

Δομή βακτηριακού κυττάρου

Εισαγωγή

Κάθε χρόνο πάνω από 100 εκατομμύρια άνθρωποι σε όλο τον κόσμο νοσούν από *Neisseria gonorrhoeae*, το αίτιο της γονόρροιας. Το γεγονός αυτό καθίσταται ιδιαίτερα ανησυχητικό εάν συνδυαστεί με την υψηλή αντοχή του συγκεκριμένου βακτηρίου στα αντιβιοτικά που χρησιμοποιούνται για τη θεραπεία της ασθένειας που προκαλεί. Στον άνδρα η γονόρροια συνήθως ανιχνεύεται εύκολα, αλλά στη γυναίκα παραμένει συχνά ασυμπτωματική και μπορεί να έχει σοβαρές επιπτώσεις στην υγεία της, όπως φλεγμονώδη νόσο της πυέλου (pelvic inflammatory disease, PID) και στειρότητα. Βάσει των παραπάνω κατέστη αναγκαία η υιοθέτηση μέτρων πρόληψης κατά της γονόρροιας, ένα από τα οποία είναι η αποτροπή της μετάδοσης. Δυστυχώς όμως, εκτός από το ότι η συγκεκριμένη νόσος είναι σεξουαλικά μεταδιδόμενη και η εγκατάσταση της λοίμωξης συνδέεται με πολυάριθμες τριχοειδείς δομές που καλύπτουν την επιφάνεια της βακτηρίου (τα επονομαζόμενα μαστίγια), λίγα είναι γνωστά για τη μετάδοσή της. Χάρη στα μαστίγια, το βακτήριο αποκτά τη δυνατότητα κίνησης, και μάλιστα ενός συγκεκριμένου τύπου κίνησης που περιγράφεται ως σπασμωδική, και προσκολλάται σε επιφάνειες, όπως για παράδειγμα το σπέρμα και τα επιθηλιακά κύτταρα του ξενιστή. Από νωρίς ήταν γνωστό ότι με την προσκόλληση στα κύτταρα του σπέρματος το βακτήριο μπορεί να μεταδοθεί κατά τη σεξουαλική επαφή, αυτό όμως δεν εξηγεί πώς γίνεται η μετάδοση της νόσου από τη γυναίκα στον άνδρα.

Τελικά διαπιστώθηκε ότι η έκθεση της *N. gonorrhoeae* στο σπερματικό υγρό ενισχύει τη σπασμωδική κίνηση και προάγει τον σχηματισμό μικρών ομάδων βακτηρίων. Επιπλέον, οι πρωτεΐνες του σπερματικού υγρού φαίνεται ότι μεταβάλλουν τη μορφολογία και τη λειτουργία των μαστιγίων. Συγκεκριμένα, προκαλούν τον διαχωρισμό των δεσμίδων μαστιγίων σε μεμονωμένα νημάτια ή ινίδια, ενισχύοντας την αλληλεπίδραση των βακτηριακών κυττάρων μεταξύ τους, αλλά και με τις επιφάνειες του ξενιστή στις οποίες μπορούν να προσκολληθούν. Οι συγκεκριμένες μεταβολές του βακτηριακού κυττάρου ευνοούν την προσβολή των επιθηλιακών κυττάρων του ξενιστή, αλλά και τη μετάδοση κατά τη σεξουαλική επαφή από τη γυναίκα στον άνδρα.

Από τα παραπάνω προκύπτει ότι ακόμα και μικροί, φαινομενικά απλοί οργανισμοί, όπως τα βακτήρια, μπορεί να εκδηλώσουν περίπλοκη συμπεριφορά. Για να κατανοήσουμε τα συναρπαστικά αυτά μικρόβια, πρέπει πρώτα να διερευνήσουμε



©Design Pics/Hammond HSN

τη δομή τους και να τη συσχετίσουμε με την κυτταρική τους λειτουργία. Αναλογιζόμενοι τη δομή και τη λειτουργία των βακτηρίων, θα πρέπει να μην ξεχνάμε ότι μόλις περίπου το 1% των βακτηριακών ειδών έχει καλλιεργηθεί, ενώ μόνο λίγα από αυτά έχουν μελετηθεί σε βάθος. Τα στοιχεία που έχουν προκύψει έχουν γενικευθεί βάσει μίας παραδοχής που θέλει τα περισσότερα βακτήρια να μοιάζουν με αυτά που έχουν μελετηθεί αναλυτικά. Εδώ ακριβώς ένα στοιχείο που καθιστά την επιστήμη μαγευτική και ταυτόχρονα αστεία, δεδομένου ότι η φύση είναι γεμάτη εκπλήξεις. Καθώς διερευνάται η βιολογία όλο και περισσότερων βακτηρίων, θα πρέπει να είναι αναμενόμενο πως η αντίληψή μας για αυτά θα αλλάξει με τρόπους ενδιαφέροντες και συναρπαστικούς!

Έλεγχος ετοιμότητας

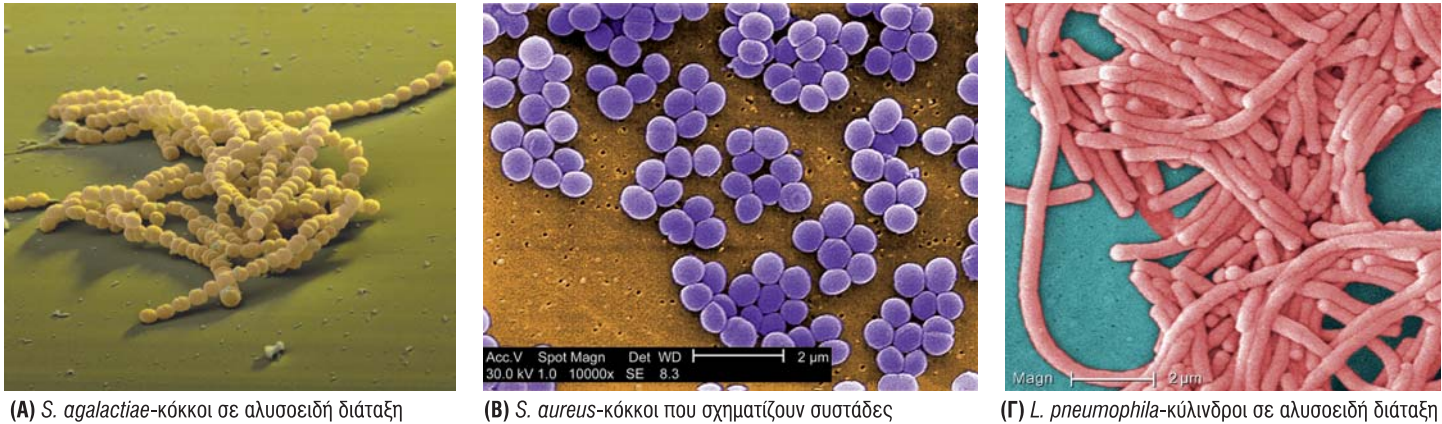
Με βάση τις γνώσεις που έχετε αποκτήσει θα πρέπει να είστε σε θέση να:

- Περιγράψετε την εφαρμογή της ανάλυσης μικρής ριβοσωμικής υπομονάδας (small subunit, SSU) rRNA στην καθιέρωση του συστήματος ταξινόμησης τριών τομέων που προτάθηκε από τον Carl Woese (Ενότητα 1.2).
- Αναγνωρίσετε τις ακόλουθες δομές ή περιοχές ενός φυτικού ή ζωικού κυττάρου και να περιγράψετε τις λειτουργίες τους: κυτταρικό τοίχωμα, πλασματική μεμβράνη, κυτταρόπλασμα, μιτοχόνδρια, χλωροπλάστες και ριβοσωμάτια.
- Ορίσετε και δώσετε παραδείγματα απαραίτητων θρεπτικών συστατικών και να περιγράψτε πώς αξιοποιούνται από το κύτταρο.

3.1 Η χρήση του όρου «προκαρυωτικό κύτταρο» είναι αμφιλεγόμενη

Αφού μελετήσετε αυτήν την ενότητα, θα είστε σε θέση να:

- α. Κατανοήσετε τα κριτήρια βάσει των οποίων έγινε αρχικά η περιγραφή των προκαρυωτικών κυττάρων.
- β. Τεκμηριώσετε με βάση τα σημερινά δεδομένα για τα βακτήρια, ότι η χρήση του όρου «προκαρυωτικό κύτταρο» είναι αμφιλεγόμενη.

(Α) *S. agalactiae*-κόκκοι σε αλυσοειδή διάταξη(Β) *S. aureus*-κόκκοι που σχηματίζουν συστάδες(Γ) *L. pneumophila*-κύλινδροι σε αλυσοειδή διάταξη

Εικόνα 3.1 Οι κόκκοι και οι ράβδοι είναι τα πιο κοινά βακτηριακά σχήματα. οι εικόνες αυτές είναι χρωματικά ενισχυμένες μικρογραφίες ηλεκτρονικής σάρωσης. (Α) *Streptococcus agalactiae*, το συνηθέστερο αίτιο λοίμωξης από στρεπτόκοκκο της Ομάδας Β ($\times 4.800$). (Β) *Staphylococcus aureus*. (Γ) *Legionella pneumophila*, το αίτιο της νόσου των λεγεωνάριων. (Α) ©Science Source (Β, Γ) CDC/Janice Haney Carr.

Τα **βακτήρια**, όπως και τα αρχαία, θεωρούνταν ανέκαθεν προκαρυωτικά κύτταρα. Παρότι ο όρος αυτός υιοθετήθηκε στις αρχές του εικοστού αιώνα, το νόημά του δεν είχε καθοριστεί πλήρως έως το 1962, όταν οι R. Stanier και C. B. van Niel αποτύπωσαν τα χαρακτηριστικά του προκαρυωτικού κυττάρου, βάσει της απουσίας συγκεκριμένων κυτταρικών δομών που υπάρχουν στο ευκαρυωτικό. Σε αυτό το πλαίσιο, οι Stanier και van Niel επεσήμαναν πως το προκαρυωτικό κύτταρο δεν διαθέτει αυτοτελή πυρήνα, κυτταρικό σκελετό, οργανίδια προσδεμένα στην πλασματική μεμβράνη, ούτε εσωτερικές μεμβρανικές δομές όπως το ενδοπλασματικό δίκτυο και η συσκευή Golgi. Βάσει βιοχημικών, γενετικών και γενωμικών μελετών που εκπονήθηκαν μετά τη δεκαετία του 1960, διαμορφώθηκε η άποψη ότι τα *Βακτήρια* και τα *Αρχαία* ανήκουν σε διαφορετικές τάξεις και με αυτό ως δεδομένο, ο Norman Pace πρότεινε το 2006 ότι δεν είναι δόκιμη η χρήση του όρου προκαρυωτικό κύτταρο για τα βακτήρια, άποψη με την οποία συμφωνούν οι περισσότεροι μικροβιολόγοι.

Η παραπάνω άποψη, και πιο συγκεκριμένα ο τρόπος με τον οποίο αυτή διαμορφώθηκε, αναδεικνύει ότι η μικροβιολογία είναι ένα συναρπαστικό, δυναμικό και ταχέως μεταβαλλόμενο επιστημονικό πεδίο. Επισημαίνεται δε, ότι σε αυτό το βιβλίο αποφεύγεται η περιγραφή του βακτηριακού κυττάρου με τον όρο *προκαρυωτικό*, και αντί αυτού αναλύονται τα ειδικά χαρακτηριστικά τόσο των *Βακτηρίων* όσο και των *Αρχαίων*.

3.2 Τα βακτήρια είναι ποικιλόμορφα αλλά με συγκεκριμένα κοινά χαρακτηριστικά

Αφού μελετήσετε αυτήν την ενότητα, θα είστε σε θέση να:

- Διαχωρίσετε ένα τυπικό βακτηριακό κύτταρο από ένα τυπικό φυτικό ή ζωικό κύτταρο με βάση το κυτταρικό σχήμα και την οργάνωση, το μέγεθος, και τις κυτταρικές δομές.
- Σχολιάσετε τους παράγοντες που καθορίζουν το μέγεθος και σχήμα ενός βακτηριακού κυττάρου.

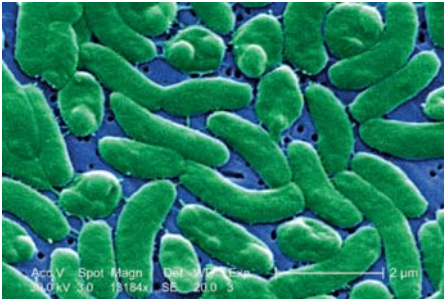
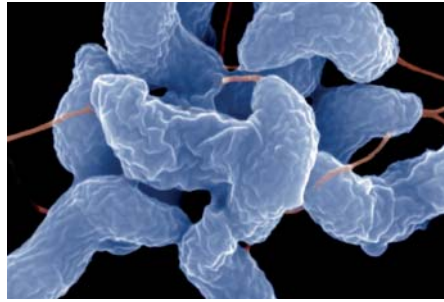
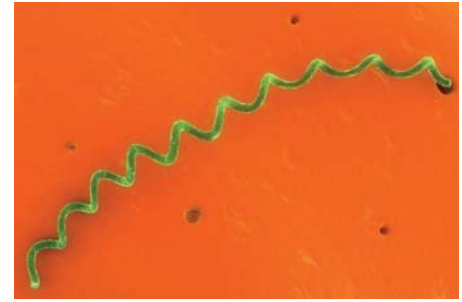
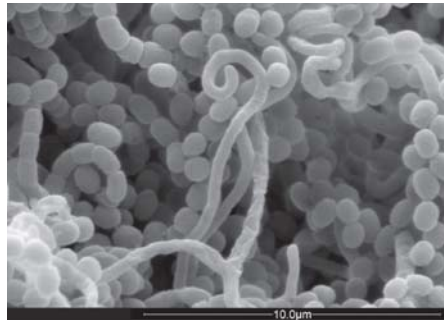
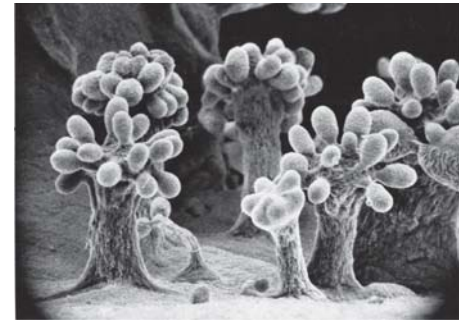
Το μεγαλύτερο μέρος αυτού του κεφαλαίου είναι αφιερωμένο στην περιγραφή του καθενός από τα μέρη που συνι-

στούν το κύτταρο, ξεκινώντας από την κυτταρική μορφολογία και εστιάζοντας ακολούθως στις κυτταρικές δομές. Σε αυτό το πλαίσιο γίνεται αρχικά αναφορά και στα κοινά χαρακτηριστικά των βακτηρίων.

Σχήμα, οργάνωση, και μέγεθος

Θα ήταν ενδεχομένως αναμενόμενο ότι λόγω του μικρού μεγέθους τους και της απλής δομής τους, τα βακτήρια θα ήταν ομοιόμορφα σε σχήμα και μέγεθος, κάτι που όμως δεν ισχύει. Αντιθέτως τα μικρόβια παρουσιάζουν σημαντική ποικιλομορφία, αν και τα περισσότερα από αυτά απαντούν σε δύο κυρίως σχήματα: κόκκοι και οι ράβδοι (**Εικόνα 3.1**). Οι **κόκκοι** περίπου σφαιρικού σχήματος, υπάρχουν ως μονάδες ή δημιουργούν χαρακτηριστικές διατάξεις οι οποίες είναι χρήσιμες κατά την ταυτοποίησή τους. Χαρακτηριστικό παράδειγμα κόκκων που διατάσσονται με συγκεκριμένο τρόπο είναι οι **διπλόκοκκοι** που προκύπτουν καθώς οι κόκκοι διαιρούνται αλλά παραμένουν ενωμένοι σχηματίζοντας ζεύγη. Παρομοίως, μακριές αλυσίδες κόκκων σχηματίζονται όταν τα βακτηριακά κύτταρα προσκολλώνται μεταξύ τους στο ίδιο επίπεδο έπειτα από επαναλαμβανόμενες διαιρέσεις. Αυτό το μοτίβο συναντάται στα γένη *Streptococcus*, *Enterococcus*, και *Lactococcus* (Εικόνα 3.1Α). Τα μέλη του γένους *Staphylococcus* διαιρούνται σε τυχαία επίπεδα σχηματίζοντας ακανόνιστες συστάδες σαν σταφύλια (Εικόνα 3.1Β). Διαιρέσεις σε δύο ή τρία επίπεδα μπορεί να οδηγήσουν στη διαμόρφωση συμμετρικών ομάδων κόκκων. Τα βακτήρια του γένους *Micrococcus* συχνά διαιρούνται σε δύο επίπεδα σχηματίζοντας τετράγωνες ομάδες τεσσάρων κυττάρων που ονομάζονται τετράδες. Στο γένος *Sarcina*, οι κόκκοι διαιρούνται σε τρία επίπεδα, σχηματίζοντας κυβοειδείς δομές οκτώ κυττάρων.

Η *Legionella pneumophila* είναι ένα παράδειγμα βακτηρίου με **ραβδοειδές** σχήμα (Εικόνα 3.1Γ). Οι ράβδοι, που ορισμένες φορές λέγονται και **βάκιλοι**, διαφέρουν σημαντικά σε διαστάσεις. Μάλιστα, οι πιο κοντοί από αυτούς μοιάζουν με κόκκους και περιγράφονται ως κοκκοβάκιλοι. Το σχήμα του άκρου του βακίλου συνήθως διαφέρει μεταξύ των ειδών και μπορεί να είναι επίπεδο, στρογγυλό, σφαιρικό, ή διακλαδισμένο. Παρότι οι περισσότεροι ράβδοι είναι μεμονωμένοι, ορισμένοι παραμένουν ενωμένοι μετά τη δι-

(Α) *V. vulnificus*-δονάκια σε σχήμα μισοφέγγαρου(Β) *S. aureus*-κόκκοι που σχηματίζουν συστάδες(Γ) *L. pneumophila*-κύλινδροι σε αλυσοειδή διάταξη(Δ) *C. crescentus*-ένα μαστιγοφόρο βακτήριο(Ε) *Streptomyces*-ένα νηματοειδές βακτήριο(ΣΤ) *C. crocatus*-βλαστικά σωματίδια

Εικόνα 3.2 Άλλα κυτταρικά σχήματα και συναθροίσεις. (Α) *V. vulnificus*, μικρογραφία ηλεκτρονικής σάρωσης (SEM, $\times 13.184$). (Β) *Campylobacter jejuni*, SEM. (Γ) *Leptospira interrogans*, η σπειροχαίτη που προκαλεί τη λεπτοσπείρωση. (Δ) *Caulobacter crescentus*, SEM. (Ε) *Streptomyces* sp., SEM. (ΣΤ) Βλαστικά σωματίδια του μυξοβακτηρίου *Chondromyces crocatus*. Τα βλαστικά σωματίδια αποτελούνται από χιλιάδες κύτταρα.

(Α) ©Media for Medical/Getty Images; (Β) Photo by DeWood, digital colorization by Stephen Ausmus/USDA-ARS; (Γ) ©Sebastian Kaulitzki/Getty Images; (Δ) ©Biology Pics/Science Source; (Ε) ©Dr. Amy Gehring; (ΣΤ) ©Yoav Levy/DIOMEDIA.

αίρεση σχηματίζοντας ζεύγη ή αλυσίδες (π.χ. ο *Bacillus megaterium* απαντά σε μακριές αλυσίδες).

Υπάρχουν αρκετές, λιγότερο κοινές διατάξεις και μορφές κυττάρων. Τα **δονάκια** έχουν σχήμα μισοφέγγαρου (Εικόνα 3.2Α), τα **σπειρίλια** είναι συμπαγή, σπειροειδή κύτταρα (Εικόνα 3.2Β) και συχνά φέρουν δέσμες μαστιγίων στο ένα ή και στα δύο τους άκρα. Οι **σπειροχαίτες** είναι εύκαμπτα, σπειροειδή βακτήρια με χαρακτηριστική, εσωτερική διάταξη μαστιγίων (Εικόνα 3.2Γ). Τα συγκεκριμένα βακτήρια έχουν και άλλα ιδιαίτερα χαρακτηριστικά και ταξινομούνται από κοινού σε ένα φύλο που ονομάζεται *Spirochaetes*. Ορισμένα βακτήρια σχηματίζουν βλαστούς (π.χ. *Caulobacter crescentus*) (Εικόνα 3.2Δ), ενώ άλλα είναι **πλειομορφικά**, απαντούν δηλαδή σε διάφορα σχήματα και όχι σε μία μοναδική και χαρακτηριστική μορφή. ► Φύλο *Spirochaetes* (Ενότητα 21.6). Τα βακτήρια *Caulobacteraceae* και *Hyphomicrobiaceae* αναπαράγονται με ασυνήθιστο τρόπο (Ενότητα 22.1). Η τάξη των δονάκιων περιλαμβάνει παθογόνα βακτήρια και βακτήρια που διαβιούν σε υδάτινα οικοσυστήματα και παρουσιάζουν βιοφωταύγεια (Ενότητα 22.3)

Κάποια βακτήρια μπορεί να θεωρηθούν πολυκύτταρα. Πολλά ακτινοβακτήρια σχηματίζουν μακριά ινίδια που ονομάζονται υφές. Οι υφές σχηματίζουν ένα δίκτυο που ονομάζεται **μυκητήλιο** (Εικόνα 3.2Ε), και υπό αυτή την έννοια μοιάζουν με τους ευκαρυωτικούς νηματοειδείς μύκητες. Πολλά κυανοβακτήρια, μία ομάδα φωτοσυνθετικών βακτηρίων, είναι επίσης νηματοειδείς, γεγονός που επιτρέπει κάποιου βαθμού διαφοροποίησης μεταξύ των κυττάρων που συνιστούν κάθε ινίδιο. Για παράδειγμα, ορισμένα νηματοειδή κυανοβακτήρια σχηματίζουν εξειδικευμένα κύτταρα μέσα στο ινίδιο, τις ετεροκύστες, οι οποίες μετατρέπουν το άζωτο

σε αμμωνία (βλ. Εικόνα 21.10Γ). Ιδιαίτερη περίπτωση θεωρούνται επίσης τα μυξοβακτήρια που ορισμένες φορές συσσωματώνονται σχηματίζοντας περίπλοκες δομές που ονομάζονται βλαστικά σωματίδια (Εικόνα 3.2ΣΤ). ► Τάξη *Streptomycetales*: μία σημαντική πηγή αντιβιοτικών (Ενότητα 23.1). Φύλο κυανοβακτήρια: βακτήρια που επιτελούν οξυγονική φωτοσύνθεση (Ενότητα 21.4). Τάξη *Mycococcales*: βακτήρια που χαρακτηρίζονται από μορφολογική πολυπλοκότητα και δημιουργία πολυκυτταρικών σχηματισμών (Ενότητα 22.4)

Η *Escherichia coli* είναι ένα χαρακτηριστικό παράδειγμα βακτηρίου μέσου μεγέθους. Αυτό το κυλινδρικού σχήματος βακτήριο έχει πλάτος από 1,1 έως 1,5 μm και μήκος 2,0 έως 6 μm . Ωστόσο, το εύρος μεγέθους των βακτηριακών κυττάρων είναι πολύ μεγαλύτερο από αυτό τον μέσο όρο (Εικόνα 3.3). Κοντά στο μικρότερο άκρο του φάσματος των μεγεθών βρίσκονται τα μέλη του γένους *Mycoplasma* (0,3 μm διάμετρος), ενώ στο άλλο άκρο βρίσκονται βακτήρια όπως οι σπειροχαίτες, οι οποίες φτάνουν τα 500 μm σε μήκος, και τα κυανοβακτήρια *Oscillatoria*, τα οποία έχουν διάμετρο περίπου 7 μm (την ίδια διάμετρο που έχει ένα ερυθρό αιμοσφαίριο). Ορισμένα βακτήρια είναι τεράστια για τα «βακτηριακά δεδομένα». Για παράδειγμα, το *Eupulviscium fishelsoni* φτάνει σε μήκος τα 80 έως και 600 μm , είναι δηλαδή λίγο μικρότερο από την παύλα που χρησιμοποιούμε στον γραπτό λόγο και εμφανώς μεγαλύτερο από το παραμήκιο, που είναι ένα αρκετά γνωστό ευκαρυωτικό κύτταρο (Εικόνα 3.4). Ένα ακόμα μεγαλύτερο βακτήριο, η *Thiomargarita namibiensis*, απαντά στα ωκεάνια ιζήματα (βλ. Εικόνα 22.20). Συνεπώς, ορισμένα βακτήρια είναι αρκετά μεγαλύτερα από το μέσο ευκαρυωτικό κύτταρο (το τυπικό φυτικό και ζωικό κύτταρο έχει διάμετρο περίπου 10 έως 50 μm).

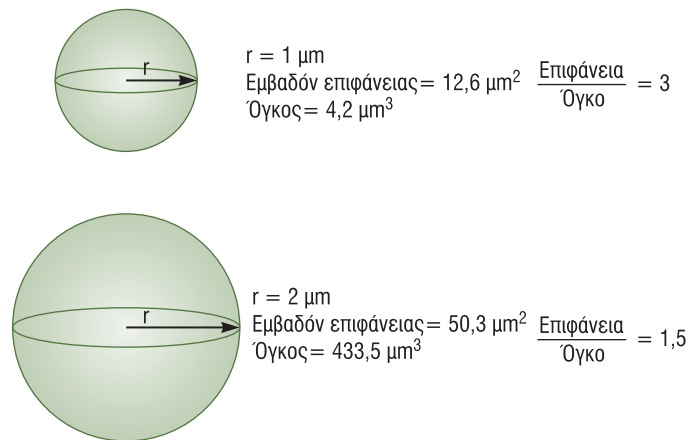
Δείγμα	Κατά προσέγγιση διάμετρος ή πλάτος × μήκος σε μm
Ερυθρό αιμοσφαίριο	7
<i>E. coli</i>	1,3 × 4,0
Στρεπτόκοκκος	0,8 – 1,0
Ροξινίριος	0,23 × 0,32
Ιός γρίπης	0,085
T2 Βακτηριοφάγος <i>E. coli</i>	0,065 × 0,095
Ιός του μωσαϊκού του καπνού	0,015 × 0,300
Ιός πολιομυελίτιδας	0,027

Εικόνα 3.3 Μεγέθη βακτηρίων συγκριτικά με ένα ερυθρό αιμοσφαίριο και ιούς. Οι μεγαλύτεροι από τους ιούς έχουν μέγεθος παραπλήσιο με τα μικρότερα από τα βακτήρια.

Η ποικιλία των μεγεθών και σχημάτων που εμφανίζουν τα βακτήρια εγείρει ένα θεμελιώδες ερώτημα: Τι ωθεί τα βακτήρια να υιοθετήσουν συγκεκριμένο μέγεθος και σχήμα; Παρότι η απάντηση παραμένει άγνωστη, πρόσφατες ανακαλύψεις ανέδειξαν ευρήματα που ανανέωσαν το ενδιαφέρον σχετικά με το ερώτημα αυτό, και κατέστησαν σαφές πως το μέγεθος και το σχήμα τού κάθε βακτηρίου διαμορφώθηκαν βάσει της εξελικτικής του πορείας. Εδώ και πολλά χρόνια επικρατεί η άποψη ότι το μικρό μέγεθος των βακτηρίων αυξάνει τον λόγο επιφάνειας προς όγκο (E/O, **Εικόνα 3.5**), κάτι που συμβάλλει στην αύξηση της πρόσληψης θρεπτικών συστατικών και στη διάχυση αυτών και άλλων μορίων μέσα στο κύτταρο, με αποτέλεσμα την αύξηση του ρυθμού ανάπτυξης. Το σχήμα του βακτηρίου επηρεάζει επι-



Εικόνα 3.4 Ένα γιγάντιο βακτήριο. Αυτή τη μικρογραφία αντίθεσης φάσεων απεικονίζει το *Epulopiscium fishelsoni* να κάνει το παραμήκιο, που είναι πρωτόζωο, να φαίνεται νάνος. Τα κύτταρα του *Epulopiscium fishelsoni* έχουν μήκος περίπου 530 μm. ©Esther Angert/Medical Images/DIOMEDIA



Εικόνα 3.5 Ο λόγος επιφάνειας προς όγκο είναι καθοριστικός παράγοντας του κυτταρικού μεγέθους. Το εμβαδόν της επιφάνειας υπολογίζεται από τον τύπο $4\pi r^2$. Ο όγκος υπολογίζεται από τον τύπο $\frac{4}{3}\pi r^3$. Το σχήμα επηρεάζει επίσης την αναλογία E/O. Τα κυλινδρoειδή βακτήρια με όγκο ίσο με ένα κοκκοειδές έχουν μεγαλύτερη αναλογία E/O.

σης τον λόγο E/O. Ένα βακτήριο κυλινδρικού σχήματος και ίδιου όγκου με ένα κοκκοειδές βακτήριο έχει μεγαλύτερη αναλογία E/O. Αυτό σημαίνει πως το κυλινδρικό βακτήριο τροφοδοτείται με περισσότερα θρεπτικά συστατικά διαμέσου της πλασματικής του μεμβράνης. Ωστόσο, η ανακάλυψη του *E. fishelsoni* αποδεικνύει πως τα βακτήρια μπορεί να είναι και πολύ μεγάλου μεγέθους. Τα βακτήρια αυτά είτε διαθέτουν άλλα χαρακτηριστικά που μεγιστοποιούν τον λόγο E/O είτε αξιοποιούν το μέγεθός τους με κάποιον άλλο τρόπο. Για παράδειγμα, το *E. fishelsoni* διαθέτει πλασματική μεμβράνη με χαρακτηριστικές πτυχώσεις και διακυμάνσεις, γεγονός που αυξάνει την αναλογία E/O. Επιπλέον, τα μεγάλα κύτταρα έχουν λιγότερες πιθανότητες να φαγωθούν από αρπακτικά πρώτιστα. Τα κύτταρα που είναι νηματοειδή, έχουν βλαστούς ή διαθέτουν ειδική διαμόρφωση που τα καθιστά επίσης λιγότερο ευάλωτα στο να φαγωθούν.

Κυτταρική οργάνωση

Οι δομές που συνήθως παρατηρούνται στα βακτήρια συνοψίζονται και απεικονίζονται αντίστοιχα στον **Πίνακα 3.1** και στην **Εικόνα 3.6**. Παρατηρήστε πως κανένα βακτήριο δε εμφανίζει ανά πάσα στιγμή το σύνολο των δομών αυτών. Ορισμένες βρίσκονται μόνο σε συγκεκριμένα κύτταρα υπό συγκεκριμένες συνθήκες ή σε συγκεκριμένες φάσεις του κυτταρικού τους κύκλου.

Η κυτταρική δομή των βακτηρίων παρουσιάζει αρκετά κοινά χαρακτηριστικά. Τα βακτηριακά κύτταρα περιβάλλονται από πολλές στιβάδες, οι οποίες αποκαλούνται συνολικά κυτταρικός φάκελος. Οι πιο κοινές στιβάδες του κυτταρικού φακέλου είναι η πλασματική μεμβράνη, το κυτταρικό τοίχωμα, και το έλυτρο ή γλοία. Η πρώτη εκ των έσω στιβάδα του κυτταρικού φακέλου είναι η πλασματική μεμβράνη, η οποία περιβάλλει το κυτταρόπλασμα. Τα περισσότερα βακτήρια διαθέτουν ένα χημικά σύνθετο κυτταρικό τοίχωμα, το οποίο περιβάλλει την πλασματική μεμβράνη. Εξωτερικά της πλασματικής μεμβράνης ορισμένα βακτήρια διαθέτουν έλυτρο ή γλοία. Επειδή τα περισσότερα βακτήρια δεν διαθέτουν κυτταρικά οργάνδια συνδεδεμένα με την πλασμα-

ΠΙΝΑΚΑΣ 3.1 Κοινές βακτηριακές δομές και οι λειτουργίες τους

Πλασματική μεμβράνη	Επιλεκτικά διαπερατός φραγμός, μηχανικό όριο του κυττάρου, μεταφορά θρεπτικών συστατικών και παραπροϊόντων του μεταβολισμού, θέση διεξαγωγής τοποθεσία πολλών μεταβολικών διαδικασιών (αναπνοή, φωτοσύνθεση), ανίχνευση περιβαλλοντικών ερεθισμάτων χημειοτακτισμού
Κενοτόπιο αερίου	Ένα έγκλειστο που προσδίδει πλευστότητα σε υδάτινο περιβάλλον
Ριβοσώματα	Πρωτεϊνσύνθεση
Έγκλειστα	Αποθήκευση άνθρακα, φωσφορικών και άλλων ουσιών, θέση διεξαγωγής χημικών αντιδράσεων (μικροδιαμερίσματα), κίνηση
Πυρηνοειδές	Περιοχή εντόπισης του γενετικού υλικού (DNA)
Περιπλασματικός χώρος	Στα τυπικά αρνητικά κατά Gram βακτήρια, περιέχει υδρολυτικά ένζυμα και προσδεμένες πρωτεΐνες για την επεξεργασία και πρόσληψη θρεπτικών συστατικών. Στα τυπικά θετικά κατά Gram βακτήρια μπορεί να είναι μικρότερος ή να απουσιάζει
Κυτταρικό τοίχωμα	Προστασία από ωσμωτικό στρες, βοηθά στη διατήρηση του σχήματος του κυττάρου
Έλυτρα και γλοία	Αντίσταση στη φαγοκυττάρωση, προσκόλληση σε επιφάνειες
Νημάτια ή ινίδια	Προσκόλληση σε επιφάνειες, βακτηριακή σύζευξη και μετασχηματισμός, σπασμωδική κίνηση
Μαστίγια	Κολυμβητική και ομαδική κίνηση
Ενδοσπόριο	Επιβίωση υπό αντίξοες περιβαλλοντικές συνθήκες

τική μεμβράνη, το εσωτερικό τους μοιάζει μορφολογικά απλό. Το γενετικό υλικό εντοπίζεται σε μία διακριτή περιοχή που ονομάζεται πυρηνοειδές που δεν περιβάλλεται από κάποιο είδους μεμβράνη που να το διαχωρίζει από το κυτταρόπλασμα. Τα ριβοσώματα και κάποιες δομές μεγαλύτερου μεγέθους που ονομάζονται έγκλειστα βρίσκονται διασκορπισμένα στο κυτταρόπλασμα. Τέλος, πολλά βακτήρια διαθέτουν μαστίγια με τα οποία μπορούν να κινούνται. Στις ακόλουθες ενότητες του αυτού του κεφαλαίου, περιγράφονται οι χαρακτηριστικές δομές του παρατηρούνται στα βακτηριακά κύτταρα με περισσότερες λεπτομέρειες.

ΕΛΕΓΧΟΣ ΚΑΤΑΝΟΗΣΗΣ

1. Γιατί η χρήση του όρου προκαρυωτικό κύτταρο δεν θεωρείται από ορισμένους μικροβιολόγους δόκιμη;
2. Σε ποια κυρίως σχήματα απαντούν τα βακτήρια; Με ποιους τρόπους μπορούν τα βακτηριακά κύτταρα να σχηματίσουν συστάδες;
3. Ποια πλεονεκτήματα μπορεί να έχει ένα βακτηριακό είδος που σχηματίζει πολυκύτταρες δομές (π.χ. συστάδες ή αλυσίδες) έναντι των μεμονωμένων βακτηρίων;
4. Τι σχέση έχει το εμβαδόν επιφάνειας προς τον όγκο;

3.3 Η βακτηριακή πλασματική μεμβράνη είναι εκλεκτικά διαπερατή

Αφού μελετήσετε αυτήν την ενότητα, θα είστε σε θέση να:

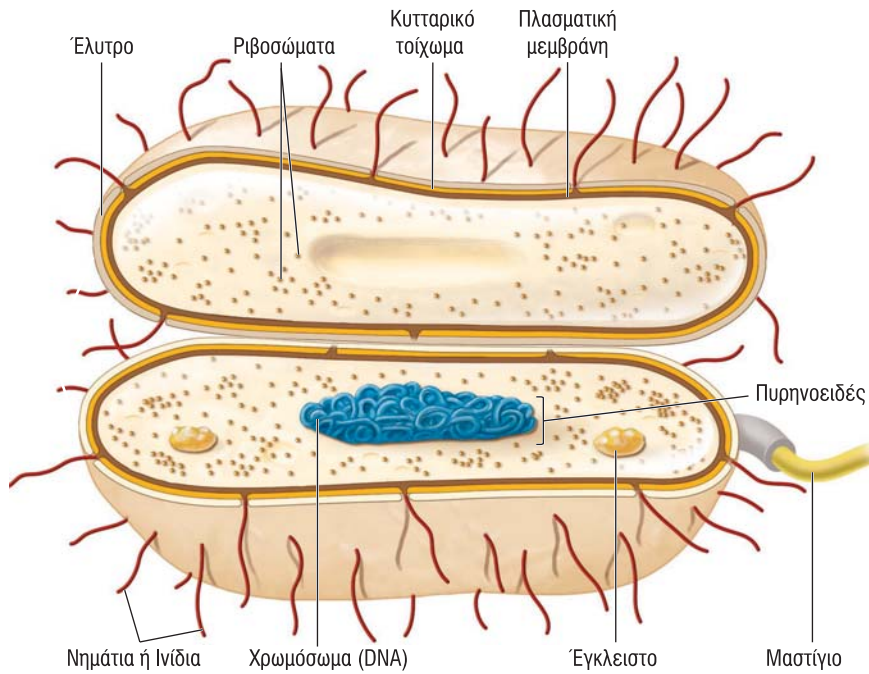
- α. Κατανοήσετε το μοντέλο ρευστού μωσαϊκού της δομής της πλασματικής μεμβράνης και να αναγνωρίσετε τους τύπους των λιπιδίων που συνήθως απαντούν σε αυτές.
- β. Διακρίνετε μακροστοιχεία (μακροθρεπτικά συστατικά) από ιχνοστοιχεία (μικροθρεπτικά συστατικά) και να δώσετε παραδείγματα για το καθένα.

- γ. Δώσετε παραδείγματα αυξητικών παραγόντων που χρειάζονται ορισμένοι μικροοργανισμοί.
- δ. Συγκρίνετε και να αντιπαραθέσετε την παθητική διάχυση, την υποβοηθούμενη διάχυση, την ενεργητική μεταφορά και την ομαδική μετάβαση, και να δώσετε παραδείγματα.
- ε. Κατανοήσετε τη δυσκολία πρόσληψης σιδήρου και τους τρόπους με τους οποίους την αντιμετωπίζουν τα βακτήρια.

Ως **κυτταρικός φάκελος** ορίζεται η πλασματική μεμβράνη με τα στρώματα που την περιβάλλουν, τα οποία συνήθως είναι το κυτταρικό τοίχωμα και το έλυτρο ή η γλοία. Το σημαντικότερο από αυτά τα περιβλήματα είναι η **πλασματική μεμβράνη**, επειδή περικλείει το κυτταρόπλασμα και οριοθετεί το κύτταρο. Εάν η μεμβράνη αυτή αφαιρεθεί ή καταστραφεί, το κυτταρικό περιεχόμενο διαρρέει στο περιβάλλον και το κύτταρο πεθαίνει. Επιπλέον, αν και η πλασματική μεμβράνη είναι η πρώτη εκ των έσω από τις στιβάδες που συνιστούν τον κυτταρικό φάκελο, είναι αυτή που διαμεσολαβεί κυρίως για την επικοινωνία του κυττάρου με τον έξω κόσμο. Για τον λόγο αυτόν, είναι σωστό η μελέτη της δομής του βακτηριακού κυττάρου να ξεκινάει με την περιγραφή της πλασματικής μεμβράνης.

Καταρχήν, θα πρέπει να αντιληφθούμε ότι το κύτταρο για να επιβιώσει πρέπει να διασφαλίσει επιλεκτική επικοινωνία με το περιβάλλον, να αφομοιώσει θρεπτικά συστατικά και να αποβάλει τα παραπροϊόντα του μεταβολισμού τους. Παράλληλα, θα πρέπει να είναι σε θέση να διατηρήσει το εσωτερικό του στο υψηλότερο απαραίτητο επίπεδο οργανωτικής επάρκειας, ακόμη και υπό αντίξοες περιβαλλοντικές συνθήκες. Η εκτέλεση αυτών των κυτταρικών λειτουργιών προϋποθέτει την ύπαρξη πλασματικής μεμβράνης σε όλους τους ζωντανούς οργανισμούς.

Κύρια αποστολή της πλασματικής μεμβράνης είναι η επιλεκτική διαπερατότητα, γεγονός που σημαίνει ότι επιτρέπει τη δίοδο συγκεκριμένων μόνο ιόντων και μορίων. Με τον τρόπο αυτόν, η πλασματική μεμβράνη αποτρέπει τη διαρροή



Εικόνα 3.6 Δομή βακτηριακού κυττάρου.

σημαντικών στοιχείων από το εσωτερικό του κυττάρου ενώ παράλληλα διαμεσολαβεί τη δίοδο άλλων από το περιβάλλον του κυττάρου. Η πλασματική μεμβράνη των βακτηρίων επιτελεί ακόμη μία σημαντική λειτουργία: παρέχει το φυσικό υπόστρωμα για τη διεξαγωγή των μεταβολικών αντιδράσεων, κυρίως της αναπνοής και της σύνθεσης λιπιδίων και συστατικών του κυτταρικού τοιχώματος.

Επιπροσθέτως της πλασματικής μεμβράνης, ορισμένα βακτήρια έχουν εκτεταμένα ενδοκυτταροπλασματικά μεμβρανικά συστήματα. Αυτές οι εσωτερικές μεμβράνες και η πλασματική έχουν τον ίδιο βασικό σχεδιασμό, αν και τα λιπίδια και οι πρωτεΐνες που περιέχουν μπορεί να διαφέρουν σημαντικά. Για να γίνουν αντιληπτές αυτές οι χημικές διαφορές και το εύρος των λειτουργιών που επιτελούν η πλασματική αλλά και οι άλλες κυτταρικές μεμβράνες, είναι απαραίτητη η κατανόηση της δομής τους.

Μοντέλο ρευστού μωσαϊκού της μεμβρανικής δομής

Το πιο ευρέως αποδεκτό μοντέλο μεμβρανικής δομής είναι αυτό του **ρευστού μωσαϊκού** των Singer και Nicholson, βάσει του οποίου οι μεμβράνες είναι λιπιδικές διπλοστιβάδες στο εσωτερικό των οποίων επιπλέουν πρωτεΐνες (**Εικόνα 3.7**). Οι βακτηριακές μεμβράνες περιέχουν λιπίδια και πρωτεΐνες περίπου σε ίση ποσότητα. Οι κυτταρικές μεμβράνες είναι πολύ λεπτές δομές, περίπου 2 έως 3 nm πάχους, και κατά την απεικόνισή τους με TEM εμφανίζονται ως δύο σκούρες γραμμές εκατέρωθεν ενός φωτεινού εσωτερικού. Το γεγονός αυτό υποδηλώνει ότι η μεμβράνη αποτελείται από δύο στρώματα λιπιδικών μορίων που διατάσσονται άκρο με άκρο (**Εικόνα 3.7**). Η διατομή των μεμβρανών με ψυχόμενη χάραξη, τεχνική που χρησιμοποιείται για τη μελέτη λεπτών δομών, αναδεικνύει τις πρωτεΐνες στο εσωτερικό της μεμβρανικής διπλοστιβάδας. ◀ *Τα ηλεκτρονικά μικροσκοπία χρησιμοποιούν δέσμες ηλεκτρονίων για τη δημιουργία εξαιρετικά μεγεθυμένων εικόνων (Ενότητα 2.4) Η μι-*

κροσκοπία ανιχνευτή σάρωσης μπορεί να αναδείξει την παρουσία μορίων και ατόμων (Ενότητα 2.5)

Η χημική φύση των μεμβρανικών λιπιδίων καθορίζει την ικανότητά τους να σχηματίζουν διπλοστιβάδες. Τα περισσότερα λιπίδια που σχετίζονται με τις κυτταρικές μεμβράνες (π.χ. τα φωσfolιπίδια που φαίνονται στην **Εικόνα 3.7**) είναι **αμφιπαθή**, είναι δηλαδή δομικά ασύμμετρα, με πολικά και μη πολικά άκρα (**Εικόνα 3.8**). Τα πολικά άκρα αλληλοεπιδρούν με το νερό και είναι **υδρόφιλα**. Τα μη πολικά **υδρόφοβα** άκρα είναι αδιάλυτα στο νερό και έχουν την τάση να συνδέονται μεταξύ τους. Παρουσία νερού, τα αμφιπαθή λιπίδια αλληλοεπιδρούν με τρόπο που οδηγεί στον σχηματισμό διπλοστιβάδας, επειδή τα υδρόφοβα μόρια διατάσσονται εσωτερικά για να αποφύγουν την έκθεσή τους στο νερό, με αποτέλεσμα τα υδρόφιλα μόρια να καταλαμβάνουν τις εξωτερικές επιφάνειες της διπλοστιβάδας (**Εικόνα 3.7**). ▶ *Λιπίδια (Παράρτημα I)*

Βάσει του τρόπου σύνδεσής τους με τη μεμβράνη, αναγνωρίζονται δύο τύποι μεμβρανικών πρωτεϊνών. Οι **περιφερικές μεμβρανικές πρωτεΐνες** είναι χαλαρά συνδεδεμένες στη μεμβράνη και αποσπώνται εύκολα από αυτήν (**Εικόνα 3.7**). Οι συγκεκριμένες πρωτεΐνες αποτελούν περίπου το 20-30% των συνόλου των μεμβρανικών πρωτεϊνών και είναι υδατοδιαλυτές. Οι υπόλοιπες πρωτεΐνες ονομάζονται **διαμεμβρανικές πρωτεΐνες**, δεν αποσπώνται εύκολα από την πλασματική μεμβράνη και εάν διαχωριστούν από τα λιπίδια που αυτή φέρει καθίστανται αδιάλυτες στο νερό. Οι διαμεμβρανικές πρωτεΐνες, όπως και τα μεμβρανικά λιπίδια, είναι αμφιπαθείς. Τα υδρόφοβα μέρη τους είναι στραμμένα προς τα έσω ενώ τα υδρόφιλα προεξέχουν από την επιφάνεια της μεμβράνης (**Εικόνα 3.7**).

Οι διαμεμβρανικές πρωτεΐνες επιτελούν ορισμένες από τις πιο σημαντικές λειτουργίες της μεμβράνης. Ορισμένες είναι πρωτεΐνες-μεταφορείς, που χρησιμεύουν στη μεταφορά υλικών εντός και εκτός του κυττάρου. Άλλες, συμβάλλουν σε διαδικασίες συντήρησης ενέργειας, όπως οι πρωτεΐνες που απαντούν στις αλυσίδες μεταφοράς ηλεκτρονίων. Οι διαμεμβρανικές πρωτεΐνες, τμήματα των οποίων προεξέχουν από την εξωτερική επιφάνεια του κυττάρου, διαμεσολαβούν για την επικοινωνία του κυττάρου με το περιβάλλον. ▶ *Πρωτεΐνες (Παράρτημα I)*

Οι βακτηριακές πλασματικές μεμβράνες είναι δυναμικές

Οι βακτηριακές μεμβράνες είναι λιπιδικές διπλοστιβάδες και αρκετά από τα αμφιπαθή λιπίδιά τους είναι φωσfolιπίδια (**Εικόνα 3.8**). Η δομή της πλασματικής μεμβράνης είναι δυναμική: Η λιπιδική της σύσταση διαφέρει αναλόγως της θερμοκρασίας του περιβάλλοντος, έτσι ώστε να παραμένει ρευστή κατά την ανάπτυξη. Για παράδειγμα, τα βακτήρια που αναπτύσσονται σε χαμηλές θερμοκρασίες έχουν περισσότερα ακόρεστα λιπαρά οξέα στα μεμβρανικά τους

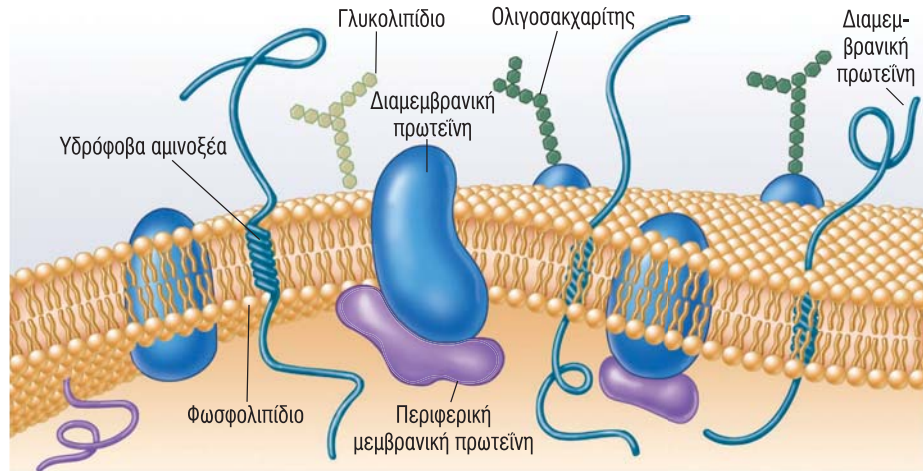
φωσφολιπίδια. Δηλαδή, υπάρχουν ένας ή περισσότεροι διπλοί ομοιοπολικοί δεσμοί στις μακρές υδρογονανθρακικές αλυσίδες. Σε υψηλότερες θερμοκρασίες, τα φωσφολιπίδια της μεμβράνης έχουν περισσότερα κορεσμένα λιπαρά οξέα, στα οποία τα άτομα άνθρακα είναι συνδεδεμένα με μονούς ομοιοπολικούς δεσμούς. ► Οι περιβαλλοντικοί παράγοντες επηρεάζουν τη μικροβιακή ανάπτυξη (Ενότητα 7.5)

Παρότι οι περισσότερες πτυχές του μοντέλου του ρευστού μωσαϊκού έχουν ερευνηθεί πειραματικά, η θεωρία πως τα μεμβρανικά λιπίδια και οι διαμεμβρανικές πρωτεΐνες είναι ομοιογενώς διανεμημένα άρχισε να αμφισβητείται μετά την ανακάλυψη των **μικροπεριοχών**. Αυτές οι περιοχές της μεμβράνης απαρτίζονται από φωσφολιπίδια συζευγμένα με άλλα λιπίδια όπως φαρνεσόλη, οπανοειδή και καρτενοειδή (βλ. *Εικόνα 11.31*). Τα **οπανοειδή** έχουν παρόμοια δομή με τη χοληστερόλη που υπάρχει στην πλασματική μεμβράνη των ευκαρυωτικών κυττάρων (*Εικόνα 3.9*), αλλά η άκαμπτη επίπεδη δομή τους τα καθιστά πιο υδρόφοβα από τα φωσφολιπίδια. Τα συγκεκριμένα λιπίδια που συναντώνται στις μικροπεριοχές ποικίλουν μεταξύ των οργανισμών, αλλά σε όλες τις περιπτώσεις προσδίδουν στιβαρότητα στη μεμβράνη και οριοθετούν τις μικροπεριοχές.

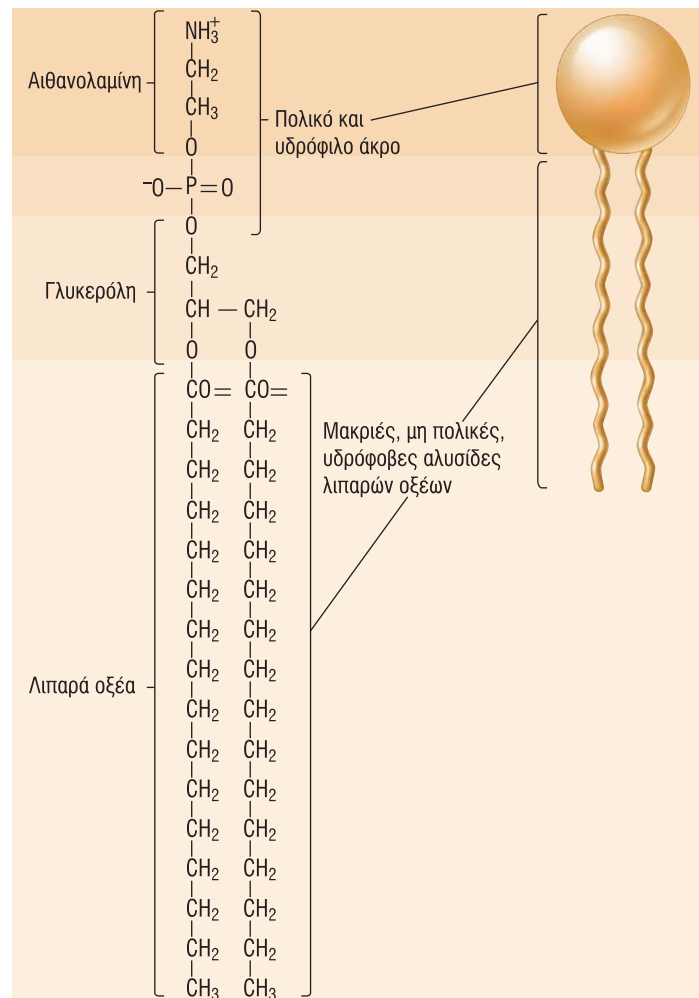
Οι διαμεμβρανικές πρωτεΐνες των μικροπεριοχών διαφέρουν από εκείνες του κυρίως σώματος της μεμβράνης, και οργανώνονται από πρωτεΐνες που ονομάζονται **φλοτιλλίνες**. Οι φλοτιλλίνες είναι διαμεμβρανικές πρωτεΐνες που διαμεσολαβούν τη συναρμολόγηση μεγάλων πρωτεϊνικών συμπλεγμάτων όπως τα εκκριτικά συστήματα για τη μεταφορά μορίων εκτός κυττάρου και τα πρωτεϊνικά σύμπλοκα για μεταγωγή σημάτων από το περιβάλλον προς το κυτταρόπλασμα.

Τα βακτήρια χρησιμοποιούν πολλούς μηχανισμούς απορρόφησης θρεπτικών συστατικών

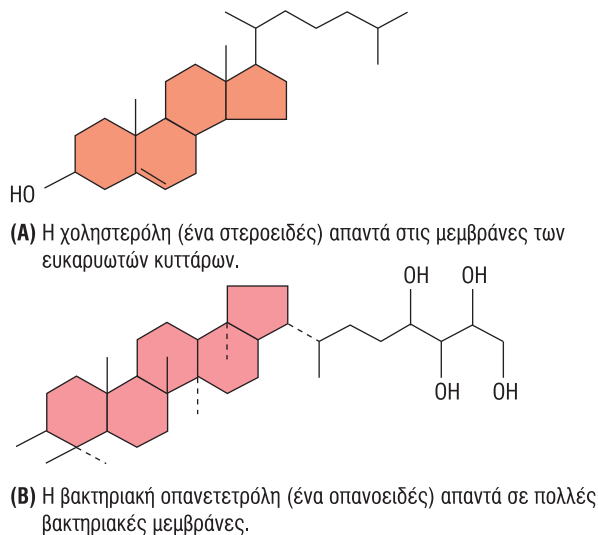
Όλες οι πλασματικές μεμβράνες λειτουργούν ως φραγμοί, οι οποίοι όμως επιτρέπουν την είσοδο θρεπτικών συστατικών στο κύτταρο. Εάν ένα μικρόβιο δεν αποκτήσει θρεπτικά συστατικά από το περιβάλλον του, σύντομα θα εξαντλήσει τα αποθέματά του σε αμινοξέα, νουκλεοτίδια και άλλα μόρια απαραίτητα για την επιβίωσή του. Εκτός αυτού, για να πολλαπλασιαστούν τα μικρόβια πρέπει να δαπανήσουν ενέργεια και η κύρια πηγή ενέργειας για το κύτταρο είναι το μόριο υψηλής ενέργειας ATP. Γίνεται λοιπόν σαφές ότι η εξασφάλιση ενέργειας και θρεπτικών συστατικών είναι η πιο σημαντική λειτουργία κάθε κυττάρου και ειδικότερα, κάθε πλασματικής μεμβράνης. Ακολουθώντας θα αναφερθούμε στην πρόσληψη θρεπτικών στοιχείων από το μικροβιακό κύτταρο, αφού προηγουμένως διευκρινίσουμε κάποιους σημαντικούς όρους που είναι συναφείς με τη συγκεκριμένη διαδικασία.



Εικόνα 3.7 Το μοντέλο ρευστού μωσαϊκού της δομής της βακτηριακής μεμβράνης. Σε αυτή την εικόνα απεικονίζονται οι διαμεμβρανικές πρωτεΐνες (μπλε) να επιπλέουν σε μία λιπιδική διπλοστιβάδα. Οι περιφερικές μεμβρανικές πρωτεΐνες (μωβ) είναι χαλαρά προσδεμένες με την εσωτερική επιφάνεια της μεμβράνης ή και με διαμεμβρανικές πρωτεΐνες. Οι μικρές καφετί σφαίρες αναπαριστούν τα υδρόφιλα άκρα των μεμβρανικών φωσφολιπιδίων, και οι κυματοειδείς ουρές τις υδρόφοβες αλυσίδες λιπαρών οξέων. Τα φωσφολιπίδια απεικονίζονται πολύ μεγαλύτερα από το πραγματικό τους μέγεθος. Οι ολιγοσακχαρίτες (αλυσίδες υδατανθράκων) προεκβάλουν προς το περιβάλλον και μπορούν να προσδεθούν σε πρωτεΐνες ή μεμβρανικά φωσφολιπίδια (γλυκολιπίδια).



Εικόνα 3.8 Η δομή ενός φωσφολιπίδιου. Φωσφατιδολαιθανολαμίνη, ένα φωσφολιπίδιο που απαντά συχνά σε βακτηριακές μεμβράνες.



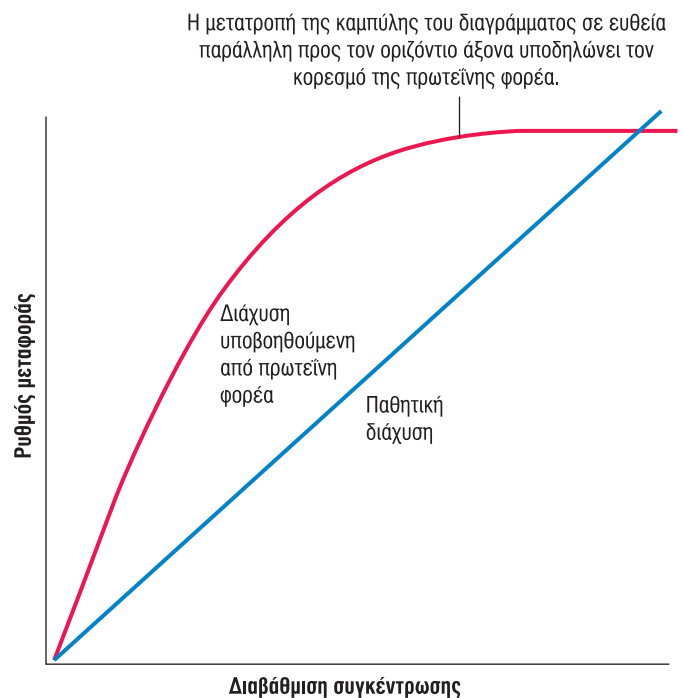
Εικόνα 3.9 Μεμβρανικά στεροειδή και οπανοειδή.

Οι μικροβιολόγοι αναφέρονται στον άνθρακα, το οξυγόνο, το υδρογόνο, το άζωτο, το θείο και τον φώσφορο ως **μακροστοιχεία** ή μακροθρεπτικά, επειδή απαντούν σε σχετικά μεγάλες ποσότητες, δεδομένου ότι βρίσκονται σε οργανικά μόρια όπως οι πρωτεΐνες, τα λιπίδια, τα νουκλεϊκά οξέα, και οι υδατάνθρακες. Άλλα μακροστοιχεία είναι το κάλιο, το ασβέστιο, το μαγνήσιο, και ο σίδηρος. Υπάρχουν ως κατιόντα και γενικότερα συμβάλλουν στη δραστηριότητα και τη σταθερότητα μορίων όπως τα ένζυμα, και κυτταρικών δομών όπως τα ριβοσώματα. Για αυτό τον λόγο τα μακροστοιχεία είναι απαραίτητα σε πολλές κυτταρικές λειτουργίες, συμπεριλαμβανομένης της πρωτεϊνοσύνθεσης και της διατήρησης ενέργειας. ► Τα ένζυμα και τα ριβοσώματα επιταχύνουν τις κυτταρικές χημικές αντιδράσεις (Ενότητα 10.6). Η μετάφραση στα βακτήρια (Ενότητα 13.7). Αλυσίδες μεταφοράς ηλεκτρονίων: ζεύγη διαδοχικών οξειδοαναγωγικών αντιδράσεων (Ενότητα 10.4)

Υπάρχουν στοιχεία που τα βακτήρια χρειάζονται σε τόσο μικρές ποσότητες, όσο αυτές που στο εργαστήριο μένουν συχνά ως κατάλοιπα στο νερό, τα γυάλινα σκεύη και τα θρεπτικά υποστρώματα. Αυτά τα στοιχεία, που είναι συνήθως ευρέως διαθέσιμα στη φύση σε ποσότητες που επαρκούν για τη μικροβιακή ανάπτυξη, οι μικροβιολόγοι τα ονομάζουν **μικροστοιχεία** ή **ιχνοστοιχεία**. Τέτοιου είδους μικροστοιχεία, όπως το μαγγάνιο, ο ψευδάργυρος, το κοβάλτιο, το μολυβδαίνιο, το νικέλιο και ο χαλκός είναι απαραίτητα για τα περισσότερα είδη κυττάρων. Τα μικροστοιχεία αποτελούν τμήματα συγκεκριμένων ενζύμων και βοηθούν στην κατάλυση αντιδράσεων και τη διατήρηση της πρωτεϊνικής δομής.

Ορισμένα μικρόβια είναι ικανά να συνθέτουν όλα τα οργανικά μόρια που χρειάζονται από τα μακροστοιχεία. Ωστόσο, υπάρχουν μικρόβια που αδυνατούν να συνθέσουν συγκεκριμένα μόρια που είναι απαραίτητα για την επιβίωσή τους. Αυτά τα μόρια ονομάζονται **αυξητικοί παράγοντες** και θα πρέπει να είναι διαθέσιμα στο περιβάλλον. Υπάρχουν τρεις τύποι αυξητικών παραγόντων: τα αμινοξέα, οι πουρίνες και οι πυριμιδίνες, και οι βιταμίνες.

Ποια είναι τα κοινά χαρακτηριστικά της πρόσληψης θρεπτικών συστατικών από τα βακτήρια; Τα βακτήρια μπορούν



Εικόνα 3.10 Παθητική και υποβοηθούμενη διάχυση. Ο ρυθμός της διάχυσης εξαρτάται από τη διαφορά συγκέντρωσης της διαλυμένης ουσίας (το πηλίκιο της εξωκυττάριας συγκέντρωσης προς την ενδοκυττάρια). Αυτό το παράδειγμα υποβοηθούμενης διάχυσης περιλαμβάνει μία πρωτεΐνη φορέα που μπορεί να υποστεί κορεσμό. Ορισμένες φορές η υποβοηθούμενη διάχυση διαμεσολαβείται από ένα κανάλι (διάλυο), τα οποία συνήθως δεν εκδηλώνουν φαινόμενα κορεσμού.

να προσλάβουν μόνο διαλυτά μόρια. Οι μηχανισμοί πρόσληψης είναι επιλεκτικοί, γεγονός που σημαίνει ότι απορροφούνται μόνο τα χρήσιμα θρεπτικά συστατικά και όχι άλλα. Επισημαίνεται ότι για ένα βακτηριακό κύτταρο, η πρόσληψη μίας μη αξιοποιήσιμης ουσίας είναι επιβλαβής, ακόμη και όταν αυτή δεν έχει κάποια άμεση αρνητική επίπτωση σε αυτό. Τα βακτήρια έχουν τη δυνατότητα να προσλαμβάνουν θρεπτικά συστατικά ακόμη και όταν η συγκέντρωσή τους εντός του κυττάρου είναι υψηλότερη από αυτήν του περιβάλλοντος. Είναι δηλαδή ικανά να μετακινούν θρεπτικά συστατικά με φορά αντίθετη προς τη φθίνουσα διαβάθμιση συγκέντρωσης, κάτι που είναι απαραίτητο για την επιβίωσή τους, δεδομένου ότι συνήθως το περιβάλλον τους είναι φτωχό σε θρεπτικά συστατικά. Αναλογιζόμενοι την τεράστια ποικιλία θρεπτικών συστατικών και την πολυπλοκότητα της διαδικασίας πρόσληψής τους, δεν προκαλεί έκπληξη το γεγονός πως τα βακτήρια χρησιμοποιούν για τον σκοπό αυτόν πολλούς διαφορετικούς μηχανισμούς: παθητική διάχυση, υποβοηθούμενη διάχυση, πρωτογενής και δευτερογενής ενεργός μεταφορά και ομαδική μετατόπιση.

Παθητική διάχυση

Η **παθητική διάχυση**, συχνά αποκαλούμενη απλώς διάχυση, είναι η διαδικασία κατά την οποία η μετακίνηση μορίων γίνεται προς την κατεύθυνση της φθίνουσας διαβάθμισης συγκέντρωσης, δηλαδή από περιοχή υψηλής, προς περιοχή χαμηλής συγκέντρωσης. Ο ρυθμός διάχυσης εξαρτάται από τη διαφορά συγκέντρωσης μεταξύ των δύο περιοχών (**Εικόνα 3.10**). Ειδικά για την παθητική διάχυση επαρκών

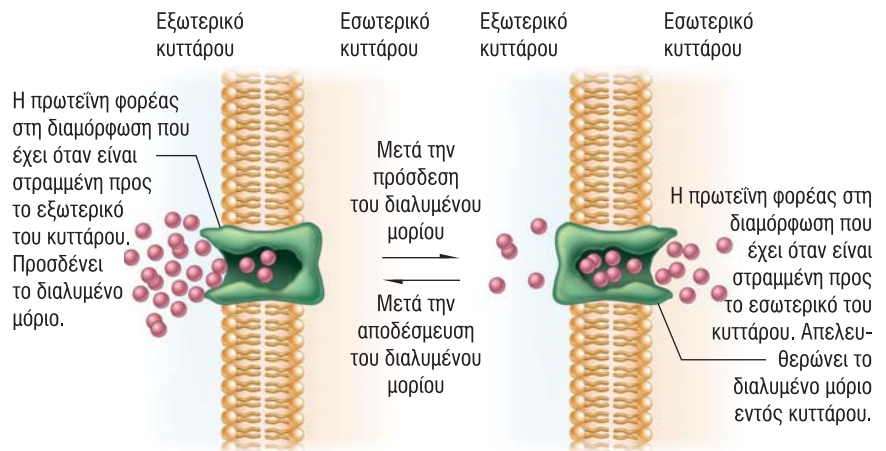
ποσοτήτων θρεπτικών συστατικών προς το εσωτερικό του κυττάρου, αυτή η διαφορά συγκέντρωσης πρέπει να είναι υψηλή (δηλαδή η συγκέντρωση θρεπτικών συστατικών εκτός του κυττάρου πρέπει να είναι σημαντική υψηλότερη από τη συγκέντρωσή τους στο εσωτερικό του). Καθώς αυξάνεται η συγκέντρωση θρεπτικών συστατικών στο εσωτερικό του κυττάρου, η διαφορά συγκέντρωσης μειώνεται, με συνέπεια τη μείωση του ρυθμού διάχυσης. Αυτό δεν ισχύει όταν το θρεπτικό συστατικό που διαχέεται προς το εσωτερικό του κυττάρου χρησιμοποιείται άμεσα, γεγονός που έχει ως αποτέλεσμα τη διατήρηση της συγκέντρωσής του σε χαμηλό επίπεδο.

Ορισμένες μόνο ουσίες διαχέονται ελεύθερα προς το εσωτερικό του κυττάρου, όπως το νερό και ορισμένα αέρια, συμπεριλαμβανομένων του O_2 και του CO_2 , τα οποία διαπερνούν εύκολα την πλασματική μεμβράνη με παθητική διάχυση. Μεγαλύτερα μόρια, ιόντα, και πολικές ουσίες εισέρχονται στο κύτταρο με άλλους μηχανισμούς που διαμεσολαβούνται από ειδικές πρωτεΐνες οι οποίες ονομάζονται πρωτεΐνες φορείς.

Υποβοηθούμενη διάχυση

Κατά τη **υποβοηθούμενη διάχυση**, οι ουσίες μετακινούνται διαμέσου της πλασματικής μεμβράνης με τη διαμεσολάβηση πρωτεϊνών που είναι δύο ειδών, οι πρωτεΐνες διαύλων και οι πρωτεΐνες φορείς. Όπως δηλώνει και το όνομά τους, οι πρωτεΐνες καναλιών σχηματίζουν σωληνοειδείς διόδους στις μεμβράνες και μέσω αυτών των διόδων γίνεται η μεταφορά ουσιών. Οι πρωτεΐνες διαύλων χαρακτηρίζονται από ειδικότητα ως προς τις ουσίες που μεταφέρουν, η οποία είναι όμως μικρότερου βαθμού από αυτήν των πρωτεϊνών φορέων. Ο ρυθμός της υποβοηθούμενης διάχυσης αυξάνεται αναλόγως της διαβάθμισης συγκέντρωσης πολύ γρηγορότερα και σε μικρότερη συγκέντρωση διαλυμένης ουσίας συγκριτικά με την παθητική διάχυση (Εικόνα 3.10). Όταν ο μεταφορέας είναι μία πρωτεΐνη φορέας, ο ρυθμός διάχυσης σταθεροποιείται σε ένα συγκεκριμένο επίπεδο διαβάθμισης συγκέντρωσης, όταν επέρχεται κορεσμός της πρωτεΐνης φορέα. Υπό αυτή την έννοια, μπορεί κανείς να πει ότι η πρωτεΐνη φορέας μεταφέρει όσο περισσότερα μόρια μπορεί. Η καμπύλη που προκύπτει μοιάζει με την καμπύλη ενζύμου-υποστρώματος (βλ. Εικόνα 10.16) και διαφέρει από τη γραμμική εξέλιξη της παθητικής διάχυσης. Ένα παράδειγμα υποβοηθούμενης διάχυσης που διαμεσολαβείται από πρωτεΐνη διαύλου είναι αυτό που βασίζεται στη δράση των υδατοπορινών (βλ. Εικόνα 2.31), οι οποίες μεταφέρουν νερό. Οι υδατοπορίνες ανήκουν στη μεγάλη οικογένεια διαμεμβρανικών πρωτεϊνών (membrane intrinsic proteins, MIPs). Οι MIPs διευκολύνουν τη διάχυση μικρών πολικών μορίων, και απαντούν σε όλους τους οργανισμούς.

Παρότι η υποβοηθούμενη διάχυση διαμεσολαβείται από πρωτεΐνες, είναι στην πραγματικότητα μία τυπική μορφή διάχυσης, επειδή διεξάγεται χωρίς τη δαπάνη ενέργειας ενώ ο παράγοντας που ωθεί τα μόρια να μετακινηθούν είναι η διαφορά συγκέντρωσης στις δύο πλευρές της μεμβρά-



Εικόνα 3.11 Ένα μοντέλο υποβοηθούμενης διάχυσης. Επειδή δεν υπάρχει εισροή ενέργειας στο σύστημα αυτό, τα μόρια θα εξακολουθούν να εισέρχονται για όσο χρονικό διάστημα η συγκέντρωσή τους θα είναι μεγαλύτερη στο εξωτερικό του κυττάρου.

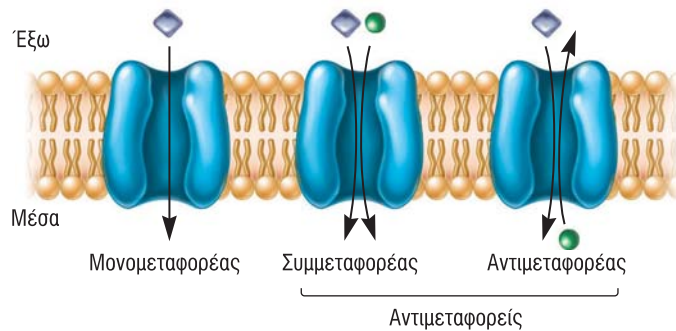
νης. Εάν αυτή η διαφορά συγκέντρωσης σταματήσει να υφίσταται, η διάχυση διακόπτεται. Αυτό ωστόσο που συμβάλλει στη διατήρηση της διαφοράς συγκέντρωσης και συνεπώς στη συνέχιση της διάχυσης ουσιών μέσω της μεμβράνης είναι η μετατροπή των ουσιών αυτών σε κάποιες άλλες, κάτι που συμβαίνει χαρακτηριστικά κατά το μεταβολισμό των θρεπτικών συστατικών.

Αξιοσημείωτη είναι η λειτουργία του μηχανισμού υποβοηθούμενης διάχυσης που διαμεσολαβείται από πρωτεΐνες διαύλους. Μόλις το διαλυτό μόριο προσδεθεί στο εξωτερικό του μεταφορέας, αυτός αλλάζει τη διαμόρφωσή του και το απελευθερώνει στο εσωτερικό του κυττάρου (Εικόνα 3.11). Ακολούθως, ο μεταφορέας επανακτά την αρχική του μορφή και είναι έτοιμος να προσλάβει το επόμενο μόριο. Με τον τρόπο αυτό, ένα υδρόφιλο μόριο μπορεί να εισέλθει στο κύτταρο ως απόκριση της διαφοράς συγκέντρωσης στις δύο πλευρές της μεμβράνης.

Η υποβοηθούμενη διάχυση χρησιμοποιείται από ορισμένα βακτήρια, αν και δε φαίνεται να είναι ο βασικός μηχανισμός μεταφοράς ουσιών διαμέσου της πλασματικής τους μεμβράνης. Θυμηθείτε ότι στο περιβάλλον των βακτηρίων η συγκέντρωση θρεπτικών συστατικών είναι συνήθως χαμηλή, γεγονός που σημαίνει ότι η υποβοηθούμενη διάχυση δεν θα μπορούσε να καλύψει τις ανάγκες τους. Ως αποτέλεσμα, τα βακτήρια βασίζονται περισσότερο σε μηχανισμούς ενεργητικής μεταφοράς, οι οποίοι όμως προϋποθέτουν τη δαπάνη ενέργειας για τη συγκέντρωση επαρκών ποσοτήτων θρεπτικών συστατικών στο εσωτερικό τους.

Πρωτογενής και δευτερογενής ενεργός μεταφορά

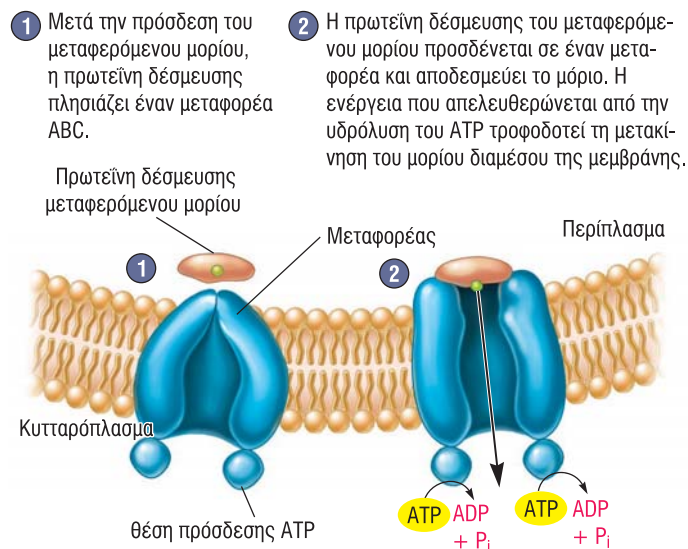
Η **ενεργός μεταφορά** είναι η μεταφορά διαλυμένων μορίων διαμέσου μίας μεμβράνης με κατεύθυνση αντίθετα προς τη διαβάθμιση συγκέντρωσης, δηλαδή από σημείο χαμηλής προς σημείο υψηλής συγκέντρωσης, και γίνεται με δαπάνη ενέργειας. Καταγράφονται τρία είδη ενεργού μεταφοράς σε βακτήρια, η πρωτογενής ενεργός μεταφορά, η δευτερογενής ενεργός μεταφορά και η ομαδική μετατόπιση. Οι συγκεκριμένοι τύποι ενεργού μεταφοράς διαφέρουν μεταξύ τους ως προς την ενέργεια που απαιτείται για τη διεξαγωγή τους και την τροποποίηση του μεταφερόμενου μορίου.



Εικόνα 3.12 Οι πρωτεΐνες μεταφορείς μπορεί να είναι μονομεταφορείς ή συμμεταφορείς. Οι μονομεταφορείς μετακινούν μία μόνο ουσία εντός κυττάρου. Οι συμμεταφορείς μετακινούν ταυτόχρονα δύο ουσίες μέσω της μεμβράνης. Όταν οι δύο ουσίες μεταφέρονται προς την ίδια κατεύθυνση, ο μεταφορέας ονομάζεται συμμεταφορέας ενώ όταν μεταφέρονται προς αντίθετες κατευθύνσεις, ονομάζεται αντιμεταφορέας.

Η ενεργός μεταφορά, όπως και η υποβοηθούμενη διάχυση, διαμεσολαβείται από πρωτεΐνες φορείς που, όπως έχει ήδη αναφερθεί, παρουσιάζουν εξαιρετική ειδικότητα στο μόριο που μεταφέρεται. Επιπλέον, και τα δύο είδη μεταφοράς χαρακτηρίζονται από το φαινόμενο του προσδετικού κορεσμού της πρωτεΐνης φορέα καθώς αυξάνεται η συγκέντρωση της διαλυμένης ουσίας (Εικόνα 3.10). Ωστόσο, αντίθετως προς την υποβοηθούμενη διάχυση, η ενεργός μεταφορά διεξάγεται με δαπάνη μεταβολικής ενέργειας, γεγονός που επιτρέπει τη σημαντική αύξηση της συγκέντρωσης μίας ουσίας στο εσωτερικό του κυττάρου.

Η **πρωτογενής ενεργός μεταφορά** διαμεσολαβείται από πρωτεΐνες που ονομάζονται πρωτογενείς ενεργοί φορείς. Αυτοί χρησιμοποιούν την ενέργεια που είναι διαθέσιμη στο εσωτερικό του κυττάρου με τη μορφή ATP για τη μετακίνηση μίας ουσίας αντίθετα προς τη διαβάθμιση συγκέντρωσης,



Εικόνα 3.13 Λειτουργία μεταφορέων ABC. Εδώ απεικονίζεται ένας μεταφορέας που συνεργάζεται με μία πρωτεΐνη πρόσδεσης μεταφερόμενου μορίου η οποία βρίσκεται ελεύθερη στο περιπίλασμα. Άλλες πρωτεΐνες πρόσδεσης μεταφερόμενου μορίου σχετίζονται με την πλασματική μεμβράνη, διατηρώντας πάντα τη σχέση τους με το μεταφερόμενο μόριο, ή όντας ακόμη και συζευγμένες με αυτό.

χωρίς την τροποποίησή της. Οι πρωτογενείς ενεργοί μεταφορείς είναι **μονομεταφορείς**, μεταφέρουν δηλαδή μόνο ένα συγκεκριμένο μόριο μέσω της μεμβράνης (Εικόνα 3.12). Οι **μεταφορείς κασέτας δέσμευσης ATP (ABC μεταφορείς ATP)**, ιδίως αυτοί που χρησιμοποιούνται για την εισαγωγή ουσιών στο εσωτερικό του κυττάρου, θεωρούνται σημαντικοί πρωτογενείς ενεργοί φορείς. Άλλοι ABC μεταφορείς, και συγκεκριμένα πρωτεΐνες, χρησιμοποιούνται για την εξαγωγή ουσιών. Αυτοί οι εξαγωγείς περιγράφονται στο Κεφάλαιο 13.

► Ωρίμανση και έκκριση πρωτεϊνών (Ενότητα 13.8)

Οι περισσότεροι μεταφορείς ABC αποτελούνται από δύο υδρόφοβες περιοχές που παρεμβάλλονται στη μεμβράνη και φέρουν δύο θέσεις πρόσδεσης ATP στην εσωτερική (κυτταροπλασματική) τους πλευρά (Εικόνα 3.13). Οι συγκεκριμένες περιοχές που σχηματίζουν έναν πόρο διαμέσου του τοιχώματος της μεμβράνης, ενώ οι θέσεις πρόσδεσης ATP δεσμεύουν και υδρολύουν το ATP για να ενεργοποιήσουν τη μεταφορά. Η διέλευση από τον πόρο διαμεσολαβείται από πρωτεΐνες δέσμευσης του μεταφερόμενου μορίου τις οποίες διαθέτουν οι περισσότεροι μεταφορείς ABC.

Η **δευρογενής ενεργός μεταφορά** αξιοποιεί το δυναμικό ενέργειας που δημιουργείται λόγω της διαφοράς συγκέντρωσης ιόντων στις δύο πλευρές της μεμβράνης για τη μεταφορά ουσιών χωρίς την τροποποίησή τους. Οι δευτερογενείς ενεργοί μεταφορείς είναι συμμεταφορείς (Εικόνα 3.12), μεταφέρουν δηλαδή δύο ουσίες ταυτόχρονα, ένα ιόν του οποίου η δίοδος διενεργείται λόγω διαφοράς συγκέντρωσης και μία ουσία που μεταφέρεται αξιοποιώντας αυτό το δυναμικό ενέργειας. Όταν η μεταφορά γίνεται προς την ίδια κατεύθυνση ονομάζεται **συμμεταφορά**, ενώ όταν γίνεται προς διαφορετικές κατευθύνσεις ονομάζεται **αντιμεταφορά**.

Η διαφορά της συγκέντρωσης ιόντων που αξιοποιούν οι δευτερογενείς ενεργοί μεταφορείς προκύπτει κυρίως με τρεις τρόπους. Ο πρώτος είναι η μεταβολική δραστηριότητα του βακτηρίου, στο πλαίσιο της οποίας η μεταφορά ηλεκτρονίων διαμέσου της μεμβράνης έχει ως αποτέλεσμα τη διαμόρφωση ενός δυναμικού λόγω της μεγαλύτερης συγκέντρωσης πρωτονίων στο περιβάλλον του βακτηρίου σε σχέση με το εσωτερικό του. Η διαφορά συγκέντρωσης πρωτονίων αξιοποιείται για την επιτέλεση συγκεκριμένων κυτταρικών λειτουργιών, συμπεριλαμβανομένης της δευτερογενούς ενεργού μεταφοράς. Ορισμένα βακτήρια αξιοποιούν έναν άλλον μηχανισμό για να επιτύχουν διαβάθμιση της συγκέντρωσης ηλεκτρονίων εκατέρωθεν της μεμβράνης, στο πλαίσιο του οποίου ένα ένζυμο που ονομάζεται ATPάση τύπου-V, υδρολύει το ATP και χρησιμοποιεί την ενέργεια που απελευθερώνεται για τη δημιουργία διαφοράς συγκέντρωσης πρωτονίων ή ιόντων νατρίου. Τέλος, η διαφορά συγκέντρωσης πρωτονίων μπορεί να αξιοποιηθεί για να επιτευχθεί διαφορά συγκέντρωσης ιόντων, όπως είναι για παράδειγμα τα ιόντα νατρίου. Στο πλαίσιο αυτής της διαδικασίας απαιτείται ένας αντιμεταφορέας, ο οποίος εισάγει πρωτόνια στο εσωτερικό του κυττάρου, καθώς ιόντα νατρίου μετακινούνται προς το εξωτερικό του. Αυτή η διαφορά συγκέντρωσης ιόντων νατρίου μπορεί να αξιοποιηθεί για την πρόσληψη θρεπτικών συστατικών μέσω συμμεταφοράς. ► Η μεταφορά ηλεκτρονίων και η οξειδωτική φωσφορυλίωση (βήμα 3) παράγουν το περισσότερο ATP (Ενότητα 11.6)

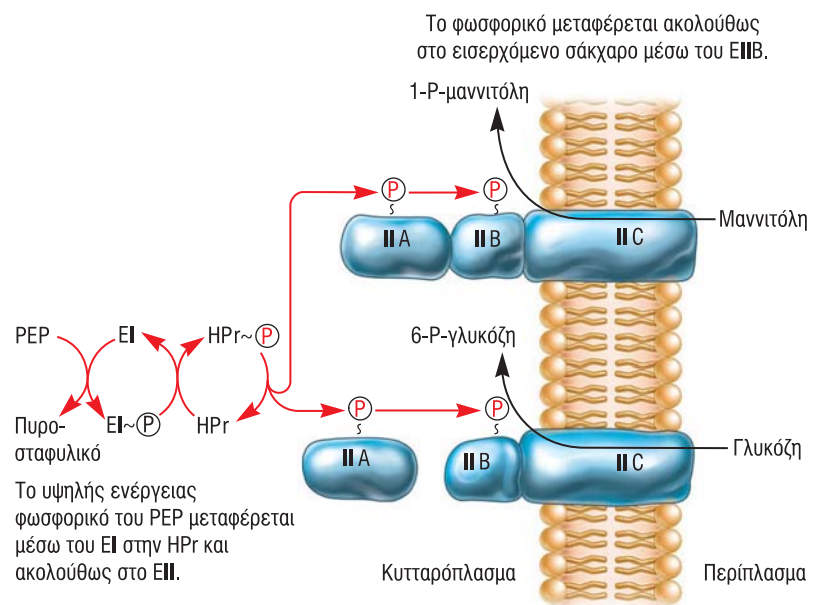
Η περμεάση της λακτόζης της *E. coli* είναι ένας πολύ καλά μελετημένος συμμεταφορέας δευτερογενούς ενεργού μεταφοράς. Είναι μία πρωτεΐνη που διαμεσολαβεί την είσοδο ενός μορίου λακτόζης, παράλληλα με τη μετακίνηση ενός πρωτονίου στο εσωτερικό του κυττάρου. Η διέλευση του πρωτονίου στο εσωτερικό του κυττάρου ωθείται από τη φθίνουσα διαβάθμιση συγκέντρωσης, ενώ η ενέργεια που παράγεται στο πλαίσιο αυτής της διαδικασίας αξιοποιείται για τη μεταφορά του άλλου μορίου. Από μελέτες διάθλασης ακτινών Χ προκύπτει ότι πρωτεΐνη φορέας λαμβάνει δύο διαμορφώσεις, η μία με προσανατολισμό το κύτταρο και η άλλη με αντίθετο προσανατολισμό. Όταν η λακτόζη και ένα πρωτόνιο δεσμεύονται σε διαφορετικές θέσεις επί της διαμόρφωσης με προσανατολισμό το εξωτερικό του κυττάρου, η πρωτεΐνη φορέας υιοθετεί την αντίθετη διαμόρφωση με αποτέλεσμα το σάκχαρο και το πρωτόνιο να απελευθερώνονται στο κυτταρόπλασμα.

Όπως προκύπτει από τη μελέτη της *E. coli*, τα βακτήρια συνήθως έχουν περισσότερα από ένα σύστημα μεταφοράς για το ίδιο θρεπτικό συστατικό. Η *E. coli* έχει τουλάχιστον πέντε συστήματα μεταφοράς για τη γαλακτόζη (σάκχαρο), από τρία συστήματα μεταφοράς για τη γλουταμίνη και τη λευκίνη (αμινοξέα), και δύο σύμπλοκα για τη μεταφορά νατρίου. Τα διαφορετικά συστήματα μεταφοράς μίας συγκεκριμένης ουσίας διαφέρουν ως προς την πηγή ενέργειας, τη χημική του συγγένεια προς τη μεταφερόμενη ουσία, και τη μέθοδο ρύθμισή τους. Αυτή η ποικιλία προσδίδει στο βακτήριο ένα επιπλέον ανταγωνιστικό πλεονέκτημα σε ένα δυναμικά μεταβαλλόμενο περιβάλλον.

Ομαδική μετατόπιση

Το ιδιαίτερο χαρακτηριστικό της **ομαδικής μετατόπισης** είναι πως το μεταφερόμενο μόριο τροποποιείται χημικά κατά την εισαγωγή του στο κύτταρο. Το πιο γνωστό σύστημα ομαδικής μετατόπισης είναι το **σύστημα φωσφοτρανσφεράσης** (phosphotransferase system, **PTS**), το οποίο βασίζεται στη χρήση του **φωσφοενολοπυροσταφυλικού οξέος** (phosphoenolpyruvate, **PEP**) και απαντά σε πολλά βακτήρια. Το PTS μεταφέρει ποικιλία σακχάρων που κατά τη διεξαγωγή της διαδικασίας μεταφοράς τους φωσφορυλιώνονται μέσω του PEP, το οποίο χρησιμοποιείται ως δότης φωσφορικών. Το PEP είναι μόριο υψηλής ενέργειας που μπορεί να αξιοποιηθεί και για τη σύνθεση του ενεργειακού νομίσιματος του κυττάρου, του ATP. Ωστόσο στο πλαίσιο του PTS, η ενέργεια του PEP αξιοποιείται άμεσα για την πρόσληψη σακχάρων και δεν είναι διαθέσιμο για τη σύνθεση ATP. ▶ *ATP: Το κύριο ενεργειακό νόμισμα των κυττάρων (Ενότητα 10.2)*

Η μεταφορά φωσφορικού από το PEP στο μόριο που εισέρχεται στο κύτταρο είναι ένα τυπικό παράδειγμα **συστήματος φωσφομεταφοράς** και διαμεσολαβείται από πολλές πρωτεΐνες. Στην *E. coli* και τη *Salmonella*, το PTS αποτελείται από δύο ένζυμα και μία θερμοσταθερή πρωτεΐνη χαμηλού μοριακού βάρους (Heat-stable protein, HPr). Ένα φωσφορικό μεταφέρεται από το PEP στο ένζυμο II με τη βοήθεια του ενζύμου I και της HPr (**Εικόνα 3.14**), και ακολού-



Εικόνα 3.14 Ομαδική μετατόπιση: PTS βακτηριακή μεταφορά. Απεικονίζονται δύο παραδείγματα του συστήματος φωσφοτρανσφεράσης (PTS). Το σύστημα συνίσταται από τα ακόλουθα στοιχεία: φωσφοενολοπυροσταφυλικό (PEP) οξύ, ένζυμο I (EI), θερμοσταθερή πρωτεΐνη χαμηλού μοριακού βάρους (HPr), και ένζυμο II (EII). Το EIIA είναι προσδεμένο στο EII B του συστήματος μεταφοράς μαννιτόλης, το οποίο είναι διακριτό από το EII B του συστήματος μεταφοράς γλυκόζης.

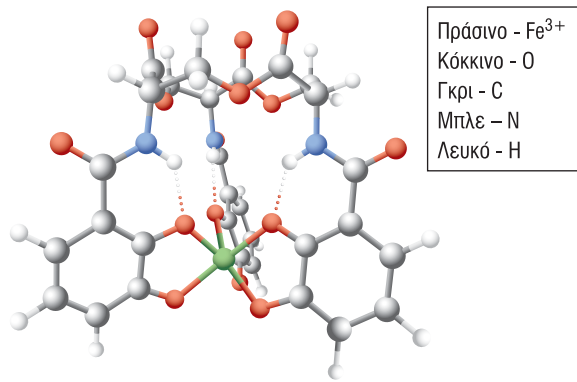
θως φωσφορυλιώνει το μόριο σακχάρου καθώς αυτό μεταφέρεται διαμέσου της μεμβράνης. Υπάρχουν πολλά διαφορετικά PTS που το καθένα μεταφέρει συγκεκριμένα σάκχαρα. Αυτό προϋποθέτει ειδικότητα που εξασφαλίζεται από τα διάφορα είδη του ενζύμου II, ενώ το ένζυμο I και η HPr είναι τα ίδια σε όλα τα βακτηριακά PTS. ▶ *Τα ένζυμα και τα ριβοένζυμα επιταχύνουν τις χημικές αντιδράσεις (Ενότητα 10.6)*

Τα PTS είναι ευρέως διαδεδομένα στα βακτήρια, κυρίως στα προαιρετικά αερόβια (βακτήρια που αναπτύσσονται παρουσία ή απουσία O_2). PTS διαθέτουν και κάποια υποχρεωτικά αναερόβια βακτήρια (π.χ. *Clostridium* spp.), αλλά όχι τα υποχρεωτικά αερόβια. Πολλοί υδατάνθρακες μεταφέρονται με PTS. Η *E. coli* προσλαμβάνει γλυκόζη, φρουκτόζη, μαννιτόλη, σουκρόζη, *N*-ακετυλογλυκοζαμίνη, κυτταρίνη, και άλλους υδατάνθρακες με ομαδική μετατόπιση.

Πρόσληψη σιδήρου

Σχεδόν όλοι οι μικροοργανισμοί έχουν ανάγκη σιδήρου για τη δόμηση των μορίων που είναι σημαντικά για την παραγωγή ενέργειας (π.χ. κυτοχρώματα), καθώς και για τη λειτουργία πολλών ενζύμων. Η πρόσληψη σιδήρου είναι αρκετά δύσκολη επειδή ο τρισθενής σίδηρος (Fe^{3+}) και τα παράγωγά του είναι εξαιρετικά αδιάλυτα, με αποτέλεσμα η ποσότητα σιδήρου που παραμένει διαθέσιμη για μεταφορά να είναι ελάχιστη. Πολλά βακτήρια ξεπερνούν αυτή τη δυσκολία εκκρίνοντας **σιδηροφόρες ουσίες**, δηλαδή οργανικά μόρια χαμηλού μοριακού βάρους που δεσμεύουν τον τρισθενή σίδηρο και τον διαθέτουν στο κύτταρο (**Εικόνα 3.15**). ▶ *Αλυσίδες μεταφοράς ηλεκτρονίων: ζεύγη διαδοχικών οξειδοαναγωγικών αντιδράσεων (Ενότητα 10.4)*

Οι μικροοργανισμοί συνθέτουν σιδηροφόρες ουσίες όταν η περιεκτικότητα του θρεπτικού τους υποστρώματος σε σίδηρο είναι πολύ χαμηλή. Μόλις το σύμπλεγμα σιδή-



Εικόνα 3.15 Εντεροβακτήνη: μία σιδηροφόρος ουσία που παράγεται από την *E. coli*. Μοντέλο σφαιρών και ράβδων της εντεροβακτηίνης σε σύμπλοκο με Fe³⁺.

ρου-σιδηροφόρου προσεγγίσει την επιφάνεια του κυττάρου, προσδένεται σε έναν ειδικό πρωτεϊνικό υποδοχέα με αποτέλεσμα είτε την αποδέσμευση του σιδήρου και την εισαγωγή του αυτόνομα στο κύτταρο, είτε τη δίοδό του μαζί με όλο το σύμπλεγμα σιδήρου-σιδηροφόρου, διαδικασία που διαμεσολαβείται από έναν μεταφορέα ABC. Δεδομένης της μεγάλης σημασίας του σιδήρου για τα μικρόβια, αυτά διαθέτουν περισσότερες από μία οδούς πρόσληψης σιδήρου ώστε να εξασφαλίζεται επαρκής προμήθεια.

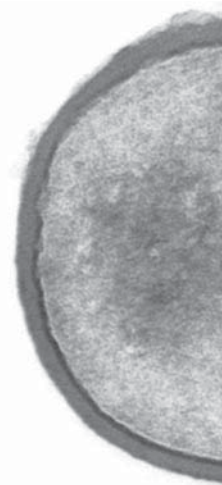
ΕΛΕΓΧΟΣ ΚΑΤΑΝΟΗΣΗΣ

1. Καταγράψτε τις λειτουργίες των βακτηριακών πλασματικών μεμβρανών. Γιατί πρέπει οι βακτηριακές πλασματικές τους μεμβράνες να είναι σε θέση να διεξάγουν περισσότερες λειτουργίες από αυτές των ευκαρυωτικών κυττάρων;
2. Αποτυπώστε σε σχήμα και περιγράψτε το μοντέλο του ρευστού μωσαϊκού των κυτταρικών μεμβρανών.
3. Με ποια κριτήρια διακρίνονται τα στοιχεία σε μακροστοιχεία και ιχνοστοιχεία;
4. Περιγράψτε την υποβοηθούμενη διάχυση, την πρωτογενή και τη δευτερογενή ενεργό μεταφορά, καθώς και την ομαδική μετατόπιση με βάση τα ιδιαίτερα χαρακτηριστικά τους. Ποιο πλεονέκτημα προσδίδει σε ένα βακτήριο η ενεργός μεταφορά σε σύγκριση με την υποβοηθούμενη διάχυση;
5. Τι είναι ο μονομεταφορέας, ο συμμεταφορέας και ο αντιμεταφορέας;
6. Τι είναι και γιατί είναι σημαντικές τα σιδηροφόρες ουσίες;

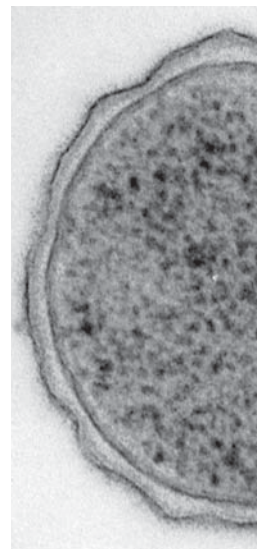
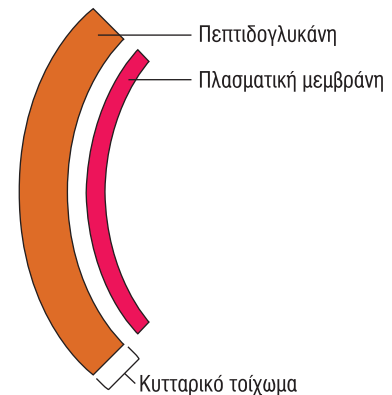
3.4 Υπάρχουν δύο κυρίως τύποι βακτηριακού κυτταρικού τοιχώματος

Αφού μελετήσετε αυτήν την ενότητα, θα είστε σε θέση να:

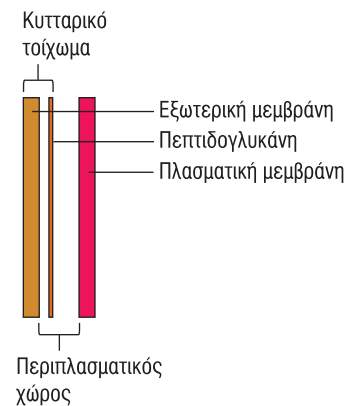
- α. Περιγράψετε τη δομή της πεπτιδογλυκάνης.
- β. Συγκρίνετε και αντιπαραθέσετε το κυτταρικό τοίχωμα των τυπικών θετικών και αρνητικών κατά Gram βακτηρίων.
- γ. Συσχετίσετε τη δομή του βακτηριακού κυτταρικού τοιχώματος με την ικανότητά του να απορροφά και να συγκρατεί τις χρωστικές που χρησιμοποιούνται στη χρώση Gram.



Ο κυτταρικός φάκελος ενός τυπικού θετικού κατά Gram βακτηρίου



Ο κυτταρικός φάκελος ενός τυπικού αρνητικού κατά Gram βακτηρίου



©Egbert Hoiczyk

Εικόνα 3.16 Κυτταρικοί φάκελοι τυπικών θετικών και αρνητικών κατά Gram βακτηρίων. Ο κυτταρικός φάκελος αποτελείται από την πλασματική μεμβράνη και τα στρώματα (π.χ. κυτταρικό τοίχωμα) που βρίσκονται εξωτερικά της. Εδώ παρουσιάζεται μία απλουστευμένη απεικόνιση του κυτταρικού φακέλου αποτελούμενου μόνο από πλασματική μεμβράνη και κυτταρικό τοίχωμα. Το κυτταρικό τοίχωμα του *Staphylococcus aureus* (**επάνω**), που είναι ένα τυπικό θετικό κατά Gram βακτήριο, αποτελείται κυρίως από πεπτιδογλυκάνη. Ο *Mycobacterium xanthus* (**κάτω**) είναι αρνητικό κατά Gram βακτήριο και το κυτταρικό του τοίχωμα περιλαμβάνει ένα λεπτό στρώμα πεπτιδογλυκάνης, μία εξωτερική μεμβράνη και τον περιπλασματικό χώρο.

Το **κυτταρικό τοίχωμα** είναι ένα στρώμα που βρίσκεται εξωτερικά της πλασματικής μεμβράνης. Η συμβολή του στην επιβίωση του βακτηριακού κυττάρου είναι μεγάλη, δεδομένου ότι βοηθάει στη διατήρηση του σχήματός του ενώ παράλληλα το προστατεύει από ωσμωτική λύση και τοξικές ουσίες. Ειδικά στα παθογόνα βακτήρια, το κυτταρικό τοίχωμα συχνά συμβάλλει στη διαμόρφωση της παθογόνου ικανότητάς τους. Όσα βακτήρια στερούνται κυτταρικού τοιχώματος επιτελούν τις προαναφερθείσες λειτουργίες μέσω άλλων δομών που έχουν ανάλογη δράση. Η ικανότητα των βακτηρίων να συνθέτουν κυτταρικό τοίχωμα αποτελεί μία βιολογική διαδικασία, την ολοκλήρωση της οποίας παρεμποδίζουν συγκεκριμένα αντιβιοτικά. ► **Αντιβακτηριακά φάρμακα** (Ενότητα 9.4)