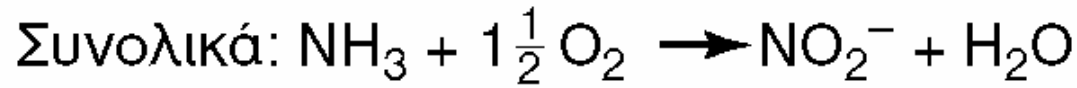
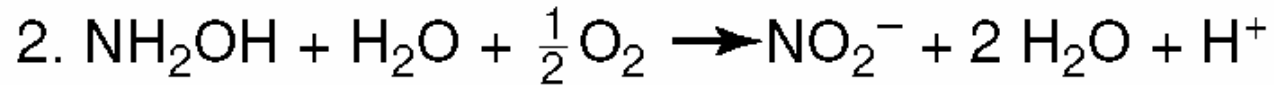
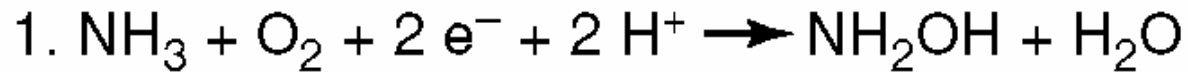
Νιτροζοποιητικά
(Nitrosomonas)

Νιτροποιητικά
(Nitrobacter)

Τα βακτήρια αυτά (Πιν. 4) χρησιμοποιούν ανόργανους ηλεκτρονιοδότες ως πηγές ενέργειας (χημειολιθοτροφικά).

Η νιτροποίηση στη φύση εκτελείται από την διαδοχική δράση των βακτηρίων που οξειδώνουν την αμμωνία: νιτροζοποιητικών (Εικ. 3α) και αυτών που οξειδώνουν τα νιτρώδη: νιτροποιητικών (Εικ. 3β). Πολλά από αυτά έχουν συστήματα εσωτερικών μεμβρανών στα οποία εδράζει η **μονοοξυγονάση της αμμωνίας**. Απαντώνται ευρύτατα στο έδαφος και το νερό και σε μεγάλους αριθμούς σε ενδαιτήματα όπου υπάρχουν σημαντικές ποσότητες αμμωνίας. Χρησιμοποιώντας θρεπτικά μέσα ανόργανων αλάτων που περιέχουν αμμωνία ή νιτρώδες οξύ ως ηλεκτρονιοδότη και διττανθρακικό (H CO_3^-) ως μοναδική πηγή άνθρακα μπορούμε να δημιουργήσουμε εύκολα καλλιέργειες εμπλουτισμού αυτών των βακτηρίων.

Νιτροζοποιητικά βακτήρια




$$\Delta G^{0'} = -275 \text{ kJ/αντίδραση}$$

Νιτροποιητικά βακτήρια



$$\Delta G^{0'} = -74,1 \text{ kJ/αντίδραση}$$

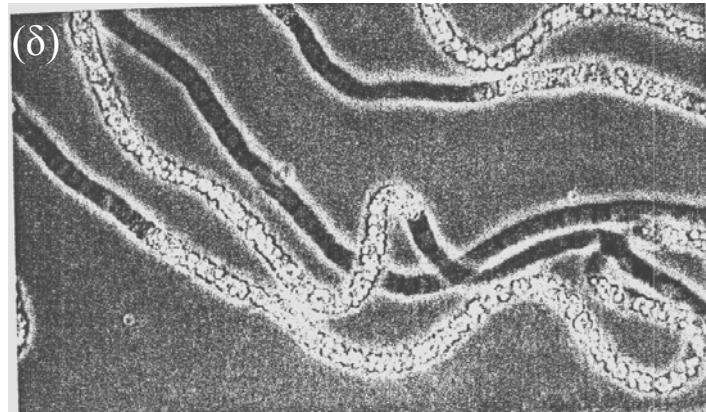
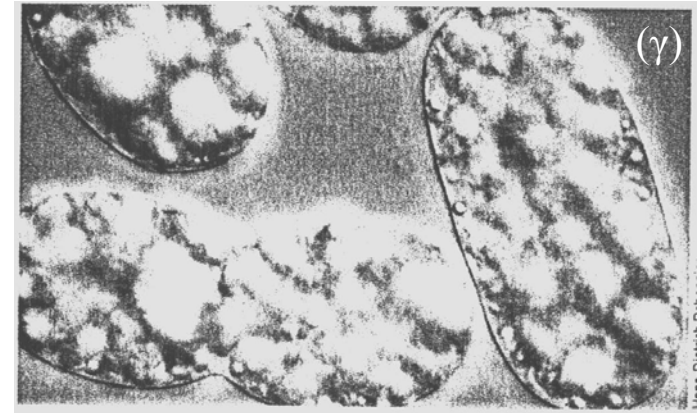
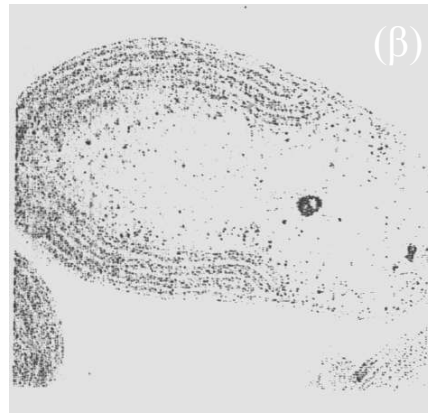
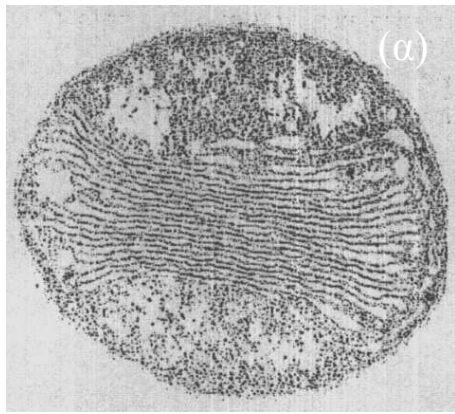
Εικόνα 12.9

Αντιδράσεις που συμμετέχουν στη διαδικασία οξείδωσης ανοργάνων ενώσεων του αζώτου από χημειολιθοτροφικά νιτροποιητικά βακτήρια ( Εικόνες 17.32 και 17.33).

Χαρακτηριστικά	Γένη	Φυλογενετική ομάδα ^ο	DNA (mol% GC)	Ενδιαιτήματα
Οξειδώνουν αμμωνία:				
Αρνητικά κατά Gram ραβδόμορφα, μικρού έως μεγάλου μήκους, αυτοκινούμενα (πολική μαστιγοφορία) ή όχι· περιφερειακά συστήματα μεμβρανών	<i>Nitrosomonas</i>	β	45–53	Έδαφος, αστικά λύματα, γλυκό και θαλασσινό νερό
Μεγάλοι κόκκοι, αυτοκινούμενοι· μεμβράνες στην περιφέρεια ή σε κυστίδια	<i>Nitrosococcus</i>	γ	49–50	Γλυκό και θαλασσινό νερό
Σπειροειδή, αυτοκινούμενα (περίτριχη μαστιγοφορία)· όχι εμφανές σύστημα μεμβρανών	<i>Nitrospira</i>	β	54	Έδαφος
Πλειομορφικά, λοβοειδή, διαμερισματοποιημένα· αυτοκινούμενα (περίτριχη μαστιγοφορία)	<i>Nitrosolobus</i>	β	54	Έδαφος
Λεπτά, κεκαμμένα ραβδόμορφα	<i>Nitrosovibrio</i>	—	54	Έδαφος
Οξειδώνουν νιτρικά:				
Βραχέα ραβδόμορφα, αναπαράγονται με εκβλαστήσεις, περιστασιακά αυτοκινούμενα· σύστημα μεμβρανών οργανωμένο ως πολική καλύπτρα	<i>Nitrobacter</i>	α	59–62	Έδαφος, γλυκό και θαλασσινό νερό
Επιμήκη, λεπτά ραβδόμορφα, μη αυτοκινούμενα· χωρίς εμφανές σύστημα μεμβρανών	<i>Nitrospina</i>	δ	58	Θαλασσινό νερό
Μεγάλοι κόκκοι, αυτοκινούμενοι (ένα ή δύο μαστίγια κοντά στο άκρο)· σύστημα μεμβρανών οργανωμένο τυχαία σε σωλήνες	<i>Nitrococcus</i>	γ	61	Θαλασσινό νερό
Ελικοειδή ή δονακίομορφα κύτταρα, μη αυτοκινούμενα· χωρίς εσωτερικές μεμβράνες	<i>Nitrospira</i>	Ομάδα του <i>Nitrospira</i>	50	Θαλασσινό νερό, έδαφος

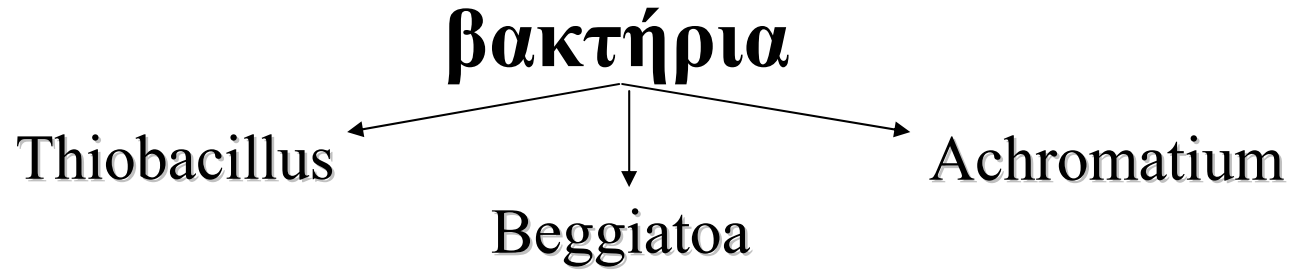
^ο Από φυλογενετική άποψη, όλα τα νιτροποιητικά βακτήρια που εξετάσαμε ως τώρα είναι πρωτεοβακτήρια, εκτός από τη *Nitrospira*, η οποία αποτελεί ιδιαίτερο φύλο (Εικόνα 12.1).

Πίνακας 4: Τα χαρακτηριστικά και τα γένη των νιτροποιητικών βακτηρίων.



Εικόνα 3: (α) Μικροφωτογραφία αντίθεσης φάσεων του νιτροζοποιητικού βακτηρίου *Nitrococcus oceanii* (διάμετρος κυττάρου 2 μm περίπου) και (β) του νιτροποιητικού βακτηρίου *Nitrobacter winogradskyi* (διάμετρος κυττάρου 0,7 μm περίπου). (γ) Μικροφωτογραφία κυττάρων του χημειολιθότροφου θειοοξειδωτικού βακτηρίου *Achromatium* (διάμετρος κυττάρων 25 μm περίπου) και (δ) *Beggiatoa*.

Θειοοξειδωτικά και σιδηροοξειδωτικά



Δύο κύριες οικολογικές τάξεις των βακτηρίων αυτών (Πιν. 5), διακρίνονται: (α) αυτά που ζούν σε ουδέτερο pH και (β) αυτά που ζούν σε όξινο pH.

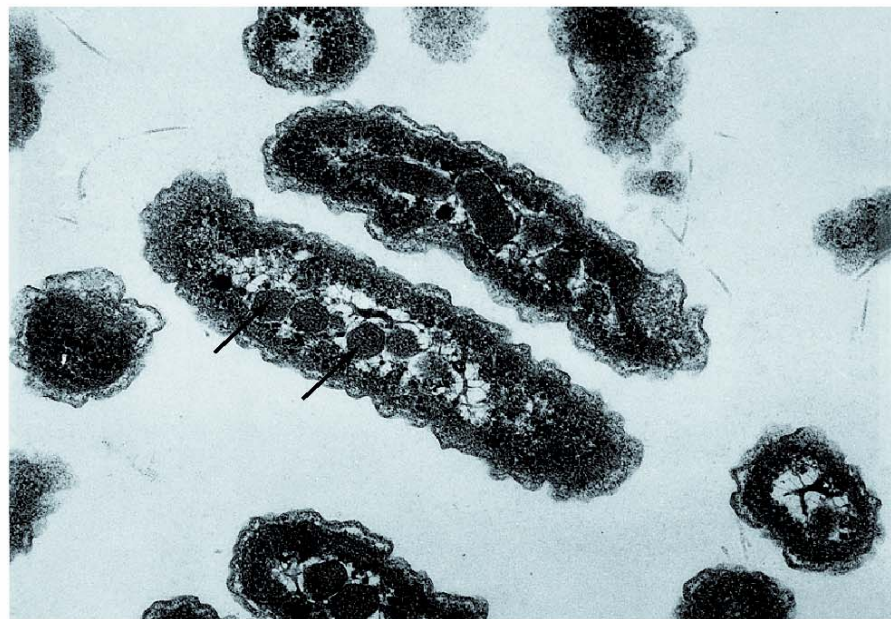
Το γένος *Thiobacillus* περιλαμβάνει αρκετά αρνητικά κατά Gram ραβδόμορφα βακτήρια. Διάφορα είδη του γένους κατατάσσονται στις υποδιαιρέσεις α-, β- και γ- πρωτεοβακτηρίων.

Αρκετά *Thiobacillus* είναι οξεόφιλα.

Το *Achromatium* (Εικ 3γ) είναι θειοοξειδωτικό χημειολιθοτροφικό με σφαιρικό σχήμα που αφθονεί σε ιζήματα του γλυκού νερού που περιέχουν θείο. Ανήκει στα γ-πρωτεοβακτήρια και τα κύτταρα του είναι μεγάλοι κόκκοι διαμέτρου 10-100nm. Οι κόκκοι αυτοί αποθηκεύουν στο εσωτερικό τους στοιχειακό θείο και εξαφανίζονται όταν το θείο οξειδώνεται. Αποθηκεύουν στο εσωτερικό τους μεγάλους κόκκους ασβεστίτη (CaCO_3) μάλλον ως πηγή άνθρακα για την ανάπτυξη τους.

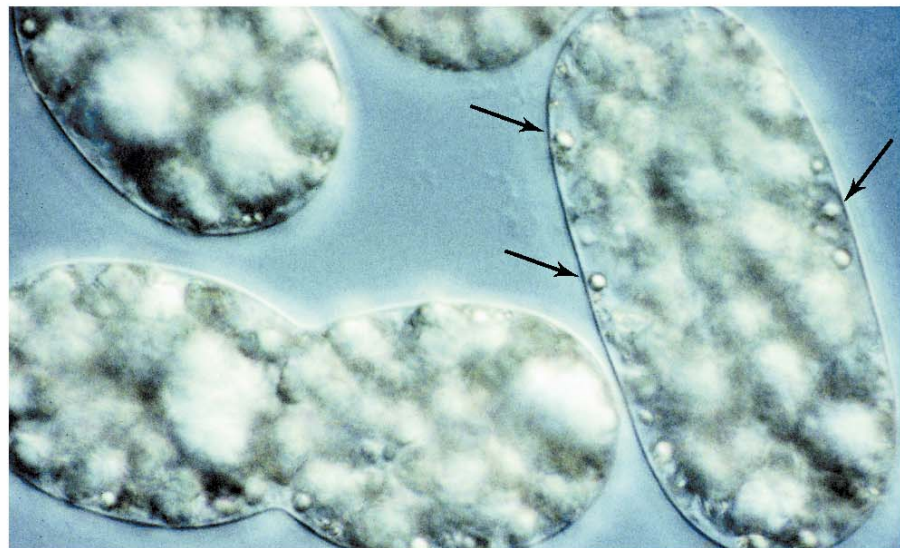
Τα περισσότερα είδη του γένους *Beggiatoa* (Εικ. 3δ) αποκτούν ενέργεια μέσω της οξειδωσης ανόργανων ενώσεων του θείου. Είναι θειοοξειδωτικά βακτήρια που σχηματίζουν νημάτια συνήθως αρκετά μεγάλης διαμέτρου και μήκους, αποτελούμενα από πολλά μικρού μήκους κύτταρα συνδεδεμένα σε σειρά.

Απαντώνται κυρίως σε ενδιαιτήματα πλούσια σε H_2S όπως π.χ σε θειικές πηγές, αποσυντιθέμενα στρώματα φυκών, λιμνιαία στρώματα ιλύος, ριζόσφαιρα φυτών, και μολυσμένα νερά από αποχετεύσεις.



Jessup M. Shively

(a)



Hans-Dietrich Babenzien

(β)

Εικόνα 12.10 (a) Μη νηματοειδή χημειολιθότροφα του θείου. Ηλεκτρονικό μικρογράφημα διέλευσης κυττάρων του χημειολιθοτροφικού θειοοξειδωτικού βακτηρίου *Thiobacillus neapolitanus*. Ένα μεμονωμένο κύτταρο έχει διάμετρο 0,5 μm περίπου. Προσέξτε τα πολυεδρικά σωμάτια (καρβοξυσώματα) που είναι κατανεμημένα σε όλο το κύτταρο (βέλη). (β) *Achromatium*. Κύτταρα που απομονώθηκαν από μια μικρή λίμνη στη Γερμανία και φωτογραφήθηκαν με οπτικό μικροσκόπιο Nomarski. Οι μικρές σφαιρικές δομές κοντά στην περιφέρεια των κυττάρων (βέλη) είναι στοιχειακό θείο, ενώ οι μεγάλοι κόκκοι αποτελούνται από ανθρακικό ασβέστιο. Ένα μεμονωμένο κύτταρο *Achromatium* έχει διάμετρο 25 μm περίπου.



Michael Richard

(a)



T.D. Brock

(β)

Εικόνα 12.11 Νηματοειδή θειοοξειδωτικά βακτήρια. (α) Μικροφωτογραφία αντίθεσης φάσεων ενός είδους *Beggiatoa* που απομονώθηκε από εργοστάσιο επεξεργασίας λιμάτων. Παρατηρήστε τους άφθονους κόκκους στοιχειακού θείου σε ορισμένα από τα κύτταρα. (β) Θειοοξειδωτικά βακτήρια σε μικρό υδάτινο ρεύμα. Τα νηματοειδή κύτταρα συστρέφονται και σχηματίζουν χονδρές δεσμίδες· το λευκό χρώμα οφείλεται στο άφθονο στοιχειακό θείο που περιέχουν τα κύτταρα.



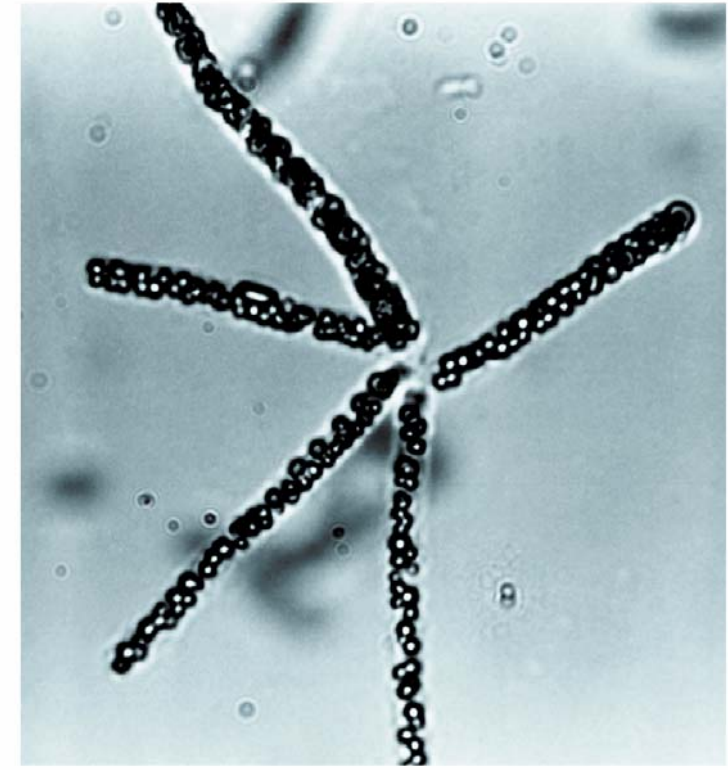
M. Hüttel

Εικόνα 12.12 Μεγάλα κύτταρα ενός είδους *Thioploca*. Τα κύτταρα περιέχουν κόκκους θείου (κίτρινο χρώμα) και έχουν πλάτος περίπου 40-50 μm .



Michael F. McClennan, Florida International University

(a)



Michael F. McClennan, Florida International University

(β)

Εικόνα 12.13 *Thiobacillus*. (a) Αρτεσιανή θειούχα πηγή στη Florida των ΗΠΑ. Οι εξωτερικές επιφάνειες της πηγής καλύπτονται από στρώμα *Thiobacillus*. (β) Μικροφωτογραφία αντίθεσης φάσεων ενός ρόδακα κυττάρων *Thiobacillus* που απομονώθηκαν από την πηγή και αναπτύχθηκαν σε αμιγή καλλιέργεια. Παρατηρήστε τα εσωτερικά σφαιρίδια θείου που δημιουργήθηκαν με την οξείδωση των θειούχων ενώσεων.

Γένος ή/και είδος	Ανόργανος δότης ηλεκτρονίων	Εύρος pH για ανάπτυξη	Φυλογενετική ομάδα	DNA (mol % GC)
Είδη του γένους <i>Thiobacillus</i> που αναπτύσσονται λίγο ή καθόλου σε οργανικά μέσα:				
<i>T. thioparus</i>	H ₂ S, θειούχα, S ⁰ , S ₂ O ₃ ²⁻	6-8	β	61-66
<i>T. denitrificans</i> ^β	H ₂ S, S ⁰ , S ₂ O ₃ ²⁻	6-8		63-68
<i>T. neapolitanus</i>	S ⁰ , S ₂ O ₃ ²⁻	6-8		52-56
<i>T. thiooxidans</i>	S ⁰	2-4		51-53
<i>T. ferrooxidans</i>	S ⁰ , θειούχες ενώσεις μετάλλων, Fe ²⁺	2-4		55-65
Είδη του γένους <i>Thiobacillus</i> που αναπτύσσονται καλά σε οργανικά μέσα:				
<i>T. novellus</i>	S ₂ O ₃ ²⁻	6-8	β	66-68
<i>T. intermedius</i>	S ₂ O ₃ ²⁻	3-7		64
Νηματοειδή χημειολιθότροφα του θείου:				
<i>Beggiatoa</i>	H ₂ S, S ₂ O ₃ ²⁻	6-8	γ	37-51
<i>Thiothrix</i>	H ₂ S	6-8	γ	52
<i>Thioploca</i> ^γ	H ₂ S, S ⁰	—	γ	—
Άλλα γένη:				
<i>Achromatium</i> ^γ	H ₂ S	—	γ	—
<i>Thiomicrospira</i> ^α	S ₂ O ₃ ²⁻ , H ₂ S	6-8	γ	36-44
<i>Thiosphaera</i> ^β	H ₂ S, S ₂ O ₃ ²⁻ , H ₂	6-8	α	66
<i>Thermothrix</i> ^α	H ₂ S, S ₂ O ₃ ²⁻ , S ₂ O ₃ ⁻	6,5-7,5	β	—
<i>Thiovulum</i>	H ₂ S, S ⁰	6-8	ε	—

^α Ένα από τα είδη του μπορεί να χρησιμοποιήσει NO₃⁻ υπό αναερόβιες συνθήκες.

^β Προαιρετικώς αερόβια. Χρησιμοποιούν NO₃⁻ ως δέκτη ηλεκτρονίων υπό αναερόβιες συνθήκες.

^γ Δεν υπάρχουν ακόμα αμιγείς καλλιέργειές του.

^δ Το *Thiosphaera pantotropha* έχει ακριβώς την ίδια αλληλουχία rRNA 16S με το *Paracoccus denitrificans*.

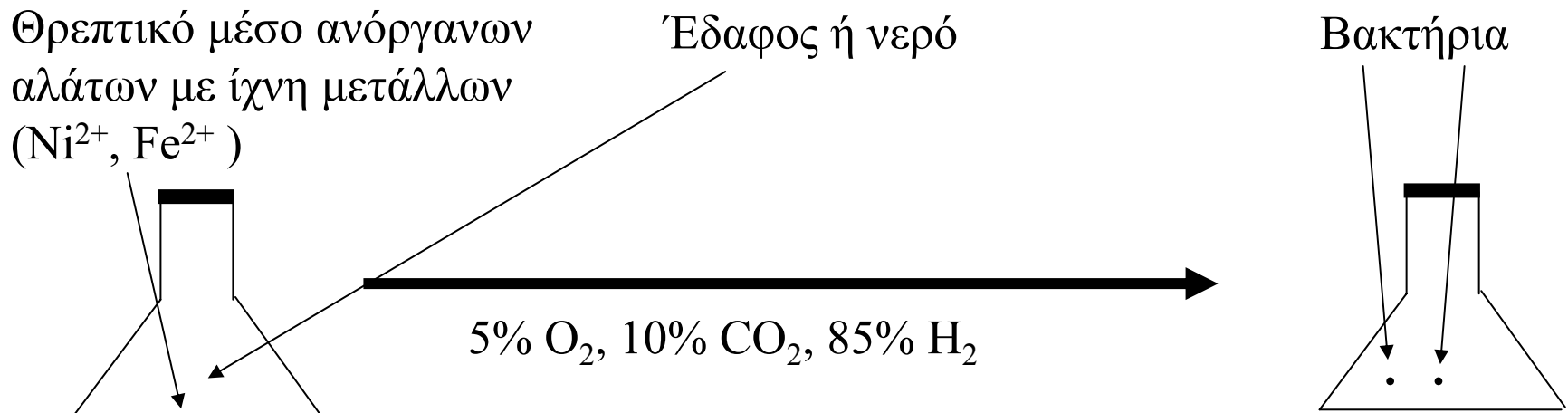
Πίνακας 5: Τα χαρακτηριστικά των θειοοξειδωτικών χημειολιθότροφων βακτηρίων.

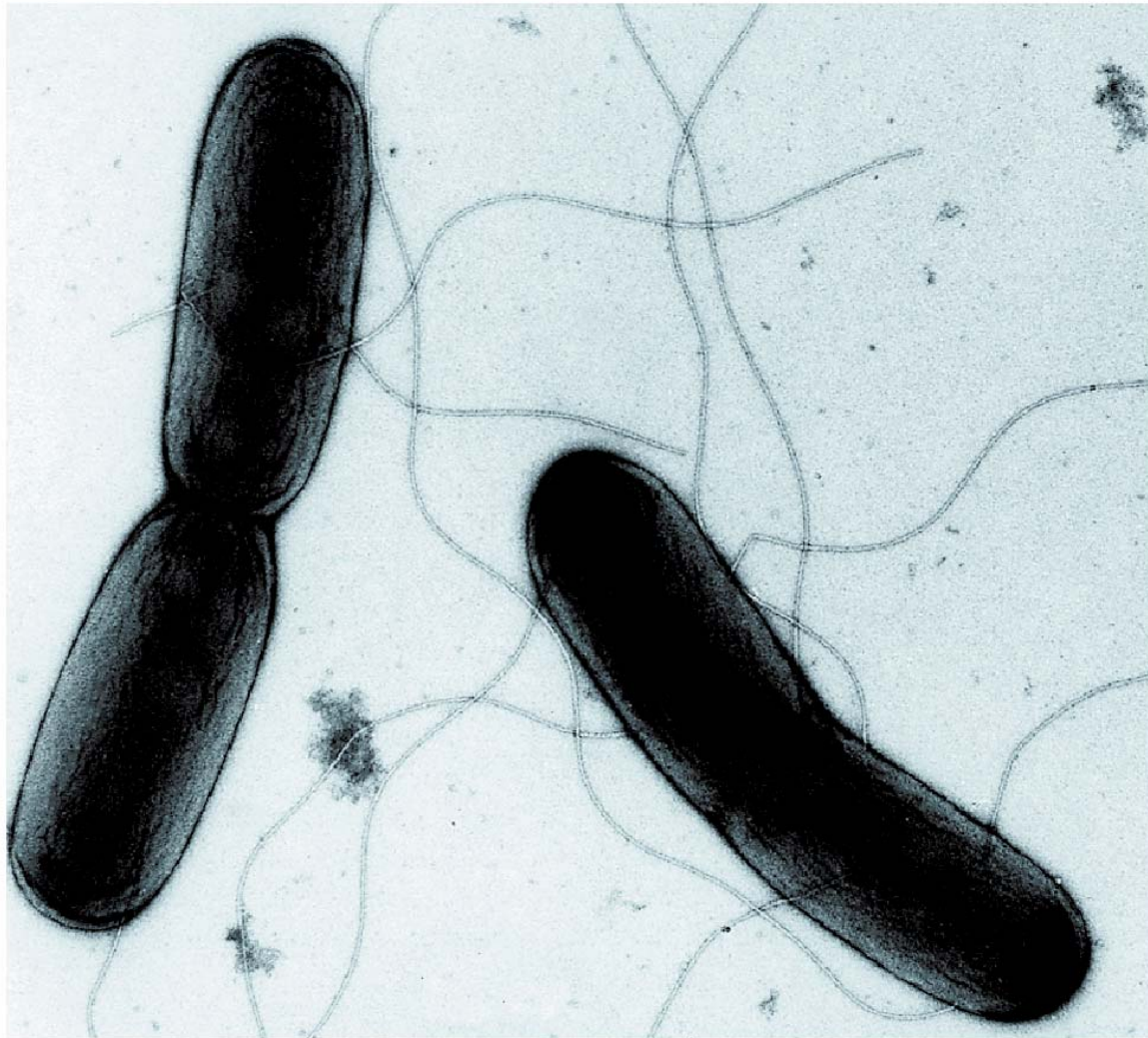
Οξειδωτικά βακτήρια του υδρογόνου

Πάρα πολλά βακτήρια είναι ικανά να αναπτύσσονται χρησιμοποιώντας για τον ενεργειακό μεταβολισμό τους την αντίδραση Knallgas που αφορά την αναγωγή του O_2 με H_2 : $H_2 + 1/2O_2 \rightarrow H_2O$ $\Delta G^\circ = -237$ kJ (Εικ. 4α) (Πιν. 6).

Πολλά από αυτά όχι όμως όλα μπορούν επίσης να αναπτύσσονται δεσμεύοντας CO_2 χρησιμοποιώντας αντιδράσεις του κύκλου του Calvin.

Αναπτύσσονται καλύτερα χημειολιθοτροφικά υπό μικροαερόβιες συνθήκες διότι οι υδρογονάσες είναι ευαίσθητες στο οξυγόνο (5-10% τυπικά επίπεδα οξυγόνου). Μερικά από τα βακτήρια αυτά δεσμεύουν επίσης μοριακό άζωτο. Είναι ευαίσθητα στο οξυγόνο όταν αναπτύσσονται με άζωτο λόγω της ευαισθησίας της νιτρογενάσης.





Frank Mayer

Εικόνα 12.14 Μικρογράφημα από ηλεκτρονικό μικροσκόπιο διέλευσης κυττάρων του αρνητικού κατά Gram, χημειολιθοτροφικού μικροοργανισμού *Ralstonia eutropha*. Ένα μεμονωμένο κύτταρο έχει διάμετρο 0,6 μm περίπου και διαθέτει αρκετά μαστίγια.

Γένος ή/και είδος	Απονί- τρωση	Ανάπτυξη με φρουκτόζη	Κινητι- κότητα	Φυλογενετική ομάδα ^ο	DNA (mol % GC)	Άλλα Χαρακτηριστικά
Αρνητικά κατά Gram						
<i>Acidovorax facilis</i>	—	+	+	β	64	Υδρογονάση προσδεδεμένη στη μεμβράνη
<i>Ralstonia eutropha</i> ^ο	+	+	+	β	66	Υδρογονάσες προσδεδεμένες στη μεμβράνη, και κυτταροπλασματικές
<i>Alcaligenes xylosoxidans</i>	—	+	+	β	—	Υδρογονάσες προσδεδεμένες στη μεμβράνη, και κυτταροπλασματικές
<i>Aquaspirillum autotrophicum</i>	—	—	+	β	61	Υπάρχει μόνον υδρογονάση προσδεδεμένη στη μεμβράνη
<i>Pseudomonas carboxydovorans</i>	—	—	+	γ	60	Υπάρχει μόνον υδρογονάση προσδεδεμένη στη μεμβράνη· οξειδώνει επίσης CO
<i>Hydrogenophaga flava</i>	—	+	+	β	67	Αποικίες έντονου κίτρινου χρώματος
<i>Seliberia carboxydohydrogena</i>	—	?	+	α	58	Οξειδώνει επίσης CO
<i>Paracoccus denitrificans</i>	+	+	—	α	66	Υπάρχει μόνον υδρογονάση προσδεδεμένη στη μεμβράνη· ισχυρός παράγοντας απονίτρωσης
<i>Aquifex pyrophilus</i>	+	—	+	Ομάδα του <i>Aquifex</i> ^β	65	Υπερθερμόφιλο, αναπτύσσεται σε μικροαερόφιλες ή αναερόβιες συνθήκες με NO ₃ ⁻), υποχρεωτικά χημειολιθότροφο· χρησιμοποιεί επίσης S ⁰ ή S ₂ O ₃ ²⁻ ως δότη ηλεκτρονίων
<i>Hydrogenobacter thermophilus</i>	—	—	—	Ομάδα του <i>Aquifex</i> ^β	37-46	Όπως το <i>Aquifex</i> , αλλά υποχρεωτικά αερόβιο (μικροαερόφιλο)
Θετικά κατά Gram						
<i>Bacillus schlegelii</i>	—	—	+	Θετικά κατά Gram χαμηλού ποσοστού GC ^γ	66	Παράγει ενδοσπόρια· θερμόφιλο· χρησιμοποιεί επίσης CO ή S ₂ O ₃ ²⁻ ως δότη ηλεκτρονίων
<i>Arthrobacter</i> sp.	—	+	—	Θετικά κατά Gram υψηλού ποσοστού GC ^δ	70	Υπάρχει μόνον υδρογονάση προσδεδεμένη στη μεμβράνη
<i>Mycobacterium gordonae</i>	—	?	—	Θετικά κατά Gram υψηλού ποσοστού GC ^ε	—	Οξυανθεκτικό· αποικίες χρώματος κίτρινου προς πορτοκαλί

^ο Τα αερόβια βακτήρια του υδρογόνου είναι Πρωτεοβακτήρια, εκτός από τις περιπτώσεις που αναφέρονται.

Πίνακας 6: Τα χαρακτηριστικά των οξειδωτικών βακτηρίων του υδρογόνου.

Μεθανιότροφα και μεθυλότροφα βακτήρια

Τα μεθανιότροφα βακτήρια (Πιν. 7) οξειδώνουν εύκολα το μεθάνιο χρησιμοποιώντας το, και μερικές ακόμα ενώσεις με ένα μόριο άνθρακα ως δότες ηλεκτρονίων για την παραγωγή ενέργειας και ως μοναδικές πηγές άνθρακα. Οι οργανισμοί που καταναλώνουν μόνο αυτές τις ενώσεις για την ανάπτυξη τους ονομάζονται μεθυλότροφοι.

Οι μεθανιότροφοι οργανισμοί διαθέτουν την **μονοοξυγονάση του μεθανίου** που εισάγει ένα άτομο οξυγόνου στο μόριο του μεθανίου παράγοντας μεθανόλη. Εκτός από το μεθάνιο το ένζυμο αυτό οξειδώνει επίσης την αμμωνία. Οι οργανισμοί που χρησιμοποιούν τον μηχανισμό αυτό ονομάζονται μεθανιότροφα και νιτροζοποιητικά βακτήρια. Λόγω της τοξικότητας της αμμωνίας η προτεινόμενη πηγή αζώτου είναι τα νιτρικά για τα βακτήρια αυτά.

Τα βακτήρια τύπου I (Εικ. 4γ) αφομοιώνουν ενώσεις με ένα άτομο άνθρακα μέσω του κύκλου της μονοφωσφορικής ριβουλόζης ενώ τα τύπου II (Εικ. 4β) αφομοιώνουν ενδιάμεσα των αρχικών ενώσεων C_1 μέσω της οδού της σερίνης. Τα μεθανιότροφα τύπου I περιέχουν εσωτερικές μεμβράνες διατεταγμένες ως συστάδες δισκόμορφων κυστιδίων και δεν έχουν πλήρη κύκλο κιτρικού οξέος. Τα τύπου II έχουν μεμβράνες σε ζεύγη και πλήρη κύκλο.

Απαντώνται πολύ συχνά σε χερσαία και υδάτινα περιβάλλοντα σε σταθερές πηγές μεθανίου. Αναπτύσσονται σε θρεπτικό μέσο ανόργανων αλάτων σε ατμόσφαιρα 80% μεθανίου και 20% ατμοσφαιρικού αέρα. Ο καθαρισμός τους γίνεται με streaking σε τριβλία του παραπάνω μέσου και μετά από επώαση σε μίγμα μεθανίου αέρα λαμβάνουμε μεθανιότροφα.

Οργανισμός	Μορφολογία	Ομάδα rRNA 16S ^a	Ληθαργικό στάδιο	Εσωτερικές μεμβράνες ^b	Κύκλος του κιτρικού οξέος ^γ	Οδός αφομοίωσης άνθρακα ^δ	Δέσμευση N ₂	DNA (mol % GC)
<i>Methylomonas</i>	Ραβδόμορφο	γ	Κυστοειδές σώμα	I	Ατελής	Μονοφωσφορική ριβουλόζη	Όχι	50-54
<i>Methylomicrobium</i>	Ραβδόμορφο	γ	Κανένα	I	Ατελής	Μονοφωσφορική ριβουλόζη	Όχι	49-60
<i>Methylobacter</i>	Κόκκος ή ελλειψοειδές	γ	Κυστοειδές σώμα	I	Ατελής	Μονοφωσφορική ριβουλόζη	Όχι	50-54
<i>Methylococcus</i>	Κόκκος	γ	Κυστοειδές σώμα	I	Ατελής	Μονοφωσφορική ριβουλόζη	Ναι	62-64
<i>Methylosinus</i>	Ραβδόμορφο ή δονακοειδές	α	Εξωσπόριο	II	Πλήρης	Σερίνη	Ναι	63
<i>Methylocystis</i>	Ραβδόμορφο	α	Εξωσπόριο	II	Πλήρης	Σερίνη	Ναι	63
<i>Methylocella</i> ^ε	Ραβδόμορφο	α	Εξωσπόριο	II	—	Σερίνη	Ναι	61

^a Όλα είναι Πρωτεοβακτήρια.

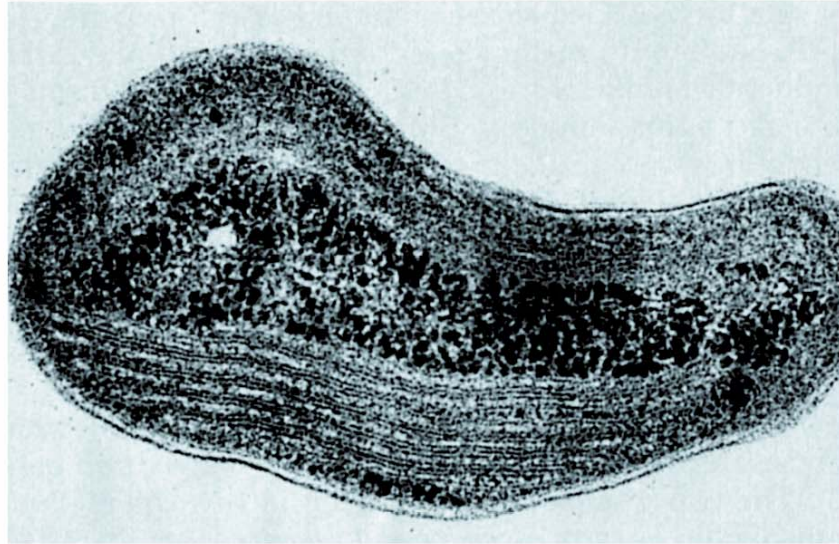
^b Εσωτερικές μεμβράνες: Τύπου I, δέσμες ή δισκόμορφα κυστίδια κατανεμημένα σε όλο τον οργανισμό. Τύπου II, μεμβράνες κατά ζεύγη, που εκτείνονται κατά μήκος της περιφέρειας του κυττάρου. Βλ. Εικόνα 12.15.

^γ Οργανισμοί με ατελή κύκλο του κιτρικού οξέος δεν διαθέτουν το ένζυμο αφυδρογονάση του α-κετογλουταρικού οξέος, και κατά συνέπεια δεν μπορούν να οξειδώσουν το οξικό οξύ προς CO₂.

^δ Βλ. Εικόνες 17.59 και 17.60. Αντίθετα με άλλα μεθυλότροφα, τα είδη του γένους *Micrococcus* διαθέτουν ένζυμα του κύκλου του Calvin.

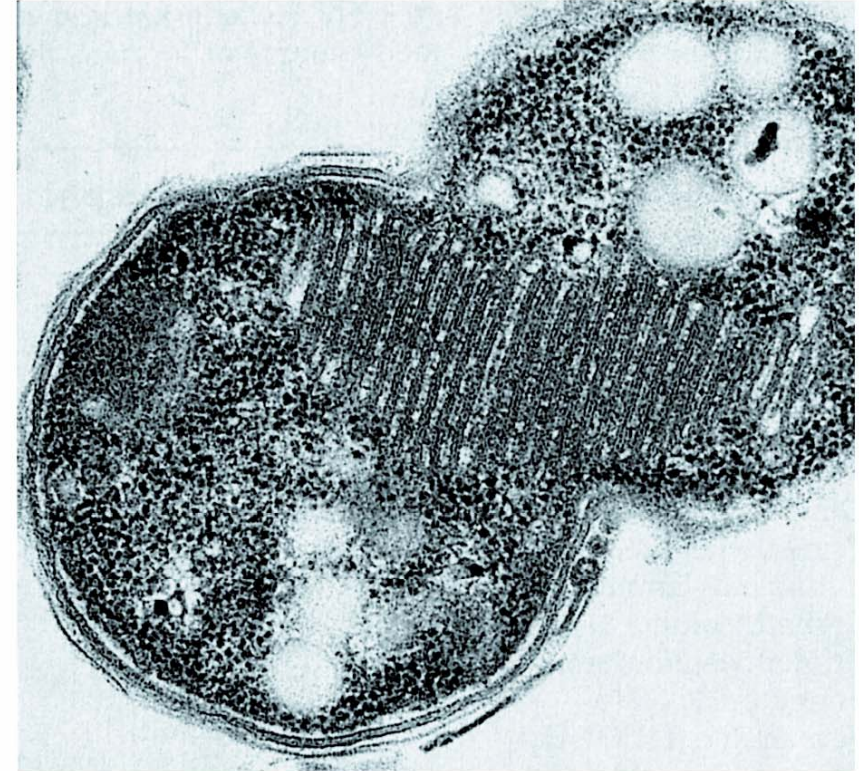
^ε Οξεόφιλο, άριστη ανάπτυξη σε pH 5.

Πίνακας 7: Ορισμένα χαρακτηριστικά των μεθανιότροφων βακτηρίων.



D. W. Ribbons

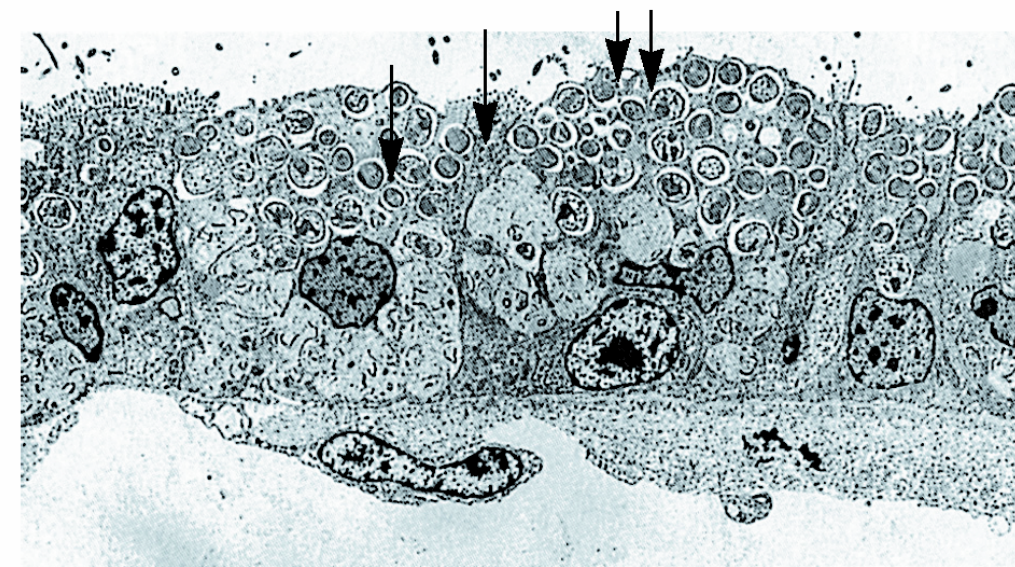
(a)



D. W. Ribbons

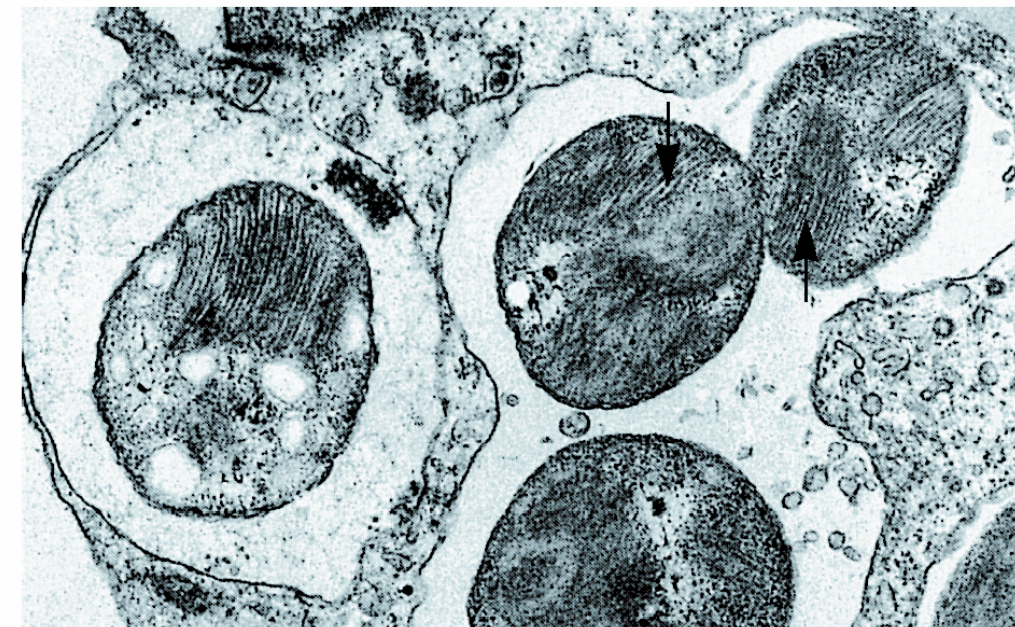
(β)

Εικόνα 12.15 Ηλεκτρονικά μικρογραφήματα μεθανιοτρόφων. (α) Είδος του γένους *Methylosinus*, στο οποίο φαίνεται ένα σύστημα μεμβρανών τύπου II. Τα κύτταρα έχουν διάμετρο 0,6 μm περίπου. (β) Το *Methylococcus capsulatus*, στο οποίο φαίνεται ένα σύστημα μεμβρανών τύπου I. Τα κύτταρα έχουν διάμετρο 1 μm περίπου.



Charles R. Fisher

(a)



Charles R. Fisher

(b)

Εικόνα 12.16 Μεθανιότροφα συμβιωτικά βακτήρια θαλάσσιων μυδιών. (a) Ηλεκτρονικό μικρογράφημα λεπτής τομής, σε χαμηλή μεγέθυνση, βραγχιακού ιστού μυδιού που ζούσε κοντά σε σημείο διαρροής υδρογονανθράκων, στον Κόλπο του Μεξικού. Παρατηρήστε τα συμβιωτικά μεθανιότροφα (βέλη) στους ιστούς. (b) Όψη βραγχιακού ιστού σε μεγάλη μεγέθυνση, όπου φαίνονται τα μεθανιότροφα τύπου I. Παρατηρήστε τις δέσμες μεμβρανών (βέλη). Τα μεθανιότροφα έχουν διάμετρο 1 μm περίπου.

Συγγενικά γένη γ-προτεοβακτηρίων

Ψευδομονάδες

Zymomonas

Η ομάδα αυτή (Πιν. 8,9) αποτελείται από ευθύγραμμους ή ελαφρά κεκαμμένους βάκιλλους με πολικά μαστίγια (Εικ. 4δ). Διακρίνονται σε φθορίζουσες και μη-φθορίζουσες.

Οι ψευδομονάδες αναπτύσσονται αερόβια, χημειοργανοτροφικά σε ουδέτερο pH, σε μέσο εύρος θερμοκρασιών και έχουν πολύ απλές διατροφικές ανάγκες. Ορισμένα είδη χρησιμοποιούν πάνω από 100 διαφορετικές οργανικές ενώσεις ως πηγών άνθρακα και ενέργειας. Πολλές ψευδομονάδες μεταβολίζουν τη γλυκόζη μέσω της οδού Entner-Doudoroff (Εικ. 5'). Οι ψευδομονάδες απαντώνται στο έδαφος και στο νερό.

Ορισμένες από αυτές είναι παθογόνα (Πιν. 10).

Το γένος Zymomonas συσχετίζεται φυλογενετικά με τις ψευδομονάδες και διαθέτει ένζυμα της οδού Entner-Doudoroff. Αποτελείται από μεγάλους αρνητικούς κατά Gram βάκιλλους οι οποίοι εκτελούν δραστήριες ζυμώσεις σακχάρων προς αιθανόλη. Διακρίνεται από το γένος Pseudomonas λόγω του ζυμωτικού μεταβολισμού του, της μικροαερόφιλης ως αναερόβιας φύσης του, της αρνητικής δοκιμασίας οξειδάσης και άλλων μοριακών χαρακτηριστικών ταξινόμησης.

Γενικά χαρακτηριστικά:

Ευθύγραμμα ή κεκαμμένα ραβδόμορφα βακτήρια, όχι όμως δονακιοειδή: μέγεθος $0,5-1,0 \mu\text{m} \times 1,5-4,0 \mu\text{m}$ · όχι σπόρια· αρνητικά κατά Gram· πολικά μαστίγια: ένα ή περισσότερα· όχι έλυτρα, αποφύσεις ή εκβλαστήσεις· αναπνευστικός μεταβολισμός, ποτέ ζυμωτικός, αν και υπό αερόβιες συνθήκες μπορεί να παραχθούν μικρές ποσότητες οξέος από γλυκόζη· χρησιμοποιούν χαμηλού μοριακού βάρους οργανικές ενώσεις, όχι πολυμερή· ορισμένα είναι χημειολιθοτροφικά, χρησιμοποιώντας ως μοναδικό ηλεκτρονιοδότη H_2 ή CO · ορισμένα μπορούν υπό αναερόβιες συνθήκες να χρησιμοποιήσουν το νιτρικό ιόν ως δέκτη ηλεκτρονίων· ορισμένα μπορούν υπό αναερόβιες συνθήκες να χρησιμοποιούν την οργανίνη ως πηγή ενέργειας

Απαραίτητα χαρακτηριστικά για ταυτοποίηση:

Αρνητικά κατά Gram, ευθύγραμμα ή ελαφρά κεκαμμένα· όχι σπόρια· αυτοκινούμενα (πάντοτε)· πολικά μαστίγια (χρώση μαστιγίων)· σε οξειδωτικό-ζυμωτικό θρεπτικό υλικό με γλυκόζη: σε ανοιχτό δοκιμαστικό σωλήνα παράγεται οξύ· σε σφραγισμένο δοκιμαστικό σωλήνα δεν παράγεται οξύ· δεν παράγεται αέριο από γλυκόζη (έτσι διακρίνονται εύκολα από τα εντερικά βακτήρια και το γένος *Aeromonas*)· σχεδόν πάντοτε είναι θετικά στην οξειδάση (τα εντερικά βακτήρια είναι αρνητικά στην οξειδάση)· πάντοτε θετικά στην καταλάση· απουσία φωτοσυνθετικών χρωστικών (έτσι διακρίνονται από τα πορφυρά θειοβακτήρια)· αρνητικά στην ινδόλη· αρνητικά στο ερυθρό του μεθυλίου· αρνητικά στη δοκιμή Voges-Proskauer (για την περιγραφή πολλών από τις παραπάνω βιοχημικές δοκιμές, βλ. Τμήμα 24.2)

Πίνακας 8: Τα χαρακτηριστικά των ψευδομονάδων.

Ομάδα	Φυλογενετική ομάδα ^a	Χαρακτηριστικά	DNA (mol % GC)
Υποομάδα φθοριζόντων	γ	Τα περισσότερα παράγουν υδατοδιαλυτές, κιτρινοπράσινες φθορίζουσες χρωστικές· δεν σχηματίζουν πολυ-β-υδροξυβουτυρικό· μία ομάδα ομολογίας DNA	
<i>Pseudomonas aeruginosa</i>		Παραγωγή πυοκυανίνης, ανάπτυξη μέχρι τους 43°C, ένα πολικό μαστίγιο, ικανότητα απονίτρωσης	67
<i>Pseudomonas fluorescens</i>		Δεν παράγει πυοκυανίνη, ούτε αναπτύσσεται στους 43°C· θύσανος πολικών μαστιγίων	59-61
<i>Pseudomonas putida</i>		Παρόμοιο με το <i>P. fluorescens</i> , αλλά δεν υγροποιεί τη ζελατίνη και δεν αναπτύσσεται με βενζυλαμίνη	60-63
<i>Pseudomonas syringae</i>		Δεν διαθέτει διυδρολάση της αργινίνης, αρνητικό στην οξειδάση, παθογόνο των φυτών	58-60
<i>Pseudomonas stutzeri</i>		Σαπρόφυτο του εδάφους· ισχυρός απονιτρωτής, δεν φθορίζει	62
Υποομάδα του Acidovorans	β	Χωρίς χρωστικές, σχηματίζουν πολυ-β-υδροξυβουτυρικό, θύσανος πολικών μαστιγίων, δεν χρησιμοποιούν υδατάνθρακες· μία ομάδα ομολογίας DNA	
<i>Commamonas acidovorans</i>		Χρησιμοποιεί μουκονικό οξύ ως μοναδικό ηλεκτρονιοδότη και πηγή άνθρακα	67
<i>Commamonas testosteroni</i>		Χρησιμοποιεί τεστοστερόνη ως μοναδική πηγή άνθρακα	62
Υποομάδα του Pseudomallei-cepacia	β	Χωρίς φθορίζουσες χρωστικές, θύσανος πολικών μαστιγίων, σχηματίζουν πολυ-β-υδροξυβουτυρικό· μία ομάδα ομολογίας DNA	62
<i>Burkholderia cepacia</i>		Εξαιρετική διατροφική προσαρμοστικότητα· ορισμένα στελέχη είναι παθογόνα των φυτών	67
<i>Burkholderia pseudomallei</i>		Προκαλεί την ασθένεια μαλεοειδής (ή ψευδόμαλη) στα ζώα· διατροφικά προσαρμοστικό	69
<i>Burkholderia mallei</i>		Προκαλεί την ασθένεια μάλη, στα ζώα· μη αυτοκινούμενο· διατροφικά περιορισμένο	69
Υποομάδα του Diminuta-vesicularis	α	Ένα μόνο μαστίγιο πολύ μικρού μήκους κύματος, χρειάζονται βιταμίνες (παντοθενικό, Βιοτίνη, Β₁₂)	
<i>Pseudomonas diminuta</i>		Χωρίς χρωστικές, δεν χρησιμοποιεί σάκχαρα	66-67
<i>Pseudomonas vesicularis</i>		Καροτενοειδείς χρωστικές, χρησιμοποιεί σάκχαρα	66
Υποομάδα Ralstonia	β		
<i>Ralstonia solanacearum</i>		Παθογόνο των φυτών	66-68
<i>Ralstonia saccharophila</i>		Αναπτύσσεται χημειολιθοτροφικά με H ₂ , διασπά το άμυλο	69
<i>Pseudomonas maltophilia</i>		Χρειάζεται μεθειονίνη, δεν χρησιμοποιεί NO ₃ ⁻ ως πηγή N, αρνητικό στην οξειδάση	67

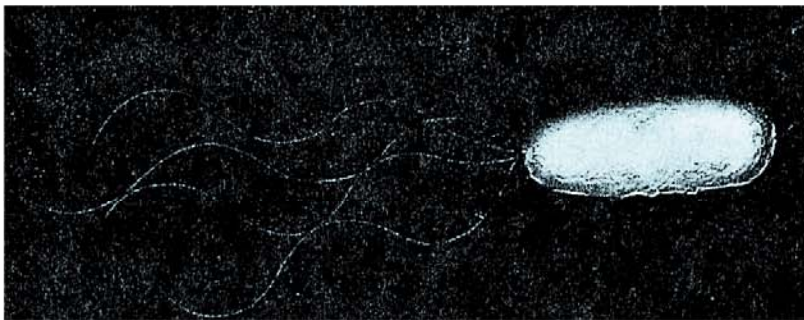
^a Όλες οι ψευδομονάδες ανήκουν στα πρωτεοβακτήρια (βλ. Πίνακα 12.1).

Πίνακας 9: Τα χαρακτηριστικά των γενών *Pseudomonas*, *Commamonas*, *Ralstonia* και *Burkholderia*.



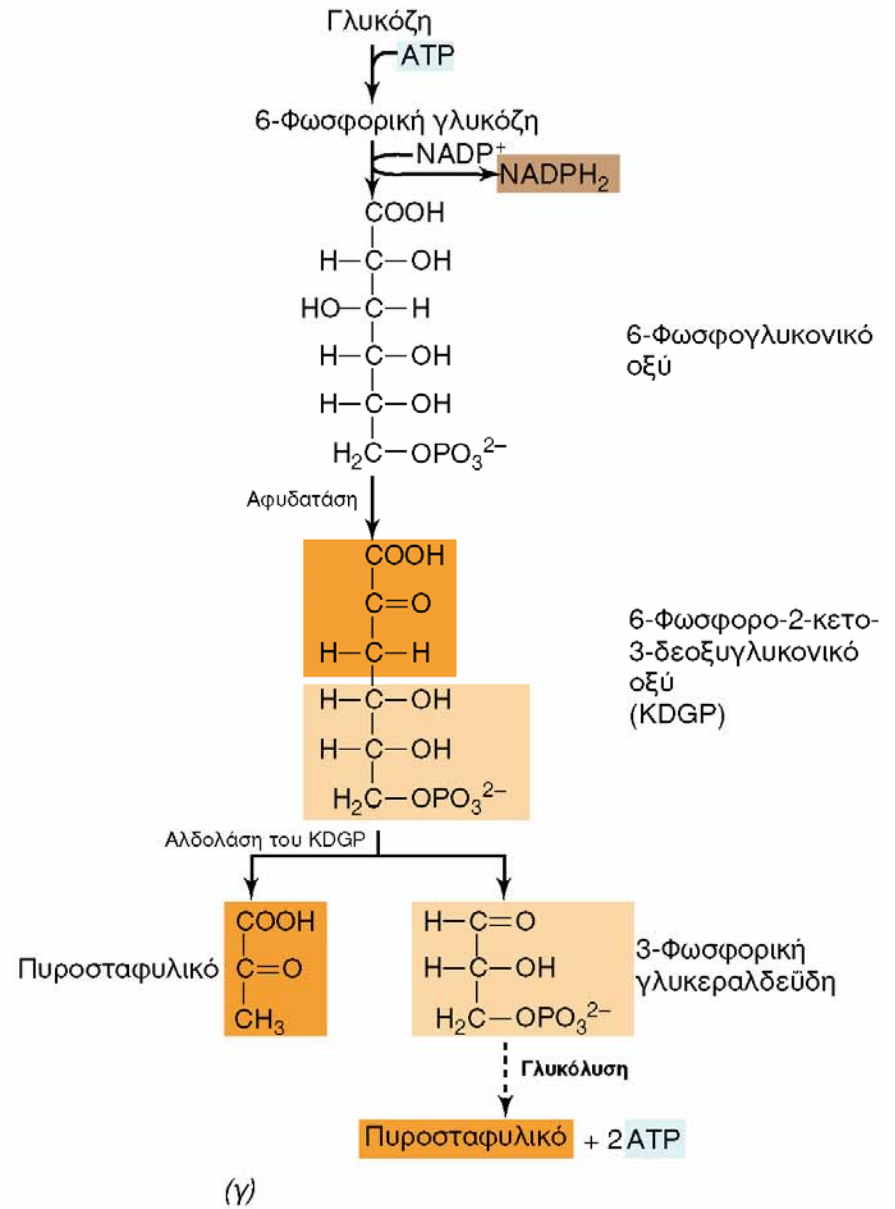
James Shapiro

(α)



Arthur Kelman

(β)



Εικόνα 12.17

Τυπική αποικία και μορφολογία κυττάρου ψευδομονάδας, και μια βιοχημική οδός κοινή στις ψευδομονάδες. (α) Φωτογραφία αποικιών του *Burkholderia cepacia* σε τρυβλίο με άγαρ. (β) Παρασκευάσμα ηλεκτρονικής μικροσκοπίας διέλευσης με σκιαστική επικάλυψη ενός είδους του γένους *Pseudomonas*. Το κύτταρο έχει διάμετρο 1 μm περίπου. (γ) Η οδός Entner-Doudoroff, η κύρια οδός καταβολισμού της γλυκόζης στις ψευδομονάδες.

Είδος	Σχέση με ασθένειες
Παθογόνα ζώων <i>P. aeruginosa</i>	Περιστασιακά παθογόνο, ειδικά σε νοσοκομεία· σε ασθενείς με νόσους του μεταβολισμού, του αίματος, και κακοήθεις όγκους· νοσοκομειακές μολύνσεις από καθετήρες, τραχειοστομίες, οσφυϊκές διατρήσεις, και ενδοφλέβιες ενέσεις· σε ασθενείς που ακολουθούν μακροχρόνιες θεραπείες με ανοσοκατασταλτικούς παράγοντες, κορτικοστεροειδή, αντιβιοτικά, και ακτινοβολίες· μπορεί να μολύνει χειρουργικά τραύματα, αποστήματα, εγκαύματα, πνεύμονες ασθενών στους οποίους χορηγούνται αντιβιοτικά· κυστική ίνωση· κυρίως οργανισμός του εδάφους
<i>P. fluorescens</i>	Σπάνιο παθογόνο, αφού δεν αναπτύσσεται καλά στους 37°C· μπορεί να αναπτυχθεί και να μολύνει αίμα και προϊόντα αίματος σε ψύξη
<i>P. maltophilia</i> <i>B. cepacia</i>	Ευρύτατα διαδεδομένος, ελεύθερα διαβιών οργανισμός που είναι κοινό νοσοκομειακό παθογόνο Προκαλεί σήψη του βολβού του κρεμμυδιού· έχει επίσης απομονωθεί από ανθρώπους και από περιβαλλοντικά δείγματα ιατρικού ενδιαφέροντος
<i>B. pseudomallei</i> <i>B. mallei</i>	Προκαλεί το μαλεοειδές (ή ψευδομάλη), ενδημική ασθένεια σε ζώα και ανθρώπους στη Νοτιοανατολική Ασία Προκαλεί τη μάλη, ασθένεια των αλόγων που περιστασιακά μεταδίδεται και στον άνθρωπο
<i>P. stutzeri</i>	Απομονώνεται συχνά από τον άνθρωπο και περιβαλλοντικά δείγματα· μπορεί να ζει σαπροφυτικά στο σώμα
Παθογόνα φυτών <i>R. solanacearum</i> <i>P. syringae</i> <i>P. marginalis</i> <i>X. campestris</i>	Προκαλεί μαράνσεις πολλών καλλιεργούμενων φυτών (π.χ. πατάτα, τομάτα, καπνός, αραχίδα) Προσβάλλει το φύλλωμα, προκαλώντας κλώρωση και νεκρωτικά τραύματα στα φύλλα· σπανίως βρίσκεται ελεύθερο στο έδαφος Προκαλεί μαλακή σήψη σε διάφορα φυτά· είδη με ενεργά πηκτινολυτικά ένζυμα Προκαλεί νεκρωτικά τραύματα σε φύλλωμα, βλαστούς, καρπούς· προκαλεί επίσης μαράνσεις και σήψεις ιστών· σπανίως βρίσκεται ελεύθερο στο έδαφος

Πίνακας 10 : Τα παθογόνα των γενών *Pseudomonas*, *Burkholderia*, *Ralstonia* και *Xanthomonas*.

Βακτήρια του οξικού οξέος

Gluconobacter



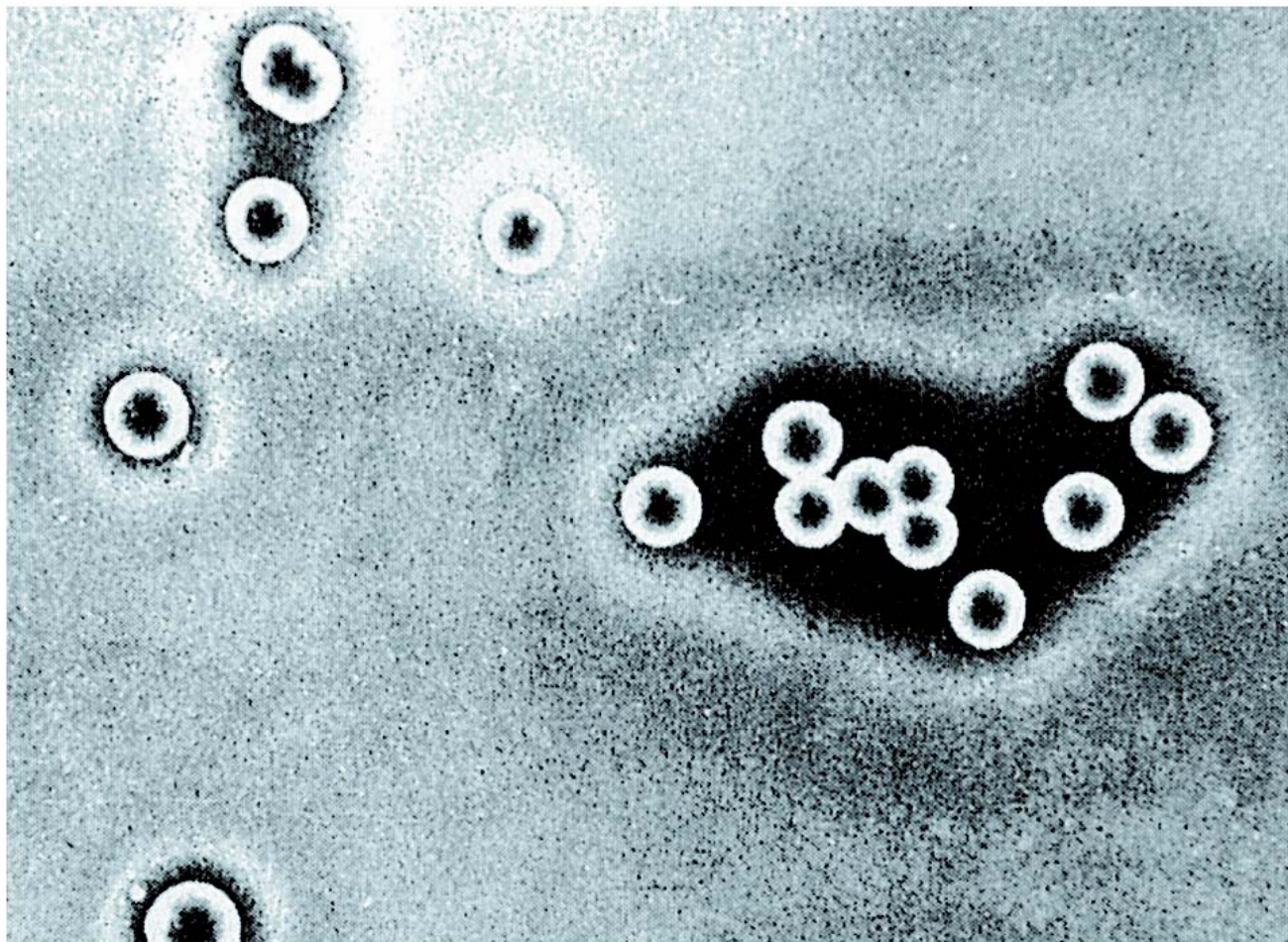
Acetobacter

Τα βακτήρια αυτά συνιστούν μια ομάδα αρνητικών κατά Gram αυτοκινούμενων βάκιλλων οι οποίοι εκτελούν ατελή οξείδωση αλκοολών και σακχάρων με αποτέλεσμα την παραγωγή οργανικών οξέων. Η αιθανόλη οξειδώνεται σε οξικό οξύ. Ανήκουν στα α-πρωτεοβακτήρια και δείχνουν υψηλή ανθεκτικότητα σε όξινες συνθήκες.

Οι πολικά μαστιγιοφόροι οργανισμοί: Gluconobacter.

Οι περίτριχοι οργανισμοί: Acetobacter (Εικ. 4ε).

Τα βακτήρια του οξικού οξέος μπορούν να απομονωθούν από αλκοολούχους χυμούς φρούτων όπως ο μηλίτης οίνος. Οι αποικίες τους αναγνωρίζονται σε τριβλία που περιέχουν ανθρακικό ασβέστιο και αιθανόλη.



T. D. Brock

Εικόνα 12.18 Φωτογραφία αποικιών του *Acetobacter aceti* σε θρεπτικό υπόστρωμα αγαρόζης με ανθρακικό ασβέστιο, και με αιθανόλη ως πηγή ενέργειας. Παρατηρήστε τη διαυγή ζώνη που περιβάλλει τις αποικίες, η οποία οφείλεται στη διαλυτοποίηση του ανθρακικού ασβεστίου από το οξικό οξύ που παράγουν τα βακτήρια.

Μη συμβιωτικά αερόβια αζωτοδεσμευτικά βακτήρια

Azotobacter

Azomonas

Τα περισσότερα αζωτοδεσμευτικά βακτήρια που ζούν ελεύθερα (Πιν. 11) ανήκουν είτε στα α- είτε στα γ-πρωτεοβακτήρια.

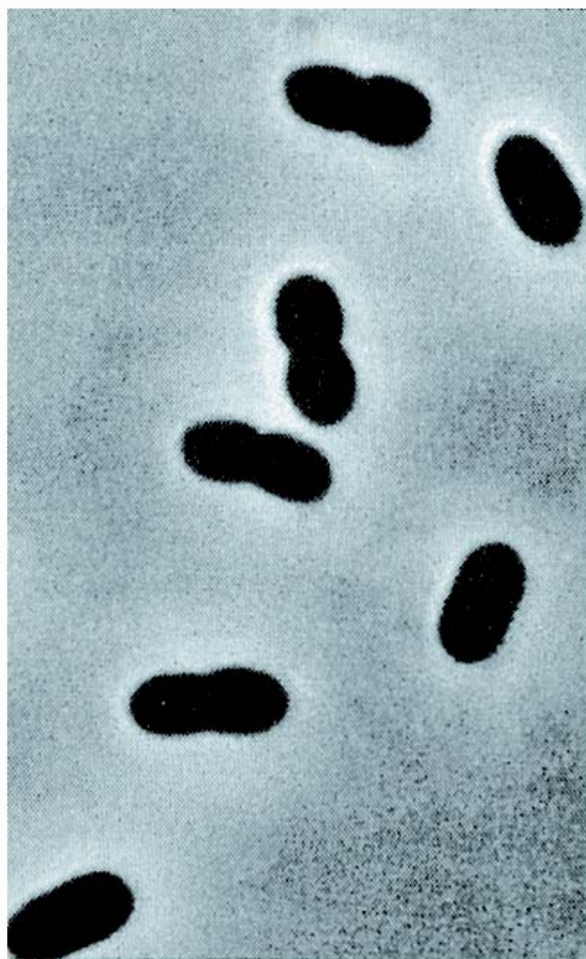
Στο γένος *Azotobacter* (Εικ. 5α) συγκαταλέγονται μεγάλου μεγέθους αρνητικοί κατά Gram υποχρεωτικώς αερόβιοι βάκιλλοι με διάμετρο 2-4 μm ικανοί να δεσμεύουν το άζωτο ζώντας όχι συμβιωτικά αλλά ελεύθερα. Μεγάλου μεγέθους έλυτρα και βλεννώδες στρώματα παράγονται από τα βακτήρια αυτά σε θρεπτικά μέσα που περιέχουν υδατάνθρακες. Το πλούσιο βλεννώδες στρώμα του έλυτρου καθώς και ο υψηλός ρυθμός αναπνοής βοηθούν στην προστασία της νιτρογενάσης από το οξυγόνο. Μερικά στελέχη είναι αυτοκινούμενα διαθέτοντας περίτριχα μαστίγια. Επίσης ληθαργικές μορφές που ονομάζονται κύστεις μπορούν να σχηματισθούν από το γένος αυτό.

Το *Azomonas* είναι ένα γένος μεγάλων ραβδόμορφων βακτηρίων που δεν παράγουν κύστεις και είναι κατά κύριο λόγο υδρόβια.

Γένος	Αριθμός ειδών	Φυλογενετική ομάδα	Χαρακτηριστικά	DNA (mol % GC)
<i>Azotobacter</i>	9	γ	Μεγάλο ραβδόμορφο· παράγει κύστεις· απαντά κυρίως σε ουδέτερα έως αλκαλικά εδάφη	63-67
<i>Azomonas</i>	3	γ	Μεγάλο ραβδόμορφο· χωρίς κύστεις· κυρίως υδρόβιο	52-59
<i>Azospirillum</i>	4	α	Μικροαερόφιλο ραβδόμορφο· συνδέεται με φυτά	69-71
<i>Beijerinckia</i>	4	α	Ραβδόμορφο, σχήματος αχλαδιού, με μεγάλες συστάδες λεπιδίων σε κάθε άκρο· παράγει πολλή βλέννα· ζει σε όξινα εδάφη	54-59
<i>Derxia</i>	1	α	Ραβδόμορφα· σχηματίζουν τραχείς, ρικνές αποικίες	69-73

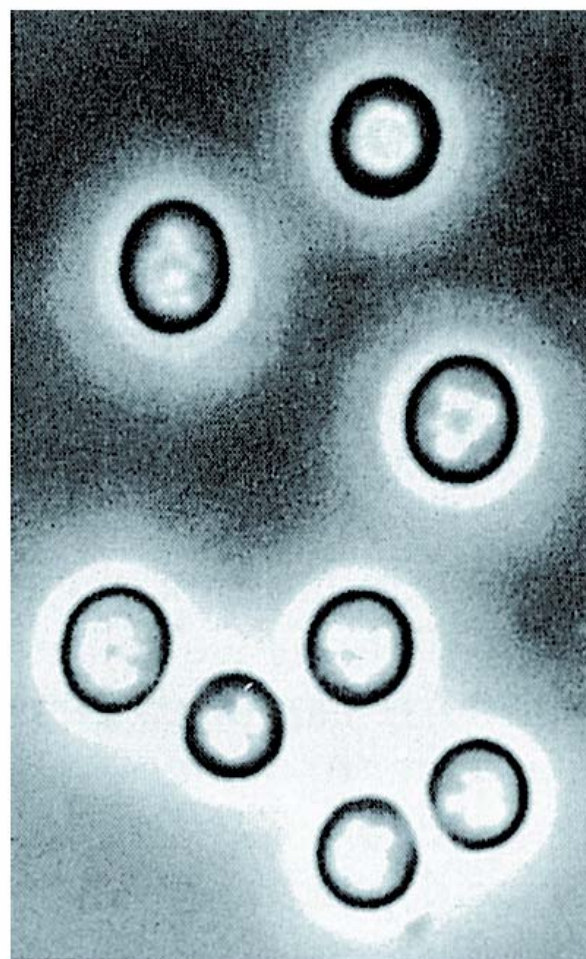
α Όλα τα είδη είναι μέλη των πρωτεοβακτηρίων (Εικόνα 12.1).

Πίνακας 11: Τα χαρακτηριστικά των γενών αζωτοδεσμευτικών βακτηρίων που ζούν ελεύθερα.



H. L. Sadoff

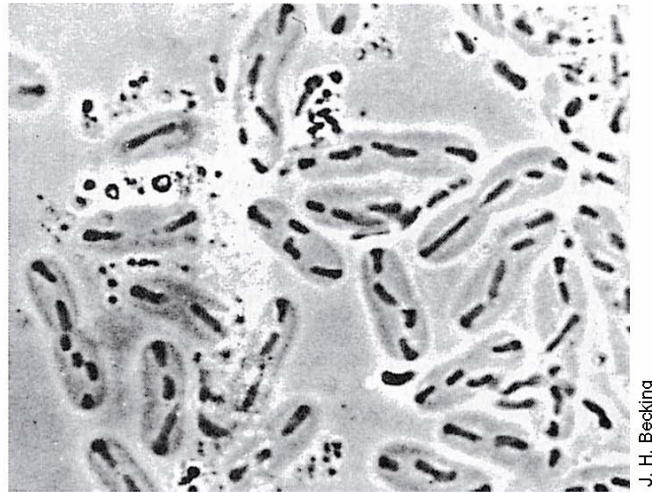
(a)



H. L. Sadoff

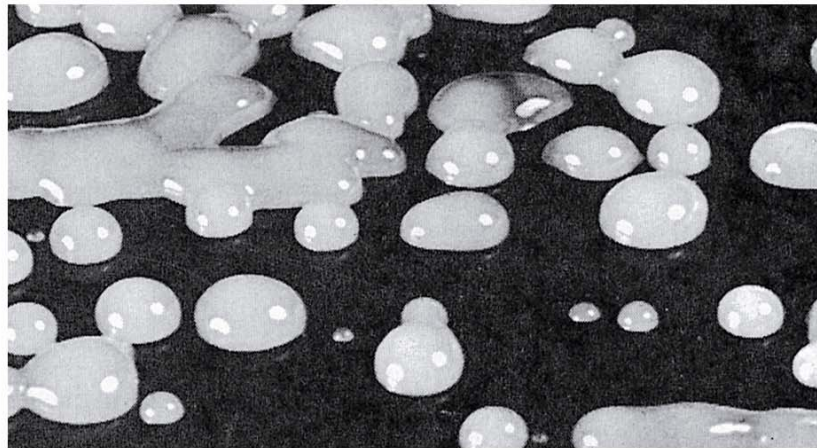
(β)

Εικόνα 12.19 *Azotobacter vinelandii*: (a) Βλαστικά κύτταρα, και (β) κύστεις, παρατηρούμενες με μικροσκόπιο αντίθεσης φάσεων. Το κύτταρο έχει διάμετρο 2 μm και η κύστη 3 μm περίπου. Συγκρίνετε με την Εικόνα 1.14β.



J. H. Becking

(α)



J. H. Becking

(β)

Εικόνα 12.20 Παραδείγματα παραγωγής βλέννας από μη συμβιωτικά αζωτοδεσμευτικά βακτήρια. (α) Κύτταρα του *Desulfovibrio desulfurans* περιβαλλόμενα από βλέννα. Τα κύτταρα έχουν πλάτος 1-1,2 μm περίπου. (β) Αποικίες ενός είδους *Beijerinckia*, οι οποίες αναπτύσσονται σε μέσο που περιέχει υδατάνθρακα. Παρατηρήστε την ανυψωμένη γυαλιστερή εμφάνιση των αποικιών, η οποία οφείλεται στην πλούσια γλοιώδη στιβάδα της κάψας.

Neisseria, Chromobacterium Acinetobacter και συγγενικά είδη

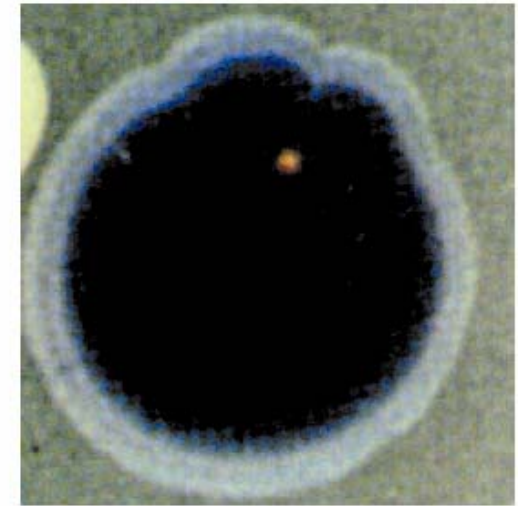
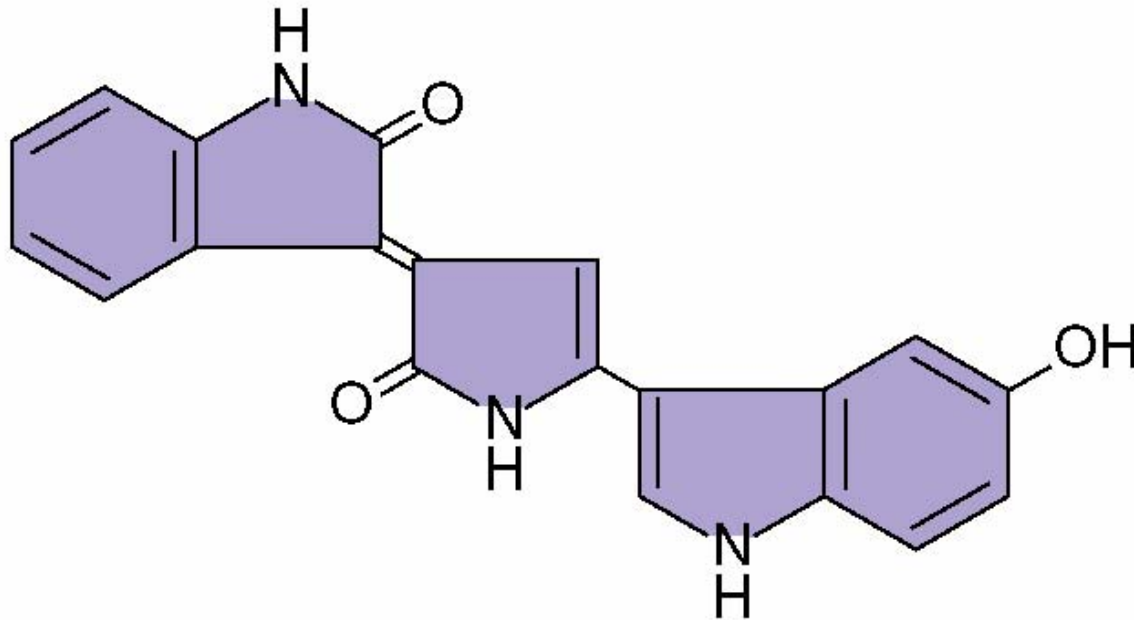
Ετερογενής συνάθροιση β- και γ-πρωτεοβακτηρίων που σχετίζονται φυλογενετικά.

Τα κύτταρα του γένους *Neisseria* είναι πάντοτε κόκκοι → κοκκοβάκιλλοι.

Από τα ζώα συνήθως απομονώνονται διάφοροι οργανισμοί που ανήκουν στο γένος αυτό. Ορισμένοι είναι παθογόνοι όπως το *Neisseria gonorrhoeae* που προκαλεί γονόρροια.

Το *Chromobacterium* (Εικ. 5β) είναι ραβδόμορφο και το γνωστότερο είδος *C. violaceum* απαντάται στο έδαφος και στο νερό και περιστασιακά σε λοιμώξεις ανθρώπων και ζώων στις οποίες σχηματίζεται πύον.

Το *Acinetobacter* απαντάται στο έδαφος και το νερό. Περιστασιακά ενέχεται σε νοσοκομειακές λοιμώξεις (*Acinetobacter baumannii*).



T. D. Brock

Εικόνα 12.22

Chromobacterium. Φαίνεται μια μεγάλη αποικία *Chromobacterium violaceum* δίπλα στον συντακτικό τύπο της χρωστικής βιολασεΐνη, η οποία παράγεται από τα κύτταρα του *C. violaceum*.

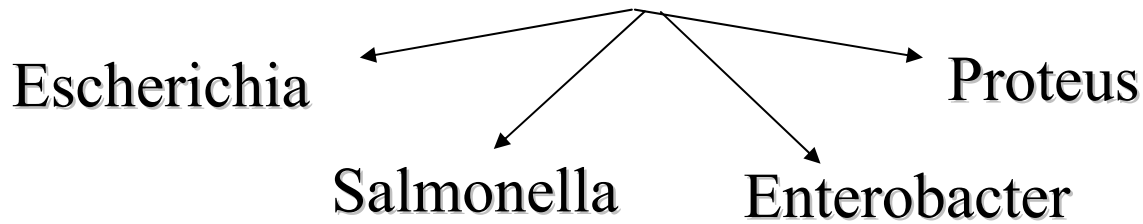
Χαρακτηριστικά

Χαρακτηριστικά	Γένος	Αριθμός ειδών	Φυλογενετική ομάδα ^a	DNA (mol % GC)
I. Θετικά στην οξειδάση, ευαίσθητα στην πενικιλίνη: Κόκκοι· σύνθετη διατροφή, χρησιμοποιούν υδατάνθρακες, υποχρεωτικώς αερόβια Ράβδολι ή κόκκοι· γενικά χωρίς απαιτήσεις παραγόντων ανάπτυξης, δεν χρησιμοποιούν εν γένει υδατάνθρακες· δεν διαθέτουν μαστίγια, ορισμένα είδη όμως εκδηλώνουν «σπασμωδική» αυτοκινησία· πολλά είναι συμβιωτικά ή παθογόνα ζώων	<i>Neisseria</i>	24	β	49-55
	<i>Moraxella</i>	8	γ	—
	<i>Branhamella</i>	10	β	40-47
	<i>Kingella</i>	2	β	47-55
II. Αρνητικά στην οξειδάση, ανθεκτικά στην πενικιλίνη: Ορισμένα στελέχη μπορούν να αξιοποιούν περιορισμένο εύρος σακχάρων, και μερικά εκδηλώνουν επίσης «σπασμωδική» αυτοκινησία· σαπρόφυτα στο έδαφος, στο νερό, και στα αστικά λύματα	<i>Acinetobacter</i>	7	γ	38-47

^a Όλα είναι πρωτεοβακτήρια.

Πίνακας 12: Τα χαρακτηριστικά των γενών των αρνητικών κατά Gram κόκκων.

Εντερικά βακτήρια



Τα εντερικά βακτήρια (Πιν. 13,14) ανήκουν στη φυλογενετική ομάδα των γ-πρωτεοβακτηρίων. Η ταξινόμηση τους στα διάφορα γένη γίνεται με βιοχημικές δοκιμασίες, ανοσολογικές και μοριακές μεθόδους. Διακρίνονται σε 2 μεγάλες ομάδες ανάλογα με τον μηχανισμό της αναερόβιας ζύμωσης της γλυκόζης που διαθέτουν: την μικτή οξεογόνο ζύμωση και τη ζύμωση της 2,3 βουτανεδιόλης.

Τα βακτήρια του γένους *Escherichia* είναι κάτοικοι του εντερικού συστήματος του ανθρώπου και των θερμόαιμων ζώων. Μπορούν να συνθέσουν βιταμίνες και ιδιαίτερα βιταμίνη Κ. Αναπτύσσονται με μεγάλη ποικιλία πηγών άνθρακα και ενέργειας όπως π.χ σάκχαρα, αμινοξέα, οργανικά οξέα. Ορισμένα στελέχη είναι παθογόνα προκαλώντας διάρροιες σε βρέφη, λοιμώξεις του ουροποιητικού συστήματος σε ηλικιωμένα άτομα ή σε άτομα που προβάλλουν μειωμένη αντίσταση λόγω χειρουργικών επεμβάσεων ή ακτινοθεραπεία. Συγκεκριμένα στελέχη σχηματίζουν αντιγόνο Κ και εντεροτοξίνη.

Τα βακτήρια του γένους *Salmonella* είναι συνήθως παθογόνα είτε στον άνθρωπο είτε σε άλλα θερμόαιμα ζώα προκαλώντας τυφοειδή πυρετό, γαστρεντερίτιδα. Χαρακτηρίζονται ανοσολογικά βάσει τριών αντιγόνων της κυτταρικής επιφάνειας το O, H, Vi.

Το γένος *Proteus* χαρακτηρίζεται από έντονη αυτοκινησία και από την παραγωγή της ουρεάσης. Είναι συνήθης αιτιολογικός παράγοντας λοιμώξεων του ουροποιητικού συστήματος.

Το *Enterobacter aerogenes* που εκτελεί ζύμωση της βουτανεδιόλης είναι ευρέως διαδεδομένο σε νερά και αστικά λύματα καθώς και στα έντερα των θερμόαιμων ζώων. Προκαλεί περιστασιακά λοιμώξεις του ουροποιητικού.

Το γένος *Serratia* σχηματίζει προδιγιοσίνες (χρωστικές που περιέχουν πυρρόλιο) με άγνωστη προς το παρόν λειτουργία

Τα είδη *Klebsiella* δεσμεύουν το άζωτο και απαντώνται συνήθως στο έδαφος και το νερό. Το *K. pneumoniae* προκαλεί περιστασιακά πνευμονία.

Γενικά χαρακτηριστικά:

Αρνητικά κατά Gram, ευθύγραμμο ραβδόμορφο· αυτοκινούμενα με περίτριχα μαστίγια ή ακίνητα· δεν παράγουν σπόρια· προαιρετικώς αερόβια, παράγουν οξύ από γλυκόζη· το νάτριο ούτε είναι απαραίτητο ούτε τα ενισχύει· θετικά στην καταλάση· αρνητικά στην οξειδάση· συνήθως ανάγουν τα νιτρικά προς νιτρώδη (όχι προς N_2)· έχουν RNA 16S των γ-πρωτεοβακτηρίων (βλ. Πίνακα 12.1)

Κύριες δοκιμές διάκρισης εντερικών Βακτηρίων από άλλα Βακτήρια παρόμοιας μορφολογίας^ο:

Δοκιμή οξειδάσης: τα εντερικά Βακτήρια είναι πάντοτε αρνητικά
– διακρίνει τα εντερικά Βακτήρια από τα θετικά στην οξειδάση Βακτήρια των γενών *Pseudomonas*, *Aeromonas*, *Vibrio*, *Alcaligenes*, *Achromobacter*, *Flavobacterium*, *Cardiobacterium*, τα οποία μπορεί να έχουν παραπλήσια μορφολογία· τα νιτρικά ανάγονται μόνο προς νιτρώδη (η δοκιμή για νιτρώδη γίνεται μετά από ανάπτυξη) – διακρίνει τα εντερικά Βακτήρια από τα Βακτήρια που ανάγουν τα νιτρικά προς N_2 (ανιχνεύεται ο σχηματισμός αερίου), όπως τα *Pseudomonas* και πολλά άλλα Βακτήρια θετικά στην οξειδάση· ικανότητα ζύμωσης γλυκόζης – διακρίνει τα εντερικά από τα υποχρεωτικώς αερόβια Βακτήρια

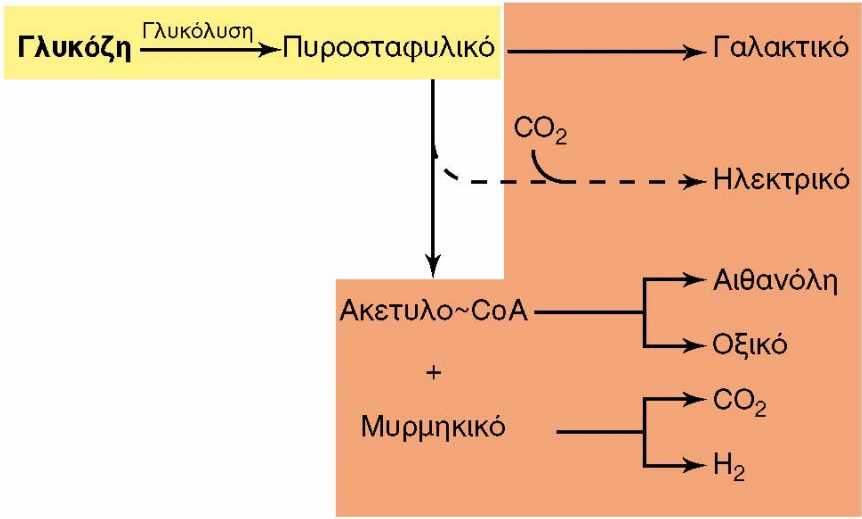
^ο βλ. Τμήμα 24.2 και Εικόνα 24.7.

Πίνακας 13: Τα χαρακτηριστικά των εντερικών βακτηρίων.

Εικόνα 12.24 Διάκριση μεταξύ

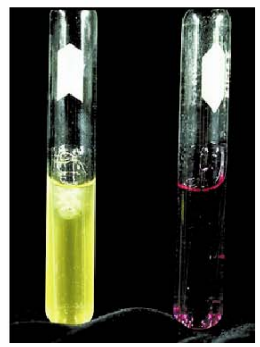
(α) μικτής οξεογόνου ζύμωσης και (β) ζύμωσης της βουτανεδιόλης, στα εντερικά βακτήρια. Τα αέραια βέλη υποδεικνύουν αντιδράσεις σχηματισμού κύριων προϊόντων. Τα διακεκομμένα βέλη υποδεικνύουν αντιδράσεις σχηματισμού δευτερευόντων προϊόντων. Η πάνω φωτογραφία δείχνει την παραγωγή οξέος (κίτρινο χρώμα) και αερίου (στον ανεστραμμένο σωλήνα) από καλλιέργεια *E. coli* (ο πορφυρός σωλήνας δεν έχει εμβολιασθεί). Η κάτω φωτογραφία δείχνει τη ρόδινου χρώματος αποικία στη δοκιμή Voges-Proskauer (VP), στην οποία ανιχνεύεται η παραγωγή βουτανεδιόλης ύστερα από ανάπτυξη του *Enterobacter aerogenes*. Ο σωλήνας αριστερά (κίτρινος) δεν είχε εμβολιασθεί. Παρατηρήστε την κύρια διαφορά των δύο μηχανισμών ως προς την παραγωγή CO₂: η παραγωγή βουτανεδιόλης οδηγεί σε σημαντικά υψηλότερες αποδόσεις CO₂.

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



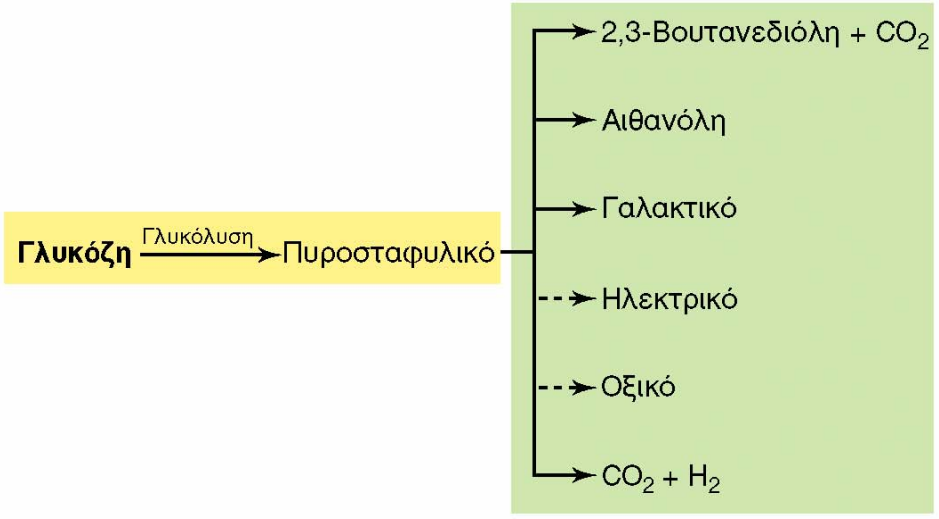
Τυπικά προϊόντα (μοριακές ποσότητες)

Όξινο : ουδέτερο
4 : 1
CO₂ : H₂
1 : 1



Cheryl L. Broadie and John Vercillo

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



Τυπικά προϊόντα (μοριακές ποσότητες)

Όξινο : ουδέτερο
1 : 6
CO₂ : H₂
5 : 1



Cheryl L. Broadie and John Vercillo

Διαγνωστική δοκιμή	Βλέπε αριθμό
1 MR+; VP – (εκτελούν μικτή οξεογόνο ζύμωση)	2
MR -· VP + (παράγουν βουτανεδιόλη)	7
2 Ουρέαση +	<i>Proteus</i>
Ουρέαση –	3
3 H ₂ S (TSI) +	4
H ₂ S (TSI) –	6
4 KCN +	<i>Citrobacter</i>
KCN –	5
5 Ινδόλη +· κιτρικό –	<i>Edwardsiella</i>
Ινδόλη –· κιτρικό +	<i>Salmonella</i>
6 Αέριο από γλυκόζη	<i>Escherichia</i>
Όχι αέριο από γλυκόζη	<i>Shigella</i>
7 Μη αυτοκινούμενα· ορνιθίνη –	<i>Klebsiella</i>
Αυτοκινούμενα· ορνιθίνη +	8
8 Ζελατίνη +· DNAάση +	<i>Serratia</i>
	(κόκκινη χρωστική)
Αργή υδρόλυση ζελατίνης· DNAάση –	<i>Enterobacter</i>

Κλείδα
 Μικτή οξεογόνος ζύμωση
 Ζύμωση βουτανεδιόλης

Εικόνα 12.25

Απλοποιημένη κλείδα για τα κύρια γένη εντερικών βακτηρίων. Παρουσιάζονται μόνο τα πλέον κοινά γένη. Δείτε το κείμενο για τις επιφυλάξεις αναφορικά με τη χρήση της κλείδας αυτής. Οι διαγνωστικές δοκιμές που χρησιμοποιούνται στην εικόνα μας παρουσιάζονται στον Πίνακα 24.3. Άλλα χαρακτηριστικά των γενών παρατίθενται στους Πίνακες 12.14-12.16. Ο χρωματικός κώδικας είναι ο ίδιος με εκείνον της Εικόνας 12.24.

Γένος	H ₂ S (TSI)	Ουρεάση	VP ^β	Ινδόλη	Αυτοκινησία	Αέριο από γλυκόζη ^β	β-Γαλακτοζιδάση
<i>Escherichia</i>	—	—	—	+	+ ή —	+	+
<i>Enterobacter</i>	—	—	+	—	+	+	+
<i>Shigella</i>	—	—	—	+ ή —	—	—	+ ή —
<i>Edwardsiella</i>	+	—	—	+	+	+	—
<i>Salmonella</i>	+	—	—	—	+	+	+ ή —
<i>Klebsiella</i>	—	+	+ ή —	—	—	+	+
<i>Arizona</i>	+	—	—	—	+	+	+
<i>Citrobacter</i>	+ ή —	—	—	—	+	+	+
<i>Proteus</i>	+ ή —	+	—	+ ή —	+	+ ή —	—
<i>Providencia</i>	—	—	—	+	+	—	—
<i>Yersinia</i>	—	+	—	—	+ ^γ	—	+
<i>Hafnia</i>	—	—	+	—	+	+	+ ή —

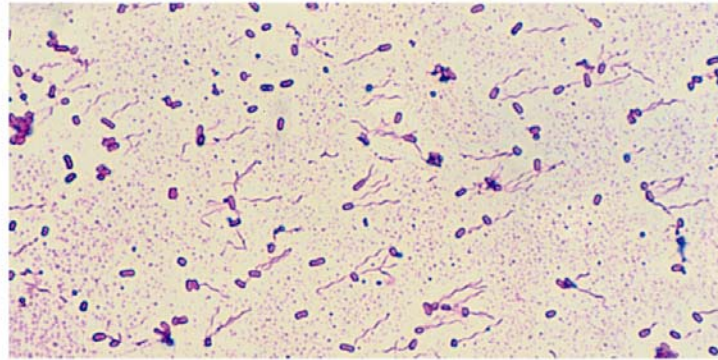
Γένος	KCN	Κιτρικό	Χρήση Βλεννικού	Ερυθρό του φαινυλομεθυλίου	Χρήση τρυγικού	Αφαμινάση της αλανίνης	DNA (mol % GC)
<i>Escherichia</i>	—	—	+	+	+	—	48–52
<i>Enterobacter</i>	+	+	+	—	—	—	52–60
<i>Shigella</i>	—	—	—	+	—	—	50
<i>Edwardsiella</i>	—	—	—	+ ή —	—	—	53–59
<i>Salmonella</i>	—	+ ή —	+ ή —	ω	+ ή —	—	50–53
<i>Klebsiella</i>	+	+	+	—	+ ή —	—	53–58
<i>Arizona</i>	—	+	+ ή —	ω	—	—	50
<i>Citrobacter</i>	+ ή —	+	+	+	+	—	50–52
<i>Proteus</i>	+	+ ή —	—	+	+	+	38–41
<i>Providencia</i>	+	+	—	+	+	+	39–42
<i>Yersinia</i>	—	—	—	+	—	—	46–50
<i>Hafnia</i>	+	+	—	+	—	—	48–49

^α Βλ. Πίνακα 24.1 για τις διαδικασίες εκτέλεσης αυτών των διαγνωστικών αντιδράσεων.

^β Βλ. Εικόνα 12.24 για φωτογραφία της αντίδρασης αυτής.

^γ Αυτοκινούμενο όταν αναπτύσσεται σε θερμοκρασία δωματίου· μη αυτοκινούμενο στους 37°C.

Πίνακας 14: Κυριότερες διαγνωστικές αντιδράσεις για το διαχωρισμό των γενών εντερικών βακτηρίων.



D. E. Snyder

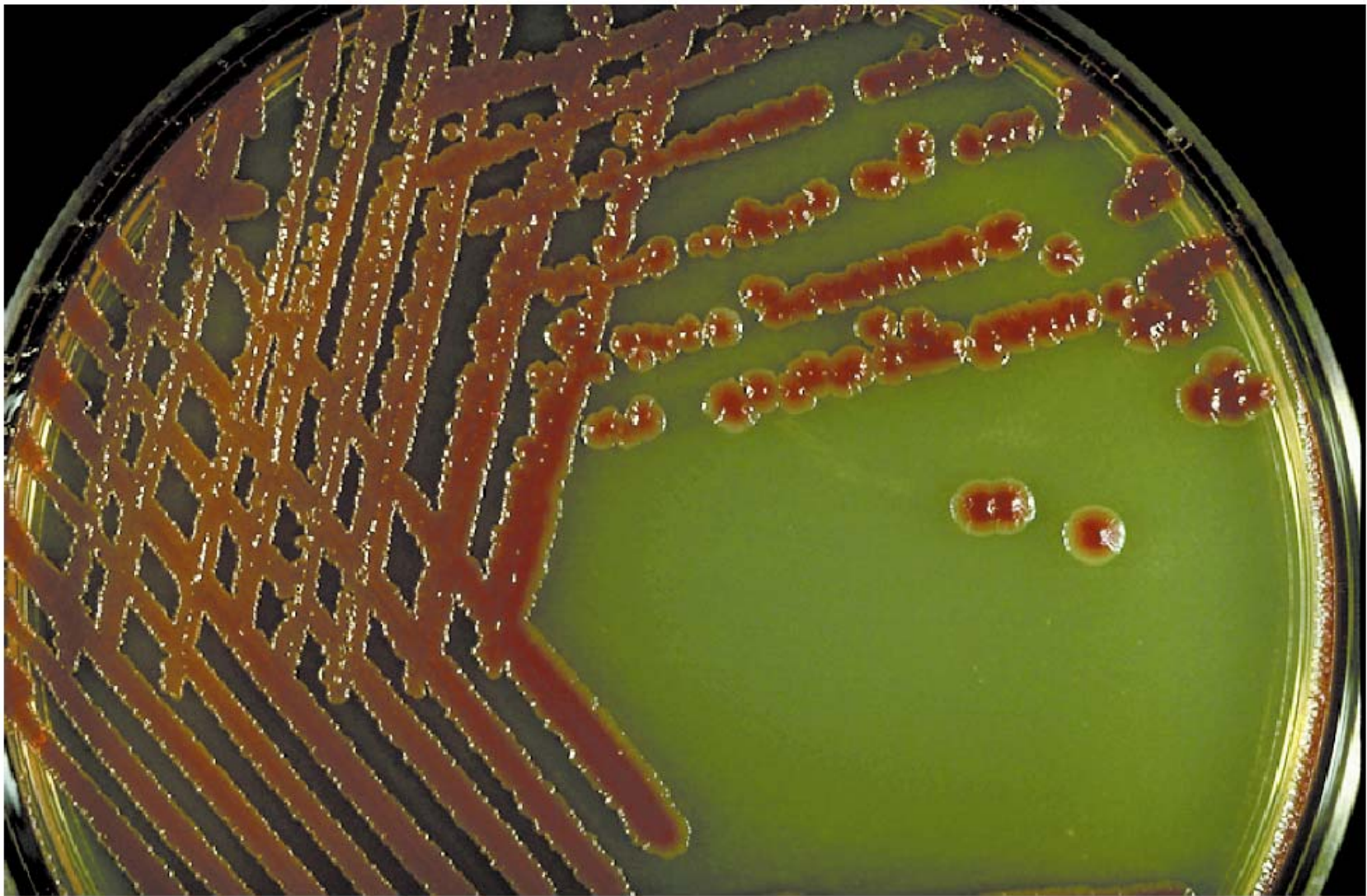
(a)



James Shapiro

(β)

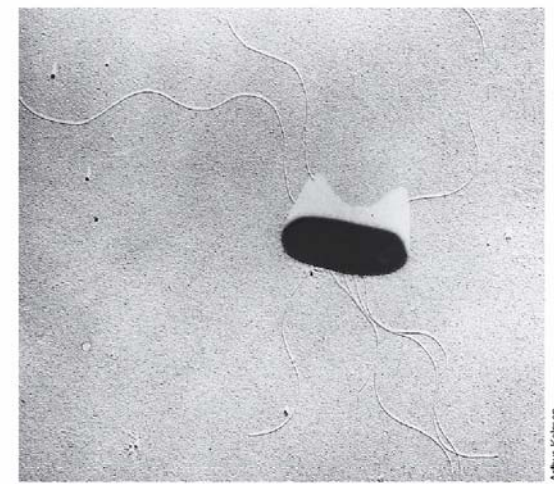
Εικόνα 12.26 Κατάκλιση στο γένος *Proteus*. (a) Κύτταρα του είδους *Proteus mirabilis* με χρώση από χρωστική μαστιγίων: τα περίτριχα μαστίγια κάθε κυττάρου σχηματίζουν δέσμη. (β) Φωτογραφία αποικίας του είδους *Proteus vulgaris* σε κατάκλιση. Προσέξτε τους ομόκεντρους κύκλους.



John Vercillo and Cheryl Broadie

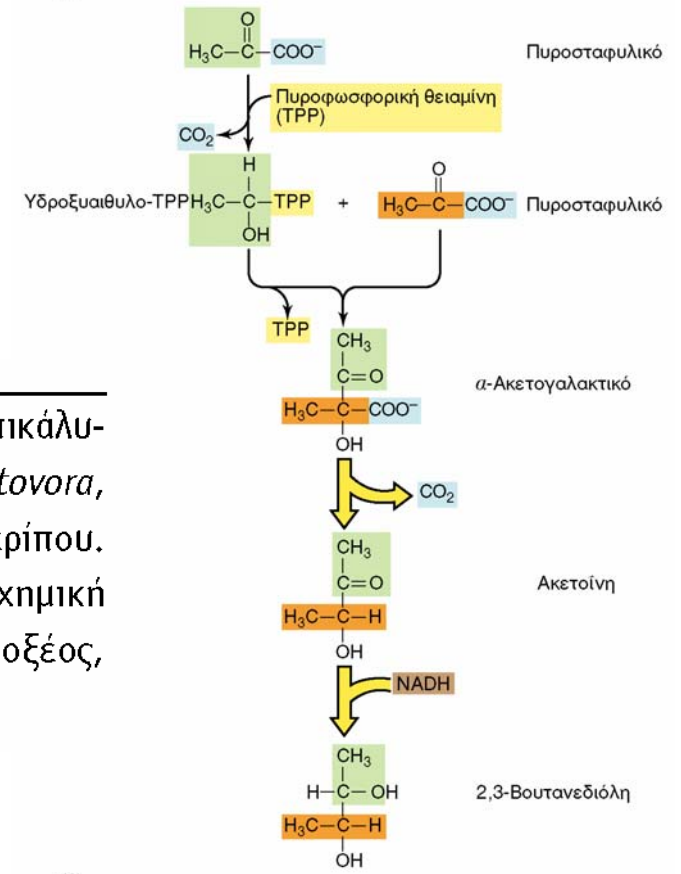
Εικόνα 12.27

Αποικίες του είδους *Serratia marcescens*. Το πορτοκαλί χρώμα οφείλεται στη χρωστική *προδιγιοσίνη*, που περιέχει πυρρόλιο.



(α)

Εικόνα 12.23 (α) Ηλεκτρονικό μικρογράφημα σκιαστικής επικάλυψης παρασκευάσματος κυττάρων του εντερικού βακτηρίου *Erwinia carotovora*, το οποίο παράγει βουτανεδιόλη. Τα κύτταρα έχουν πλάτος 0,8 μm περίπου. Παρατηρήστε τα περίτριχα μαστίγια (🔗 Τμήμα 4.10). (β) Η βιοχημική οδός σχηματισμού βουτανεδιόλης με βάση δύο μόρια πυροσταφυλικού οξέος, από βακτήρια ζύμωσης βουτανεδιόλης.



(β)

Vibrio και Photobacterium

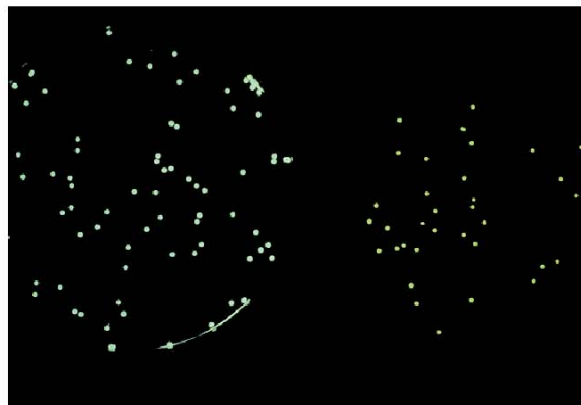
Η ομάδα του Vibrio περιλαμβάνει προαιρετικά αερόβιους αρνητικούς κατά Gram βάκιλλους που διαθέτουν ζυμωτικό μεταβολισμό. Τα περισσότερα από αυτά έχουν πολικά μαστίγια αν και ορισμένα είναι περίτριχα. Τα περισσότερα απαντώνται σε ενδιαιτήματα είτε της θάλασσας είτε των γλυκών νερών. Το Vibrio cholerae είναι ο αιτιολογικός παράγοντας της χολέρας.

Την ενδιαφέρουσα ιδιότητα της εκπομπής φωτός (βιοφωταύγεια) διαθέτουν ορισμένα αρνητικά κατά Gram ραβδόμορφα βακτήρια με πολική μαστιγιοφορία. Τα περισσότερα τέτοια βακτήρια του γένους Photobacterium (Εικ. 5ε) και ορισμένα στελέχη του Vibrio (Εικ. 5δ) είναι θαλάσσια και απαντώνται συνήθως σε ψάρια.

Η αντίδραση βιοφωταύγειας είναι η παρακάτω:

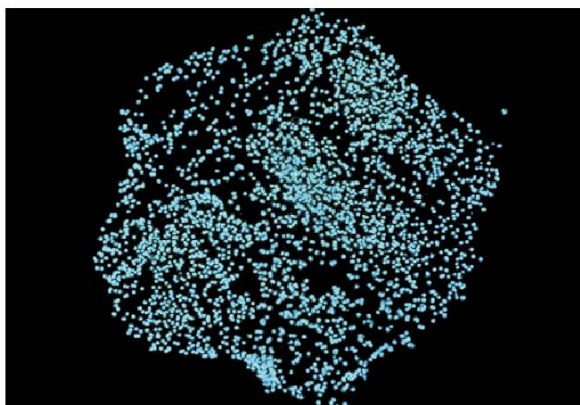


Η ρύθμιση της βιοφωταύγειας γίνεται μέσω του μηχανισμού της **αίσθησης μεγέθους πληθυσμού (quorum sensing)** και λαμβάνει χώρα σε μεγάλες βακτηριακές πυκνότητες



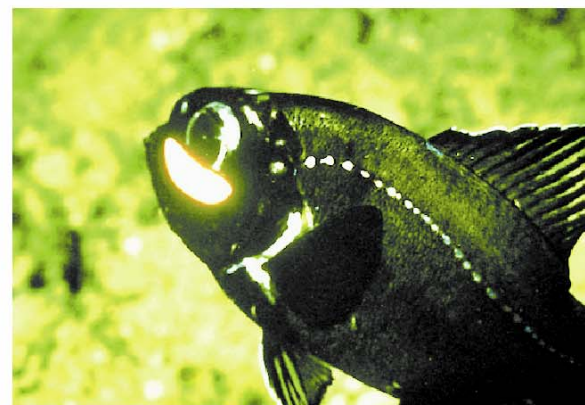
Kenneth H. Nealson

(α)



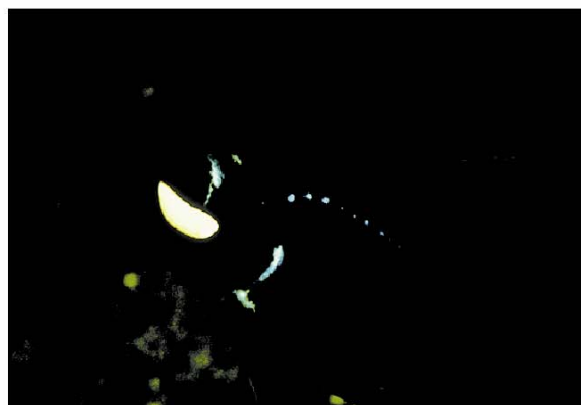
Kenneth H. Nealson

(β)



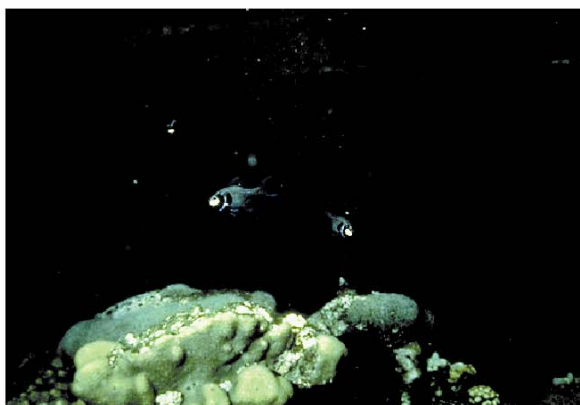
Kenneth H. Nealson

(γ)



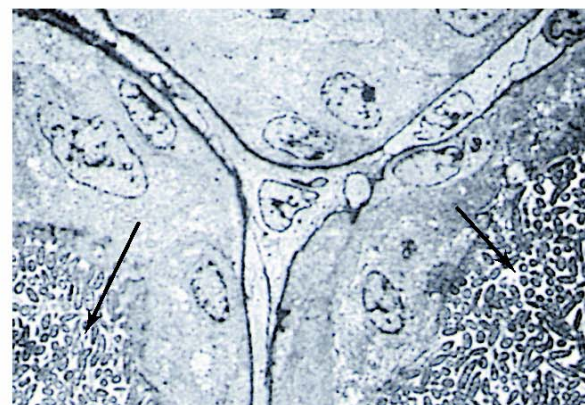
Kenneth H. Nealson

(δ)



Kenneth H. Nealson

(ε)



Kenneth H. Nealson

(στ)

Εικόνα 12.28

Βακτήρια που εμφανίζουν βιοφωταύγεια και ο ρόλος τους ως οργάνων φωτός στο «ψάρι-φακός». (α) Δύο τρυβλία με τέτοιου είδους βακτήρια, φωτογραφημένα μόνο με το δικό τους φως. Παρατηρήστε τα διάφορα χρώματα. Αριστερά, το *Vibrio fischeri*, στέλεχος MJ-1, με κυανό φως, και δεξιά, το *V. fischeri*, στέλεχος Y-1, με πράσινο φως. (β) Αποικίες του *Photobacterium phosphoreum* φωτογραφημένες μόνο με το δικό τους φως. (γ) Το «ψάρι-φακός» *Photoblepharon palpebratus*: η φωτεινή περιοχή είναι το όργανο φωτός το οποίο περιέχει βακτήρια που εμφανίζουν βιοφωταύγεια. (δ) Το ίδιο ψάρι φωτογραφημένο μόνο με το δικό του φως. (ε) Υποβρύχια φωτογραφία νυκτός του *P. palpebratus* σε κοραλλιογενείς υφάλους στον Κόλπο του Εϊλάτ (Ισραήλ). (στ) Ηλεκτρονικό μικρογράφημα λεπτής τομής του οργάνου φωτός του *P. palpebratus*, όπου φαίνεται το πυκνό στρώμα των βακτηρίων που εμφανίζουν βιοφωταύγεια (βέλη).

Αίσθηση μεγέθους πληθυσμού (quorum sensing)

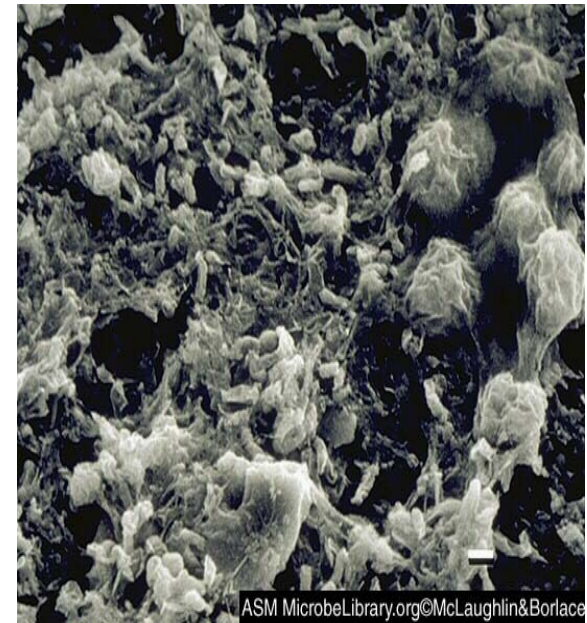
Η ανακάλυψη της διακυτταρικής επικοινωνίας στα βακτήρια άλλαξε την αντίληψη ότι τα βακτήρια δρουν μεμονωμένα σε έναν πληθυσμό. Η επικοινωνία αυτή βοηθά στον συγχρονισμό της δράσης των βακτηρίων ενός πληθυσμού ώστε να δρουν συντονισμένα . Αυτό επιτυγχάνεται με την **αίσθηση μεγέθους πληθυσμού**.

Τα βακτήρια εκκρίνουν κάποια αυτοεπαγωγικά μόρια (λακτόνες της ομοσερίνης στα Gram-αρνητικά, πεπτιδία στα Gram-θετικά) σε μικρές ποσότητες, όσο αυξάνεται ο βακτηριακός πληθυσμός αυξάνεται και η συγκέντρωση τους μέχρι να ξεπεράσει ένα συγκεκριμένο όριο που έχει ως αποτέλεσμα την επαγωγή γονιδίων σε όλο το βακτηριακό πληθυσμό

Τα γονίδια αυτά συμμετέχουν εκτός από τον βιοφωτισμό, στην σπορίωση, την παραγωγή μολυσματικών παραγόντων, την δημιουργία βιοφίλμ κτλ με αποτέλεσμα την καλύτερη προσαρμογή των βακτηρίων στο περιβάλλον τους

Βιοφίλμ στα βακτήρια

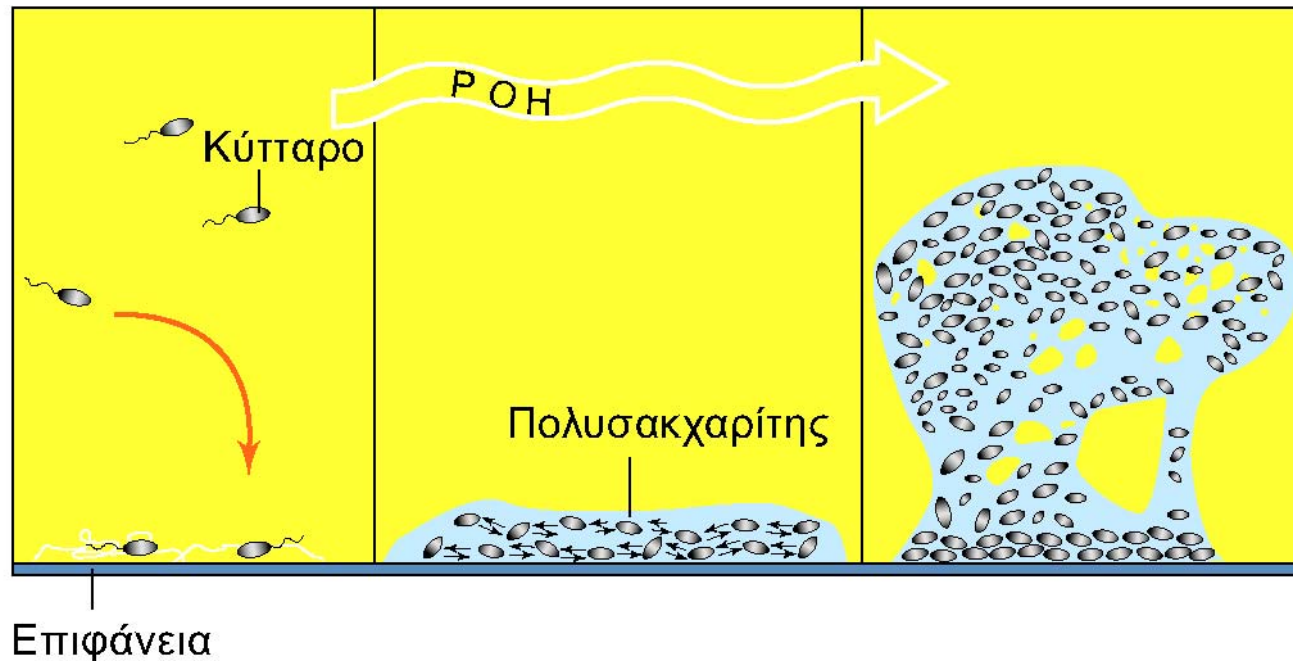
- Στην κλασική μικροβιολογία η μελέτη των βακτηρίων γίνεται συχνά σε καθαρές υγρές καλλιέργειες όπου τα βακτήρια αναπτύσσονται **πλανκτονικά**. Στην φύση όμως τις περισσότερες φορές τα βακτήρια αναπτύσσονται σε στερεές επιφάνειες σχηματίζοντας βιοφίλμ.
- Ως βιοφίλμ χαρακτηρίζεται μια μικροβιακή κοινότητα που αποτελείται από ένα ή περισσότερα βακτηριακά είδη τα οποία παράγουν εξωκυτταρικούς πολυσακχαρίτες που δημιουργούν μια προστατευτική κάψα γύρω από τα βακτήρια και επιπλέον τα βοηθά να προσκολληθούν σε στερεές επιφάνειες. Τα βακτήρια σχηματίζουν μικροαποικίες μέσα στο στρώμα των πολυσακχαριτών.
- Η δημιουργία βιοφίλμ από τα βακτήρια δημιουργεί πρακτικά προβλήματα καθώς βρίσκονται στα τρόφιμα, σε βιομηχανικό εξοπλισμό, ακόμα και μέσα στον ανθρώπινο σώμα. Η δημιουργία βιοφίλμ προσδίδει στα βακτήρια προστασία από περιβαλλοντικούς παράγοντες, αντιβιοτικά κτλ.



Προσκόλληση
(προσκόλληση
ενός ή λίγων
κυττάρων σε
κατάλληλη στερεά
επιφάνεια)

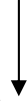
Αποικισμός
(διακυτταρική
επικοινωνία,
σύνθεση και
έκκριση
πολυσακχαριτών)

Ανάπτυξη
(περαιτέρω
αύξηση και
έκκριση
πολυσακχαριτών)



Εικόνα 19.5 Σχηματισμός βακτηριακού βιοφίλμ. Το βιοφίλμ αρχίζει να σχηματίζεται με την προσκόλληση λίγων κυττάρων, την οποία ακολουθεί πολλαπλασιασμός των βακτηρίων και έναρξη της διακυτταρικής επικοινωνίας. Κατόπιν λαμβάνει χώρα ο σχηματισμός πολυσακχαριτών, που γίνεται εντονότερος όσο επεκτείνεται το βιοφίλμ.

Ρικέτσιες

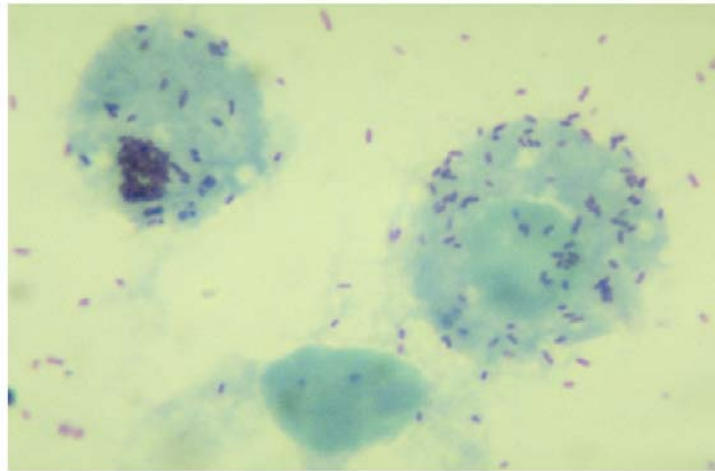


Wolbachia

Τα βακτήρια του γένους αυτού (Πιν. 15) είναι αρνητικά κατά Gram, κοκκοειδή ή ραβδόμορφα πρωτεοβακτήρια με πλάτος 0,3-0,7 μm και μήκος 1-2 μm . Είναι **υποχρεωτικώς ενδοκυτταρικά** παράσιτα που προκαλούν τύφο, κηλιδώδη πυρετό των Βραχωδών ορέων και πυρετό Q (Εικ. 5στ).

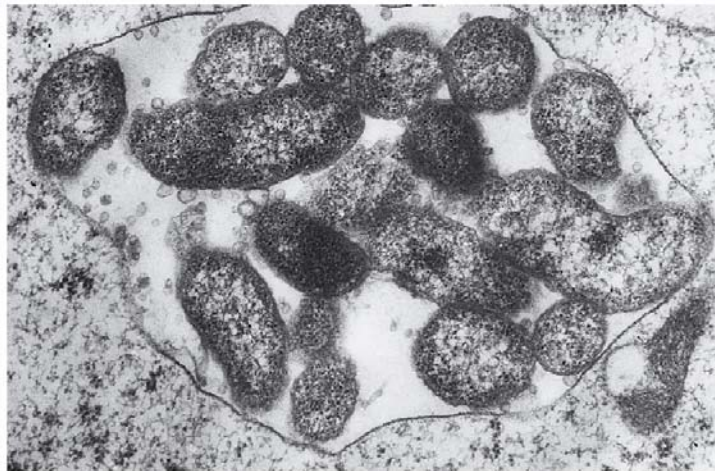
Πολλές ρικέτσιες είναι ικανές να οξειδώσουν μόνο γλουταμινικό οξύ ή γλουταμίνη αλλά ανίκανες να οξειδώσουν γλυκόζη ή οργανικά οξέα. Διαθέτουν πλήρη αναπνευστική αλυσίδα με κυτοχρώματα όντας ικανές να εκτελούν φωσφορυλίωση από μεταφορά ηλεκτρονίων χρησιμοποιώντας το NADH. Μεταδίδονται από ζώο σε ζώο χρησιμοποιώντας τα αρθρόποδα.

Το γένος *Wolbachia* αποτελείται από ραβδόμορφα πρωτεοβακτήρια ενδοκυτταρικά παράσιτα αρθρόποδων εντόμων. Προκαλούν παρθενογένεση, θανάτωση των αρρένων και μετατροπή των αρσενικών εντόμων σε θηλυκά.



Wily Burgdorfer

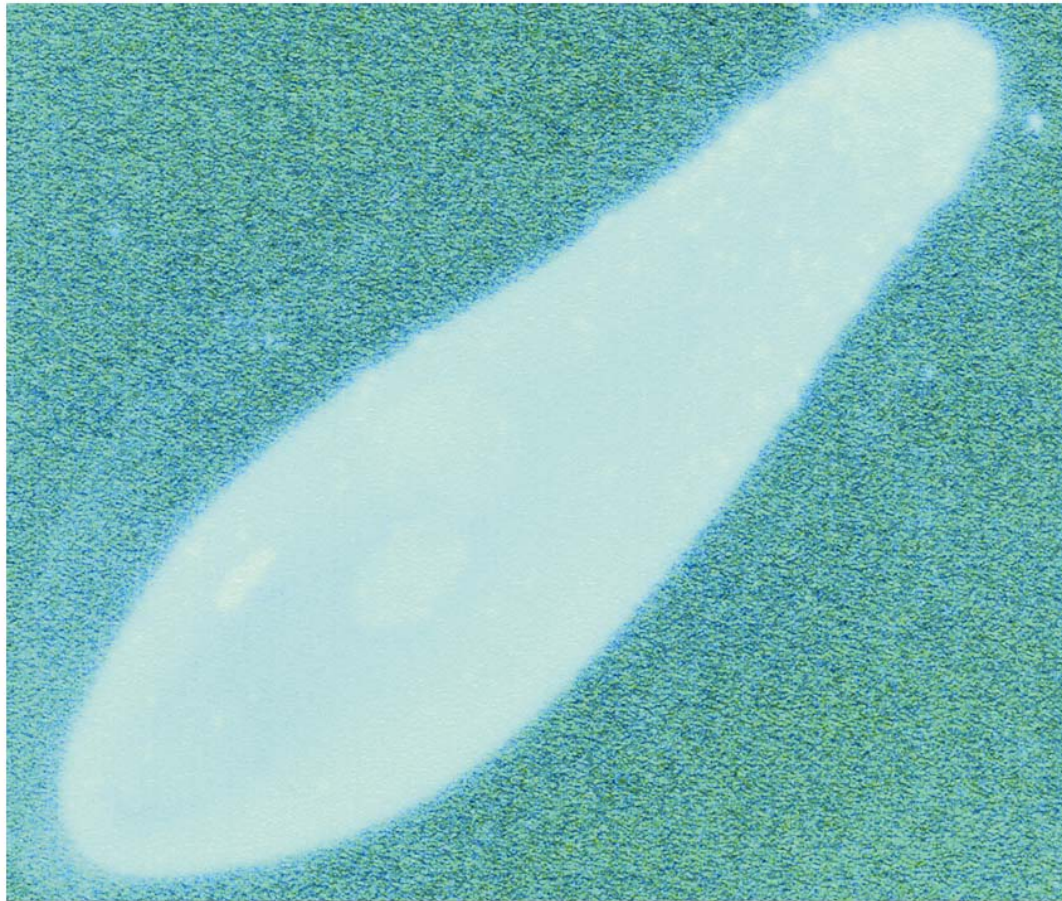
(α)




G. Devauchelle

(β)

Εικόνα 12.29 Ρικέτσιες που αναπτύσσονται στο εσωτερικό ξενιστικών κυττάρων. (α) *Rickettsia rickettsii* σε κύτταρα κολπικής μεμβράνης του αρουραίου *Microtus pennsylvanicus*. Τα κύτταρα έχουν διάμετρο 0,3 μm περίπου. (β) Ηλεκτρονικό μικρογράφημα κυττάρων του *Rickettsiella popilliae* στο εσωτερικό ενός ερυθροκυττάρου του ξενιστή του, του σκαθαριού *Melolontha melolontha*. Παρατηρήστε ότι τα βακτήρια αναπτύσσονται μέσα σε ένα χυμοτόπιο, στο εσωτερικό του ξενιστικού κυττάρου.



Richard Stouthamer

Εικόνα 12.30 Μικροφωτογραφία αβγού της παρασιτοειδούς σφήκας *Trichogramma kaykai* χρωσμένου με 4',6-διαμιδινο-2' φαινυλινδολοδιυδροχλωρίδιο (DAPI·  Τμήμα 18.3) και μολυσμένου με *Wolbachia ripientis*, το οποίο προκαλεί παρθενογένεση. Τα κύτταρα της *W. ripientis* είναι τοποθετημένα κυρίως στο στενό άκρο του αβγού.

Είδος	Ομάδα ρικετσιών	Εναλλακτικός Ξενιστής	Κυτταρική θέση	DNA (mol % GC)	Φυλογενετική ομάδα ^α	Υβριδοποίηση του DNA με το DNA του <i>R. rickettsii</i> (%) ^β
<i>Rickettsia</i>						
<i>R. rickettsii</i>	Κηλιδώδης πυρετός	Τσιμπούρι	Κυτταρόπλασμα και πυρήνας	32-33	α	100
<i>R. prowazekii</i> ^γ	Τύφος	Ψείρα	Κυτταρόπλασμα	29-30		53
<i>R. typhi</i>	Τύφος	Ψύλλος	Κυτταρόπλασμα	29-30		36
<i>Rochalimaea</i>						
<i>R. quintana</i>	Πυρετός των χαρακωμάτων	Ψείρα	Επικυτταρική	39	α	30
<i>R. vinsonii</i>	—	Μικρwtos (είδος τρωκτικού)	Επικυτταρική	39		30
<i>Coxiella</i>						
<i>C. burnetii</i>	Πυρετός Q	Τσιμπούρι	Χυμοτόπια	43	γ	—
<i>Ehrlichia</i>						
	Ερλικίωση (στον άνθρωπο)· πυρετός Ποτόμακ (στα άλογα)	Τσιμπούρι ή κατοικίδια ζώα	Μονοκύτταρα λευκοκύτταρα	—	α	—
<i>Wolbachia</i> ^δ	—	Αρθρόποδα	Κυτταρόπλασμα	30	α	—

^α Όλα είναι πρωτεοβακτήρια.

^β Η υβριδοποίηση DNA: DNA εξετάζεται στο Τμήμα 11.9.

^γ Έχει προσδιοριστεί ολόκληρη η αλληλουχία του γονιδιώματος του οργανισμού αυτού, η οποία παρουσιάζει αρκετές ομοιότητες με το μιτοχονδριακό γονιδίωμα.

^δ Δεν είναι παθογόνο του ανθρώπου ή άλλων ζώων.

Πίνακας 15: Τα χαρακτηριστικά των ρικετσιών.



Το γένος αυτό αποτελείται από αρνητικά κατά Gram αυτοκινούμενα σπειροειδούς σχήματος πρωτεοβακτήρια με μεγάλη ποικιλία ιδιοτήτων (Πιν. 16).

Τα παραπάνω αναγραφόμενα είδη είναι ελικοειδώς συνεστραμμένα ραβδόμορφα βακτήρια τα οποία χρησιμοποιούν πολικά μαστίγια για την κίνηση τους.

Το *Spirillum volutans* (Εικ. 5ζ) είναι μικροαερόφιλο και σχηματίζει πολυάριθμα κοκκία πολυφωσφορικού.

Το *Azospirillum lipoferum* είναι ένας αζωτοδεσμευτικός οργανισμός (συμβιωτικό σιτηρών).

Τα *Aquaspirillum*, *Oceanospirillum* είναι σπειράματα μικρής διαμέτρου και απαντώνται σε γλυκό νερό και θαλασσόνερο αντίστοιχα.

Μαγνητικά σπειράματα εμφανίζουν μια χαρακτηριστική ιδιότητα τον **μαγνητοτακτισμό**. Περιέχουν **μαγνητοσώματα** (αποτελούνται από μαγνητίτη και γρεϊγίτη). Η οικολογική σημασία τους δεν είναι εξακριβωμένη.

Γένος	Φυλογενετική ομάδα ^β	Χαρακτηριστικά	DNA (mol % GC)
<i>Spirillum</i>	β	Διάμετρος κυττάρου 1,7 μm· μικροαερόφιλα· του γλυκού νερού	36–38
<i>Aquaspirillum</i>	α ή β	Διάμετρος κυττάρου 0,2-1,5 μm· αερόβια· του γλυκού νερού	49–66
<i>Magnetospirillum</i>	α	Δονακίομορφο προς σπειροειδές· διάμετρος κυττάρου 0,3 μm περίπου· περιέχει μαγνητοσώματα· μικροαερόφιλο	65
<i>Oceanospirillum</i>	γ	Διάμετρος κυττάρου 0,3-1,2 μm· αερόβια· θαλάσσια (απαιτούν 3% NaCl)	42–51
<i>Azospirillum</i>	α	Διάμετρος κυττάρου 1 μm· μικροαερόφιλα του εδάφους και της ριζόσφαιρας· δεσμεύουν N ₂	68–70
<i>Herbaspirillum</i>	β	Διάμετρος κυττάρου 0,6-0,7 μm· μικροαερόφιλα του εδάφους και της ριζόσφαιρας· δεσμεύουν N ₂	66–67
<i>Campylobacter</i>	ε	Διάμετρος κυττάρου 0,2-0,8 μm· μικροαερόφιλα προς αναερόβια· παθογόνα ή συμβιωτικά με τον άνθρωπο και τα ζώα· ένα πολικό μαστίγιο	30–38
<i>Helicobacter</i>	ε	Διάμετρος κυττάρου 0,5-1 μm· θύσανος πολικών μαστιγίων· συνδέονται με έλκη του πυλωρού στον άνθρωπο	36–38
<i>Bdellovibrio</i>	δ	Διάμετρος κυττάρου 0,25-0,4 μm· αερόβια· θηρευτές άλλων βακτηρίων· ένα πολικό μαστίγιο σε έλυτρο	33–52
<i>Ancyclobacter</i>	α	Διάμετρος κυττάρου 0,5 μm· κεκαμμένα ραβδόμορφα που σχηματίζουν δακτυλίους· μη αυτοκινούμενα, αερόβια· ενίοτε σχηματίζουν αεροκυστίδια	66–69

^α Όλα είναι αρνητικά κατά Gram και διαθέτουν αναπνευστικό μεταβολισμό, ποτέ ζυμωτικό.

^β Όλα είναι πρωτεοβακτήρια.

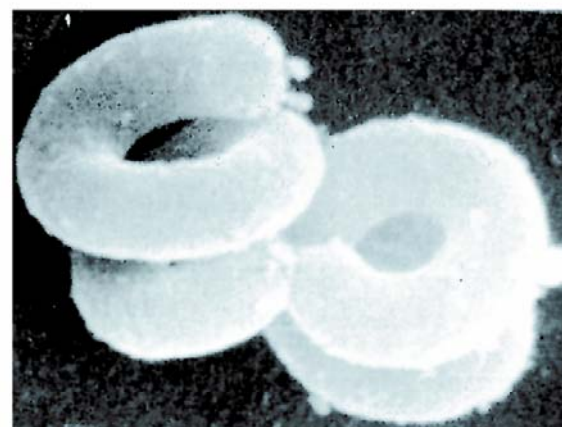
Πίνακας 16: Τα χαρακτηριστικά των γενών βακτηρίων σπειροειδούς σχήματος.



(a)

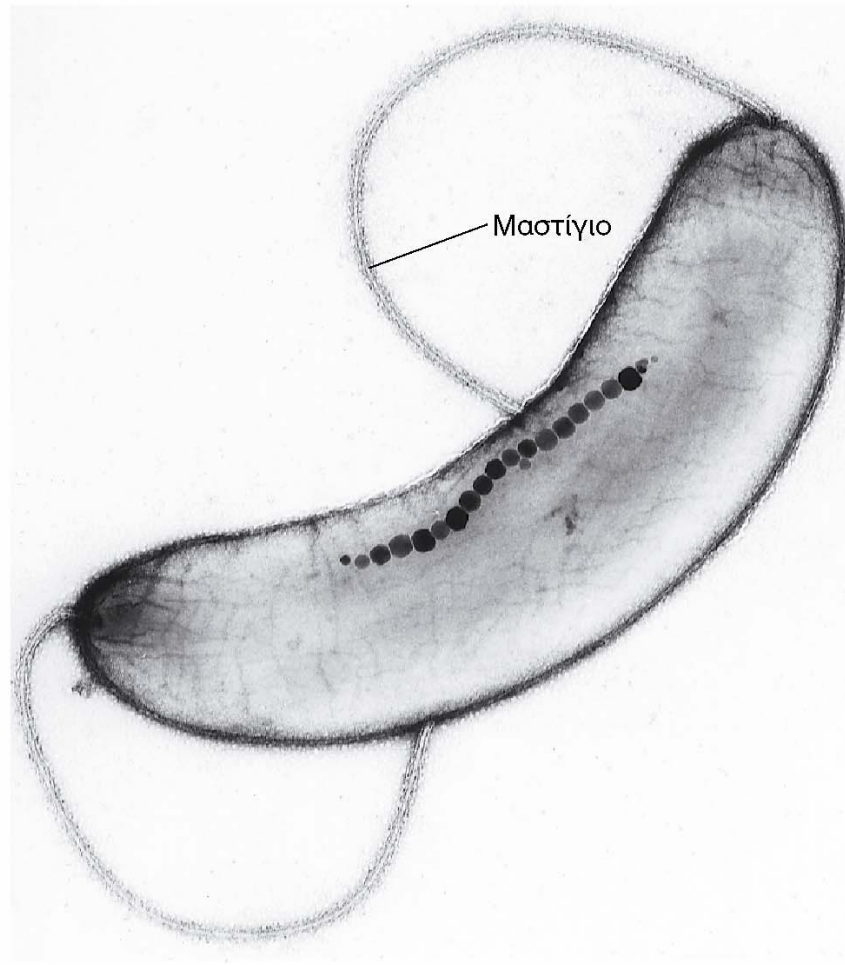


(β)



(γ)

Εικόνα 12.31 (α) Το *Spirillum volutans*, όπως φαίνεται με μικροσκόπιο σκοτεινού πεδίου· διακρίνονται οι δέσμες μαστιγίων και τα κοκκία βολουτινής (πολυφωσφορικού). Τα κύτταρα έχουν μέγεθος $1,5 \times 2,5 \mu\text{m}$ περίπου. (β) Ηλεκτρονικό μικρογράφημα σάρωσης εντερικού σπειράματος. Παρατηρήστε τους θυσάνους πολικών μαστιγίων και τη σπειροειδή δομή της κυτταρικής επιφάνειας. (γ) Ηλεκτρονικό μικρογράφημα σάρωσης κυττάρων του *Ancylobacter linguale*. Τα κύτταρα έχουν διάμετρο $0,5 \mu\text{m}$ περίπου.



R. Blakemore

Εικόνα 12.32 Ηλεκτρονικό μικρογράφημα του μαγνητοτακτικού σπειράματος *Magnetospirillum magnetotacticum*, με αρνητική χρώση. Το κύτταρο έχει μέγεθος $0,3 \times 2 \mu\text{m}$. Το βακτήριο αυτό περιέχει σωμάτια Fe_3O_4 (μαγνητίτη), που ονομάζονται μαγνητοσώματα (🔗 Εικόνα 4.54), διατεταγμένα σε αλυσίδα. Τα σωμάτια ευθυγραμμίζουν το κύτταρο κατά μήκος των γεωμαγνητικών γραμμών. Ο οργανισμός απομονώθηκε για πρώτη φορά από εργοστάσιο επεξεργασίας νερού στο Durham του New Hampshire (ΗΠΑ).

Έλυτροφόρα πρωτεοβακτήρια

Sphaerotilus

Leptothrix

Τα νηματοειδή β-πρωτεοβακτήρια με ιδιόμορφο βιολογικό κύκλο που περιλαμβάνει το σχηματισμό **μαστιγιοφόρων ολισθητικών κυττάρων** στο εσωτερικό ενός μακρού σωλήνα ή έλυτρου ονομάζονται ελυτροφόρα. Απαντώνται συνήθως σε ενδονομαζώματα ρέοντος γλυκού νερού πλούσιου σε οργανική ύλη.

Το γένος Sphaerotilus αποτελείται από μία αλυσίδα ραβδόμορφων κυττάρων με αποστρογγυλωμένα άκρα η οποία περικλείεται από σφικτό έλυτρο. Στο εσωτερικό του ελύτρου τα κύτταρα διαιρούνται με διχοτόμηση και τα νέα κύτταρα ωθούνται στο άκρο του ελύτρου όπου σχηματίζουν νέο υλικό για το έλυτρο.

Τα κύτταρα είναι αρνητικά κατά Gram και έχουν πλάτος 1-2 μm, μήκος 3-8 μm.

Οι καλλιέργειες των βακτηρίων αυτών είναι ικανές να χρησιμοποιούν μεγάλη ποικιλία απλών οργανικών ενώσεων ως πηγές άνθρακα και ενέργειας καθώς και ανόργανες πηγές αζώτου.

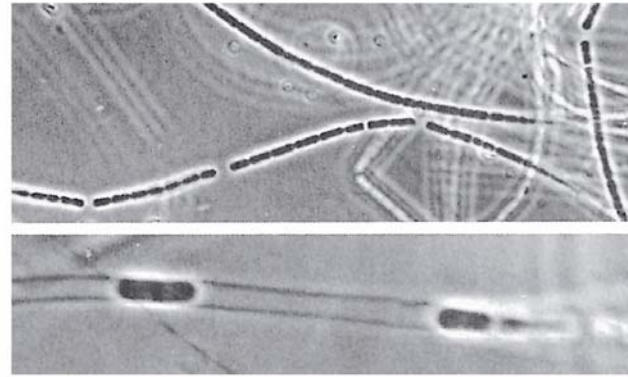
Καθίζηση οξειδίου του σιδήρου στα έλυτρα των *Sphaerotilus* και *Leptothrix* είναι αποδεδειγμένη. Η καθίζηση αυτή προκαλείται με τον μεταβολισμό του χηλικά προσδεμένου σιδήρου σε οργανικές ύλες όπως π.χ στο χουμικό και ταννικό οξύ.

Το *Leptothrix* μπορεί να επιτελέσει εξίσου και την ακόλουθη αντίδραση:



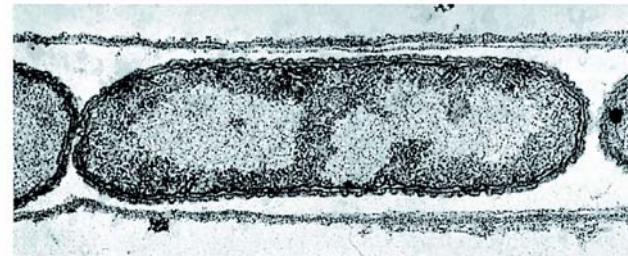
Η πρωτεΐνη για την οξείδωση του μαγγανίου εδράζει στο έλυτρο.

Η οξείδωση του Mn^{2+} σε Mn^{4+} μπορεί να προσφέρει ενέργεια στο κύτταρο ή να διευκολύνει την απελευθέρωση οργανικών θρεπτικών ουσιών από το χουμικό και το φουλβικό οξύ.



T. D. Brock

(α)



J. F. M. Hoeniger

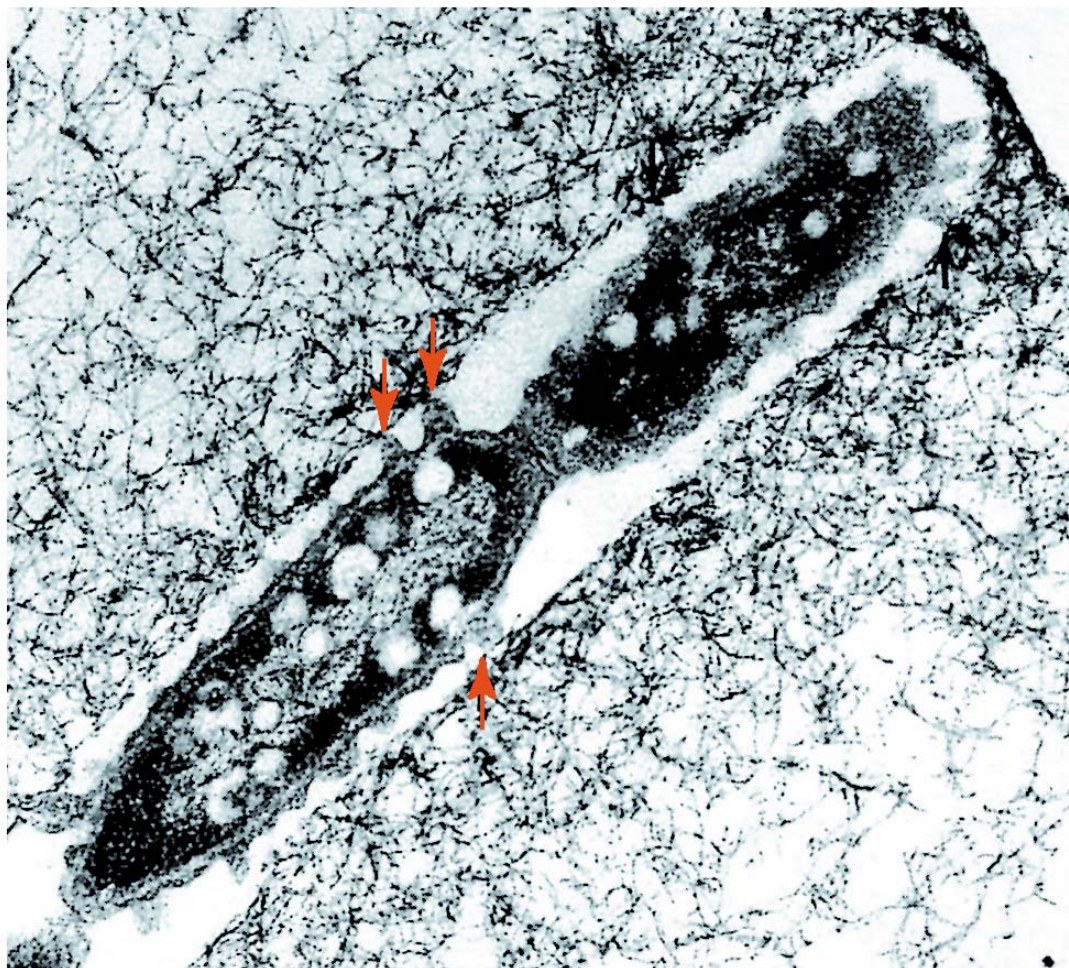
(β)



J. F. M. Hoeniger

(γ)

Εικόνα 12.35 *Sphaerotilus natans*. Ένα μεμονωμένο κύτταρο έχει πλάτος 2 μm περίπου. (α) Μικροφωτογραφίες αντίθεσης φάσεων υλικού που έχει ληφθεί από μολυσμένο ρυάκι. Στάδιο ενεργού ανάπτυξης (πάνω) και πλανοκύτταρα που εγκαταλείπουν το έλυτρο. (β) Ηλεκτρονικό μικρογράφημα λεπτής τομής νηματίου. (γ) Ηλεκτρονικό μικρογράφημα πλανοκυττάρου με αρνητική χρώση. Προσέξτε τον πολικό θύσανο μαστιγίων.



W. C. Ghiorse

Εικόνα 12.36 Μικρογράφημα ηλεκτρονικού μικροσκοπίου διέλευσης από μια λεπτή τομή ενός είδους *Leptothrix*, το οποίο εντοπίστηκε σε δείγμα μιας σιδηρομαγνητιούχου μεμβράνης από έλος της Ithaca, στην Πολιτεία της Νέας Υόρκης (ΗΠΑ). Ένα μεμονωμένο κύτταρο έχει διάμετρο 0,9 μm περίπου. Παρατηρήστε τις προεκβολές της κυτταρικής μεμβράνης που έρχονται σε επαφή με το έλυτρο (βέλη).

Βακτήρια με εκβλαστήσεις και προσθήκες/μίσχους

Hyphomicrobium

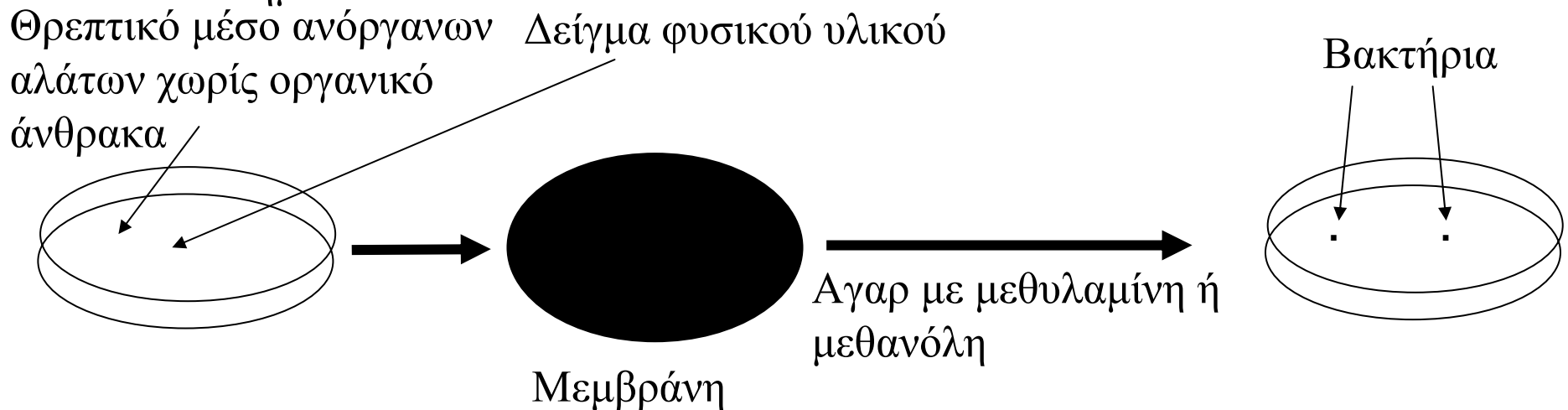
Γ

Caulobacter

Οργανισμοί οι οποίοι σχηματίζουν διάφορα είδη κυτταροπλασματικών προεκβολών: μίσχους, υφές ή προσθήκες περιλαμβάνονται σε αυτήν την ετερογενή ομάδα πρωτεοβακτηρίων (Πιν. 17). Χαρακτηριστικό που τα διαφοροποιεί από άλλα βακτήρια είναι η **πολική αύξηση**

Τα βακτήρια του γένους Hyphomicrobium είναι χημειοργανότροφα. Απελευθερώνουν εκβλαστήσεις από τα άκρα μακρών λεπτών υφών. Είναι μεθυλότροφα (μεθανόλη, μεθυλαμίνη, φορμαλδεΰδη και μυρμηκικό οξύ). Χρησιμοποιεί ουρία αμμωνία, νιτρώδη και νιτρικά ως πηγές αζώτου.

Είναι διαδεδομένα σε γλυκά και θαλάσσια νερά καθώς και σε χερσαία ενδιαιτήματα.



Τα προϊόντα της κυτταρικής διαίρεσης είναι ισομεγέθη:



Διχοτόμηση: συμβατικά βακτήρια

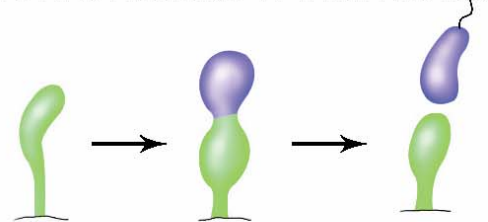
Τα προϊόντα της κυτταρικής διαίρεσης είναι ανισομεγέθη:



Απλή εκβλάστηση: *Pirella*, *Blastobacter*



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



Κυτταρική διαίρεση έμμοσχου οργανισμού: *Caulobacter*



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

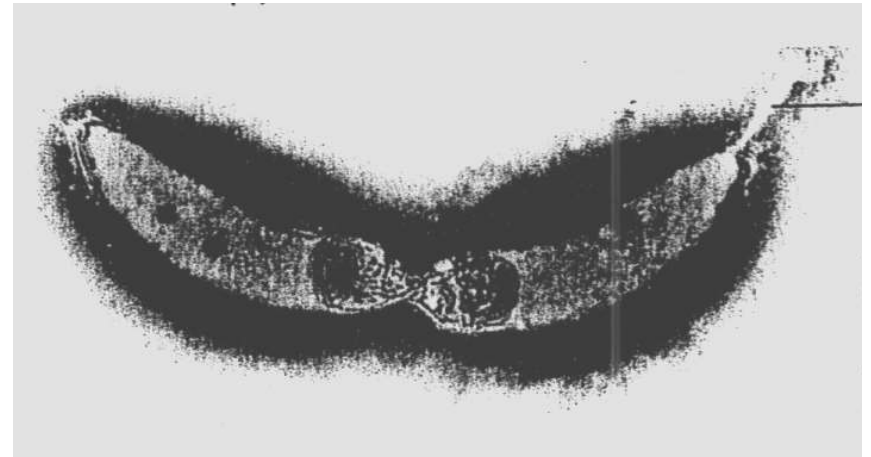
Εικόνα 12.38 Οι διαφορές στην κυτταρική διαίρεση μεταξύ συμβατικών βακτηρίων και βακτηρίων με εκβλαστήσεις και μίσχους.

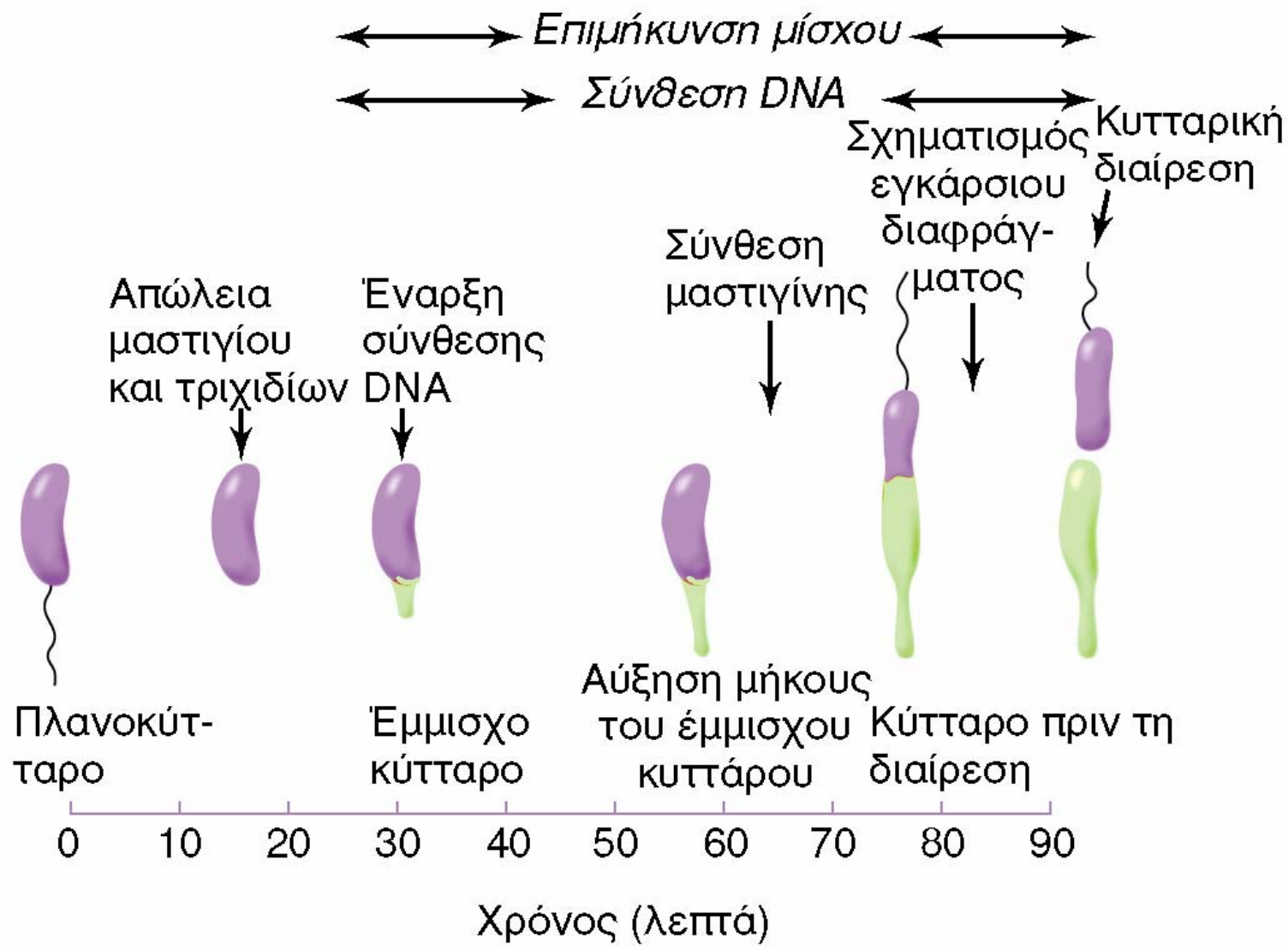
Χαρακτηριστικά	Γένος	Φυλογενετική ομάδα ^a	DNA (mol% GC)
Βακτήρια με μίσχους:			
Ο μίσχος είναι προέκταση του κυτταροπλάσματος, συμμετέχει στην κυτταρική διαίρεση	<i>Caulobacter</i>	α	62–67
Ατρακτοειδή κύτταρα με μίσχο	<i>Prostheco bacter</i>	α	54–60
Κύτταρα με μίσχο που είναι προϊόν έκκρισης και δεν περιέχει κυτταρόπλασμα:			
Αποθέσεις σιδήρου στον μίσχο, δονακιοειδές κύτταρο	<i>Gallionella</i>	β	55
Μίσχος που εκκρίνεται πλευρικά, χωρίς αποθέσεις σιδήρου	<i>Nevskia</i>	γ	60
Βακτήρια με αποφύσεις (προσθήκες):			
Μονή ή διπλή προσθήκη	<i>Asticcacaulis</i>	α	55–61
Πολλαπλές προσθήκες			
Βραχείες προσθήκες, πολλαπλασιάζονται με σχάση, ορισμένα με αεροκυστίδια	<i>Prosthecomicrobium</i>	α	64–70
Επίπεδα αστερόσχημα κύτταρα, ορισμένα με αεροκυστίδια	<i>Stella</i>	α	69–74
Μακρές προσθήκες, πολλαπλασιάζονται με εκβλάστηση, ορισμένα με αεροκυστίδια	<i>Ancalomicrobium</i>	α	70–71
Βακτήρια με εκβλαστήσεις:			
Φωτοτροφικά, παράγουν υφές	<i>Rhodomicrobium</i>	α	61–63
Φωτοτροφικά, εκβλασταίνουν χωρίς παραγωγή υφών	<i>Rhodopseudomonas</i>	α	64–72
Χημειοργανότροφα, ραβδόμορφα κύτταρα	<i>Blastobacter</i>	α	59–66
Χημειοργανότροφα, εκβλαστήσεις σε άκρα λεπτών υφών			
Μονή υφή από μητρικό κύτταρο	<i>Hyphomicrobium</i>	α	59–65
Πολλαπλές υφές από μητρικό κύτταρο	<i>Pedomicrobium</i>	α	62–67

^a Όλα είναι πρωτεοβακτήρια.

Πίνακας 17: Τα χαρακτηριστικά των βακτηρίων που έχουν μίσχους, αποφύσεις (προσθήκες) και εκβλαστήσεις.

Τα κύτταρα του *Caulobacter* (Εικ. 8γ,9)
απαντώνται συχνά στις επιφάνειες
υδάτινων ενδιαιτημάτων με τους
μίσχους πολυάριθμων κυττάρων
συνδεδεμένους σε σχήμα ρόδακα. Στο
άκρο των μίσχων βρίσκεται μια δομή
που ονομάζεται **υλικό πρόσφυσης**.
Είναι χημειοργανότροφα και ο μίσχος
τους περιέχει κυτταρόπλασμα. Η
κυτταρική τους διαίρεση
χαρακτηρίζεται από **άνιση**
διχοτόμηση. Η μελέτη της σε
μοριακό επίπεδο αποτέλεσε
αντικείμενο πολλών μελετών.





Εικόνα 12.42 Στάδια του κυτταρικού κύκλου του *Caulobacter* με σημείο εκκίνησης ένα πλανοκύτταρο.

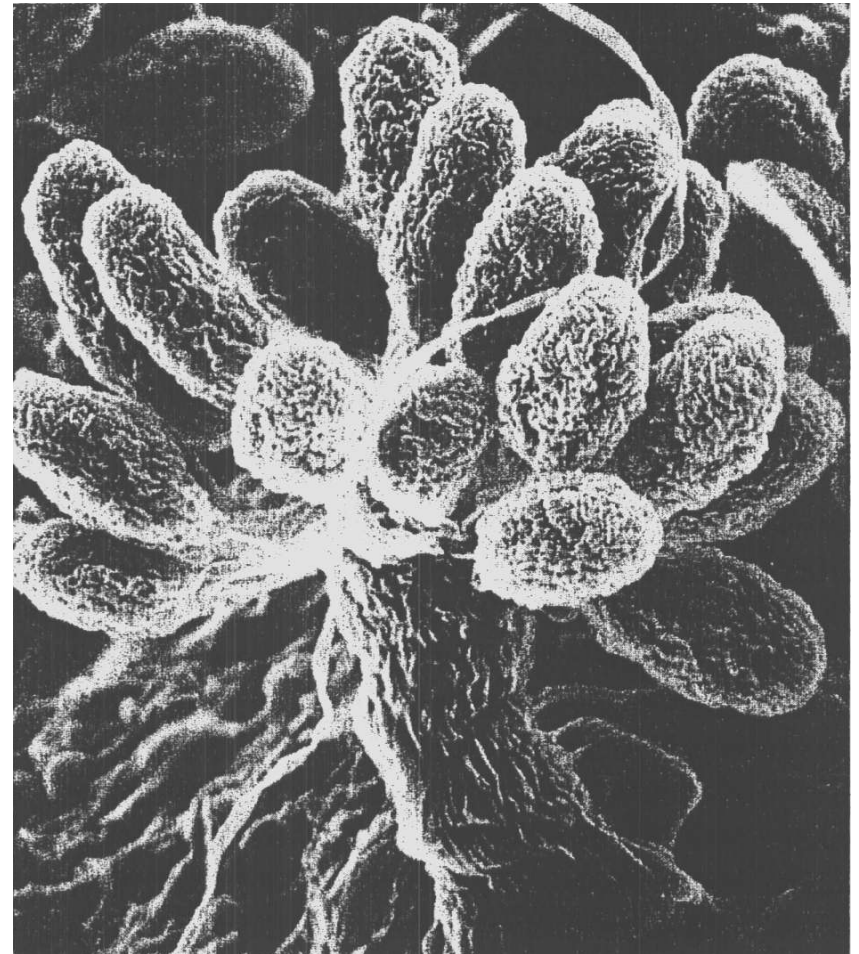
Ολισθητικά μυξοβακτήρια

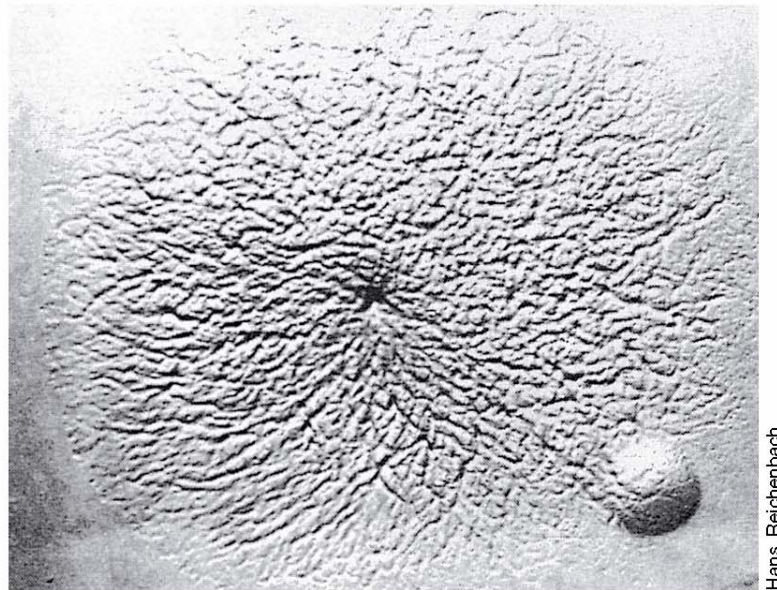
Μια μορφή αυτόνομης κίνησης που ονομάζεται ολίσθηση (gliding) εκδηλώνεται από τους οργανισμούς αυτούς (Πιν. 18). Είναι συνήθως μεγάλου μήκους ραβδόμορφοι ή νηματοειδής και δεν διαθέτουν μαστίγια για την μετακίνηση τους όταν έρθουν σε επαφή με κάποια επιφάνεια. Είναι τυπικά αερόβιοι με πλήρη κύκλο κιτρικού οξέος και σύστημα κυττοχρωμάτων.

Μια ομάδα αυτών τα καρποφορούντα μυξοβακτήρια σχηματίζουν **καρποσώματα** δηλαδή πολυκύτταρες δομές. Τα καρποσώματα είναι έντονα χρωματισμένα.

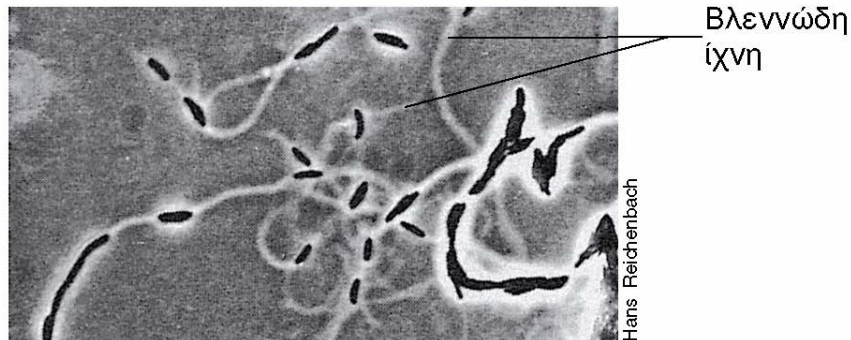
Τα ολισθητικά μυξοβακτήρια είναι μέλη των δ-πρωτεοβακτηρίων. Τα βλαστικά τους κύτταρα είναι αρνητικά κατά Gram και αποκτούν τα θρεπτικά συστατικά τους προκαλώντας την λύση των άλλων βακτηρίων. Στο εργαστήριο χρειάζονται θρεπτικά μέσα που περιέχουν πεπτόνη ή προϊόντα υδρόλυσης καζεΐνης για την ανάπτυξη τους.

Τα μυξοβακτήρια είναι συνήθως χρωματισμένα με καροτενοειδείς χρωστικές μια από τις κυριότερες είναι οι καροτενοειδείς γλυκοζίτες.



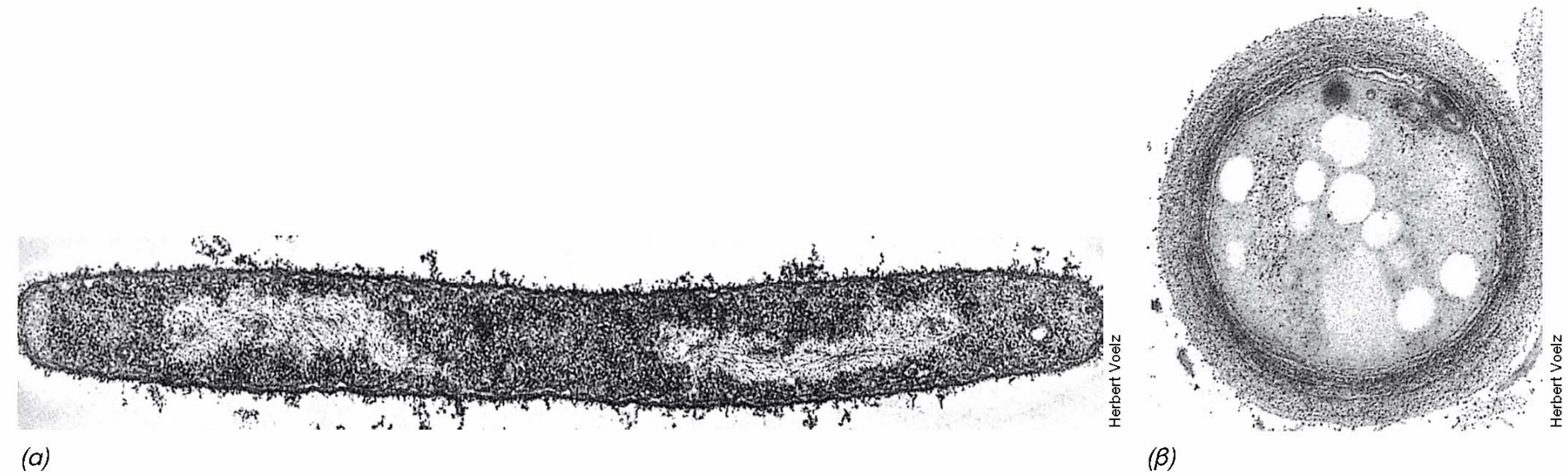


(α)

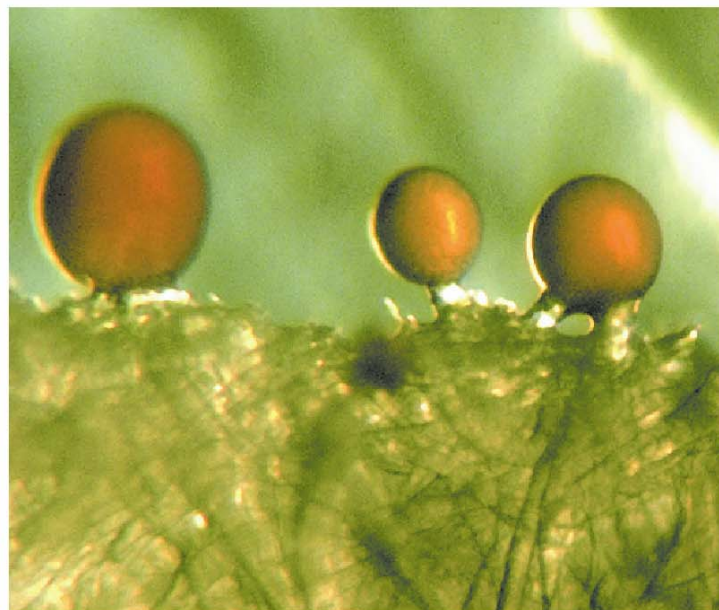


(β)

Εικόνα 12.48 (α) Μικροφωτογραφία επεκτεινόμενης αποικίας (διάμετρου 9 mm) του *Myxococcus xanthus* σε άγαρ. (β) Μεμονωμένα κύτταρα του *Myxococcus fulvus* από ζωηρά ολισθητική καλλιέργεια, όπου φαίνονται τα χαρακτηριστικά βλεννώδη ίχνη πάνω στο άγαρ. Ένα κύτταρο *Myxococcus fulvus* έχει διάμετρο 0,8 μm περίπου.

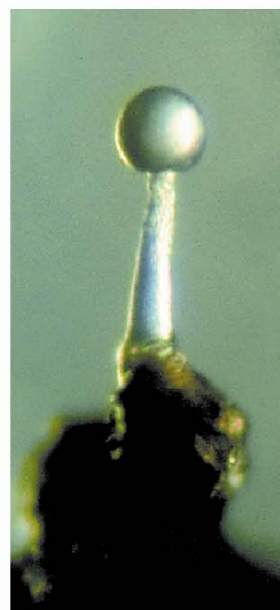


Εικόνα 12.44 (α) Ηλεκτρονικό μικρογράφημα λεπτής τομής βλαστικού κυττάρου του *Myxococcus xanthus*. Το κύτταρο έχει πλάτος 0,75 μm περίπου. (β) Μυξοσπόριο του *M. xanthus*, όπου φαίνονται οι πολλαπλές στιβάδες του εξωτερικού τοιχώματος. Τα μυξοσπόρια έχουν διάμετρο 2 μm περίπου.



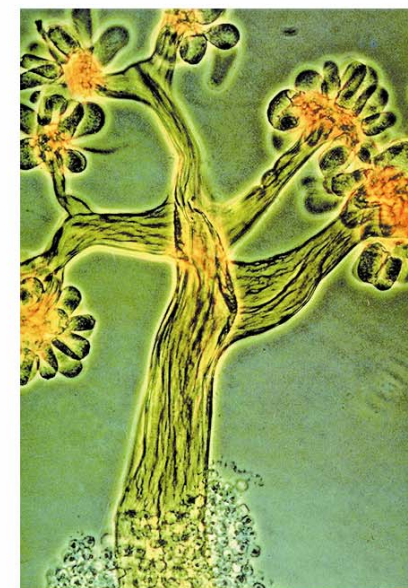
Hans Reichenbach

(a)



Hans Reichenbach

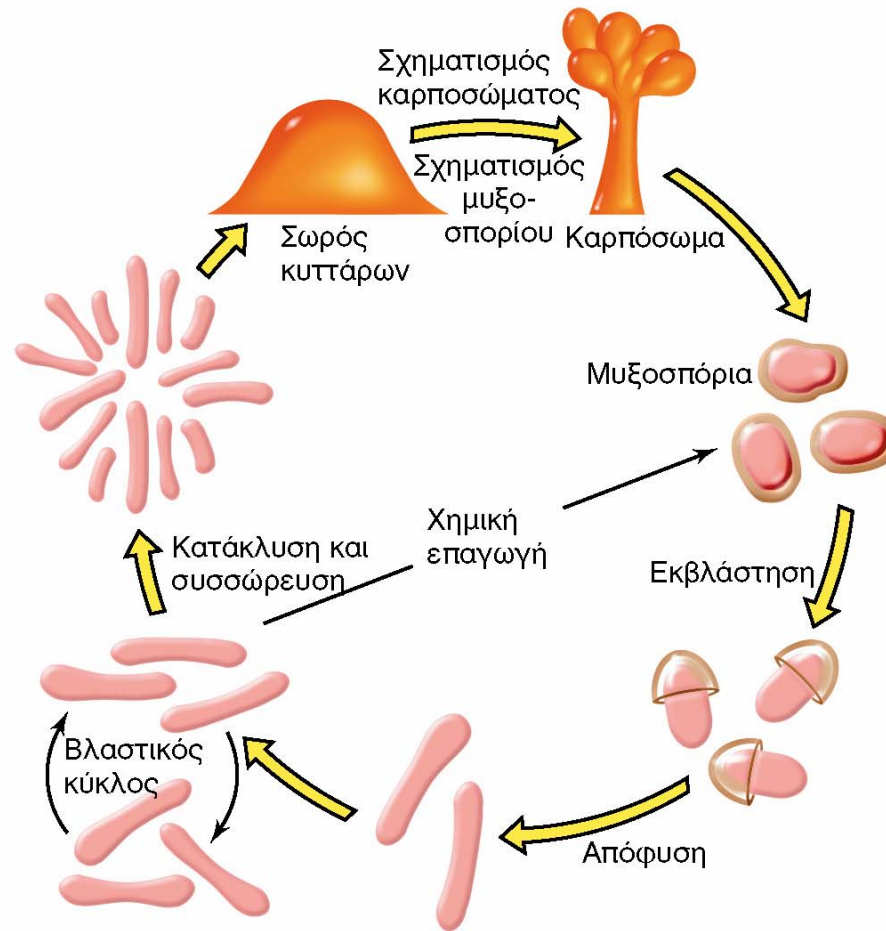
(b)



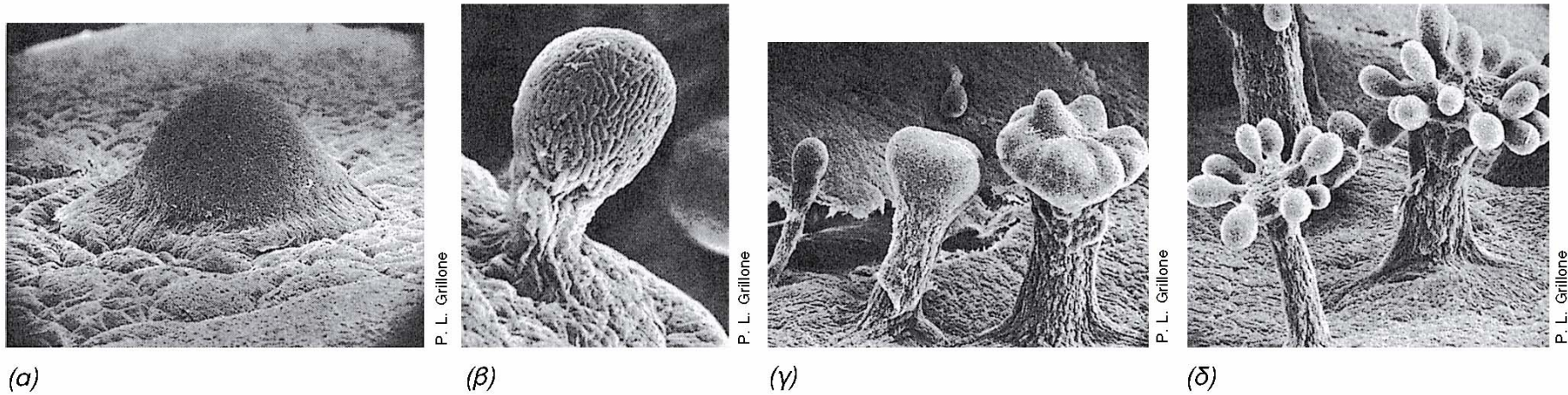
Hans Reichenbach

(c)

Εικόνα 12.46 Καρποσώματα τριών ειδών καρποφορούντων μυξοβακτηρίων. (a) *Myxococcus fulvus* (με ύψος 125 μm). (b) *Myxococcus stipitatus* (με ύψος 170 μm). (c) *Chondromyces crocatus* (με ύψος 560 μm).



Εικόνα 12.47 Βιολογικός κύκλος του *Myxococcus xanthus*. Η συσσώρευση χρησιμεύει στη συγκέντρωση βλαστικών κυττάρων για τον σχηματισμό καρποσώματος. Τα βλαστικά κύτταρα υφίστανται μορφογένεση προς λιθαργικά κύτταρα που ονομάζονται μυξοσπόρια. Υπό ευνοϊκές συνθήκες θρεπτικών ουσιών και περιβάλλοντος, τα τελευταία βλαστάνουν και παράγονται βλαστικά κύτταρα. Τα βλαστικά κύτταρα μετατρέπονται απευθείας σε μυξοσπόρια χωρίς τον σχηματισμό καρποσωμάτων από συγκεκριμένους χημικούς επαγωγείς, κυρίως υψηλές συγκεντρώσεις γλυκερόλης. Παρατηρήστε τη φωτογραφία καρποσωμάτων του *Myxococcus* στις Εικόνες 12.45 και 12.46.



Εικόνα 12.49 Μικρογραφήματα ηλεκτρονικού μικροσκοπίου σάρωσης που δείχνουν τον σχηματισμό καρποσώματος στο *Chondromyces crocatus*. (a) Πρώιμο στάδιο, όπου φαίνεται η συσσώρευση και η δημιουργία σωρού. (b) Αρχικό στάδιο σχηματισμού μίσχου. Ο σχηματισμός βλέννας στην κεφαλή δεν έχει ακόμα αρχίσει, και έτσι τα κύτταρα από τα οποία η κεφαλή σχηματίστηκε είναι ακόμα ορατά. (c) Τρία στάδια σχηματισμού κεφαλής. Παρατηρήστε ότι αυξάνει και η διάμετρος της εκβλάστησης. (d) Ώριμα καρποσώματα. Ολόκληρη η δομή του καρποσώματος έχει ύψος 600 μm περίπου (βλ. Εικόνα 12.46γ).

Χαρακτηριστικά	Γένος	DNA (mol% GC)
Βλαστικά κύτταρα λεπυνόμενα στην άκρη		
Σφαιρικά ή ωειδή μυξοσπόρια, καρποσώματα συνήθως μαλακά και βλεννώδη χωρίς σαφή σποριάγγεια ή μίσχους	<i>Myxococcus</i>	68–71
Ραβδόμορφα μυξοσπόρια:		
Μυξοσπόρια όχι μέσα σε σποριάγγεια, καρποσώματα χωρίς μίσχους	<i>Archangium</i>	67–68
Μυξοσπόρια ενσωματωμένα σε βλεννώδη μανδύα:		
Καρποσώματα χωρίς μίσχους	<i>Cystobacter</i>	68
Καρποσώματα με μίσχους, ένα σποριάγγειο	<i>Melittangium</i>	—
Καρποσώματα με μίσχους, πολλά σποριάγγεια	<i>Stigmatella</i>	68–69
Τα καρποσώματα είναι σκοτεινού χρώματος συσσωματώματα αποτελούμενα από μικρά σφαιρικά ή δισκόμορφα σποριάγγεια με εξωτερικό τοίχωμα	<i>Angiococcus</i>	—
Βλαστικά κύτταρα όχι λεπυνόμενα στην άκρη (αποστρογγυλωμένα άκρα)· τα μυξοσπόρια μοιάζουν με βλαστικά κύτταρα· τα σποριάγγεια παράγουν πάντοτε:		
Καρποσώματα χωρίς μίσχους· ραβδόμορφα μυξοσπόρια	<i>Polyangium</i>	69
Καρποσώματα χωρίς μίσχους· ωειδή μυξοσπόρια, με μεγάλη ικανότητα κυτταρινόλυσης	<i>Sorangium</i>	—
Καρποσώματα χωρίς μίσχους· κοκκοειδή μυξοσπόρια	<i>Nannocystis</i>	70–72
Καρποσώματα με μίσχους	<i>Chondromyces</i>	69–70

^a Από φυλογενετικής πλευράς, τα εξεταζόμενα είδη ανήκουν στην υποδιαίρεση δ των πρωτεοβακτηρίων (βλ. Πίνακα 12.1).

Πίνακας 18: Τα χαρακτηριστικά και τα γένη των μυξοβακτηρίων.

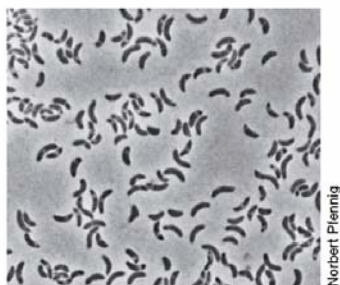
Αναγωγικά πρωτεοβακτήρια θεικών και θείου

Desulfovibrio, Desulfobacter, Desulfuromonas

Μια μεγάλη ομάδα δ-πρωτεοβακτηρίων που χρησιμοποιούν ως ηλεκτρονιοδότες οργανικές ενώσεις ή H_2 ανάγουν το θειικό ιόν (SO_4^{2-}) και το θείο (S^0) σε ανοξικές συνθήκες (Πιν. 19) Τα γένη της ομάδας I χρησιμοποιούν γαλακτικό, πυροσταφυλικό οξύ, αιθανόλη ή ορισμένα λιπαρά οξέα ως ηλεκτρονιοδότες ανάγοντας το θειικό σε υδρόθειο. Τα γένη της II πραγματοποιούν την οξείδωση λιπαρών οξέων ιδιαίτερα του οξικού ανάγοντας το θειικό σε θειώδες.

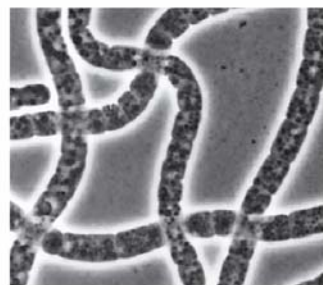
Τα αναγωγικά βακτήρια του θείου είναι συνήθως **υποχρεωτικώς αναερόβια** και διαδεδομένα σε υδατικά και χερσαία περιβάλλοντα. Πολλά από αυτά πέραν της χρήσης των θειϊκού ιόντος χρησιμοποιούν ως δέκτη ηλεκτρονίων το νιτρικό (NO_3^-) ανάγοντας το σε NH_3 ή σουλφονικά ($HO-CH_2-CH_2-SO_3^-$) ή το στοιχειακό θείο (S^0) το οποίο ανάγεται σε H_2S ή μπορούν να χρησιμοποιήσουν ορισμένες οργανικές ενώσεις για την παραγωγή ενέργειας από ζυμωτικές οδούς σε συνθήκες πλήρους απουσίας τελικών δεκτών ηλεκτρονίων.

Ο **εμπλουτισμός** τους πραγματοποιείται αν σε θρεπτικό υπόστρωμα γαλακτικού και θειϊκού προστεθεί δισθενής σίδηρος και ένας αναγωγικός παράγοντας (θειογλυκολικό ή ασκορβικό οξύ) και επωαστεί σε ανοξικές συνθήκες.



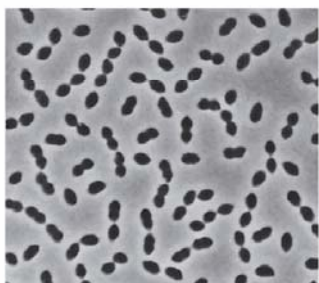
Norbert Pfennig

(α)



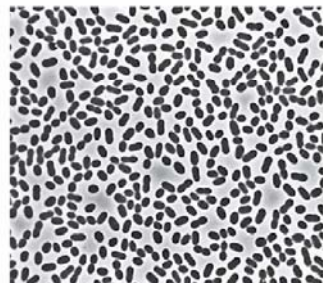
Norbert Pfennig

(β)



Fritz Widdel

(γ)



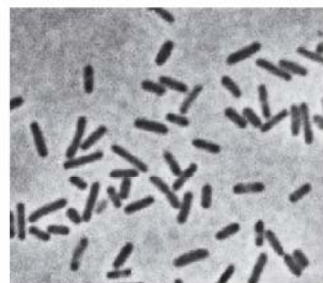
Fritz Widdel

(δ)



Fritz Widdel

(ε)



Norbert Pfennig

(στ)

Εικόνα 12.50 Μικροφωτογραφίες αντίθεσης φάσεων αντιπροσωπευτικών αναγωγικών βακτηρίων των θεικών (α-ε) και του θείου (στ). (α) *Desulfovibrio desulfuricans*: διάμετρος κυττάρων, 0,7 μm περίπου. (β) *Desulfonema limicola*: διάμετρος κυττάρων, 3 μm περίπου. (γ) *Desulfobulbus propionicus*: διάμετρος κυττάρων, 1,2 μm περίπου. (δ) *Desulfobacter postgatei*: διάμετρος κυττάρων, 1,5 μm περίπου. (ε) *Desulfosarcina variabilis* (μικροσκοπία αντίθεσης συμβολής): διάμετρος κυττάρων, 1,25 μm περίπου. (στ) *Desulfuromonas acetoxidans*: διάμετρος κυττάρων, 0,6 μm περίπου.

Γένος	Χαρακτηριστικά	DNA (mol % GC)
Αναγωγικά του θειικού ομάδας I: Δεν οξειδώνουν το οξικό οξύ		
<i>Desulfovibrio</i>	Πολικά μαστίγια, κεκαμμένα ραβδόμορφα, όξι σπόρια· αρνητικά κατά Gram· περιέχουν δεσουλφοβιριδίνη· δώδεκα είδη, το ένα θερμοφίλο	46–61
<i>Desulfomicrobium</i>	Αυτοκινούμενα ραβδόμορφα, όξι σπόρια· αρνητικά κατά Gram· χωρίς δεσουλφοβιριδίνη· τρία είδη	52–57
<i>Desulfobotulus</i>	Δονάκια· αρνητικά κατά Gram· αυτοκινούμενα· χωρίς δεσουλφοβιριδίνη· ένα είδος	53
<i>Desulfofustis</i>	Αυτοκινούμενα ραβδόμορφα, εξειδικεύονται στην αποικοδόμηση το γλυκολικού και του γλυοξυλικού	56
<i>Desulfotomaculum</i>	Ευθύγραμμο ή κεκαμμένα ραβδόμορφα· αυτοκινούμενα με περίτριχη ή πολική μαστιγοφορία· αρνητικά κατά Gram· χωρίς δεσουλφοβιριδίνη· παράγουν ενδοσπόρια· τέσσερα είδη, το ένα θερμοφίλο· ένα είδος ικανό να χρησιμοποιεί το οξικό ως πηγή ενέργειας	37–46
<i>Desulfomonile</i>	Ραβδόμορφα· μπορούν να εκτελέσουν αναγωγική αποχλωρίωση του 3-χλωροβενζοϊκού πρρς Βενζοϊκό (☞ Τμήμα 17.18)	49
<i>Desulfobacula</i>	Ωοειδή προς κοκκοειδή κύτταρα· θαλάσσιο περιβάλλον· μπορούν να οξειδώσουν διάφορες αρωματικές ενώσεις, συμπεριλαμβανομένου του αρωματικού υδρογονάνθρακα τολουόλιο, προς CO ₂ ένα είδος	42
<i>Archaeoglobus</i>	Αρχαίο· υπερθερμοφίλο, με άριστη θερμοκρασία 83°C· διαθέτει ορισμένα μοναδικά συνένζυμα των μεθανιογόνων βακτηρίων, παράγει μικρή ποσότητα μεθανίου κατά την ανάπτυξη· ηλεκτρονιοδότες είναι H ₂ , μурμκικό, γλυκόζη, γαλακτικό, και πυροσταφυλικό· δέκτες ηλεκτρονίων είναι SO ₄ ²⁻ , S ₂ O ₃ ²⁻ , ή SO ₃ ²⁻ · δύο είδη (☞ Τμήμα 13.7)	41–46
<i>Desulfobulbus</i>	Κύτταρα ωοειδή ή σχήματος λεμονιού· όξι σπόρια· αρνητικά κατά Gram· χωρίς δεσουλφοβιριδίνη· τα αυτοκινούμενα κινούνται με ένα μόνο πολικό μαστίγιο· χρησιμοποιούν το προπονικό ως δότη ηλεκτρονίων, παράγοντας οξικό και CO ₂ · τρία είδη	59–60
<i>Desulforhopalus</i>	Κεκαμμένα ραβδόμορφα, με χυμωτόπια αερίων, ψυχρόφιλα· χρησιμοποιούν ως δότες ηλεκτρονίων προπονικό, γαλακτικό, ή αλκοόλες	48
<i>Thermodesulfobacterium</i>	Μικρά ραβδόμορφα, αρνητικά κατά Gram· παρουσία δεσουλφοβιριδίνης· θερμοφιλα, άριστη ανάπτυξη στους 70°C· μέλος των Βακτηρίων, αλλά με αιθεροσυνδεδεμένα λιπίδια (βλ. Τμήμα 12.36)	34
Αναγωγικά του θειικού ομάδας II: οξειδώνουν το οξικό		
<i>Desulfobacter</i>	Ραβδόμορφα· όξι σπόρια, αρνητικά κατά Gram· χωρίς δεσουλφοβιριδίνη· τα αυτοκινούμενα κινούνται με ένα μόνο πολικό μαστίγιο· χρησιμοποιούν ως δότη ηλεκτρονίων μόνο το οξικό και το οξειδώνουν προς CO ₂ μέσω του κύκλου του κιτρικού οξέος· τέσσερα είδη	45–46
<i>Desulfobacterium</i>	Ραβδόμορφα· μερικά με αεροκυστιδία· θαλάσσιο περιβάλλον· ικανά για αυτότροφη ανάπτυξη μέσω της οδού του ακετυλο-CoA· τρία είδη	41–59
<i>Desulfococcus</i>	Σφαιρικά κύτταρα· μη αυτοκινούμενα· αρνητικά κατά Gram· παρουσία δεσουλφοβιριδίνης, όξι σπόρια· χρησιμοποιούν ως δότες ηλεκτρονίων λιπαρά οξέα C ₁ έως C ₁₄ , οξειδώνοντάς τα πλήρως προς CO ₂ · ικανά για αυτότροφη ανάπτυξη μέσω της οδού του ακετυλο-CoA· δύο είδη	57
<i>Desulfonema</i>	Μεγάλα, νηματοειδή ολισθητικά βακτήρια· θετικά κατά Gram, όξι σπόρια· παρουσία ή απουσία δεσουλφοβιριδίνης· χρησιμοποιούν ως δότες ηλεκτρονίων λιπαρά οξέα C ₂ έως C ₁₂ , οξειδώνοντάς τα πλήρως προς CO ₂ · ικανά για αυτότροφη ανάπτυξη μέσω της οδού του ακετυλο-CoA (δότης ηλεκτρονίων το H ₂)· δύο είδη	35–42
<i>Desulfosarcina</i>	Κύτταρα σε «πακέτα» (διάταξη του Sarcina)· αρνητικά κατά Gram· όξι σπόρια· χωρίς δεσουλφοβιριδίνη· χρησιμοποιούν ως δότες ηλεκτρονίων λιπαρά οξέα C ₂ έως C ₁₄ , οξειδώνοντάς τα πλήρως προς CO ₂ · ικανά για αυτότροφη ανάπτυξη μέσω της οδού του ακετυλο-CoA (δότης ηλεκτρονίων το H ₂)· ένα είδος	51
<i>Desulfoarculus</i>	Δονάκια· αρνητικά κατά Gram· αυτοκινούμενα· χωρίς δεσουλφοβιριδίνη· χρησιμοποιούν ως δότες ηλεκτρονίων λιπαρά οξέα μόνο C ₁ έως C ₁₈	66
<i>Desulfacinum</i>	Κόκκοι προς ωοειδή κύτταρα· αρνητικά κατά Gram· χρησιμοποιούν λιπαρά οξέα C ₁ έως C ₁₈ , μεγάλη διατροφική ποικιλομορφία, ικανότητα αυτότροφης ανάπτυξης· θερμοφιλα	64
<i>Desulforhabdus</i>	Ραβδόμορφα· όξι σπόρια· αρνητικά κατά Gram· μη αυτοκινούμενα· χρησιμοποιούν λιπαρά οξέα, οξειδώνοντάς τα πλήρως προς CO ₂	52
<i>Thermodesulforhabdus</i>	Αρνητικά κατά Gram, αυτοκινούμενα ραβδόμορφα· θερμοφιλα· χρησιμοποιούν λιπαρά οξέα έως C ₁₈	51
Καταβολικοί αναγωγείς		
<i>Desulfuromonas</i>	Ευθύγραμμο ραβδόμορφα, ένα μόνο πλευρικό μαστίγιο· όξι σπόρια· αρνητικά κατά Gram· δεν ανάγει τα θειικά· χρησιμοποιεί ως ηλεκτρονιοδότες οξικό, ηλεκτρικό, αιθανόλη, ή προπανόλη· υποχρεωτικά αναερόβιο· τέσσερα είδη, από τα οποία τουλάχιστον ένα είναι ικανό να εκτελέσει αναγωγική αποχλωρίωση του τριχλωροαιθυλενίου (☞ Τμήμα 17.18)	50–63
<i>Desulfurella</i>	Αυτοκινούμενα βραχεία ραβδόμορφα· αρνητικά κατά Gram· χρειάζονται οξικό· θερμοφιλα	31
<i>Sulfurospirillum</i>	Μικρά δονάκια, ανάγουν το S ₀ χρησιμοποιώντας ως δότες ηλεκτρονίων H ₂ ή μурμκικό	—
<i>Campylobacter</i>	Κεκαμμένα ραβδόμορφα, σχήματος δονακίου· πολικά μαστίγια· αρνητικά κατά Gram· όξι σπόρια· δεν ανάγουν τα θειικά, αλλά ανάγουν θείο, θειώδη, θειοθειικά, νιτρικό ή φουμαρικό αναερόβιως, χρησιμοποιώντας ως δότες ηλεκτρονίων το οξικό ή διάφορες άλλες ενώσεις του άνθρακα· προαιρετικός αερόβια	40–42

^o Από φυλογενετική άποψη, τα περισσότερα αναγωγικά βακτήρια των θειικών και το υθείου είναι δ-πρωτεοβακτήρια.

Πίνακας 19: Τα χαρακτηριστικά των γενών βακτηρίων του θείου και των θειικών.