Bevezetés a prokarióták világába

Borsodi Andrea
Felföldi Tamás
Jáger Katalin
Makk Judit
Márialigeti Károly
Romsics Csaba
Tóth Erika
Bánfi Renáta
Pohner Zsuzsanna
Vajna Balázs

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Bevezetés a prokarióták világába

írta Borsodi Andrea, Felföldi Tamás, Jáger Katalin, Makk Judit, Márialigeti Károly, Romsics Csaba, Tóth Erika, Bánfi Renáta, Pohner Zsuzsanna, és Vajna Balázs
Szerkesztette:
Márialigeti Károly
Szerzői jog © 2013 Eötvös Loránd Tudományegyetem

E könyv kutatási és oktatási célokra szabadon használható. Bármilyen formában való sokszorosítása a jogtulajdonos írásos engedélyéhez kötött.

Készült a TÁMOP-4.1.2.A/1-11/1-2011-0073 számú, „E-learning természettudományos tartalomfejlesztés az ELTE TTK-n” című projekt keretében. Konzorciumvezető: Eötvös Loránd Tudományegyetem, konzorciumi tagok: ELTE TTK Hallgatói Alapítvány, ITStudy Hungary Számítástechnikai Oktató- és Kutatóközpont Kft.

Nemzeti Fejlesztési Ügynökség
www.ujszechenyiterv.gov.hu
06 40 638 638

MAGYARORSZÁG MEGÚJUL

ÚJ SZÉCHENYI TERV

A projekt az Európai Unió támogatásával, az Európai Szociális Alap társfinanszírozásával valósul meg.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Tartalom

1. Bevezetés 1
2. A prokarióták és eukarióták evolúciója, sokfélesége és rendszerezése 2
    2.1. Az élet megjelenése a Földön (Felföldi Tamás) 2
    2.2. A mikroorganizmusok világa és a bioszféra koevolúciója (Felföldi Tamás) 6
    2.3. A prokarióták és eukarióták univerzális törzsfája (Felföldi Tamás) 8
    2.4. A mikrobák rendszerezésének alapelvei (Felföldi Tamás) 11
    2.5. Konvencionális és molekuláris taxonómia, polifázikus taxonómia (Felföldi Tamás) 14
    2.6. A prokarióták biodiverzitása (Felföldi Tamás) 16
    2.7. A prokarióta (Bacteria, Archaea) és eukarióta (Eucarya) sejt összehasonlítása (Tóth Erika) 18
3. A baktériumok morfológiai tulajdonságaI 20
    3.1. A prokarióta sejt felépítése (Tóth Erika) 20
    3.2. A prokarióta sejtek mérete és alakja (Tóth Erika) 22
        3.2.1. Szabályos alakú baktériumok 23
        3.2.2. Szabálytalan alakú baktériumok 24
        3.2.3. Prokarióta életciklusok 25
    3.3. A citoplazmamembrán típusai, szerkezete és működése (Tóth Erika) 29
        3.3.1. A citoplazmamembrán felépítése 29
        3.3.2. A citoplazmamembrán funkciói és működése 32
    3.4. A prokarióták sejtfalszerkezeti típusai (Tóth Erika) 35
        3.4.1. A murein szerkezete, változatai 37
        3.4.2. A penicillin hatásmechanizmusa 40
        3.4.3. A Gram-pozitív sejtfal szerkezete 41
        3.4.4. A Gram-negatív sejtfal felépítése 42
        3.4.5. Az ősbaktériumok sejtfalszerkezeti típusai 44
    3.5. A baktériumok mozgása (Borsodi Andrea) 46
        3.5.1. A prokarióták csillójának felépítése és működése 46
        3.5.2. A bakteriális kemotaxis és szabályozása 51
        3.5.3. A prokarióták egyéb mozgási módjai 56
    3.6. A baktériumok felületi struktúrái: glikokalix, fimbria és pilus (Felföldi Tamás) 58
    3.7. A baktériumok nukleáris állománya (Felföldi Tamás) 59
    3.8. Citoplazmatikus zárványok, tartalék tápanyagok és gáz vezikulumok (Felföldi Tamás) 61
    3.9. Az endospóra képződése, szerepe és felépítése (Felföldi Tamás) 63
4. A baktériumok szaporodása és szaporodás gátlása 67
    4. 1. A baktériumok tenyésztése (Tóth Erika) 67
        4.1.1. Tenyésztéshez szükséges tápanyagok 68
        4.1.2. Táptalajok szilárdítása 70
    4. 2. Baktériumok növekedésének környezeti paraméterei (Tóth Erika) 72
        4.2.1. A hőmérséklet hatása a baktériumok szaporodására 72
        4.2.2. A pH hatása a baktériumok szaporodására 73
        4.2.3. Az oxigén koncentráció hatása a baktériumok szaporodására 75
        4.2.4. A vízpotenciál hatása a baktériumok szaporodására 76
        4.2.5. A nyomás hatása a baktériumok szaporodására 77
    4.3. A mikroorganizmusok fenntartása, tárolása (Tóth Erika) 77
        4.3.1. Az átoltás 77
        4.3.2. A szárítással történő tárolás 78
        4.3.3. Fagyasztással történő tárolás 78
        4.3.4. Liofilizálással történő tárolás 78
    4.4. Speciális tenyésztési technikák (Tóth Erika) 79
    4.5. A baktériumsejtek osztódása (Felföldi Tamás) 81
    4.6. A szaporodási görbe (Felföldi Tamás) 84
    4.7. A mikroorganizmusok folyamatos tenyésztése: kemosztát és turbidosztát (Felföldi Tamás) 86
    4.8. A szaporodás gátlása (sterilezés, fertőtlenítés) (Makk Judit) 87
        4.8.1. Sterilizálási eljárások 87
        4.8.2. Fertőtlenítés 90
5. A prokarióták energetikai anyagcseréjének alapjai (Márialigeti Károly) 93

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

5.1. Termodinamikai alapok 93
5.2. Elektron donorok és elektron akceptorok 99
5.3. Energiagazdag vegyületek és az energiaraktározás 103
6. A prokarióták jellemző anyagcseretípusai (Márialigeti Károly) 105
6.1. Az aktívan szaporodó sejt energiaigényének fedezése 105
6.2. A kemotróf anyagcsere változatai 108
6.3. A fototróf anyagcsere változatai 109
6.4. A felépítő anyagcsere szénforrása 110
6.5. Baktériumok több „üzemmódban” 111
7. Alapvető szervesanyag felépítési és lebontási folyamatok a prokariótákban 113
7.1. Anabolikus folyamatok (Borsodi Andrea, Tóth Erika) 113
7.1.1. Autotróf szén-dioxid fixációs mechanizmusok 113
7.1.2. Metilotróf baktériumok szervesanyag előállítása 119
7.1.3. Nitrogén fixáció 120
7.1.4. A murein bioszintézise 125
7.2. Katabolikus folyamatok (Jáger Katalin) 126
7.2.1. Szénhidrátok lebontása 127
7.2.2. A zsírok és fehérjék lebontása 156
7.3. Intermedier anyagcsere folyamatok (Jáger Katalin) 164
7.3.1. A Szent-Györgyi – Krebs ciklus (citromsav ciklus) 165
7.3.2. A glioxalát ciklus 168
8. A prokarióták változatos energiatermelése 171
8.1. Kemoorganotróf anyagcsere 171
8.1.1. Erjesztési folyamatok (Jáger Katalin) 171
8.2. Kemolitotróf anyagcsere (Borsodi Andrea) 196
8.2.1. Aerob hidrogénoxidáció 199
8.2.2. Kénvegyületek és az elemi kén oxidációja 200
8.2.3. A vas oxidációja 202
8.2.4. Nitrifikáció 204
8.2.5. Anaerob ammóniaoxidáció 206
8.3. Fototróf anyagcsere (Makk Judit) 209
8.3.1. Az anoxikus fototróf anyagcsere 218
8.3.3. A halofil ősbaktériumok fényhasznosítása 225
8.3.4. A fényhasznosítás különleges esetei 226
9. Az elemek biogeokémiai körforgalma 228
9.1. A szén körforgalma (Tóth Erika) 228
9.1.1. A szén előfordulása a Földön 228
9.1.2. A fosszilizáció folyamata 230
9.1.3. A szén és szerepe a bioszférában 231
9.1.4. A metán ciklus 234
9.2. A nitrogén körforgalma (Borsodi Andrea) 236
9.2.1. A biológiai nitrogén körforgalom folyamatai 236
9.2.2. A nitrogén körforgalom jelentősége 243
9.3. A kén körforgalma (Makk Judit) 244
9.4. A foszfor körforgalma (Tóth Erika) 250
9.5. A vas és a mangán körforgalma (Makk Judit) 252
9.5.1. A vas körforgalom 252
9.5.2. Mangán körforgalom 257
9.6. Egyéb biológiai szempontból fontos elemek körforgalma (Makk Judit) 259
9.6.1. A higany biogeokémiai ciklusa 259
9.6.2. Az arzén biogeokémiai ciklusa 262
9.6.3. Az urán biogeokémiai ciklusa 263
10. Az elemkörforgalmakban résztvevő fontosabb prokarióta csoportok 266
10.1. A szerves anyagok aerob lebontásában résztvevő baktériumok (Márialigeti Károly) 266
10.2. A szerves anyagok anaerob lebontásában résztvevő baktériumok (Márialigeti Károly) 271
10.3. Metilotróf és metanotróf baktériumok (Tóth Erika) 273
10.3.1. A metilotróf/metanotróf baktériumok általános jellemzése 273
10.3.2. A metilotróf/metanotróf baktériumok biokémiája 274

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

10.3.3. A metilotróf/metanotróf baktériumok filogenetikája, taxonómiája 277
10.3.4. A metilotróf/metanotróf baktériumok előfordulása 280
10.3.5. A metilotróf/ metanotróf baktériumok tenyésztése 281
10.3.6. A metilotróf/metanotróf baktériumok ipari jelentősége 281
10.3.7. Fakultatív metilotróf baktériumok 282
10.3.8. Metilotróf élesztők 283
10.4. Nitrifikáló baktériumok (Borsodi Andrea) 283
10.5. Anaerob ammóniaoxidáló baktériumok (Borsodi Andrea) 285
10.6. Szulfát- és kénredukáló baktériumok (Makk Judit) 286
10.6.1. Szulfátredukáló baktériumok 286
10.6.2. Kénredukáló baktériumok 291
10.7. Kénoxidáló baktériumok (Borsodi Andrea) 293
10.8. Vasoxidáló baktériumok (Makk Judit) 296
10.9. Aerob hidrogénoxidáló baktériumok (Borsodi Andrea) 304
10.10. Zöld nemkén baktériumok (Makk Judit) 305
10.11. Zöld kénbaktériumok (Makk Judit) 307
10. 12. Bíbor fototróf baktériumok (Makk Judit) 309
10.12. 1. Bíbor kénbaktériumok 310
10.12.2. Bíbor nemkén baktériumok 315
10.13. Heliobaktériumok (Makk Judit) 319
10.14. Aerob anoxikus fototróf baktériumok (Makk Judit) 320
10.15. Cianobaktériumok (Makk Judit) 323
10.15.1. A cianobaktériumok sejtfelépítése 323
10.15.2. A cianobaktériumok élettani tulajdonságai 326
10.15.3. A cianobaktériumok előfordulása 327
10.15.4. A cianobaktériumok rendszerezése 331
10.15.5. Prochloron, Prochlorococcus, Prochlorothrix 332
10.15.6. Klorofill-d és f tartalmú cianobaktériumok 332
10.16. Metanogén ősbaktériumok (Tóth Erika) 333
10.16.1. A metanogén baktériumok általános jellemvonásai 333
10.16.2. A metanogén baktériumok izolálása, azonosítása 334
10.16.3. A metanogén baktériumok főbb anyagcsere típusai 336
10.16.5. A metanogén baktériumok molekuláris biológiája 339
10.16.6. A metanogén baktériumok ipari jelentősége 340
10.17. Extrém halofil ősbaktériumok (Borsodi Andrea) 341
10.18. Hipertermofil baktériumok (Felföldi Tamás) 343
10.19. Alkalofil baktériumok (Borsodi Andrea) 347
11. A prokarióta nemzetségek rendszertani besorolása a Bergey's manual of systematic bacteriology 2-5 kiadása alapján 350
12. Kislexikon (Borsodi Andrea, Felföldi Tamás, Jáger Katalin, Makk Judit, Márialigeti Károly, Tóth Erika) 417
13. Tesztfeladatok (Felföldi Tamás, Romsics Csaba) 424
14. Irodalomjegyzék 577
15. Ábrajegyzék (Bánfi Renáta, Pohner Zsuzsanna, Vajna Balázs) 590

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1. fejezet - Bevezetés

A közismert latin mondás szerint: „Gutta cavat lapidem, non vi, sed saepe cadendo”. Magyar tükörfordításban: „Kivájja a követ a vízcsepp, nem erejével, hanem gyakori esésével”. A víznek a bámulatra méltó molekulaszerkezete, helyzeti energiájából származó munkavégző képessége csakúgy közrejátszik a kő kivájásában, mint a vizek mikrobiális „szennyezettsége”. Még a „legtisztább” természetes víz is sejtek tízezreit tartalmazza milliliterenként. A mikróbák Földünk minden helyét „belakták”, mindenütt megtalálhatók a természetben, ahol a cseppfolyós víz akár pár percig előfordul egy nap során. Talán csak a 140 °C hőmérsékletet meghaladó cseppfolyós vizet tartalmazó környezetek jelentenek kivételt (és még néhány különlegesen szélsőséges természeti környezet). Az ember által létrehozott rendszerekben is komoly kihívást jelent a mikróbáktól, a mikrobiális aktivitásoktól való „megszabadulás”. A mikroorganizmusok kis mérete és a méretből is következő felfokozott anyagcsere aktivitásuk csak részben magyarázza általános előfordulásukat a legváltozatosabb környezetekben. A valódi magyarázatot anyagcseréjük, elsősorban energiatermelő folyamataik hihetetlen változatossága adja. A múlt század ’70-es éveitől a molekuláris biológiai eljárások fejlődése és az „omika” tudományok kialakulása tette lehetővé ennek a ma is már-már átláthatatlan „metabolikus diverzitásnak” a feltárását, a környezeti mikrobiológia robbanásszerű fejlődését. Az alapkutatási eredmények bővülése magával hozta az alkalmazott területek, elsősorban is a biotechnológia ugrásszerű fejlődését. Természetesen a molekuláris biológiai robbanás nem pusztán a mikrobiológia területén, hanem az élettudományok, a biológia egészének talán korábban sohasem tapasztalt előrehaladását hozta. Az élő szervezetek felépítésének a korábbinál sokkal mélyebb megértése és ezen keresztül működésük feltárása természetesen nyitotta meg a teret az ezekből építkező szintetikus biológia és rendszerbiológia új területeinek. Az elért kutatási eredmények az édenkerti ősi kísértést új köntösbe burkoltan hozzák elő. 2010-ben jelent meg az a közlemény, amelyben bejelentették, hogy a *Mycoplasma mycoides* 1,08 Mb méretű szintetikus genomját egy *Mycoplasma capricolum* törzsbe beültetve, működő szintetikus genomú *Mycoplasma mycoides* törzset nyertek. A cél pedig tervezetten összeállított genomú új mikróbák „teremtése”. Az ehhez hasonló eredmények alapján nem véletlenül jelenti ki egyre több kutató, hogy a természettudományokon belül a „biológia évszázadában” és a „mikrobiológia évtizedeiben” élünk.

Könyvünk szerkezete, felépítése a prokarióták világának megismerésében végbement hatalmas fejlődést arányaiban is tükrözi. Míg az első fejezetekben a prokariótáknak az élővilágban elfoglalt helyét és a prokarióta sejtszerkezetet, a fajokkal kapcsolatos alapvető ismereteket (tenyésztés stb.) viszonylag röviden ismertetjük, a könyv terjedelmének jóval nagyobb részét adja az anyagcsere bemutatása, ill. erre alapozva a prokariótáknak az elemek biogeokémiai körforgalmában betöltött szerepe, ill. változatos csoportjaik ismertetése. A prokariótáknak a bioszféra életének alakításában, Földünk „arculatának” formálásában betöltött alapvető szerepe és aktivitásaik hasznosíthatóságának tág terepe ugyanis erre a tudásra alapozva érthető meg. Jó szívvel ajánljuk mind az egyetemi hallgatóságnak, mind a prokarióták világában elmélyülni vágyó tanároknak - kutatóknak ezt a bevezetést, összefoglalást. Élve az elektronikus kiadás lehetőségével, a könyv fejezeteit az elkövetkező években az új eredmények alapján, vagy a jobb megérthetőség érdekében, ill. az esetlegesen felmerülő kritikák alapján javítani és cserélni fogjuk.

A fejezet legelején idézett latin mondás értelmét magyarul legjobban a „lassú víz partot mos” kifejezésünk közelíti meg. Nos, az ELTE TTK Biológiai Intézet Mikrobiológiai Tanszékének oktatóközössége régi tartozását törleszti a kézirat útra bocsátásával. A kézirat ugyanakkor a magyar nyelven megjelent mikrobiológiai munkák sorában új szemléletű anyaggal jelentkezik. Nem tagadhatjuk, hogy valamennyien - közvetlenül, vagy „második generációsan” - Szabó István Mihály professzor tanítványai vagyunk. Ő honosította meg azt a szemléletet hazánkban, amelynek eredménye most a prokarióták világába bevezető tankönyv lett.

Kedves Hallgatóink, Kollégáink: Tolle, lege! Reméljük haszonnal forgatható. Sok munkánk fekszik benne és nagyon sok kollégának vagyunk hálásak a biztatásért, segítségért, építő kritikáért.

Budapest, 2013 őszén.

Az ELTE Mikrobiológiai Tanszék közössége

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

2. fejezet - A prokarióták és eukarióták evolúciója, sokfélesége és rendszerezése

Földünk első élő szervezetei (prokarióta) mikroorganizmusok voltak, amelyek hosszú evolúciós folyamatok révén a bolygónkon jelenleg megfigyelhető komplex és változatos élőlények kialakulását tették lehetővé. Az évmilliárdok során a Földön alapvető fizikai és geológiai változások történtek, amelyekhez a különböző életformáknak nemcsak folyamatosan alkalmazkodniuk kellett, hanem döntő mértékben meg is változtatták a fennálló életkörülményeket, mígnem kialakult a bioszféra jelenlegi állapota. Az események miként jének kibontása és időbeli elhelyezése sok esetben mindmáig feltételezéseken nyugszik, mégis számos geológiai és molekuláris biológiai bizonyíték, analitikai kémiai és kísérletes biokémiai eredmény áll rendelkezése, amik segítik egy elfogadható és logikus kép megalkotását az élet kialakulásáról és jelenlegi sokféleségének létrejöttéről.

2.1. Az élet megjelenése a Földön (Felföldi Tamás)

Földünk mintegy 4,6-4,5 milliárd éve alakult ki a Napot körülvevő por- és gázfelhő anyagának fokozatos sűrűsödésével. A meteor becsapódások hatására, valamint a tömörödő anyagok radioaktív bomlásából származó energia-felszabadulás következtében ekkor a Föld izzó, olvadt állapotban volt. A gravitációs hatás pedig nemcsak a bolygó alakját szabta meg, hanem a sűrűség szerinti rétegződés alapjául is szolgált. Idővel a külső réteg lehűlt, és kialakult a felszínen a földkéreg, ami alatt a szintén szilárd, ásványos földköpeny és legbelül a fémes szerkezetű földmag található.

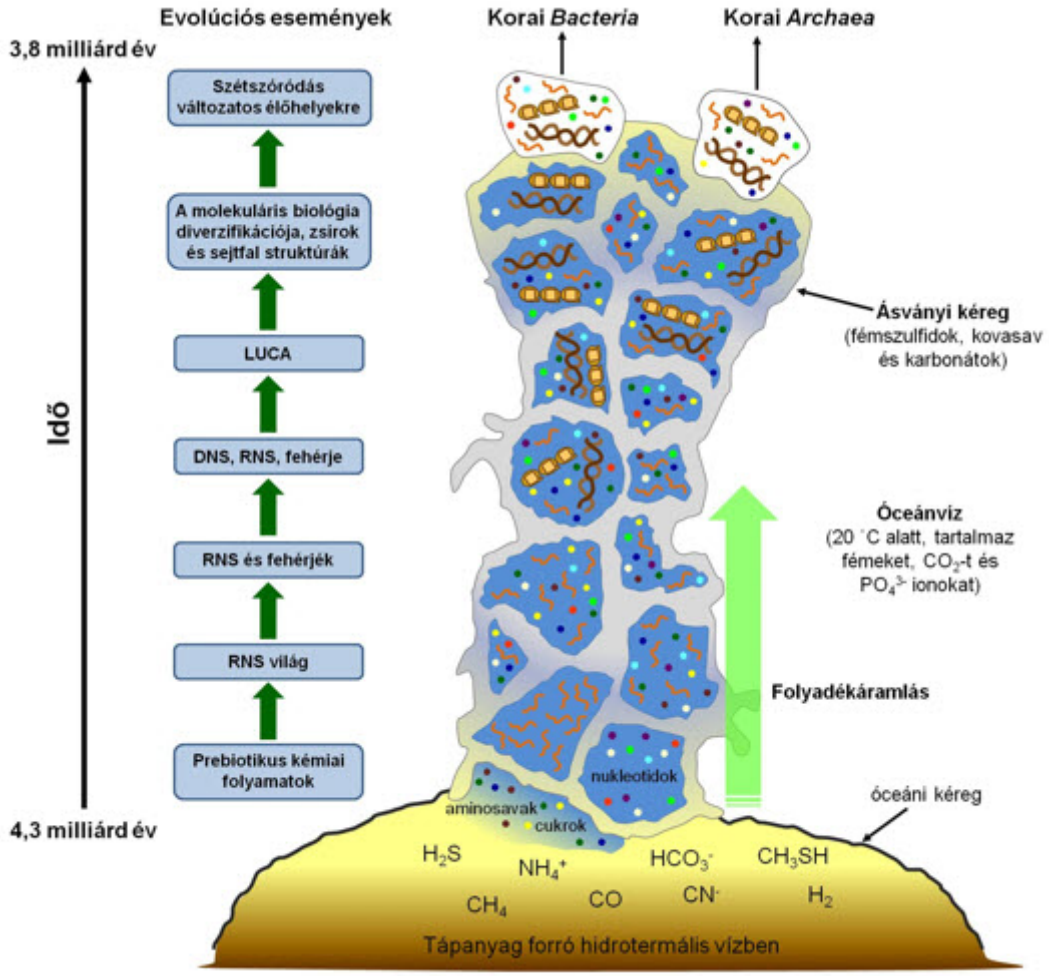
A legújabb vizsgálatok szerint a Föld felszíne sokkal hamarabb lehűlhetett, mint azt korábban gondolták és elképzelhető, hogy akár már 4,3 milliárd éve is megtalálható volt cseppfolyós víz bolygónkon, megteremtve ezáltal az élet kialakulásának alapközegét. A víz egy része a becsapódó jeges üstökösökből, másik része pedig vulkanikus kigőzölgésekből származott.

A meteor becsapódások fizikai hatásai, az intenzív hőmérséklet-változások, az erős ultraibolya sugárzás és a viharok által okozott erősen fluktuáló környezeti feltételek lehetetlenné tették az élet kialakulását a Föld felszínén lévő melegvizes tavacskákban és az óceánok felső rétegeiben. Annak ellenére sem tartják valószínűnek ezt, hogy laboratóriumi körülmények között már az 1950-es években sikerült Stanley Millernek kémiai úton az ősi légkörre jellemző szervetlen anyagok (metán, hidrogén, ammónia és víz) segítségével aminosavakat előállítani elektromos kisülések energiájával. Sokkal valószínűbb ezért, hogy a földi élet az óceánok mélyen, hidrotermális források közelében fejlődött ki, lényegesen stabilabb környezeti körülmények mellett. A víz egyébként könnyen hidrolizálhatta a kis koncentrációban jelen lévő, villámlások hatására szintetizálódott szerves anyagokat a felszínen. Az élet kialakulásához szükséges mennyiségű szerves molekulák porózus ásványi struktúrákban koncentrálódva (akár kémiai kötésekkel kapcsolódva) valószínűleg rendelkezésre álltak az óceánok mélyén.

A mélytengeri életkeletkezés elmélete részletesebben a következőkben vázolható fel (**2.1/1. ábra**). A feláramló forró 90-100°C-os víz a vastartalmú, oxidáltabb, hideg tengervízzel keveredve különböző ásványi anyagok (pirit, szilikátok, karbonátok, montmorillonit stb.) kiválásához vezetett. Az így keletkező halmok féligáteresztő zárványokat, porózus szerkezetű struktúrákat és gélszerű anyagokat tartalmazó képződmények lehettek. A vas- és magnézium-tartalmú szilikátok reakciója hidrogénnel és egyéb anyagokkal vezetett el az első szerves molekulák abiotikus szintéziséhez. Ezeknek az egyszerű szénhidrogén és zsírsav molekuláknak a szulfidos és más ásványokkal történő további kémiai reakciója aminosavak, oligopeptidek, cukrok és nitrogén tartalmú szerves bázisok kialakulását tették lehetővé. A montmorillonit a tengervízben található foszfátból képződött nukleotidok polimerizációját katalizálhatta, az RNS molekulák kialakulásának ezen formájára kísérletes bizonyítékok is rendelkezésre állnak. Vegyük észre, hogy a ma élő szervezetek enzimeinek aktív részében is a FeS és egyéb fémes anyagok sok esetben nagyon fontos szereppel rendelkeznek.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

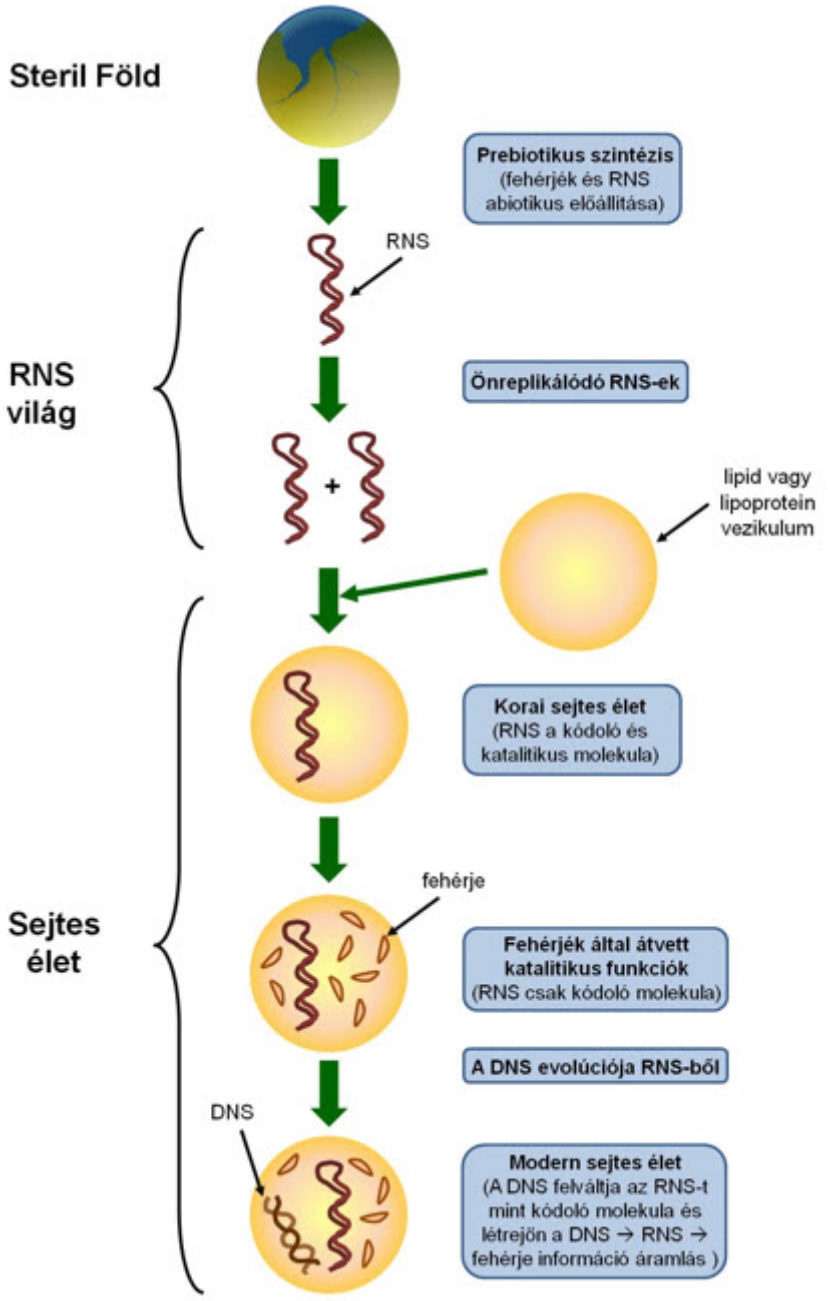
A kőzetekből feláramló H_2 és H_2S folyamatos redukáló erőt, és ezáltal energiát biztosított a prebiotikus kémiai reakciókhoz. Továbbá elképzelhető, hogy a vas-kén-alapú féligáteresztő, membrán-szerű képződmények két oldalán létrejövő redox- és pH-gradiens protonmozgató erőt is biztosíthott. Az élet kialakulásához szükséges szerves prekurzor molekulák az évmilliók során felhalmozódhattak, hiszen azt semmilyen élő szervezet nem használta el, így a sejtek építőkövei rendelkezésre álltak.



2.1/1. ábra. A földi élet kialakulásának lehetséges folyamata mélytengeri halmokhoz kapcsoltan

(LUCA, 'last universal common ancestor', utolsó univerzális közös ős)

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



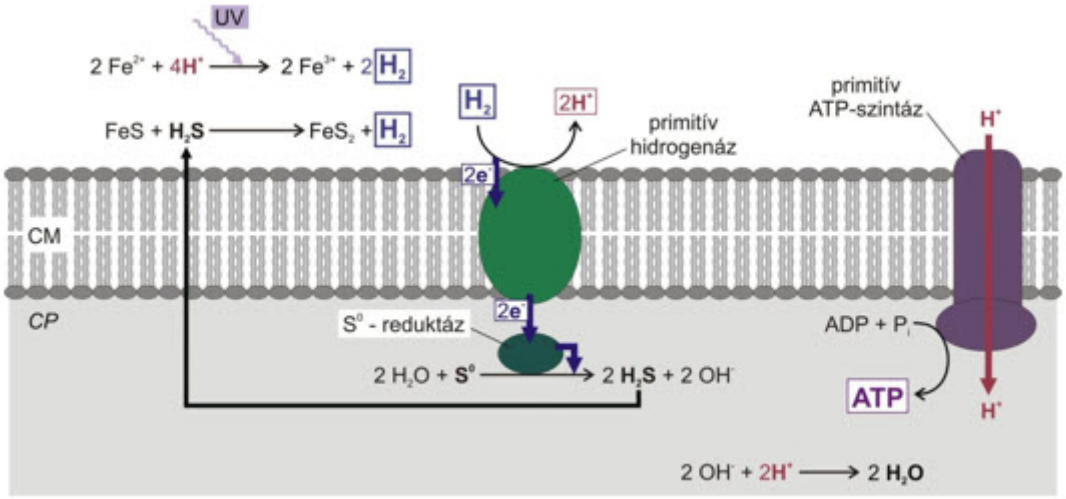
2.1/2. ábra. A földi élet kialakulásának elméleti lépései

A földi élet kialakulásának következő állomása az önreprodukcióra képes rendszerek létrejötte volt (**2.1/1. és 2.1/2. ábra**). Az erre vonatkozó egyik legnépszerűbb hipotézis az ún. „RNS világ” elmélete, amelynél az önmagukat megsokszorozó egységek RNS molekulák. Bár az RNS meglehetősen könnyen fragmentálódik, a gélszerű anyagokat is tartalmazó fentebb említett halmok hidegebb régióiban hosszabb ideig is épen maradhattak az egyedi molekulák. Az RNS-ek különböző egyszerű szerves molekulákat (nukleotidokat, aminosavakat, stb) képesek megkötni, ezért saját molekuláik szintézise mellett egyszerű fehérjék felépülését is segíthették, vagyis az enzimekhez hasonló katalitikus aktivitással rendelkezhettek (innen a ribonukleinsav és enzim szavak összevonásából származó ribozim elnevezés). Az így létrejövő és felhalmozódó különböző típusú fehérjék egy része a halmok felszínéhez kötődött, majd átvette az RNS-ek kémiai reakciókat katalizáló szerepét. Később az RNS-nél sokkal stabilabb DNS molekulák megjelenésével az RNS információt raktározó szerepe is háttérbe szorult, és kialakult a biológiai információ tárolásának és kifejeződésének hármas egysége, a DNS-RNS-fehérje molekuláris rendszer.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Egy másik nagyon fontos lépés a biokémiai folyamatokat térben körülhatároló lipidmembrán létrejötte volt. Fehérjemolekulák beágyazódásával a membránba ezek az apró vezikulumok féligáteresztővé váltak, lehetővé téve a különböző tápanyagok bejutását és anyagcseretermékek kijutását, továbbá az energiakonzerváló folyamatok (ATP szintézis) kialakulását. Ahhoz, hogy akár a jelenleg ismert legegyszerűbb élő rendszerben megtalálható bonyolult strukturális és funkcionális eszköztár összehangolt működése létrejöhessen, természetesen az itt vázolt lépések mellett a biokémiai reakciók hatékonyságának és sokféleségének folyamatos fejlődése és tökéletesedése is szükséges volt. A gének és operonok megkettőződésével, majd az ezekben bekövetkező evolúciós változások segítségével a fehérjék új funkciókat nyerhettek.

Érdekes kérdés, hogy milyen anyagcseretípus lehetett az, ami ezeknek az ősi sejteknek az energiaszükségletét és a sejtalkotók folyamatos megújítását lehetővé tette. Mivel oxigén nem állt rendelkezésre mindenképp anaerob anyagcseretípust feltételezhetünk. Szénanyagcsere tekintetében az autotrófia korai megjelenését kell valószínűsíteni, hiszen az abiotikus úton keletkező szerves vegyületek gyorsan kimerülő forrást jelentettek. Mindezt és a hidrotermális mélytengeri forrásokhoz kötődő élet kialakulásának elméletét alátámasztja, hogy az élővilág leszármazási viszonyait tükröző filogenetikai törzsfa legkorábbi elágazásain autotróf és hipertermofil nemzetségek találhatók (**2.2/2. ábra**). Továbbá, ezeken az ősi leágazásokon megtalálható mikroorganizmusok nagy része képes a molekuláris hidrogént elektrondonorként felhasználni. Mint azt korábban már említettük, az óceánokban a mélyről jövő feláramlások a H_2 és H_2S folyamatos és szinte kimeríthetetlen készletét biztosították. A hidrogén viszonylag kevés, membránhoz kapcsolódó enzim segítségével ATP szintézisére fordítható elemi kén (S_0) redukálása mellett (**2.1/3. ábra**). A kemolitotróf anyagcsere ezen ősi formája megteremtette az energetikai alapját a CO_2-ból történő szerves szén nagy mennyiségű előállításának, az így felhalmozódó szerves anyag pedig a kemoorganotróf prokarióták és egyéb anyagcsere utak diverzifikálódása felé nyitotta meg az utat.



2.1/3. ábra. A Földünkön megjelent legősibb sejtek energiaszerzésének lehetséges módja

(CM, citoplazmamembrán; CP, citoplazma)

A vas és kén valószínűsíthető meghatározó szerepe az élet kialakulásának helyén felveti az „RNS világ" elmélete mellett egy másik hipotézis lehetőségét is, az ún. „autokatalitikus anabolista" vagy más néven „FeS világ" világ elméletét. E szerint a vulkanikus környezetben található fémek segítségével (főként vas és nikkel) egyszénatomos molekulákból egyszerű szervetlen vegyületek keletkezhettek, majd a fémek szerves vegyületekhez kapcsolódásával a létrejövő molekulák nagyobb katalitikus aktivitással rendelkeztek, illetve egyre újabb reakciók lezajlását segíthették.

Kialakultak tehát a primitív sejtes formák, amelyek rendelkeztek a földi élet alapvető jellemzőivel: (1) a környezetüktől elhatárolt egységek, amelyek különböző anyagok felvételével, átalakításával és leadásával nyitott rendszerként kapcsolatban állnak a külvilággal (kompartmentalizáció és anyagcsere), (2) ezek az anyagok beépülnek a sejtekbe és új sejtek kialakulását teszik lehetővé (növekedés), (3) az sejtek működését kódoló információ biztosítja a változás lehetőségét és az adott környezeti feltételek mellett a legsikeresebb változatok szelektálódását és elszaporodását (evolúció).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

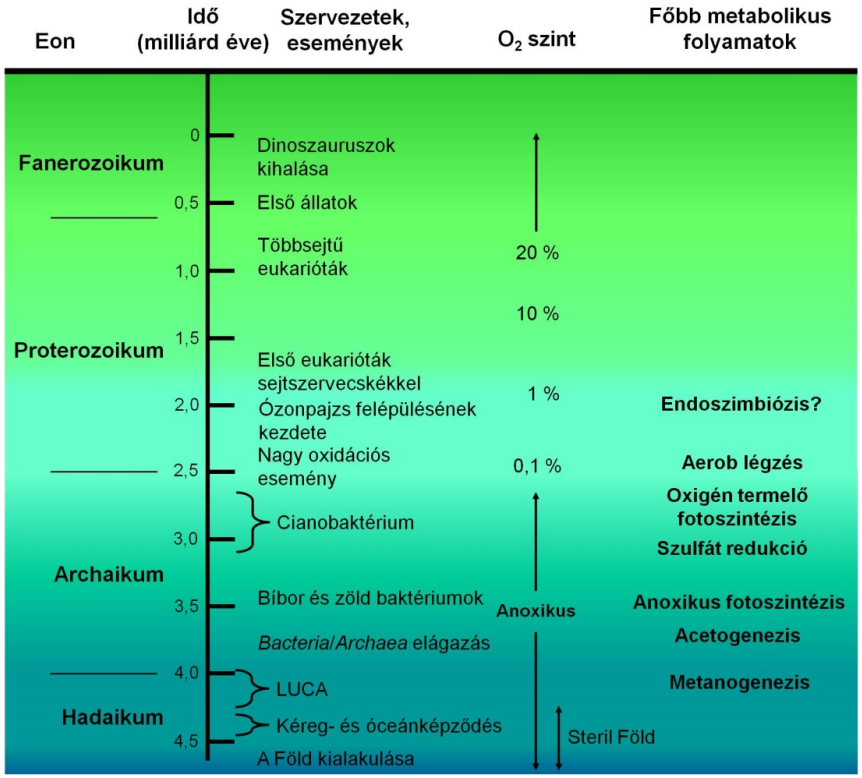
Az első életformák legrégebbi fosszilis maradványainak korát 3,5 milliárd évesnek becsülik. Ezek a mikrofosszíliák a mai prokariótákhoz hasonló, apró pálcika vagy gömb alakú sejtek megkövesedett lenyomatai. Az ősi mikroorganizmus maradványok különleges formái az ún. sztromatolitok, amik fonalas fototróf baktériumok és ásványi anyagok különböző rétegeinek fosszilizálódott, lamináris képződményei (folyamatosan növekvő sztromatolikkal napjainkban is találkozhatunk sekély tengerpartokon és termálvizes élőhelyeken). Ezek a mikrofosszíliák egyértelmű bizonyítékául szolgálnak annak, hogy az élet kialakulását követő egymilliárd éven belül már meglehetősen változatos formák voltak jelen Földünkön.

2.2. A mikroorganizmusok világa és a bioszféra koevolúciója (Felföldi Tamás)

Az egyszerű felépítésű ősi sejttípust az angol rövidítés alapján LUCA-nak is nevezik (’last universal common ancestor’, utolsó univerzális közös ős), tőle származtatható valamennyi élőlény a Földön. Az elméletek többsége a LUCA-t precelluláris genetikai komplexek keverékeként és nem egyetlen sejtként képzeli el. Valószínűleg a genetikai és anyagcsere jellegek intenzív keveredése jellemezte ezt az állapotot. A LUCA-t körülvevő membrán jellegének tekintetében különösen megoszlanak a vélemények, egyesek zsírsav alapú, mások viszont poliprén jellegű membránt valószínűsítenek, de születtek elképzelések egyéb, pl. e két típust ötvöző ősi membrán formákról is. Sőt a vezikulumokon kívüli, azok felszínéhez köthető primitív élettevékenységről is, ami végül a lipidgömböcskékbe záródással végződött. Mindenesetre a membránnal körülvett ősi sejtek ismételt osztódását és egybeolvadását követően létrejött a két eltérő molekuláris szerkezetű membránnal rendelkező alaptípus, amelyeknek leszármazottai jelenleg a prokarióta élővilág két doménjét (birodalmát) képviselik (**2.1/1. ábra**, **2.2/2. ábra**). A Bacteria és Archaea sejttípus kialakulásában vélhetőleg a fizikokémiai környezet különbözőségeihez történő alkalmazkodás is döntő szerepet játszott. A filogenetikai elkülönülés mellett természetesen az anyagcsere folyamatok sokféleségének kialakulása is lezajlott. A hosszú folyamat során a mikrobák bizonyos forrásokat kimerítettek, amik hatékonyabb és újabb anyagcsere utak létrejöttének mozgatórugói voltak. Az anyagcsere termékek és maga az osztódó sejtek tömege is új életterek kialakulását hozta magával, az előbbire kiváló példa az oxigéntermelő fotoszintézis megjelenése, hiszen az évmilliók során felhalmozódó molekuláris oxigén nemcsak bolygónk légkörének összetételét változtatta meg, hanem a Földi élet evolúciós folyamataira vonatkozólag is meghatározó jelentőséggel bírt.

A mikrobiális világ evolúciójának időbeli történéseit a következőek szerint valószínűsítik (**2.2/1. ábra**). A LUCA mintegy 4,3 milliárd évvel ezelőtt már létezhetett, a Bacteria és Archaea domének elkülönésére 3,8-3,7 milliárd éve kerülhetett sor. Mint azt korábban említettük ekkor a H_2 és CO_2 meghatározó szerepet töltött be az ősi mikrobák anyagcsere folyamataiban. A keletkező szerves anyagokat később más mikroszervezetek hasznosították szénforrásként vagy elektrondonorként, így pl. az acetát az ősi metanogének szubsztrátjaként szolgált. A fototrófia vélhetőleg a Bacteria doménen belül 3,3 milliárd évvel ezelőtt jelent meg, ekkor még anaerob fototrófiáról beszélhetünk, ahol a CO_2 redukciója H_2S segítségével történt a Nap kimeríthetetlen energiájának felhasználásával. Körülbelül 2,7-3 milliárd éve a H_2S helyett egy újabb, az óceánokban korlátlan mennyiségben rendelkezésre álló forrás, a vízmolekulák felhasználásával a cianobaktériumok az oxigéntermelő fotoszintézis folyamatát valósították meg. Az itt keletkező melléktermék, a molekuláris oxigén aztán később egy újabb anyagcseretípus megjelenését tette lehetővé, az aerob légzést.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



2.2/1. ábra. A földi élet evolúciójának mérföldkövei

(LUCA, 'last universal common ancestor', utolsó univerzális közös ős)

A keletkező oxigén kezdetben az óceánok vizében található nagy mennyiségű redukált vegyülettel reagált. Csak ennek a kémiai oxidációs folyamatnak a teljessé válását követően nyílt meg a lehetősége annak, hogy a cianobaktériumok által termelt oxigén felhalmozódjon a légkörben. Az oxigéntermelő fotoszintézis azonban egyensúlyba hozható az aerob légzéssel, ezért az oxigén felhalmozódásához a folyamat egyirányú eltolódására volt szükség a szerves anyag óceánok mélyére történő eltemetődésével. Arra, hogy elérje jelenlegi koncentrációját, mintegy 2 milliárd évet kellett várni a biológiai oxigéntermelés megjelenését követően, a légkör oxigéntartalmának 21%-ra emelkedése 800-600 millió évvel ezelőttre tehető.

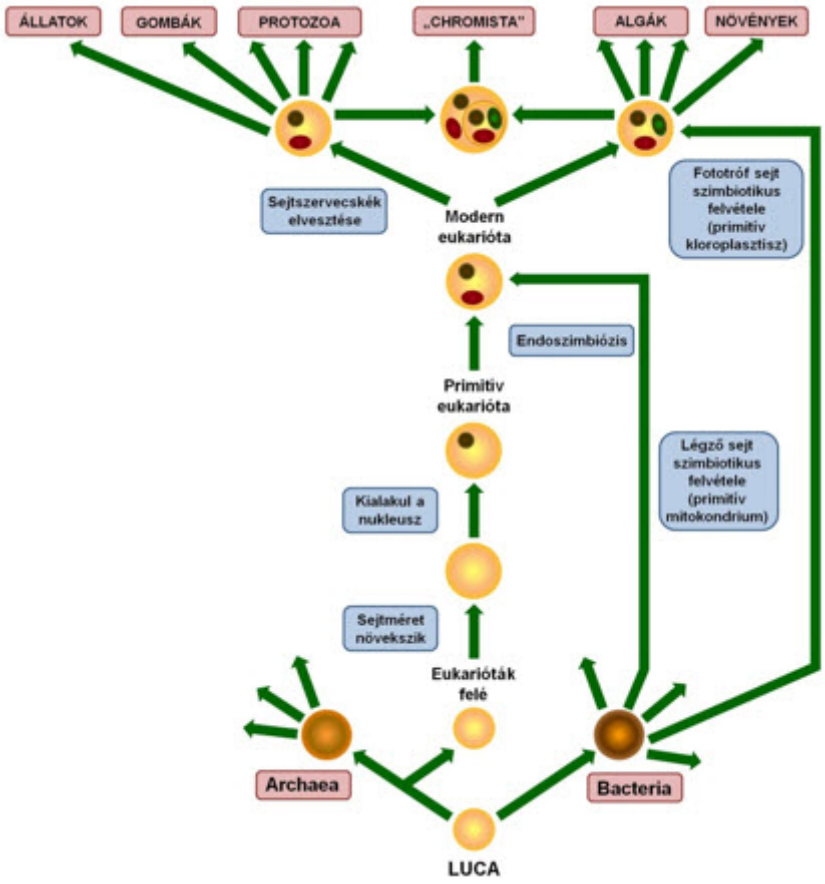
A nagy oxigenizációs esemény több szempontból is átformálta bolygónkat, beleértve természetesen az élettereket is. Egyrészt a redukált vegyületek oxigénnel történő oxidálásával elfogytak a legősibb mikroszervezetek életfolyamataihoz szükséges anyagok az óceánok és tengerek jelentős részéből, ráadásul ezeknek az élőlényeknek a számára az oxigén toxikus is volt, így elterjedésük visszaszorult az anoxikus élőhelyekre. Az anyagok oxidálása révén a kemolitotrófia újabb típusainak kialakulása vált lehetővé, mint például a nitrifikáció. Az oxigént elektron akceptorként használó légzés energetikai szempontból hatékonyabb anyagcseretípust jelentett a korábbi anaerob energianyerő folyamatokhoz képest. Az oxigén a sejten belül toxikus anyagokká, ún. reaktív oxigénformákká (szinglet oxigén, szuperoxid gyökök, hidrogén-peroxid) alakulhat, amik erősen károsítják a sejtet alkotó molekulákat, ezért az aerob sejteknek ki kellett fejleszteniük a toxikus oxigénformák eltávolításának módszereit is (pl. kataláz, peroxidáz, szuperoxid-dizmutáz enzimek által).

Másik nagyon fontos hatása a nagy mennyiségű légköri oxigén megjelenésének az ózonréteg kialakulása volt. A kétatomos molekuláris oxigén (O_2) UV sugárzás hatására háromatomos molekulává, ózonná (O_3) alakul. Ez a gáz a sztratoszférában felhalmozódva a Napból érkező UV sugárzás jelentős részének elnyeléséért felelős. Az UV sugárzás bizonyos tartománya DNS károsító hatású, ezért az ózonréteg védő szerepe lehetővé tette azt, hogy az élet a szárazföldek felszínét is meghódítsa, egy újabb hatalmas életteret véve birtokba ezáltal.

Az eddigiek során mindvégig prokarióta típusú életről esett szó, azonban körülbelül 2 milliárd évvel ezelőtt az eukarióta sejtek is megjelentek bolygónkon. A földi élet harmadik fő leszármazási vonalát képező Eukarya domén tagjai a két prokarióta csoport, a Bacteria és Archaea, képviselőivel ellentétben membránnal körülzárt sejtmaggal és autonóm sejtszervecskékkel (organellumokkal) rendelkeznek. A morfológiai, fiziológiai és genetikai hasonlóságok

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

alapján az eukarióta sejttípus létrejötte prokarióta ősök sejtjeinek „egyesülésével” magyarázható, amit az endoszimbiózis elmélete ír le (**2.2/2. ábra**). Az endoszimbiózis kialakulásának hajtóereje az oxigén toxikus hatásának elkerülése, kivédése mellett a nagyobb mennyiségű energia megtermelése is lehetett. Ez tette aztán lehetővé a prokarióta sejtméret (citoplazma térfogat) és a DNS állomány méretének növekedését is. A mai eukarióták mitokondriuma egy légző prokarióta sejt, míg a kloroplasztisz egy oxigéntermelő fotoszintézisre képes cianobaktérium sejt beépüléséből eredeztethető. Az organellumok prokarióta jellegei több szinten is egyértelműen tetten érhetőek: baktériumokra ható antibiotikumokkal gátolhatók, cirkuláris DNS-t tartalmaznak, prokariótákra jellemző méretű (70S) riboszómákkal rendelkeznek, 16S rRNS génjeik baktériumokkal rokoníthatók stb.



2.2/2. ábra. Az utolsó közös őstől a modern eukarióta sejttípusokig vezető valószínűsített evolúciós lépések

(LUCA, ’last universal common ancestor’, utolsó univerzális közös ős)

Létrejött tehát Földünkön a sejtes életnek a korábbinál sokkal komplexebb formája, az eukarióta sejttípus, ami aztán később lehetővé tette az olyan elképesztően komplex szervezetek kialakulását, mint amilyenekkel a gombák, növények és állatok körében találkozhatunk (a legrégebbi többsejtes mikrofosszíliák kora 1,9-1,4 milliárd évesre becsülhető). A modern többsejtű élőlények evolúciós eseményeinek ismertetése azonban már túlmutat tankönyvünk keretein.

2.3. A prokarióták és eukarióták univerzális törzsfája (Felföldi Tamás)

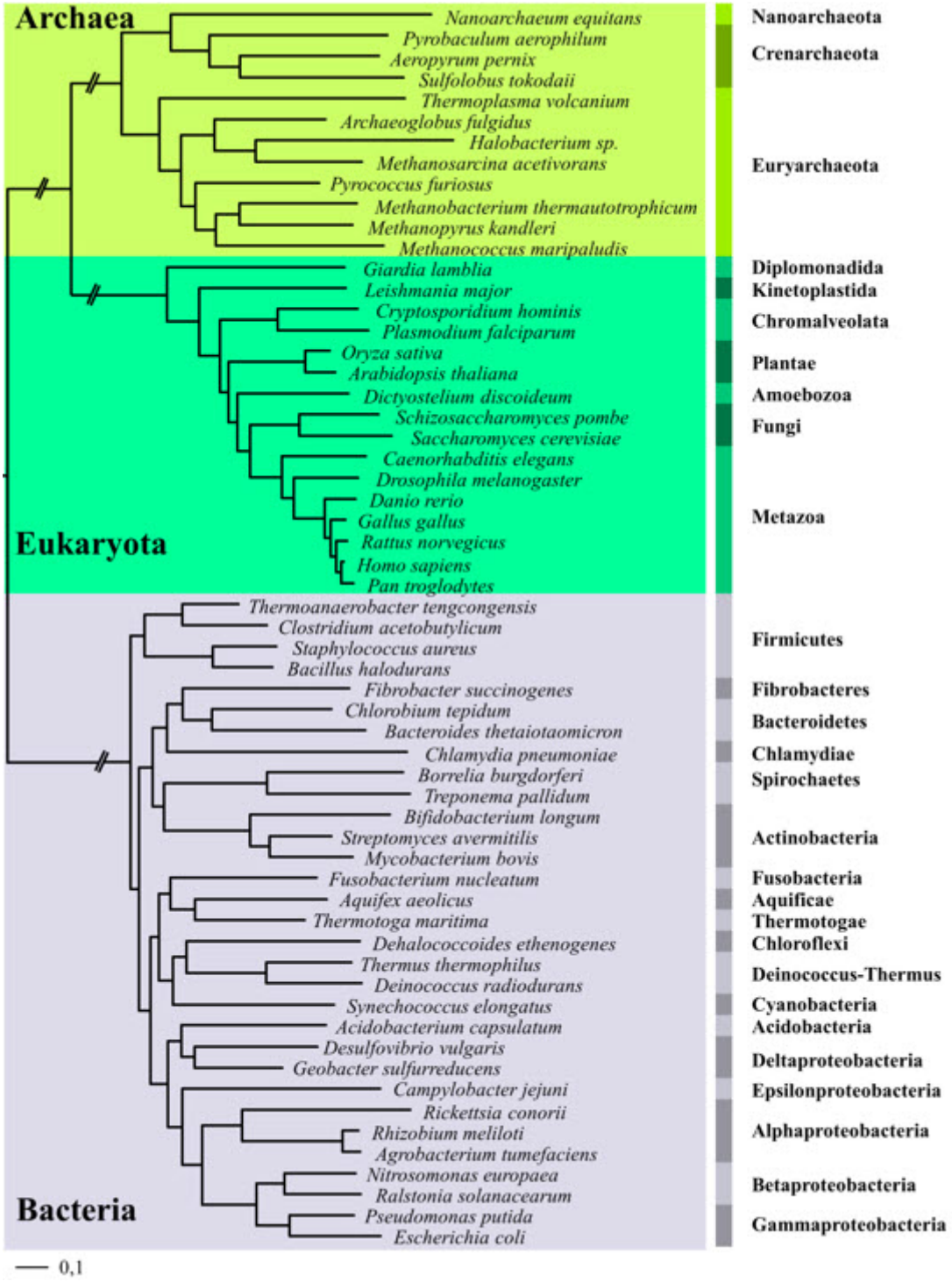
Az élőlények csoportosításának korábban elfogadott módja, amely szerint az élővilág öt királyságra osztható, úgymint növények, állatok, gombák, protisták (eukarióta egysejtűek) és baktériumok, talán mind a mai napig a legáltalánosabban ismert csoportosítási rendszer. Ez egy leginkább sejtszerveződési és funkcionális alapokon nyugvó felosztás. Carl Woese 1970-es években végzett úttörő jellegű, riboszómális RNS alapú filogenetikai vizsgálatai rávilágítottak arra, hogy a főbb evolúciós leszármazási vonalakat nem a fent említett csoportok jelentik,

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

hanem három doménként elnevezett csoport: a Bacteria, Archaea és Eukarya. Ezek közül az első kettőbe kizárólag prokarióta sejtekkel rendelkező mikroorganizmusok tartoznak. Talán nem olyan meglepő a prokarióták ilyen nagymértékű genetikai diverzitása, hiszen a földi élet történetének több mint felében (4,3-2 milliárd évvel ezelőttig) kizárólag ezek a szervezetek fordultak elő bolygónkon. Az evolúciós eseményeknek tehát sokkal több ideje volt kifejteni a morfológiai tekintetben talán kevésbé, de funkcionális vonatkozásban annál látványosabb hatásukat a mikroorganizmusok ezen csoportjain.

Az élővilág univerzális törzsfáját leggyakrabban a 16S rRNS gén alapján szokták ábrázolni, hiszen ennek a DNS szakasznak nemcsak történeti szempontból van jelentősége, hanem a baktériumok taxonómiai és diverzitás-vizsgálatában is a legáltalánosabban vizsgált gén, éppen ezért nagyon sok szervezet esetében rendelkezésre áll a bázissorrendje. Másrészről viszont a 16S rRNS gén a teljes genom csak elenyészően kis részét képviseli, a legismertebb baktérium, az *Escherichia coli*, esetében is csak egy a kb. 4300 gén közül. Éppen ezért sokkal megbízhatóbb képet alkothatunk az élővilág leszármazási viszonyairól, ha nem egyetlen, hanem több, mindhárom doménben egyaránt előforduló gén alapján próbáljuk rekonstruálni az élővilág törzsfáját (**2.3/1. ábra**). A filogenetikai vizsgálatoknál általában olyan, ún. háztartási géneket használnak, amelyek minden élőlényben megtalálhatók és folyamatosan kifejeződnek.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



2.3/1. ábra. Az élővilág univerzális törzsfája

(31 általánosan előforduló fehérje génszekvenciája felhasználásával szerkesztve; Tree of Life, http://itol.embl.de)

Az élővilág univerzális törzsfája jól tükrözi a Bacteria, Archaea és Eukarya domének elkülönülését és tetten érhetők az endoszimbiózis eseményei is. A mitokondriumokból származó gének a Bacteria doménen belüli Proteobacteria törzsbe tartozó fajokkal, míg a kloroplasztiszokéi a cianobaktériumok megfelelő DNS szakaszaival rokoníthatóak. Az Archaea és Eukarya domének közelebbi rokonsága pedig arra utal, hogy a sejtmaggal rendelkező sejttípus esetében az organellumokat tartalmazó gazdasejt az Archaea leszármazási vonalból eredeztethető. Meg kell azonban jegyeznünk azt is, hogy a filogenetikai fejlődés iránya nem mindig követte a törzsfán látható lineáris vázat a LUCA-

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

tól kiindulva egészen a mai fajokig, gondoljunk csak a gének (és ezáltal funkcionális jellegek) laterális átadódására távoli rokonok között vagy a kihalási eseményekre.

Általánosságban elmondható, hogy a morfológiai és fiziológiai tulajdonságok nagyon sok esetben nem kapcsolhatók egyértelműen az evolúciós leszármazási viszonyokat tükröző csoportokhoz, hiszen a nagyobb rendszertani kategóriákon belül is sokszor rendkívüli fenotípusos változatossággal találkozhatunk. Ezek részleteiről azonban majd a későbbiekben esik szó.

2.4. A mikrobák rendszerezésének alapelvei (Felföldi Tamás)

A biológiai rendszerezés célja, hogy csoportokba rendezze az élőlényeket és ezeket a csoportokat jellemezze. A szisztematika (rendszertan) tudománya tehát az élőlények sokféleségével és rokonsági viszonyaival foglalkozik, és két fő részterületre osztható, a filogenetikára és taxonómiára. A filogenetika az élőlények evolúciós történetének tudománya, míg a taxonómia az azonosítás (identifikáció), csoportosítás (klasszifikáció), nevezéktan (nomenklatúra) és a fajleírás (determináció) négyes egységéből épül fel. A klasszifikáció az élő szervezetek csoportokba (taxonokba) rendezésével foglalkozik a kölcsönös hasonlóságok és/vagy evolúciós rokonságuk alapján, a nomenklatúra ezeknek a taxonómiai csoportoknak az elnevezésére vonatkozó szabályrendszert jelenti, az identifikáció pedig egy szervezet besorolását valamelyik taxonómiai csoportba. Ha ez utóbbi során bebizonyosodott, hogy a vizsgált mikrobatörzs egy eddig le nem írt faj képviselője, akkor a fajleíráshoz szükséges ennek a törzsnek a részletes jellemzése, tulajdonságainak meghatározása (determináció).

A taxonok hierarchikus rendszert alkotnak (**2.4/1. táblázat**), a törzsek fajokba tömörülnek, a hasonló tulajdonságokkal rendelkező fajok nemzetségekbe, a családokba nemzetségek tartoznak, stb. A faj alatti kategóriák (**2.4/2. táblázat**) egy részének kivételével a taxonok evolúciós szempontból rokon élőlényeket tartalmaznak, ideális esetben a törzsfa egy monofiletikus csoportját jelentik, vagyis a legrégebbi közös ős valamennyi leszármazottját tartalmazza.

2.4/1. táblázat. A taxonok hierarchikus rendszere egy *Legionella* törzs példáján

Taxon	**Példa**
Birodalom (domén)	Bacteria
Törzs (phylum)	Proteobacteria
Osztály (classis)	Alphaproteobacteria
Rend (ordo)	Legionellales
Család (familia)	Legionellaceae
Nemzetség (genus)	*Legionella*
Faj (species)	*Legionella pneumophila*
Alfaj (subspecies)	*Legionella pneumophila* subsp. *pneumophila*
Törzs (strain)	*Legionella pneumophila* subsp. *pneumophila* ATCC 33152

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

2.4/2. táblázat. Fontosabb faj alatti kategóriák

Taxon	Meghatározás
Alfaj (subspecies)	hasonló fenotípusos és/vagy genotípusos tulajdonságokkal rendelkező törzsek csoportja (a legalacsonyabb taxomómiai kategória, amire még a nomenklatúra szabályai vonatkoznak)
Törzs	közös eredetű (egyetlen sejtből vagy telepképző egységből származó), azonos jelzéssel ellátott, folyamatos átoltással fenntartott tenyészetek összessége
Típustörzs	a fajmeghatározás alapját képező törzs, általában annak a tenyészetnek a leszármazottai, amelyről az adott fajt leírták
Ökotípus	hasonló környezeti feltételekhez (ökológiai niche-hez) adaptálódott populációk csoportja
Szerotípus (szerovar)	hasonló antigén tulajdonságokkal rendelkező törzsek csoportja
Biotípus (biovar)	hasonló biokémiai vagy fiziológiai tulajdonságokkal rendelkező törzsek csoportja
Morfotípus (morfovar)	hasonló alaktani tulajdonságokkal rendelkező törzsek csoportja
Patotípus (patovar)	bizonyos gazdaszervezetekre vonatkozóan hasonló kórokozó tulajdonságokkal rendelkező törzsek csoportja
Tenyészet (kultúra)	egy törzsnek vagy mikroorganizmus közösségnek adott laboratóriumi tápközegben növő „példánya”

A nomenklatúra követi a Linné által javasolt, az eukarióták elnevezésénél is használt kettős nevezéktant, minden leírt szervezethez faj és nemzetségnév tartozik. Ezek latin vagy görög eredetű szavakból állnak, általában az adott mikroorganizmus jellemző tulajdonságaira vonatkoznak, és dőlt betűkkel írandók.

A mikrobák rendszerezésében a faj központi szerepet foglal el, pontos meghatározása azonban nehézségekbe ütközik. Az általánosan elfogadott biológiai (természetes) fajfogalom (olyan ténylegesen vagy potenciálisan egymással ivarosan szaporodni képes egyedek által alkotott populációk csoportja, amelyek szaporodóképes utódokat hozhatnak létre, és más élőlénycsoportoktól a szaporodás szempontjából elkülönülnek) nem alkalmazható a baktériumok esetében, legfőképp azért mert ivartalanul szaporodnak. Ezért egy konszenzusos operatív vagy munkakoncepción alapuló fajdefiníciót használnak, ami szerint a prokarióta faj több (lehetőleg stabil) bélyeg alapján nagymértékű hasonlóságot mutató törzsek csoportja. A jelenlegi vezérelv, hogy azonos fajba 70%-nál nagyobb genomi DNS-DNS hibridizációs értéket mutató törzsek tartoznak, ami megfeleltethető a 16S rRNS gén összehasonlító bázissorrend elemzésénél tapasztalható 97%-osnál nagyobb hasonlóságnak. A fajoknak ésszerű fenotípusos megkülönböztető bélyegekkel is rendelkezniük kell. Nemzetségek elkülönítésénél a 95%-os, 16S rRNS génen alapuló hasonlósági küszöb az irányadó. A többi rendszertani kategóriánál ilyen érték nem került megállapításra, és a fajnál és nemzetségnél megadott értékek sem minden esetben általános érvényűek.

Láthatjuk tehát, hogy a faj mellett a törzs is nagyon fontos részét, az alapegységét képezi a mikrobák rendszerének. A fajok típustörzsei élő állapotban (többnyire fagyasztott vagy liofilizált formában) megtalálhatók különböző törzsgyűjteményekben (**2.4/3. táblázat**), amik egyrészt a mikrobiális biodiverzitás megőrzését segítik, másrészről pedig a taxonómiai összehasonlítások alapjául is szolgálnak, ezért az új baktériumfajok leírása során is fontos szereppel bírnak. Sőt, egy új faj leírásának előfeltétele, hogy az a közel rokon fajokkal történő összehasonlításokon alapuljon, valamint, hogy típustörzsét két különböző ország valamely nyilvános törzsgyűjteményében elhelyezzék. Szükség van továbbá az adott törzs lehető legtöbb tulajdonságának meghatározására, és a leírni tervezett új fajt a közeli rokon fajoktól megkülönbözető bélyegek megállapítására. Az új faj leírását érvényesen közlő cikkek többsége az International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology című nemzetközi szakfolyóiratban jelenik meg, ami a más folyóiratokban megjelent, az előírásoknak megfelelő, ezért elfogadható fajleírásokról is havonta ún. validációs listákat közöl. Az elfogadott baktériumfajokról az alábbi weboldalakon találhatunk hasznos referenciákat: www.bacterio.cict.fr (List of Prokaryotic Names with Standing in Nomenclature) és www.dsmz.de/bactnom/bactname.htm (Bacterial Nomenclature Up-to-Date).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

2.4/3. táblázat. A legfontosabb hazai és nemzetközi, mikroorganizmusokat fenntartó törzsgyűjtemények

Rövidítés	Név	Székhely	Honlap
ATCC	American Type Culture Collection	Manassas, USA	atcc.org
CBS	Centraalbureau voor Schimmelcultures – Fungal Biodiversity Centre, Holland Művészeti és Tudományos Akadémia	Utrecht, Hollandia	cbs.knaw.nl
CCAP	Culture Collection of Algae and Protozoa, Skót Tengeri Tudományok Társasága	Ambleside, Egyesült Királyság	ccap.ac.uk
DSMZ	Deutsche Sammlung von Mikroorganismen und Zellkulturen GmbH, Leibniz Intézet	Braunschweig, Németország	dsmz.de
HNCMB	Orvosi Baktériumok Magyar Nemzeti Gyűjteménye, Országos Epidemiológiai Központ	Budapest, Magyarország	oek.hu
JCM	Japan Collection of Microorganisms, RIKEN	Tsukuba, Japán	jcm.riken.jp
LMG/ BCCM	Collection of the Laboratorium voor Microbiologie en Microbiele Genetica/Belgian Coordinated Collections of Microorgansisms,	Gent, Belgium	bccm.belspo.be
NCAIM	Mezőgazdasági és Ipari Mikroorganizmusok Nemzeti Gyűjteménye, Budapesti Corvinus Egyetem	Budapest, Magyarország	mikroorganizmus-gyujtemeny.uni-corvinus.hu
PCC	Pasteur Culture Collection of Cyanobacteria, Pasteur Intézet	Párizs, Franciaország	pasteur.fr
SAG	Sammlung von Algenkulturen der Universität Göttingen, Göttingeni Georg-August Egyetem	Göttingen, Németország	epsag.uni-goettingen.de

Vegyük észre, hogy a prokarióták rendszere tenyésztett baktériumok különböző tulajdonságain alapul. A későbbiekben szó lesz arról, hogy a prokariótáknak csak kb. 0,1-1%-át sikerült eddig tenyésztésbe vonni, vagyis döntő többségüknél nem állnak rendelkezésünkre a taxonómiai munka elvégezhetőségét igénylő törzsek. Így a Földünkön élő fajok nagy része eddig számunkra ismeretlen és a rendszertani kategóriákból is hiányoznak, vagyis a prokarióták jelenlegi rendszere messze nem teljes. A mikrobiológusok kitartó munkájának köszönhetően azonban az izolált fajok száma folyamatosan növekszik (naponta írnak le új baktériumfajokat), és az újabb módszerekkel kapott egyre megbízhatóbb eredményeknek köszönhetően a prokarióták rendszere is folyamatosan finomodik (**2.4/4. táblázat**). Mindazonáltal nincs hivatalos klasszifikációs rendszere a prokariótáknak, a tudományos közösség azonban széles körben elfogadja a Bergey's Manual of Systematic Bacteriology kézikönyv-sorozatban vázolt leíró jellegű rendszert (lásd 11. fejezet). A Bergey's Manual of Determinative Bacteriology viszont hagyományos megközelítésével a prokariótákat fenotípusos alapokon osztályozza, éppen ezért az így nyert csoportok nem taxonómiai kategóriák, viszont a fenotípusok megbízható elkülönítése a mai napig meghatározó az orvosi diagnosztikában. Emellett a prokarióták rendszerezésével foglalkozó nemzetközi bizottság (International Committee on Systematics of Prokaryotes, ICSP) folyamatosan felügyeli a baktériumok taxonómiájával és nomenklatúrájával kapcsolatos történéseket.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

2.4/4. táblázat. Az egyes prokarióta taxonok száma az utóbbi négy évtized végén

Taxon	1980	1990	2000	2010
Domén	-	2	2	2
Törzs	-	-	14	34
Osztály	7	12	14	70
Rend	21	30	39	106
Család	68	98	151	220
Nemzetség	300	545	988	1676
Faj	1841	3233	5315	8659
Alfaj	132	138	116	115

2.5. Konvencionális és molekuláris taxonómia, polifázikus taxonómia (Felföldi Tamás)

A prokarióták rendszerezése és taxonómiája együtt változott az aktuálisan elérhető technikákkal. Ferdinand Cohn, aki elsőként próbálta rendszerbe foglalni az addig ismert baktériumokat és definiálni a baktériumfaj fogalmát, a 19. század második felében mikroszkópos megfigyelések eredményeit felhasználva, morfológiai alapon hat nemzetséget különített el (akkor még a növények közé sorolva), amit négy főbb csoportba foglalt (**2.5/1. táblátat**). Akkoriban azonban a tudományos érdeklődés középpontjában főként a patogén baktériumok álltak, a ma ismert kórokozók jelentős részét leírták 1880 és 1900 között, és az alaktani jellemzők mellett fontos szerepet kaptak a növekedési igények és a kórokozó képességgel összefüggő tulajdonságok.

2.5/1. táblázat. Ferdinand Cohn morfológiai alapú baktérium rendszere

Csoport	Jellemző	Nemzetség
I. Sphaerobacteria	gömb alak	*Micrococcus*
II. Microbacteria	pálcika alak	*Bacterium*
III. Desmobacteria	fonalas	*Bacillus* és *Vibrio*
IV. Spirobacteria	csavarodott alak	*Spirillum* és *Spirochaeta*

A 20. században aztán egyre több élettani és biokémiai jellemző vizsgálata vált lehetővé. A baktériumtörzseken végzett tesztek eredményeinek összehasonlító értékelése, és a meghatározott karakterek alapján taxonómiai egységek kijelölése, vagyis az ún. numerikus taxonómia módszertanának alkalmazása sokáig meghatározó szerepet töltött be a prokarióták rendszerezésében. A több tucat vagy akár néhány száz fenotípusos bélyeg összehasonlítását különböző statisztikai módszerek segítették (taxometria). Sok közös bélyeg megléte a szervezetek taxonómiai rokonságát jelezte, azonban ez nem jelentett feltétlenül evolúciós rokonságot is.

Az utóbbi néhány évtizedben a molekuláris filogenetikai módszerek a mikroorganizmusok rendszerezése és az új fajok leírása során meghatározó szerepre tettek szert, és sokszor alapjaiban átformálták a korábbi csoportosítási rendszereket. Az élőlények leszármazására vonatkozólag csak közvetett információink állnak rendelkezésre, és a különböző élőlények filogenetikai viszonyait háztartási génjeik bázissorrendjének összehasonlító vizsgálata alapján határozzák meg, hiszen maga az evolúció értelmezhető a nukteotidok szintjén bekövetkező báziscsereként (az adaptív mutációk az adott szervezet sikerességét növelik). Ideális esetben a DNS-t és a fehérjéket alkotó információhordozó egységekben (a nukleotidokban és aminosavakban) ez a változás konstans gyakorisággal történik. Ebben az esetben, ha különböző szervezetekből származó, de egymásnak megfeleltethető, vagyis azonos őstől származó (homológ) molekulák szekvenciáját hasonlítjuk össze, az eltérés mértéke arányos az eltelt (evolúciós)

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

idővel, és ezáltal megbecsülhető a szervezetek közös őstől történt elágazásának ideje. Az ilyen makromolekulák ún. „molekuláris óraknak”, más szóval molekuláris kronométereknek tekinthetők, és számos kritériumnak meg kell feleljenek: (i) ahogy azt már fentebb említettük, a változás sebessége összemérhető legyen az evolúciós távolságokkal, (ii) a molekulának megfelelő mérettel kell rendelkezni, hogy elegendő információ legyen belőle nyerhető, (iii) univerzálisan előforduljon (legalább a vizsgált csoporton belül minden szervezet tartalmazza), (iv) a változások többnyire random és neutrális mutációkat eredményezzenek, így a vizsgált makromolekula funkcionális szempontból állandó marad, és (v) ne legyen kitéve laterális géntranszfernek. A gyakorlatban azonban valamennyi elméleti feltétel csak a legritkább esetben teljesül, többnyire az evolúciós változás sebessége eltér a különböző taxonok között, különböző fajok eltérő sebességgel evolválódnak. Molekuláris filogenetikai vizsgálatoknál leggyakrabban a riboszómális RNS kis alegységét kódoló gént [SSU (’small subunit’) rRNS gén; prokariótákban 16S rRNS, eukariótákban 18S rRNS gén] használják, ami a molekuláris kronométerekkel szemben támasztott számos elvárásnak megfelel. Mindezek mellett a DNS szekvenálás költségének az utóbbi években bekövetkezett, technológiai fejlesztéseknek köszönhető drasztikus csökkenése több gén együttes összehasonlító vizsgálatát (multigénes vizsgálat), sőt akár a prokarióta genomok teljes bázissorrendjének meghatározását is általánosan elérhetővé tette. A multigénes és a genomvizsgálatok, genomösszehasonlítások pontosabbá tették az evolúciós események rekonstruálását.

Napjainkban több rendszertani (identifikációs) módszer együttes alkalmazása, a Rita Colwell nevéhez fűződő ún. polifázikus taxonómia a követendő a baktériumok rendszerezése és azonosítása során, valamint az új fajok leírásánál. A polifázikus taxonómia tehát egyesíti a fenotípusos (morfológiai, anyagcsere és élettani), kemotaxonómiai (a sejtek kémiai összetételére vonatkozó), genotípusos (a genom különböző jellemzői) és filogenetikai eredményeket (**2.5/2. táblázat**).

2.5/2. táblázat. A legfontosabb taxonómiai jelentőségű feno- és genotípusos tulajdonságok

Főbb kategóriák	**Vizsgált bélyegek**
morfológia	telep morfológia, Gram reakció, sejtalak, sejtméret, csillózat típusa, spóraképzés, zárványok, sejtfelszíni struktúrák, termőtestképzés
mozgásképesség	mozgás típusa: csillómozgás, csúszó mozgás stb., mozgás gázvezikulumokkal
anyagcsere	energiaszerzés típusa, szénforrás-hasznosítás, nitrogén- és kénanyagcsere jellemzői, cukrok fermentációja, növekedési faktor igény, extracelluláris enzimek termelése, egyedi anyagcseretermékek (pl. antibiotikumok) termelése
ökológia	hőmérséklet, pH és só növekedési tartományok, oxigénérzékenység típusa (aerob, anaerob, mikroaerofil, stb.; kataláz és oxidáz enzimek megléte), antibiotikum érzékenység, szimbiotikus kapcsolatok
egyéb fenotípusos jellemzők	pigmentek, lumineszcencia, szerotípus, sejtciklus
kemotaxonómia	zsírsavak, poláris lipidek, légzési kinonok, peptidoglikán a sejtfalban, sejtfal aminosavai
genotípusos jellemzők	DNS-DNS hibridizáció, ribotipizálás, genomi DNS GC-tartalom, 16S rRNS gén bázissorrendje, multigénes és teljes genomon alapuló elemzések

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

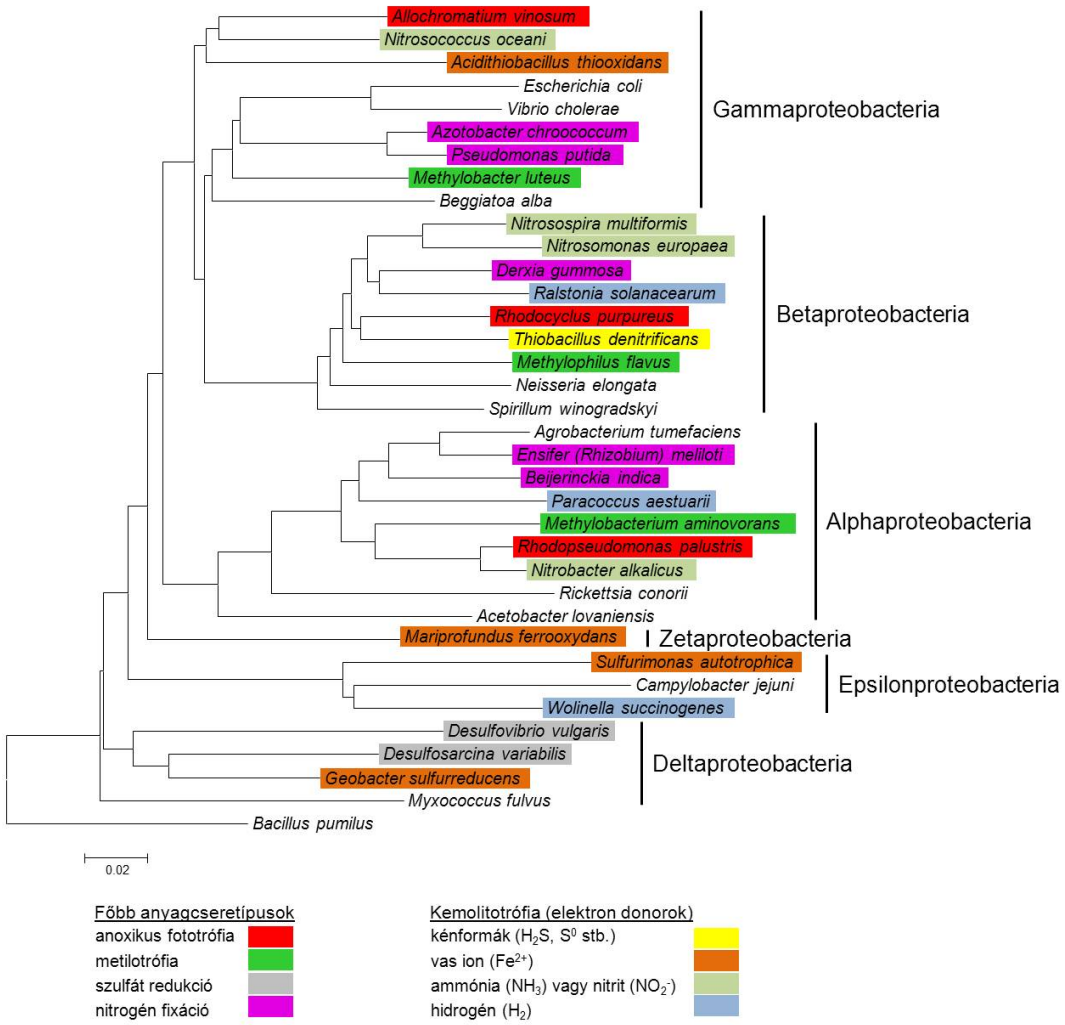
2.6. A prokarióták biodiverzitása (Felföldi Tamás)

Az élővilág sokfélesége, idegen szóval diverzitása, több szinten is tetten érhető. Beszélhetünk alaktani, anyagcsere, rendszertani és genetikai diverzitásról is. Mivel a későbbi fejezetekben a prokarióták morfológiai és fiziológiai sokfélesége részletesen bemutatásra kerül, itt leginkább csak a filogenetikai diverzitásról és a nagyobb baktérium taxonokról teszünk említést.

A prokarióta doméneken belüli fő leszármazási vonalakat törzseknek (phylum) nevezzük. A Bacteria doménen belül legalább 80 ilyen törzs létezik, többségük létezésére csak a különböző környezetekben fellelt DNS molekuláik alapján következtethetünk. A tenyésztett baktériumok főbb csoportjainak leszármazási viszonyait a **2.6/1. ábrán** mutatjuk be.

A legtöbb Bacteria fajt a morfológiai és anyagcsere szempontból is legváltozatosabb törzs, a Proteobacteria tartalmazza. Kizárólag Gram-negatív sejtfalú baktériumok tartoznak ide, és sok közöttük az ipari, orvosi vagy mezőgazdasági szempontból jelentős mikroorganizmus. A 16S rRNS gén összehasonlító vizsgálata alapján a csoport hat osztályra bontható, úgymint Alpha-, Beta-, Gamma-, Delta-, Epsilon- és a 2010-ben elfogadott és eddig egyetlen tenyésztett fajt tartalmazó Zetaproteobacteria. A legtöbb csoporton belül különböző anyagcseretípusokat képviselő baktériumok vegyesen fordulnak elő, és fordítva, az azonos anyagcseretípusú mikroorganizmusok sok esetben nem egy filogenetikailag különálló egységbe tömörülnek, hanem szétszórtan fordulnak elő a különböző osztályokban (**2.6/1. ábra**). Ez jól jelzi, hogy a Proteobacteria törzs evolúciója során a horizontális génáramlás meghatározó jelentőséggel bírt, valamint felhívja a figyelmet arra is, hogy a fenotípusos és filogenetikai diverzitás mennyire más megközelítést jelenthet az élővilág sokféleségének leírásánál. Bizonyos esetekben azonban a fenotípusos tulajdonságok jól hozzárendelhetők a főbb leszármazási vonalakhoz. A Gram-pozitív sejtfalú baktériumok közé leginkább kemoorganotróf szervezetek tartoznak és két fő filogenetikai csoportba tömörülnek, a Firmicutes és Actinobacteria törzsekbe. Az oxigéntermelő fotoszintézist végző szervezetek szintén egy elkülönülő, monofiletikus egységet képviselnek, a Cyanobacteria törzset, csakúgy, mint az egyedi, csavart morfológiájú sejtekkel rendelkező Spirochaetes törzs tagjai.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



2.6/1. ábra. Változatos anyagcseretípusok a Proteobacteria törzs különböző osztályain belül

(az ARB-Silva All Species Living Tree projektje alapján szerkesztett, 16S rRNS génen alapuló filogenetikai fa)

Az ősbaktériumok (Archaea) két fő törzsét a Crenarchaeota és Euryarchaeota jelenti. A Crenarchaeota csoportba tartoznak a hipertermofil szervezetek (pl. *Pyrolobus*), míg az Euryarchaeota törzsbe sorolódnak az extrém halofilek (pl. *Halobacterium*), extrém acidofilek (pl. *Thermoplasma*) és a metanogének (pl. *Methanobacterium*). A tenyésztett archaeák többségét extrém élőhelyekről sikerült izolálni, savas talajokból, hévizekből, sós tavakból stb. Az utóbbi években azonban bebizonyosodott, hogy ezeknek a fajoknak közeli rokonai előfordulnak sokkal mérsékeltebb élőhelyeken is, édesvízben, óceánokban, mezőgazdasági talajokban stb. Sőt, van olyan Archaea törzs is, a nemrég leírt Korarchaeota, ahová kizárólag olyan szervezetek tartoznak, amiknek tiszta tenyészeteit mindeddig nem sikerült laboratóriumi körülmények között előállítani. Szintén a legújabb kutatási eredmények igazolták, hogy a fentieken kívül még legalább két további Archaea törzs létezik. A Nanoarchaeota törzsbe tartozik az eddig ismert egyik legkisebb genommal (0,49 Mb mérettel és 536 génnel) rendelkező mikroorganizmus, a hipertermofil *Nanoarchaeum equitans*, aminek másik érdekessége, hogy az egyetlen ismert parazita életmódot folytató archaea. A szintén ősbaktérium *Ignicoccus* felszínhez tapadnak 0,4 µm-es sejtjei, hiányoznak belőle az aminosav-, nuleotid- és lipidszintézis génjei, sőt önálló ATP szintézisre sem képes, a gazdasejt nélkül tehát teljesen életképtelen. Egy másik nemrégen felfedezett ősbaktérium törzs a Thaumarchaeota, ahová az ammónia-oxidáló archaeák (pl. *Nitrosopumilus*) tartoznak. Az újabb és újabb Archaea csoportoknak, széleskörű elterjedésüknek és anyagcseréjük sokféleségének felfedezése átírta a korábbi, ősbaktériumokra vonatkozó ismeretekeinket, és az utóbbi évek egyik legnépszerűbb kutatási alanyaivá tette ezeket a mikroorganizmusokat.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

2.7. A prokarióta (Bacteria, Archaea) és eukarióta (Eucarya) sejt összehasonlítása (Tóth Erika)

A sejt az élet alapvető egysége: sejtmembránnal határolódik el a környezetétől és más sejtektől. Ez az elhatárolódás azonban korántsem jelent izolációt, hiszen a citoplazmamembránon keresztül folyamatosan kapcsolatban van a külvilággal, „kommunikál”, anyagokat szállít ki és be, egyfajta dinamikus nyílt rendszerként működik. Sok sejt sejtfallal is rendelkezik, ami szilárdítást és védelmet jelent a sejt számára.

Az élet három doménes felosztása az élőlényeket az Eukarya, Bacteria és Archaea csoportokba sorolja. A három domén általános elkülönítését a **2.7/1. táblázat** tartalmazza. Általánosságban megállapítható, hogy az Archea és az Eucarya domének az információtárolás és -kifejeződés folyamatában rokoníthatók, míg az anyagcsere folyamatokban inkább az Archea és Bacteria hasonlósága dominál.

2.7/1. táblázat. Az élőlények három fő leszármazási ágának elkülönítése

Tulajdonság	Eucarya	Bacteria	Archaea
Sejttípus	eukarióta	prokarióta	prokarióta
Sejtátmérő (átlag)	>10 µm	0,5-2,0 µm	0,5-2,0 µm
Sejtváz	+	-	-
Membránnal körülvett sejtszervecskék	+	-	-
Örökítőanyag szerveződése	lineáris kromoszóma	cirkuláris	cirkuláris
Hisztonfehérjék	+	-	+
Kromoszómák száma	>1	1	1
meiózis, mitózis	+	-	-
intronok a DNS-ben	+	nagyon ritka	-
Operonok	-	+	+
Plazmidok	ritkán	+	+
Riboszómák	80S	70S	70S
RNS polimerázok	3	1	több
Policisztronos mRNS	-	+	+
Iniciátor tRNS	metionin	formil-metionin	metionin
Murein típusú sejtfal	-	+	-
Pszeudomurein	-	-	+
Citoplazmamembrán	egység (unit) membrán	egység (unit) membrán	általában egyrétegű (monolayer)
Sejtmembrán lipidek kötéstípusa	észter	észter	éter
Szteránvázas vegyületek	+	ritkán	-
Hopanoidok	-	+	-
Gázvezikulumok	-	+	+
Kemolitotrófia	-	+	+
Kés és vas redukció	-	+	+
Nitrifikáció	-	+	+

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Tulajdonság	Eucarya	Bacteria	Archaea
Denitrifikáció	-	+	+
Biológiai nitrogén kötés	-	+	+
Fotoszintézis	klorofill	klorofill, bakterioklorofill	egyéb
Légzés	mitokondriumban	saját	saját
Anaerob légzés	-	+	+
Endospóra	-	+	+
Szaporodás 80°C fölött	-	+	+

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

3. fejezet - A baktériumok morfológiai tulajdonsággal

3.1. A prokarióta sejt felépítése (Tóth Erika)

A prokarióta sejtek felépítése és működése számos ponton eltér az eukarióta sejtekétől, membránnal körülhatárolt, autonóm sejtszervecskéket általában nem tartalmaznak. Ezért a baktérium sejtek membránjának minden olyan funkciót el kell látnia, ami egy eukarióta sejtben organellumok membránjához kötötten zajlik, pl. sejtlégzés, fotoszintézis. A citoplazmamembrán szerkezete különbözik a Bacteria és Archaea domének esetén. A Bacteria domén tagjai az eukariótákéhoz hasonló, ún. egységmembránnal rendelkeznek.

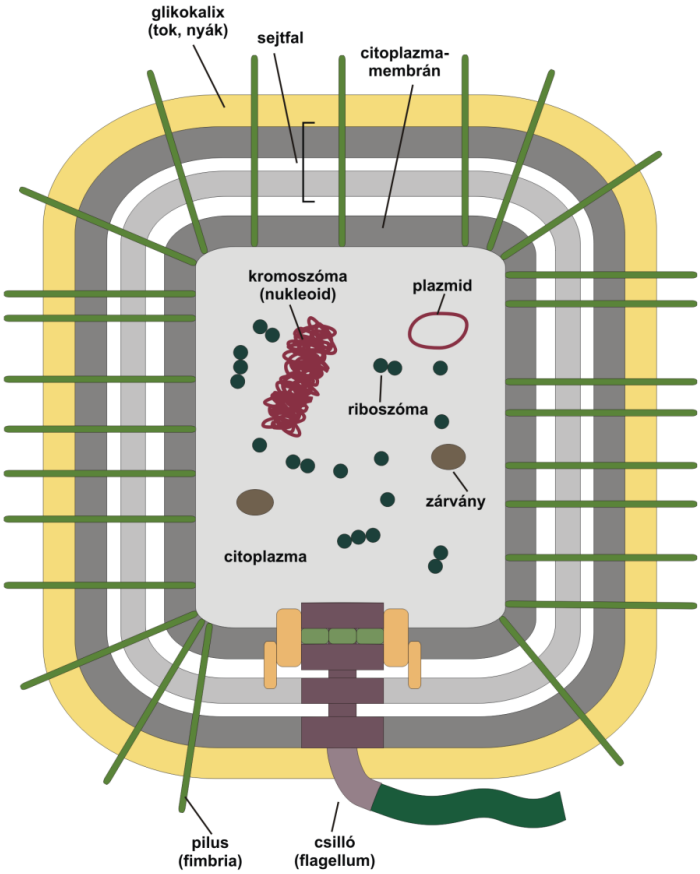
A sejtszervecskék hiánya miatt a citoplazma funkciója is összetettebb, mint az eukarióta sejteké. A citoplazma itt is vizes oldat (egy átlagos baktériumsejt kb. 70%-a víz), amely számos makromolekulát, ezek építőelemeit, különböző ionokat, stb. tartalmaz. Egy átlagos baktériumsejt kémiai összetételét száraz anyagra vonatkoztatva a **3.1/1. táblázat** tartalmazza.

3.1/1. táblázat. A prokarióta sejt általános felépítésében részt vevő alkotó elemek mennyisége szárazanyag %-ban megadva

Alkotórész	Szárazanyag %
Makromolekulák	96,1
Fehérjék	55
Poliszacharidok	5,0
Lipidek	9,1
Lipopoliszacharidok	3,4
DNS	3,1
RNS	20,5 (intenzív fehérje szintéziskor nagyobb is lehet)
Monomerek	3,0
Aminosavak és prekurzoraik	0,5
Cukrok és pekurzoraik	2,0
Nukleotidok és prekurzoraik	0,5
Szervetlen ionok	1,0

A baktériumsejteket számos alkotó elem építi fel. Az **3.1/1. ábrán** minden lehetséges sejtalkotót feltüntettünk, függetlenül attól, hogy minden sejt rendelkezik-e vele vagy sem.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



3.1/1. ábra. Egy általános prokarióta sejt felépítése

Minden lehetséges sejtalkotót feltüntettünk, függetlenül attól, hogy minden sejt rendelkezik-e vele vagy sem.

A prokarióta sejtek nukleáris állománya (3.7. fejezet) legtöbbször egyetlen cirkuláris DNS, amelyet a sejt azonban esetenként több kópiában is tartalmazhat. Több faj illetve csoport esetében lineáris a sejt DNS-e. A citoplazmában található meg, nem membránnal határolt magban (prokarióta). Kondenzált formában ezt hívjuk a baktérium kromoszómájának a hozzá kötődő egyéb szerkezeti elemekkel együtt (3.7. fejezet). Ezen kívül a prokarióta sejt egyéb extrakromoszomális genetikai elemekkel is rendelkezhet, ilyenek pl. a plazmidok. A plazmid a kromoszómától független replikációval rendelkező, cirkuláris DNS. A plazmidok funkciója gyakran ismert, előfordul, hogy a baktérium kromoszómájába integrálódik. Egy sejt több/sok plazmidot is tartalmazhat, esetenként ugyanaz a plazmid több kópiában található meg benne. A plazmidok gyakran rezisztencia géneket hordoznak.

A citoplazmában szabadon fordulnak elő a riboszómák, amelyek a fehérje szintézis színhelyei, prokarióták esetén 70S méretűek. Számuk aktív fehérje szintézis esetén megnövekszik, gyakran ún. poliriboszóma formájában (vagyis egy mRNS-en több/sok riboszóma ír át fehérjét) fordulnak elő.

Szintén szabadon vagy fehérje „membránnal” körülvéve találhatóak meg a sejtben a különböző „zárványok”, amelyek akár tartalék tápanyagokat (pl. glikogén szemcsék, polifoszfát granulumokPHA, kén, vasoxid kristályok) akár bizonyos enzimeket (cianobaktériumok karboxiszómáiban található RUBISCO enzim) tartalmazhatnak. A gázvakuólumok általában vízi baktériumok sajátjai, a vízben való vertikális elhelyezkedést, a lebegést biztosítják számukra.

Citoplazmamembránnal (3.3. fejezet) minden élő sejt rendelkezik, szelektív gátat jelent a sejt és környezete között. Alapépítő kövei a glicerin zsírsavakkal alkotott észterei (Bacteria, Eukarya) illetve éterei (Archaea). A tipikus „egység” membrán kétrétegű, az Archaea domén tagjainál a membrán két fele kovalensen kötődik össze.

A sejtfal (3.4 fejezet) nem létfontosságú sejtalkotó (bár a sejtfallal eredendően rendelkező baktériumok ennek hiányában gyakran károsodást szenvednek), a legtöbb baktériumnak van sejtfala. A citoplazmamembránon kívül, a periplazmatikus térben helyezkedik el, a sejt szerkezeti stabilitását biztosítja. Sok anyag számára relatíve jól

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

átjárható. A prokarióta domének sejtfala alapvetően eltér egymástól. A fő különbség abból adódik, hogy az Archaea baktériumok sejtfala valódi mureint sosem tartalmaz.

A sejtfalon kívül helyezkedhet el a glikokalix (tokanyag), amely szintén nem esszenciális sejtalkotó (3.6. fejezet). Leggyakrabban poliszacharidból vagy fehérjéből épül fel, funkciója a sejt védelme (ez patogén mikrobák esetén különösen fontos lehet, gyakran a tokanyag patogenitási faktorként szerepel) és bizonyos tápanyagok felvételének segítése.

A citoplazmamembránból ered (ha van) a baktériumok csillója (csillózata). Ez a baktériumok aktív mozgásának fő „szerve”. Alapi testének gyűrűi felelősek a membránban és a sejtfalban való rögzülésükért valamint a csilló rotációjáért is (3.5. fejezet). Ha egy baktériumsejt elveszíti csillózatát, viszonylag gyorsan képes citoplazmatikus készletekből az egyes filamentek egyidejű felépítésére.

Szintén a citoplazmamembránhoz rögzülnek a fehérjékből álló pilusok. Ezek részt vehetnek bizonyos mozgásformákban (pl. pszeudomonaszok bukfencező mozgása), segíthetik a sejt felületekhez vagy más sejtekhez való rögzülését, illetve egy kitüntetett pilus, a szex-pilus a bakteriális konjugációban vesz részt.

Bizonyos baktériumok kedvezőtlen környezeti körülmények között túlélő képletet, pl. endospórát, cisztát, esetenként konidiospórát fejlesztenek (3.9. fejezet). Ezen képleteknek szerepe lehet nem csak a túlélésben, hanem a baktérium terjedésében (propagáció) is. Az endospórát alacsony anyagcsere aktivitás jellemzi, rezisztens pl. a kiszáradásra, kémiai anyagokra, hőre. Mérete, alakja és a vegetatív sejtben való elhelyezkedése fajra jellemző tulajdonság.

3.2. A prokarióta sejtek mérete és alakja (Tóth Erika)

A baktériumsejtek mérete kicsi, átlagos átmérőjük általában nem haladja meg az 1-2 µm-t. Megjegyzendő ugyanakkor, hogy közöttük is vannak prokarióta „óriások” (**3.2/1. táblázat**).

3.2./1. táblázat. Prokarióta sejtek mérete és térfogata (a legnagyobbtól a legkisebbig)

Baktérium	Morfológia	Méret (átmérő x hossz, µm)	Térfogat (μm^3)
Thiomargarita namibiensis	kokkusz	750	200,000,000*
Epulopiscium fishelsoni	lekerekített végű pálca	80x600	3,000,000**
Achromatium oxaliferum	kokkoid pálca	35x95	40,000
Bacillus anthracis	pálca	1,3x10	13
Escherichia coli	kokkobacillus	1x2	2
Staphylococcus aureus	kokkusz	1,5	1,8
Mycoplasma pneumoniae	pleomorf	0,2***	0,005

*A sejttérfogat legnagyobb részét tartalék tápanyag vakuólumok töltik ki, citoplazmájának térfogata csak mintegy 10^6 μm^3.

**Ez a baktérium „elevenszülő”, sejtjeiben mintegy zárványként növekszenek leánysejtjei.

***A legkisebb sejtek átmérője. Az átlagos sejtméret 2-3x nagyobb.

A kicsiny méret talán a legfontosabb sajátossága, hogy a sejtek felület-térfogat aránya igen nagy. A felület-/térfogatarány számos folyamatot befolyásol, mind közül talán az a legfontosabb, hogy minél kisebb egy a sejt tápanyag felvétele egységnyi térfogatra számolva azonos felvételi sebesség esetén annál nagyobb. Ez teszi lehetővé, hogy kisméretű sejtek általánosságban gyorsabb növekedést mutassanak, mint nagyobb társaik.

Ugyanakkor az önálló sejtes szerveződésnek van a minimális méretbeli határa, hiszen a sejteknek tartalmazniuk kell a teljes nukleáris állományt, a megfelelő enzimkészleteket, riboszómákat, stb., és ezen kívül szabad vizet is

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

az anyagcseréhez. A tapasztalatok szerint a 0,15 µm-nél kisebb átmérőjű baktériumok az önálló sejtes élethez szükséges funkciókat ellátni már nem képesek. A legkisebb ismert baktérium sejteket a *Mycoplasma* nemzetségben találjuk kb.0,2 µm-es átmérővel (**3.2/1. táblázat**).

A legtöbb intracelluláris patogén baktérium pontosan ezért tud nagyon kisméretű lenni, hiszen a funkciók egy részét a gazdasejt is el tudja látni.

A baktériumsejtek alapvető morfológiai típusa a gömb (kokkusz), a pálcika (bacillus) illetve a görbült pálca alak. Emellett számos egyéb, nem szabályos formájú prokarióta sejt ismert.

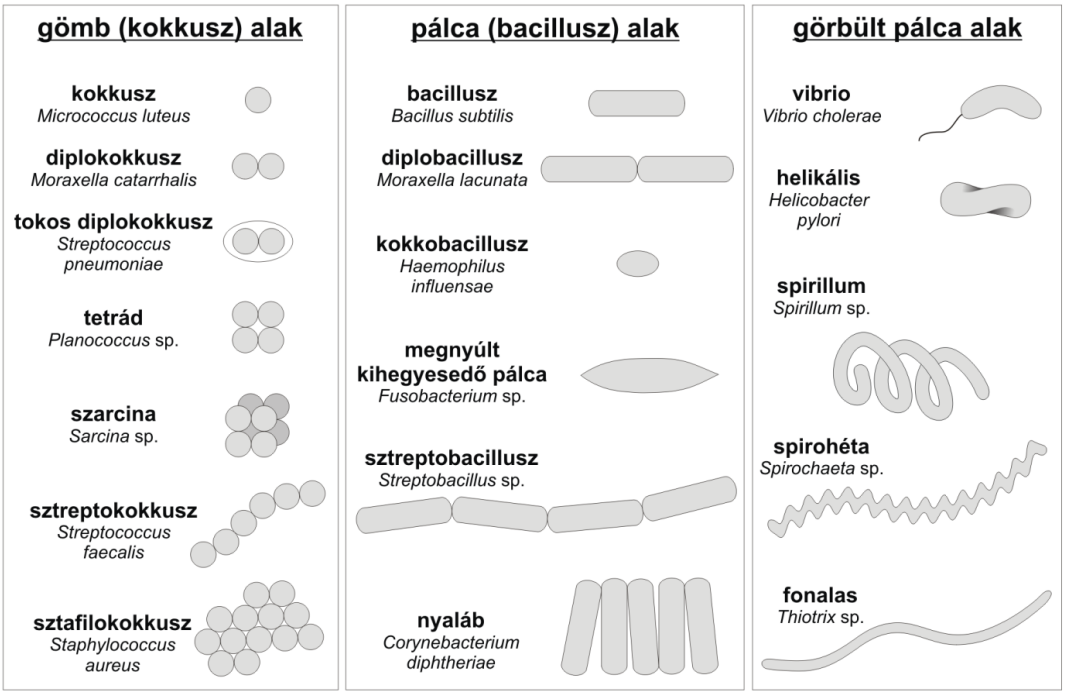
3.2.1. Szabályos alakú baktériumok

A gömböknél, ha a sejtek osztódás után egyesével szétválnak, mikrokokkuszról (pl. *Micrococcus luteus*) beszélünk. Ha kettesével maradnak együtt, diplokokkuszról (pl. *Neisseria gonorrheae*), ha láncszerűen, sztreptokokkuszról (pl. *Streptococcus lactis*) beszélünk. Ha a tér két irányába osztódó kokkuszok négyesével maradnak együtt tetragenusznak (pl. *Planococcus citreus*), ha három irányban osztódva, nyolcanként maradnak együtt szarcinának (pl. *Sarcina lutea*) hívjuk. A szőlőfürt szerűen együtt maradó gömböket nevezzük sztafilokokkusznak (pl. *Staphylococcus aureus*) (**3.2/1. ábra**).

A szabályos pálcika alakú baktériumok állhatnak magányosan, lehetnek párosan, láncokban vagy csoportosan (pl. *Bacillus anthracis, Escherichia coli*).

A görbült pálca alakú baktériumok közül azokat, amelyek negyed vagy fél csavarulattal jellemezhetőek vibriónak hívjuk (pl. *Vibrio cholerae*), az egy vagy több csavarulattal és poláris csillózattal rendelkező merev falú baktériumok a spirillumok (pl. *Spirillum volutans*), az egy vagy több csavarulattal valamint endoflagellummal rendelkező és nem merev falú sejtek (lásd. 3.5. fejezet) a spirohéták (pl. *Treponema pallidum*).

Fonalas baktériumok pl. a *Sphaerotilus* és a *Lepthotrix* nemzetségek tagjai, bár merev sejtfalúak, gyakran enyhén meggörbülve, laza csavarulatokat alkotnak.

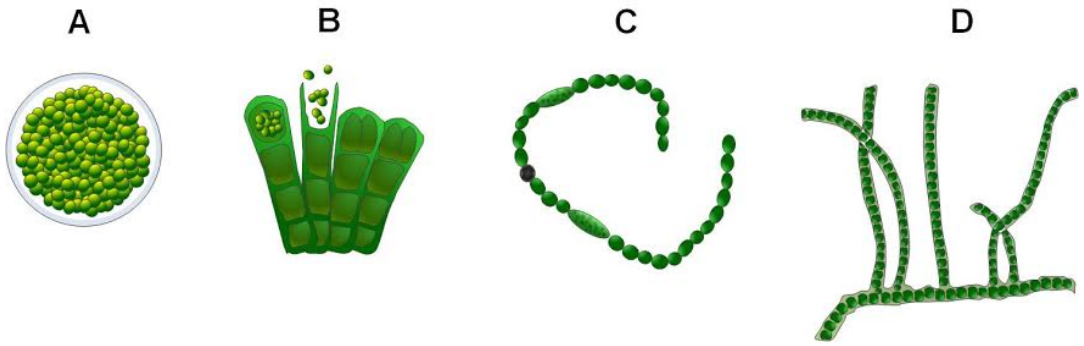


3.2/1. ábra. A baktériumok alapvető morfológiai típusai

A cianobaktériumok nagyobb csoportjai szintén morfológiai elkülönülést is mutatnak (**3.2/2. ábra**): a *Chroococcales* rend tagjai gömb alakúak, a *Pleurocapsales* rendbe egysejtű gömb vagy pálcika alakú baktériumok tartoznak, az *Oscillatoriales* és *Nostocales* rendbe el nem ágazó, fonalas baktériumok (a Nostocales rendnél bizonyos

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

sejtdifferenciálódás is megfigyelhető), a *Stigonematales* rendbe elágazó fonalas prokarióták tartoznak. A cianobaktériumok trichómái fonalszerű sejtkötegek, amelyeket gyakran közös hüvely vesz körül.



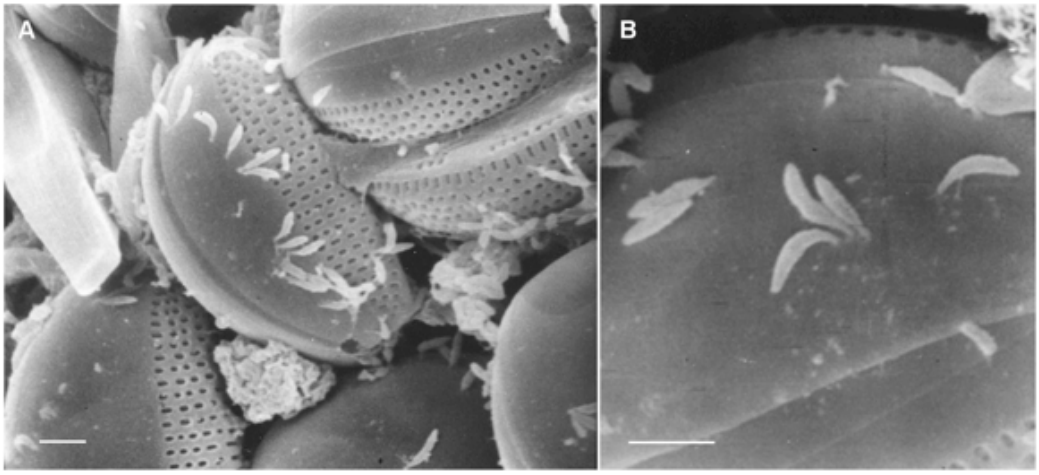
3.2/2. ábra. Cianobaktériumok leggyakoribb morfológiai csoportjai.

(**A**, kokkusz [pl. Croococcales rend]; **B**, pálca [pl. *Pleurocapsales* rend bizonyos tagjai], **C**, el nem ágazó fonalak [pl. *Oscillatoriales* és *Nostocales* rendek tagjai], **D**, elágazó fonalak [pl. *Stigonematales* rend tagjai])

3.2.2. Szabálytalan alakú baktériumok

Szabálytalan pálcika alakot vehetnek fel pl. a *Corynebacterium* nemzetség tagjai: tenyészeteikben gyakoriak hajlított pálcák, bunkós végű vagy y alakú sejtek is.

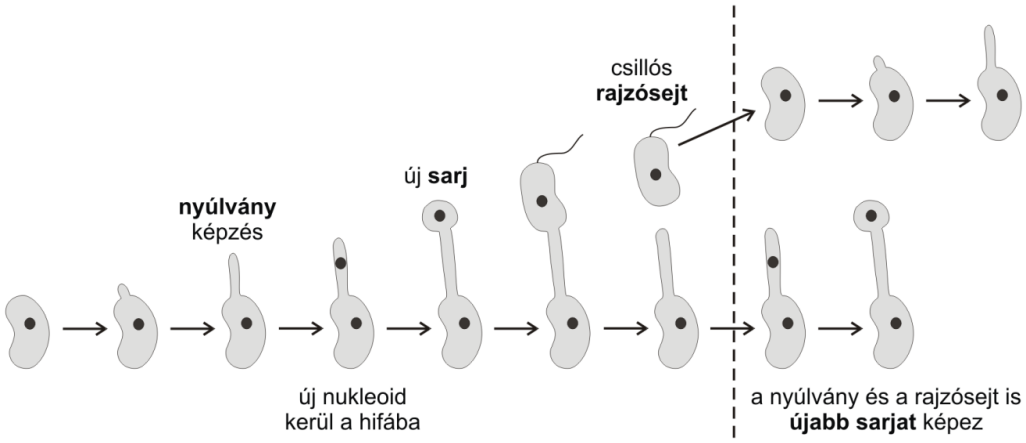
A nyeles vagy nyúlványokat képző baktériumoknak többféle típusa létezik. Esetenként a nyél csak a baktérium rögzülését szolgálja a megfelelő aljzaton (pl. *Caulobacter* sp., **3.2/1A-B. képek**), citoplazmát nem tartalmaz. Más esetben a nyúlvány citoplazmát is tartalmaz (prosthaeca), ilyenkor gyakran részt vesz a baktérium osztódási folyamatában (lásd 3.7. fejezet) (pl. *Hyphomicrobium sp*.). Bimbódzással osztódhatnak pl. a *Hyphomicrobium* sp. sejtjei (**3.2/3. ábra**).



3.2/1A-B. kép. Pásztázó elektronmikroszkópos felvétel *Caulobacter* sejtekről

A *Caulobacter* sejtek nyéllel rögzülnek a kovaalgák felszínéhez (méretarány 2 µm) (Fotó: Makk Judit).

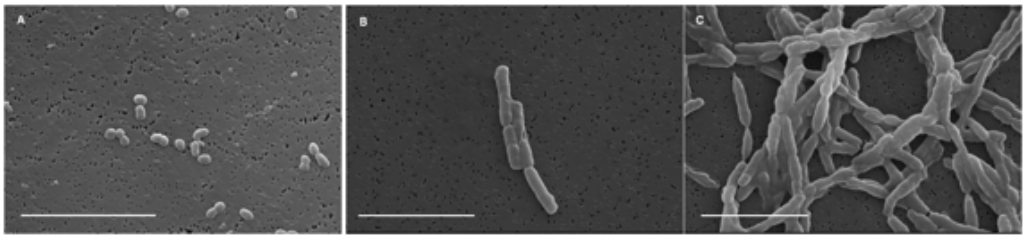
XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



3.2/3. ábra. *Hyphomicrobium* sp. bimbózása

3.2.3. Prokarióta életciklusok

A prokariótáknál az életciklusoknak többféle típusát lehet elkülöníteni, mindegyik többnyire a sejtek morfológiai tulajdonságainak megváltozásával is jár. Vannak az ún. **egyszerű életciklusok**, amikor a sejtek két állapot között váltanak rendszeresen. A változásokat általában valamilyen környezeti tényezők váltják ki. Jó példa erre, amikor a baktérium az aktívan növekedő/szaporodó állapotból kitartó képletek képzésére tér át (pl. a *Bacillus* nemzetség endospóra képzése, az *Azotobacter* baktériumok sejtjeinek cisztává alakulása, vagy a metilotróf *Methylosinus trichosporium* konidiospóra (exospórium) képzése. Az egyszerű életciklusok közé tartozik az is, amikor a csillós, szabadon mozgó, nem osztódó alakok helytülő, nyeles, osztódó alakba váltanak (pl. *Caulobacter* spp.). A *Sphaerotilus* baktériumok esetében a szesszilis formát egy fonalas hüvellyel körülvett képlet jelenti. A hüvelyben sorakoznak a pálcika alakú baktériumok, amelyek abból egyesével kiúszva új helyen tapadnak meg és hüvelyes fonalat képeznek, osztódnak. Az *Actinoplanes* sp. baktériumok életciklusuk során váltanak a helytülő, táplálkozó, reproduktív állapot és a mozgóképes nem szaporodó forma között. Ez esetben a szesszilis forma vegetatív micéliumokból áll, a mozgó forma „termőtestben” (sporangium) képződik, a csillóval rendelkező forma a „rajzóspóra” (zoospóra). A *Bdellovibrio* nemzetség tagjai Gram-negatív baktériumok sejt parazitái, amelyek a periplazmatikus térben szaporodva elveszítik mozgás képességüket. A *Chlamydia*-k az intracelluláris retikuláris testecskék (nagyobb, aktívan bioszintetizáló forma) és extracelluláris elemi testecskék (túlélő, rezisztens, fertőző forma) típusú sejtek között váltanak. Az *Arthrobacter* és *Brevibacterium* nemzetséghez tartozó prokarióták szabályos morfológiai sejtciklust mutatnak: szaporodásuk bizonyos szakaszában szabályos pálcikák, míg más szakaszában szabályos kokkuszok. Az *Aquipuribacter hungaricus* faj még ennél is érdekesebb ciklust mutat (**3.2/2A-C. képek**): szabályos gömbökből fonalak képződnek, melyek szabályos pálcikákká darabolódnak fel, végül újra legömbölyödnek.



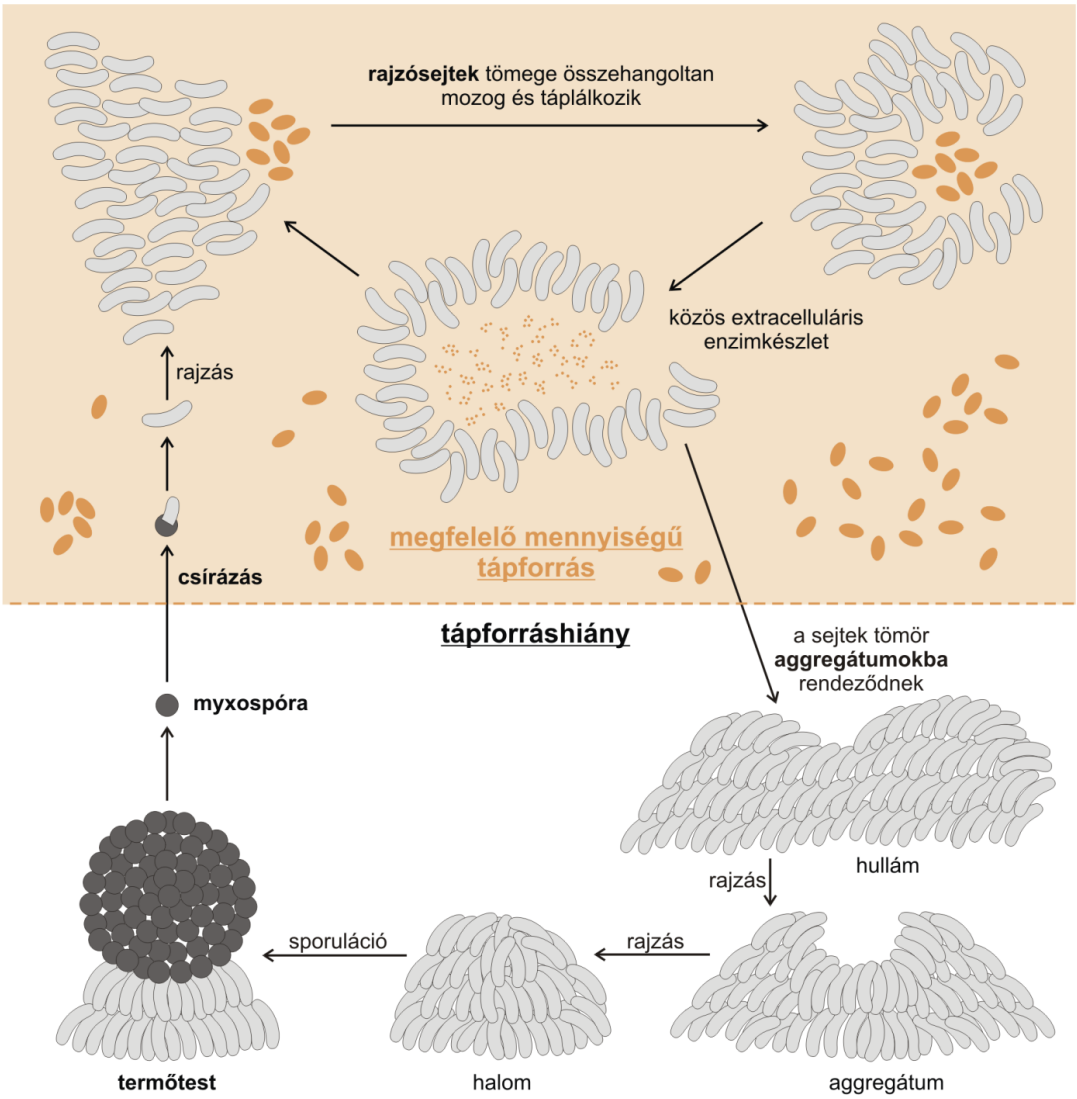
3.2/2A-C. kép. Az *Aquipuribacter hungaricus* morfológiai sejtciklusa

(méretarány 10 µm) (Fotó: Makk Judit)

Ezeknél sokkal bonyolultabb, ún. **komplex életciklusok** is léteznek, melyek során a növekedő/túlélő forma, a mozgó/helytülő alak valamint az egysejtű/többsejtű állapotok is előfordulhatnak. Ilyen a *Myxococcus* baktériumoknál megfigyelhető termőtest képzés folyamata (**3.2/4. ábra**). Ezen baktériumok a környezeti feltételek kedvezőtlenné válása esetén szabályos, Gram-negatív, pálcika alakú sejtjeikből (amelyek egyébként csúszómozgásra képesek) soksejtű termőtestet képeznek (szignál: bizonyos aminosavak mennyiségének egy adott limit alá csökkenése). A

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

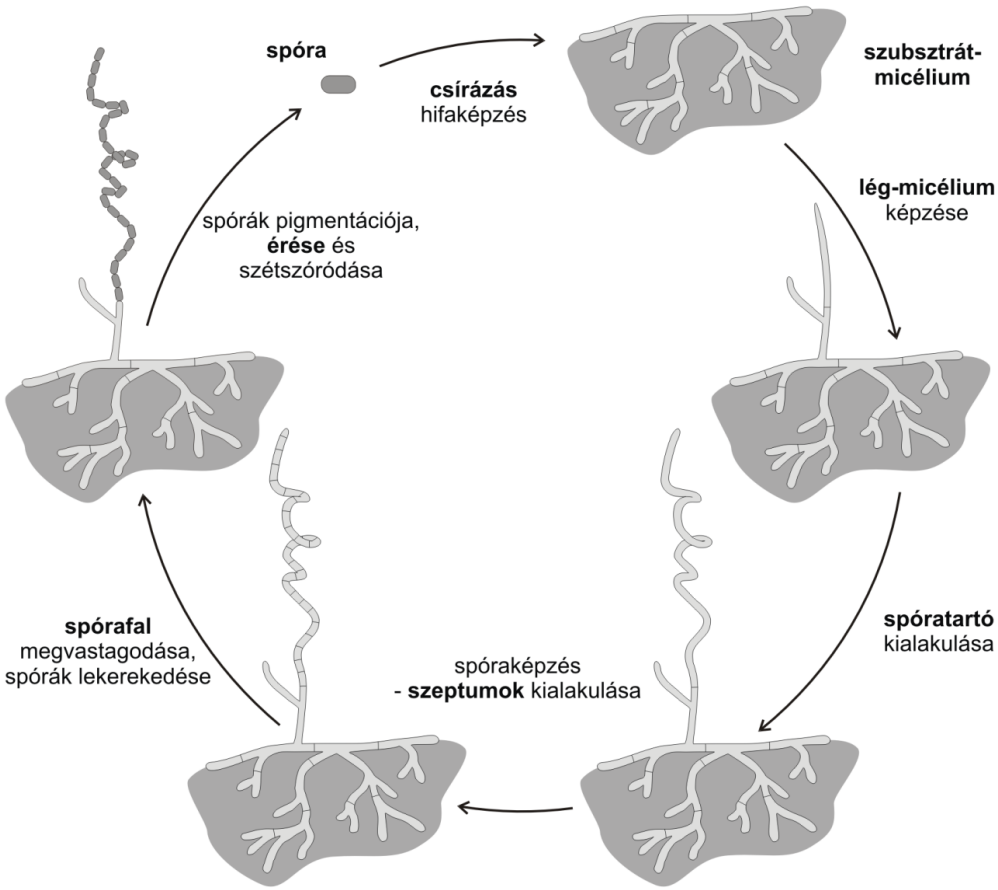
termőtest akár szabad szemmel is látható. A termőtestben kifejlődnek túlélő képleteik, a mixospórák. Amikor újra kedvezőek a környezeti feltételek, a spórákból ismét pálcikák fejlődnek.



3.2/4. ábra. *Myxobacterium* sp. életciklusa

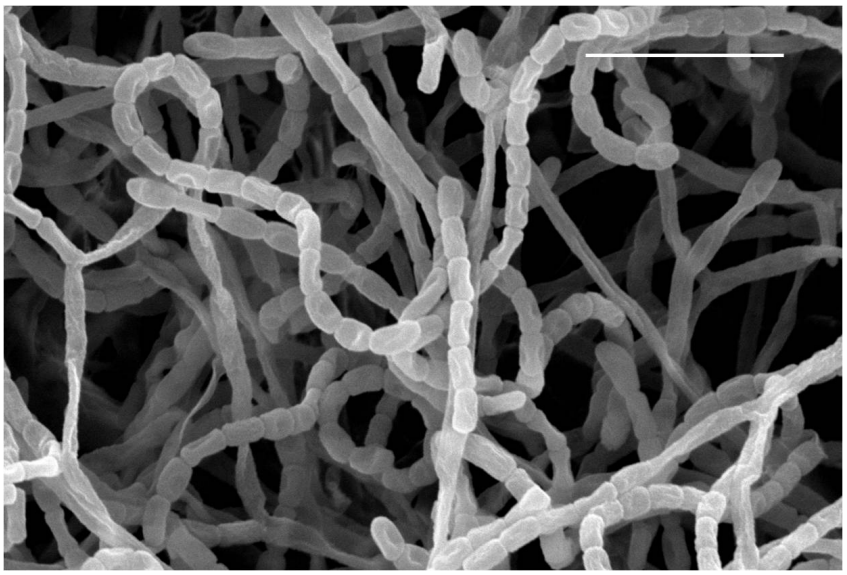
A fonalas baktériumok általában harántfalakkal nem tagolt hosszú, elágazó sejteket fejlesztenek. Ezeket hifafonalaknak is nevezzük. Számos ismert közülük, amely a tápközegbe belenövő szubsztrát- és a levegőbe növekedő légmicéliumot fejleszt (pl. *Streptomyces griseus*). Micéliumnak az elágazó hifafonalak tömegét nevezzük. A légmicéliumokon a baktériumra jellemző morfológiájú spóratartók, azokban artrospórák fejlődhetnek. A micélium gyakran színes, színük általában függ a tenyésztésre alkalmazott táptalaj összetételétől. A sejtciklus során váltás történik a vegetatív fonalak és a hifákon növekedő spórák között: amikor a spóra megfelelő körülmények közé kerül (pl. megfelelő táptalaj), kicsírázik és szubsztrátmicéliumot képezve gyors növekedést mutat. Bizonyos idő elteltével a micélium elkezd vertikálisan is növekedni légmicéliumokat fejlesztve. A légmicéliumon fejlődnek ki aztán majd a következő spórák (**3.2/5. ábra**; **3.2/3. kép**).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



3.2/5. ábra. *Streptomyces* sp. életciklusa

Amikor a spóra megfelelő körülmények közé kerül kicsírázik, szubsztrátmicéliumot képez, később a micélium elkezd vertikálisan is növekedni légmicéliumokat fejlesztve, ezen fejlődnek ki a következő spórák.

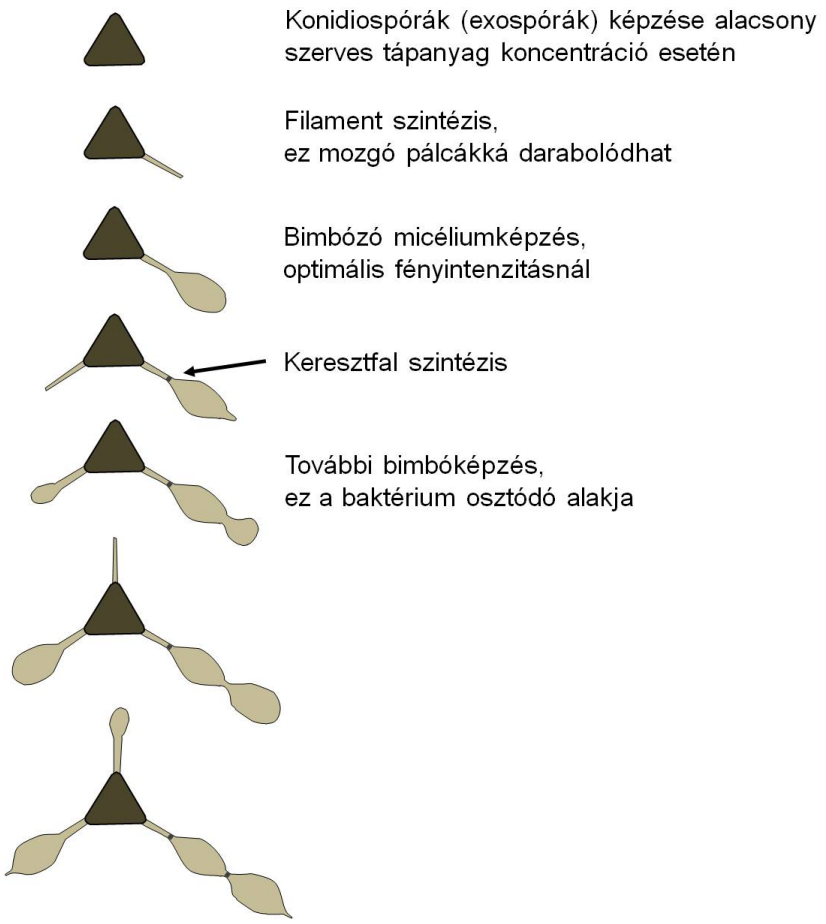


3.2/3. kép. Egy *Streptomyces* tenyészet pálcika egységekre (spórákra) feldarabolódó légmicéliumáról készült pásztázó elektronmikroszkópos felvétel

(méretarány 5 µm) (Fotó: Makk Judit)

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

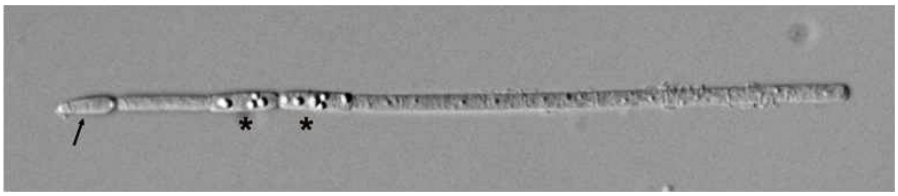
Talán a legérdekesebb példa a fotoheterotróf, bimbózással szaporodó *Rhodomicrobium vannielii* komplex életciklusa. Ennél a baktériumnál (külső körülményektől függően) általában háromféle sejttípust lehet elkülöníteni. A poláris csillózattal rendelkező pálcikák szerepe a szétterjedés maximalizálása, képződésük kis fényintenzitás és a környezet nagy CO_2 koncentrációja esetén jellemző. Optimális fényintenzitás esetén a mozgó sejtek bimbózó micéliumot fejlesztenek - ez a baktérium osztódó alakja. Ezen bimbózó sejteknek ezután három további lehetősége van: nagy fényintenzitásnál és kis CO_2 koncentrációnál a sejtek megmaradnak a bimbózó micélium képzésénél. Kis fényintenzitás és nagy CO_2 koncentráció újra a mozgó formák képzésének kedvez. Végül, ha a szerves tápanyag koncentráció egy bizonyos szint alá csökken, a bimbódzó sejtek szokatlan konidiospórák (exospórák) képzésére térnek át. A bimbódzás és a spórák az anyasejtről prosztéka képzés során különülnek el (**3.2/6. ábra**).



3.2/6. ábra. *Rhodomicrobium vannielii* komplex életciklusa.

Általában háromféle sejttípust lehet elkülöníteni: mozgó pálcikák, bimbózó micéliumok és konidiospórák.

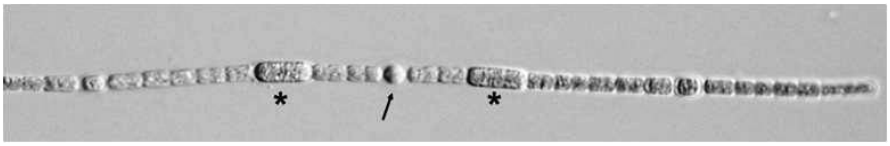
A sejtciklussal rendelkező baktériumok utolsó csoportjába azok a morfológiai változások tartoznak, amelyek bizonyos sejtek **valódi differenciálódását** jelentik. Ide tartozik bizonyos cianobaktériumok heterociszta (nitrogén kötésért felelős sejtek), akineta (túlélő képletek) vagy beaocita (szaporodó forma) képzése (**3.2/4-3.2/6. képek**).



3.2/4. kép. Fonalas *Cylindrospermopsis raciborskii* cianobaktériumról készült mikroszkópos felvétel

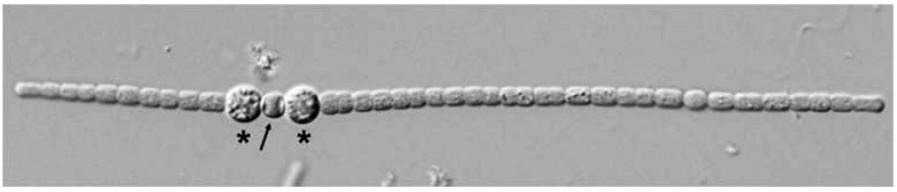
(csillag, heterociszta; nyíl, akinéta) (Fotó: Vörös Lajos és Somogyi Boglárka)

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



3.2/5. kép. Fonalas *Aphanizomenon* cianobaktériumról készült mikroszkópos felvétel

(csillag, heterociszta; nyíl, akinéta) (Fotó: Vörös Lajos és Somogyi Boglárka)



3.2/6. kép. Fonalas *Anabaena* cianobaktériumról készült mikroszkópos felvétel

(csillag, heterociszta; nyíl, akinéta) (Fotó: Vörös Lajos és Somogyi Boglárka)

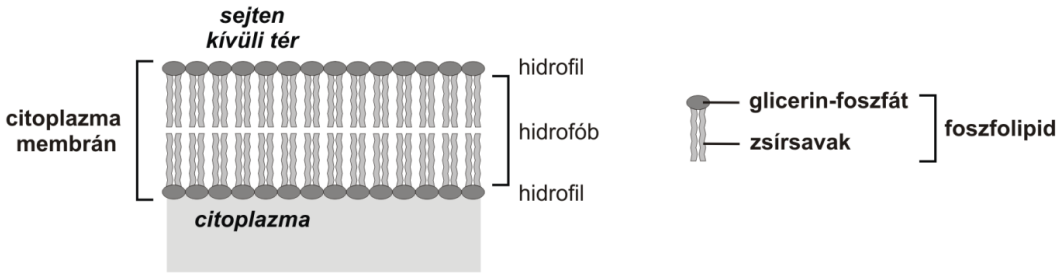
3.3. A citoplazmamembrán típusai, szerkezete és működése (Tóth Erika)

A citoplazmamembrán vékony szerkezet, mindössze 8-10 nm vastag, a sejteket teljesen körülzárja, az élő szervezetek létfontosságú sejtalkotó eleme. Mint hidrofób szerkezet teljesen elválasztja a sejt hidrofil belsejét (citoplazma) környezetétől. A baktériumok esetében a citoplazmamembrán lát el minden olyan feladatot, ami eukariótáknál sejtszervecskékben történik.

3.3.1. A citoplazmamembrán felépítése

3.3.1.1. Az eubaktériumok (és eukarióták) citoplazmamembránjának szerkezete, az egységmembrán

A citoplazmamembrán általános felépítésében neutrális lipidek, foszfolipidek és fehérjék vesznek részt. A membrán alapvázát neutrális és foszfolipidekből álló kettős réteg alkotja. A foszfolipidek vizes közegben speciális módon rendeződnek, a hidrofób részek belülre kerülnek, a zsírsavak egymással apoláros kölcsönhatásba lépnek, tipikus kettős membrán struktúrát mutatnak (**3.3/1. ábra**).



3.3/1. ábra. A foszfolipid kettős réteg szerkezete

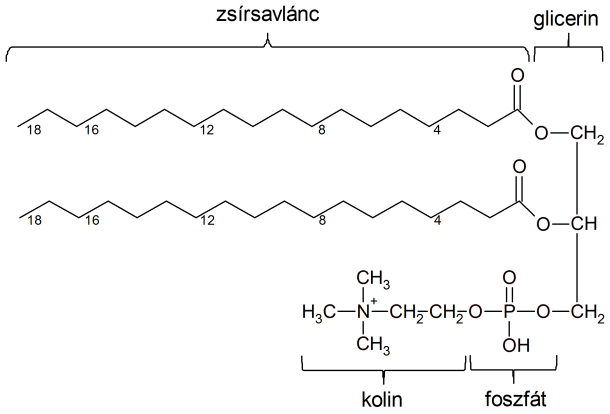
A zsírsavak egymással apoláros kölcsönhatásba lépnek, tipikus kettős membrán struktúrát mutatnak.

Ha a hidrofil glicerin molekulák minden szénatomjukon zsírsavakkal észteresítődnek neutrális lipidek (trigliceridek) jönnek létre. A legtöbb eubaktériumban a zsírsavak 12-20 szénatomot tartalmaznak. Lehetnek telített vagy egyszeresen telítetlen molekulák, lehetnek elágazóak és tartalmazhatnak elágazásnál metilcsoportot (pl. iso-,

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

anteiso- elágazások). Eukariótákban gyakoriak a hosszabb szénatomszámú és többszörösen telítetlen molekulák. Ilyenek a prokarióták közül a cianobaktériumoknál fordulnak elő. Időnként a zsírsavak egyes részei gyűrűvé záródhatnak. Az egyes komponensek megjelenése és relatív mennyisége az adott mikroorganizmus bioszintetikus sajátosságait tükrözi (az egyes zsírsavak aránya függ a környezeti hőmérséklettől, így tudják a sejtek különböző hőmérsékleten az optimális membrán fluiditást biztosítani). A szénatomok száma, a metilcspoport elhelyezkedése és a kettős kötés pozíciója taxonómiai értékű. Némely speciális zsírsav jelenléte egyértelműen utal egy rendszertani csoportra (pl. *Lactobacillus* és *Campylobacter* fajok ciklopropán tartalmú zsírsavakat is termelnek).

A membránokban előforduló poláris lipidek heterogén molekulacsoportot képeznek, amelyek amfipatikus tulajdonságokkal rendelkeznek, mert a lipidhez kovalensen hidrofil csoport kapcsolódik. A legközönségesebb, baktériumokban előforduló poláris lipidek glicerofoszfolipidek, amelyekben a glicerin 1. és 2. szénatomját zsírsavak észteresítik, a 3. szénatomhoz poláris funkciós csoport kötődik foszfodiészter kötéssel (**3.3/2. ábra**). A foszfáthoz az alábbi csoportok kötődhetnek: aminosav (pl. szerin), poliol (pl. glicerin), poliol származék (pl. foszfatidil-O-aminoacil glicerin), vagy inozitol származék. Az 1. és 2. pozícióban lévő zsírsavak heterogének lehetnek, a telítetlenek leggyakrabban a 2. pozícióban találhatók. Így, habár a legtöbb baktérium relatíve kevés különböző foszfolipid típust tartalmaz, összességében a foszfolipidek variabilitása nagy.

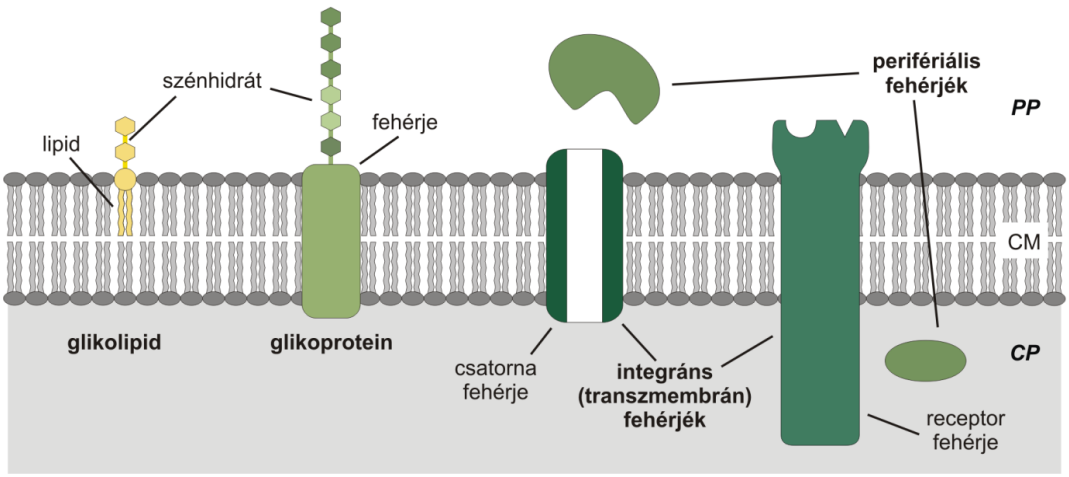


3.3/2. ábra. Egy, a membránban előforduló poláris lipid, a foszfatidil-kolin szerkezete

A foszfatidil-glicerin és a difoszfatidilglicerin (kardiolipin) az eubaktériumok között széles körben előfordul. A legtöbb Gram-negatív baktérium (de csak néhány a Gram-pozitív baktériumok közül) foszfatidil-etanolamint tartalmaz.

Minden membránban viszonylag nagy mennyiségben találhatók fehérjék is. Ezek a molekulák többek között anyagok megkötésében (receptorok), transzportfolyamatokban vesznek részt, két csoportjuk az integráns membrán fehérjék és a perifériális fehérjék. Az integráns fehérjék a membránt teljes szélességében átérik, vannak, amelyek csak a membránban lokalizálódnak és vannak, amelyek azon túlnyúlnak. Általában helikális szerkezetűek, arányuk az aktív sejteknél elérheti a 70-80%-ot (indukálható fehérjék). A periferiális fehérjék ezzel szemben nem merülnek bele a membránba, hanem annak vagy az extracelluláris vagy az intracelluláris oldalán találhatók, általában az integráns fehérjékhez kapcsoltan. Az egységmembrán általános felépítését a **3.3/3. ábra** mutatja.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



3.3/3. ábra. Az egységmembrán általános felépítése

(CP, citoplazma; CM, citoplazmamembrán; PP, periplazmatikus tér)

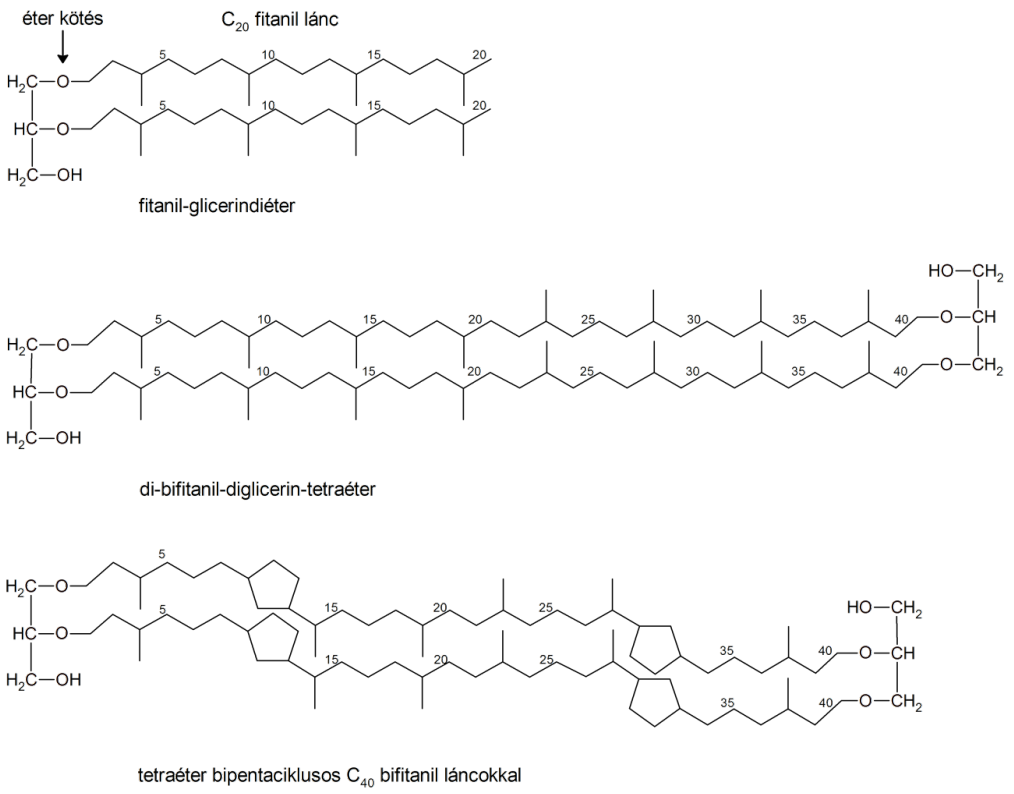
A membrán szerkezetéből adódóan nem merev, hanem inkább félfolyékony (fluid) mozaik membrán, amelybenaz oldalirányú elmozdulások alapvetőek a membrán működés szempontjából, viszont az ún. flip-flop mozgások (membrán külső oldaláról belülre és fordítva) ritkák.

Eukarióták membránjába a zsírsavak mellett szterán vázas vegyületek találhatóak (a membránlipidek 5-25%-át alkotják), amelyek első sorban a membrán szilárdításáért felelősek, az oldalirányú mozgásokat redukálják. A prokarióta szervezetekben a szteránvázas vegyületek ritkák (kivétel *Mycoplasma*, metanotróf baktériumok), helyettük kisebb mennyiségben hopanoid vegyületeket találunk.

3.3.1.2. Az ősbaktériumok citoplazmamembránjának szerkezete

Glicerint az ősbaktériumok membránja is tartalmaz, de a glicerinhez 20 szénatomszámú fitanil láncok (izoprenoidok) kapcsolódnak éterkötéssel. A fitanil láncok egymással kovalens kötést létesíthetnek (bifitanil-diglicerin-tertaéderek képződnek), így valójában a membrán egyetlen réteget képez (egyrétegű, nem egységmembrán típusú) (**3.3/4. ábra**). Ez a membrán típus igen ellenálló a különböző környezeti hatásoknak, pl. hőnek, denaturációnak. Az Archaea-k jelentős része extrém környezetben él, képesek akár 105°C hőmérsékletet vagy az extrém savanyú pH értéket elviselni. Az Archaea-k között az egyetlen és két réteges membránok egyaránt előfordulhatnak, azonban az izoprenoid alkohol (fitol) lánc a glicerinhez mindig éterkötéssel kapcsolódik. Több esetben a szénhidrogén lánc gyűrűket is tartalmazhat, mint pl. a krenarchaeol a Crenarchaeota baktériumoknál (**3.3/4. ábra**), amelyet négy ciklopentil gyűrű jelenléte jellemez. Sok Euriarchaeota (pl. metanogén baktériumok, némely extrém halofil ősbaktérium) glikolipideket is tartalmaz (a glicerinhez szénhidrát is kapcsolódik). Természetesen a fehérjék az ősmembránnak is fontos alkotórészei, amelyek fő feladata itt is a transzportfolyamatokban, receptor funkciók ellátásában van, illetve részt vesznek az energetikai anyagcserében, mint pl. az elektron transzport láncok szerves alkotóelemei vagy pl. mint a protonmozgató erő kialakításáért felelős fehérje.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



3.3/4. ábra. Az ősmembrán felépítése.

A glicerinhez fitanil láncok kapcsolódnak éterkötéssel, amelyek egymással is kovalensen összekötődhetnek.

3.3.2. A citoplazmamembrán funkciói és működése

A citoplazmamembrán szelektív gátat jelent a sejt és a környezete között. Ugyanakkor a membránban sok fehérje részt vesz az aktív transzport folyamatokban, bioenergetikai lépésekben, a protonmozgató erő kialakításában (elektrotranszport foszforiláció és ATP szintezés, légzés és fotoszintézis), kemotaxisban és csillóműködésben. A membránnak bioszintetikus funkciói is ismertek (pl. sejtfal szintézis).

A tápanyagok transzportja létfontosságú minden sejt számára. Ugyanakkor a citoplazmamembrán gátat jelent a különböző molekulák sejtbe illetve sejtből kifelé történő áramlásában. Habár néhány kicsi, hidrofób molekula diffúzióval is átjuthat a membránon, a legtöbb szubsztrát energia terhére, aktív transzport folyamattal jut át rajta. A transzport folyamatokat gyakran segítik transzport fehérjék.

3.3.2.1. A passzív transzport folyamatok

A passzív transzport folyamatok a sejt energia befektetése nélkül zajlanak, az anyagok koncentráció gradiense hajtja. A diffúzió során a transzportálódó anyag a koncentráció grádiensnek megfelelően jut át a membránon. A víz pl. mindkét irányba „áramolhat”, a folyamatot esetenként még akvaporinnak nevezett fehérjék gyorsítják, ekkor már facilitált diffúzióról beszélünk.

Facilitált diffúzió során a transzport szintén koncentráció gradiens irányába zajlik, de az anyagok átjutását a membránban található fehérjék segítik. Ezek a hordozó molekulák, ún. permeázok, specifikusak az adott molekulára vagy egy molekula családra. A folyamat egy idő után lelassul (koncentráció kiegyenlítődés), és reverzibilis, vagyis akár meg is fordulhat. Mivel a membránban lévő szállító molekulák száma korlátozott, az anyag koncentrációjától függetlenül a szállított anyag mennyisége egy idő után nem nő.

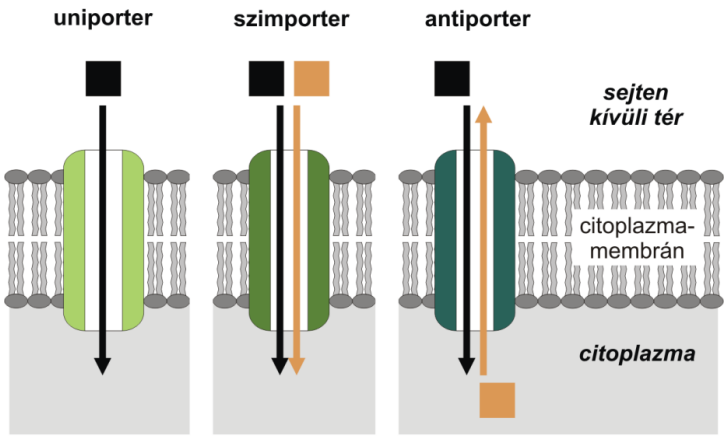
XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

3.3.2.2. Az aktív transzport folyamatok

Az aktív transzport folyamatok a sejt energia befektetését igénylik, mivel általában koncentráció gradiens ellenében történnek. Ilyen esetben mindig szükség van szállító molekulákra, ezek fogják koncentráció gradiens ellenében szállítani a szubsztrátokat. Transzport fehérjék végzik ezt a feladatot. A transzport fehérjék működése a sejtek számára nélkülözhetetlen, hiszen gyakran bizonyos tápanyagokat nagyon „híg" környezetből kell felvenniük a „sűrű" citoplazmába.

A transzportfolyamatokban részt vevő integráns membránfehérjék elsődleges és másodlagos szerkezetüket tekintve minden baktérium sejtnél hasonló felépítést mutatnak: 12 alfa hélix, képez csatornát a membránban. A szállító molekulák általában specifikusak és a fehérjékre jellemzően működésük követi a Michaelis-Menten kinetikát. Így egy bizonyos telítési koncentráción túl szállító molekulák hiányában a transzportfolyamatok sebessége nem növelhető.

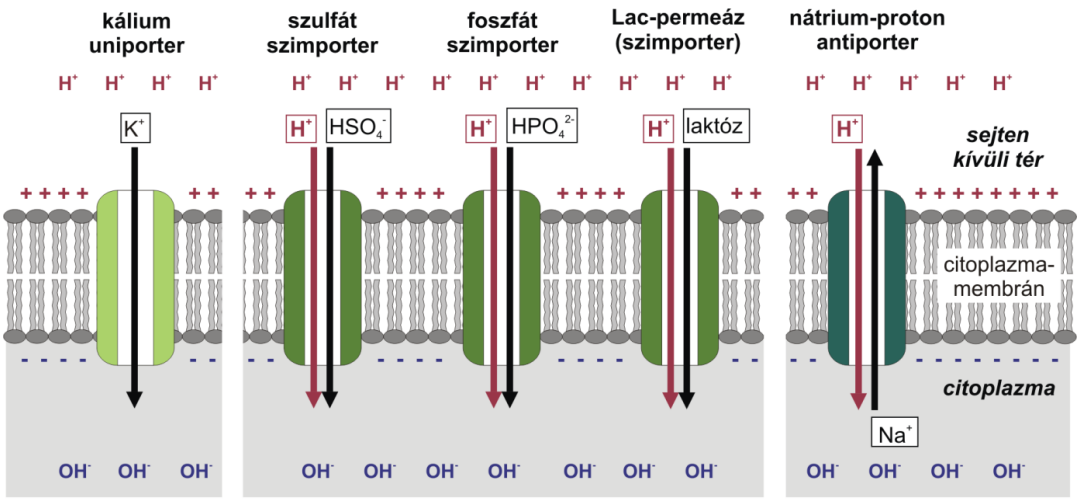
A membránkötött transzporter fehérjék három módon vihetik át a molekulákat a citoplazmamembránon (**3.3/5. ábra**): uniport folyamat esetén egyetlen anyag transzportálódik, az egyik anyag transzlokációja másikéhoz nem kapcsolódik. A szimport folyamatoknál két anyag együttes, egyirányú transzpotrja zajlik (pl. protonszimport folyamatok, vagyis a szubsztrát protonnal együtt transzportálódik). Az antiport folyamatok esetén egy anyag transzportja egy másik anyag ellentétes irányú transzportálásához kapcsolt.



3.3/5. ábra. Az aktív transzport folyamatok alapvető típusai I.

A proton koncentráció különbség segítségével működő egyszerű transzporter rendszerek mindössze egyetlen, membránkötött szállító fehérjét igényelnek. Ilyen pl. az *E. coli* lac permeáz fehérjéje, amely a laktóz sejtbe történő felvételét segíti: a laktóz felvétele protonszimport folyamat során zajlik le, a folyamat hajtóereje a protonmozgató erő (**3.3/6. ábra**).

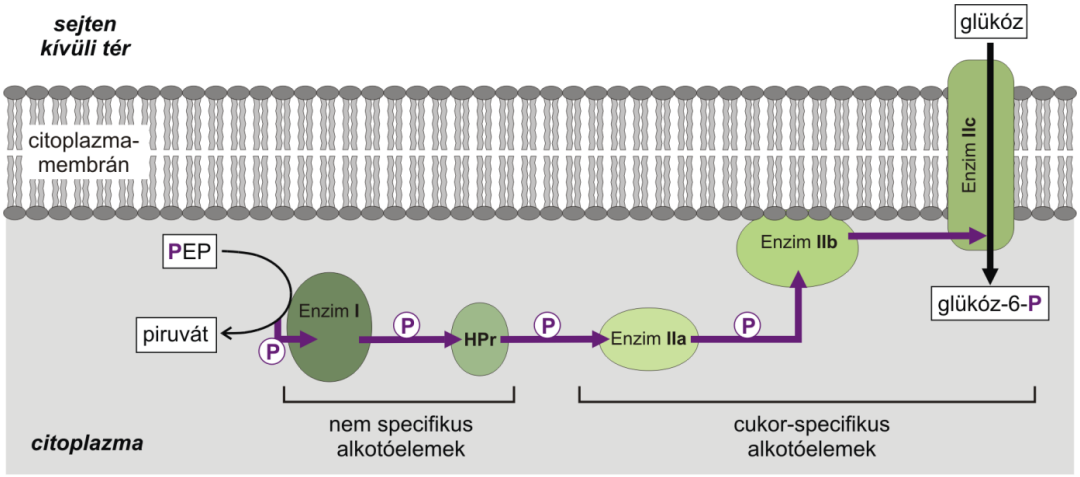
XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



3.3/6. ábra. Az aktív transzport folyamatok alapvető típusai II.

A kálium egyedüli transzportja, a protonszimport és antiport folyamatok.

A csoport transzlokáció során a transzportálandó szubsztrát kémiailag módosult formában jut át a membránon. Az egyik legjobban tanulmányozott csoport transzlokációs rendszer az *E. coli* foszfotranszferáz (PTS) rendszere, amellyel számos cukormolekula (glükóz, mannóz, fruktóz stb.) transzportja valósul meg. A foszfotranszferáz rendszert egy fehérjecsalád alkotja: mielőtt a szubsztrát átjut a membránon a fehérjék egymást kaszkádszerűen foszforilálják, végül a foszfát a cukormolekulára kerül és így, foszforilált formában jut be a sejtbe (**3.3/7. ábra**).

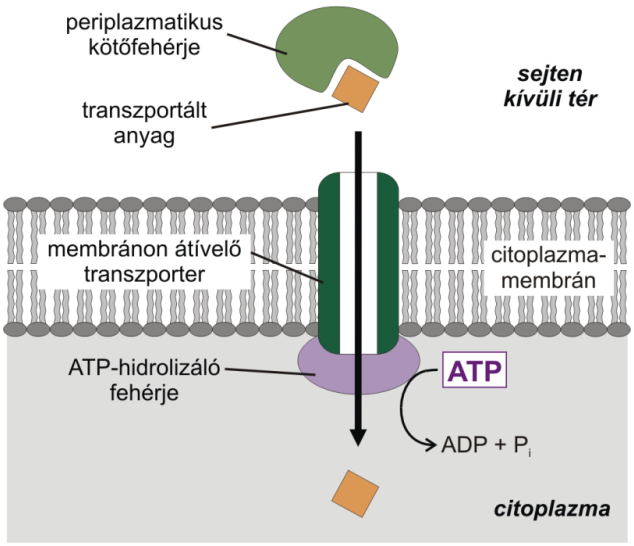


3.3/7. ábra. Az aktív transzport folyamatok alapvető típusai III.

A csoport transzlokáció (a PTS rendszer működése).

Az aktív transzport folyamatok az ABC rendszer segítségével is megvalósulhatnak (**3.3/8. ábra**). Az ABC rendszer legalább három fehérje működését igényli: egy periplazmatikus kötőfehérje szállítja a szubsztrátot a membránt átívelő transzport fehérjéhez, amelyhez a membrán belső oldalán egy ATP-hasító fehérje köt. E három fehérje együttesét ABC transzport rendszernek nevezik (ABC: ATP-binding cassette). Vagyis a szubsztrát transzportja ATP hidrolízis terhére valósul meg. A prokariótákból több, mint 200 féle ABC transzport rendszert azonosítottak ezidáig. A rendszer alkalmas a környezetben nagyon kis koncentrációban jelen lévő szubsztrát felvételére. Ezt a periplazmatikus kötőfehérje nagy szubsztrát affinitása biztosítja.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



3.3/8. ábra. Az aktív transzport folyamatok alapvető típusai IV.

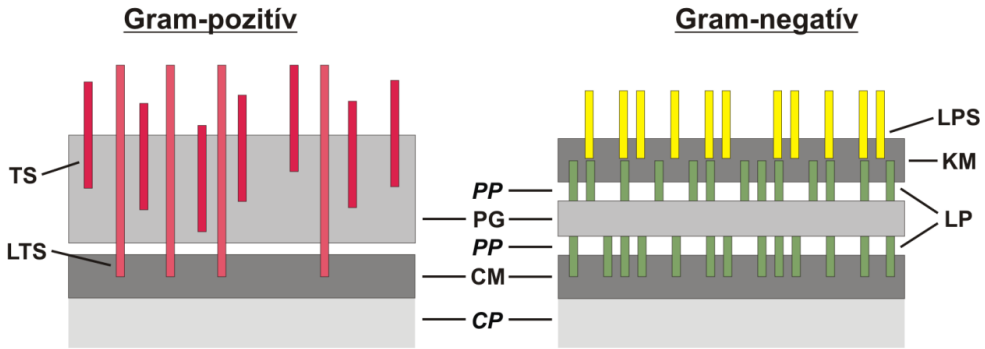
Az ABC rendszer működése.

3.4. A prokarióták sejtfalszerkezeti típusai (Tóth Erika)

A baktériumok sejtfala biztosítja a sejt fajra jellemző alakját, a citoplazmamembránon kívül helyezkedik el. Léteznek sejtfal nélküli prokarióták is (pl. *Mycoplasma* spp., *Ferroplasma* spp., *Thermoplasma acidophilum* stb.).

A prokarióták két doménjének sejtfalszerkezeti típusai eltérnek egymástól. Alapvető különbség a murein meglétében illetve hiányában nyilvánul meg: az eubaktériumok, függetlenül egyéb sejtfalszerkezeti elemeiktől, kevés kivételtől eltekintve (pl. *Planctomyces* spp., *Pirella* spp.) mindig tartalmaznak valódi mureint. Az ősbaktériumokból a valódi murein hiányzik.

A *Bacteria* domén tagjai sejtfalszerkezetük alapján két nagy csoportra oszthatók, a Gram-pozitív (egyszerűbb sejtfal, vastag murein réteg, összvastagság mintegy 80 nm) és a Gram-negatív (rétegezett felépítésű sejtfal, vékony murein réteg, összvastagság mintegy 20 nm) baktériumokra (**3.4/1. ábra**).



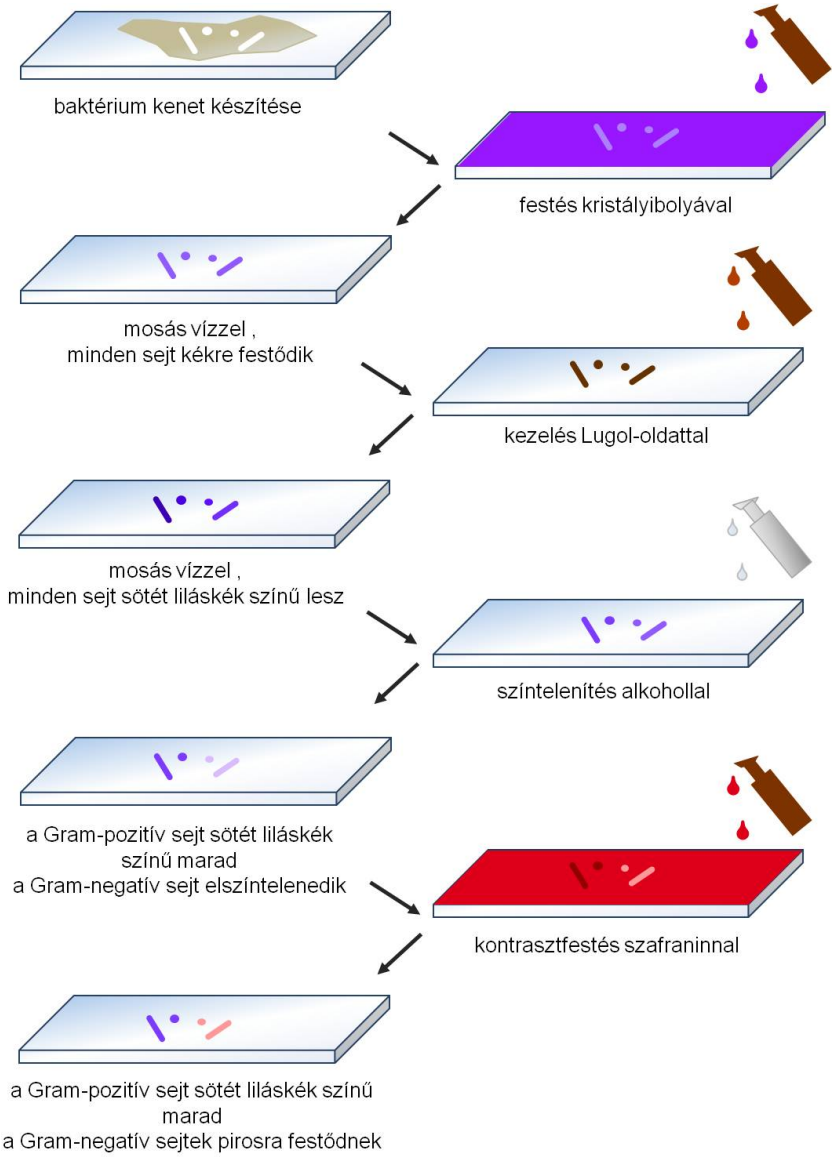
3.4/1. ábra. A Gram-pozitív egyszerűbb és a Gram-negatív, rétegzett sejtfalak általános elkülönítése

(TS, teikosav; LTS, lipoteikosav; PG, peptidoglikán; CM, citoplazmamembrán; CP, citoplazma; LPS, lipopoliszacharid; KM, külső membrán; LP, lipoprotein; PP, periplazmatikus tér)

A két sejtfal típus különbözőségét az 1884-ben C. Gram által leírt festési módszer tárta fel (**3.4/2. ábra**): a festési eljárás alapja az, hogy a vastag murein réteggel rendelkező sejtek a kristályibolya és a jód komplexét (jód-para-

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

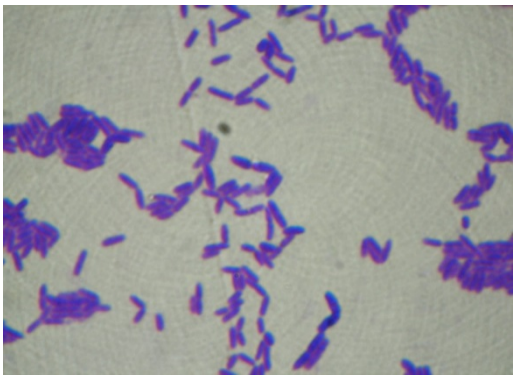
rozanilin) oly mértékben képesek megkötni, hogy az még alkoholos színtelenítéssel sem mosható ki belőlük (**3.4/1-3.4/2. kép**). (Alkohol hatására a Gram-pozitív sejtek vastag murein rétege még jobban tömörödik, míg a Gram negatív sejteknél az alkohol a sejtfal alkotók jelentős részét dezintegrálja.) Megjegyzendő azonban, hogy a pozitív festődés inkább a sejtfalban található glikán réteg meglétével, vastagságával és áteresztőképességével áll kapcsolatban, semmint a Gram-pozitív sejtfal szerkezettel. Vagyis az ősbaktériumok között is van nem egy Gram szerint pozitívan festődő csoport, noha esetükben a valódi murein hiányzik. Hasonlóan élesztők legtöbbje (kitin sejtfal) Gram szerint pozitívan festődik, de a növényi (cellulóz) sejtfal is.



3.4/2. ábra. A Gram-festés menete

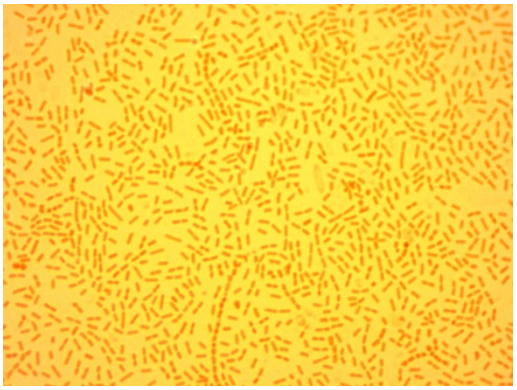
A vastag murein réteggel rendelkező sejtek a kristályibolya és a jód komplexét oly mértékben képesek megkötni, hogy az még alkoholos színtelenítéssel sem mosható ki belőlük.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



3.4/1. kép. *Bacillus* sp. Gram-festési eredményének fénymikroszkópos képe

(méretarány 5 µm) (Fotó: Tóth Erika)



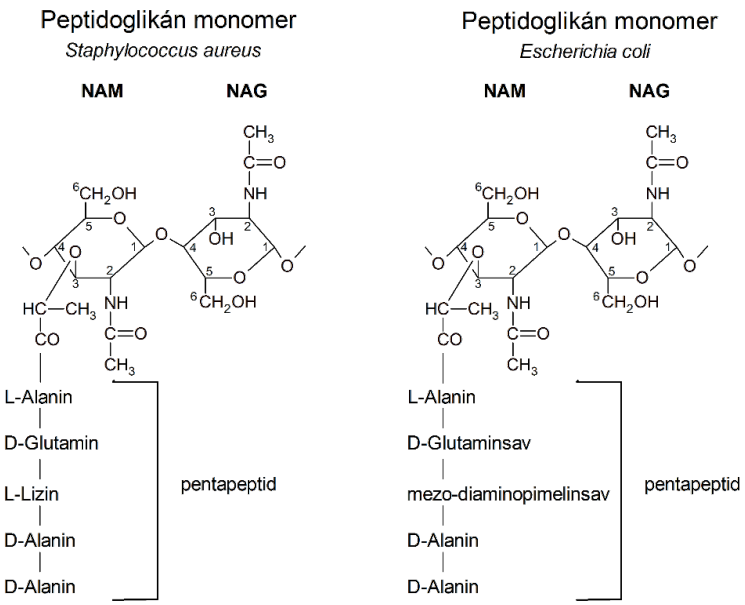
3.4/2. kép. *Syphobacter aquaclari* baktérium Gram-festési eredményének fénymikroszkópos képe

Jól látszanak a Gram-negatívan festődő, pálcika alakú sejtek (méretarány 5 µm) (Fotó: Tóth Erika).

3.4.1. A murein szerkezete, változatai

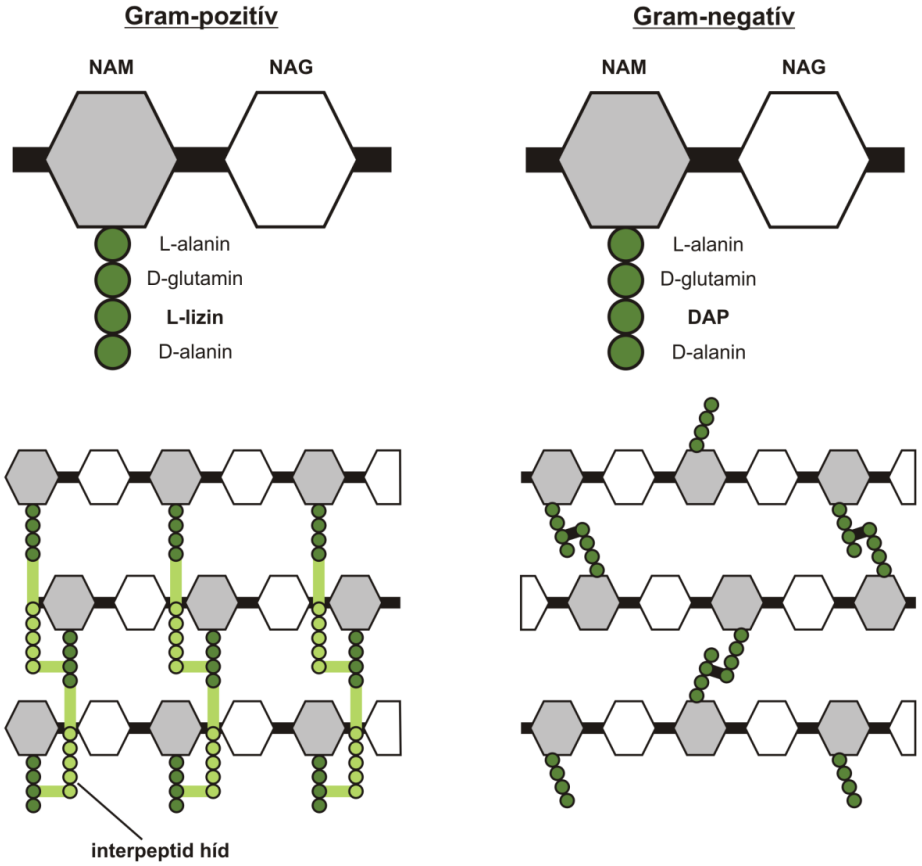
A murein alapvázát (**3.4/3A. ábra**) N-acetil-glükózamin (NAG) és N-acetil-muraminsav (NAM) ß(1-4) glikozidos kötésű láncai alkotják. A kötés lizozimmal hasítható (**3.4/4. ábra**), hiszen a lizozim ß-glikozidáz enzim (a lizozim a kitint is bontja). A muraminsav a glükózmin tejsavval alkotott étere. A tejsav szabad karboxilcsoportja rövid oligopeptidet köt meg, amelyek más glikánláncokról lelógó oligopeptidekkel kapcsolódva hálózatos szerkezetet hozhatnak létre (**3.4/3B. ábra**). A kapcsolódás történhet közvetlenül, vagy más, hídalkotó oligopeptiden keresztül (ezek általában nem azonosak a lelógó peptid oldalláncokkal).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



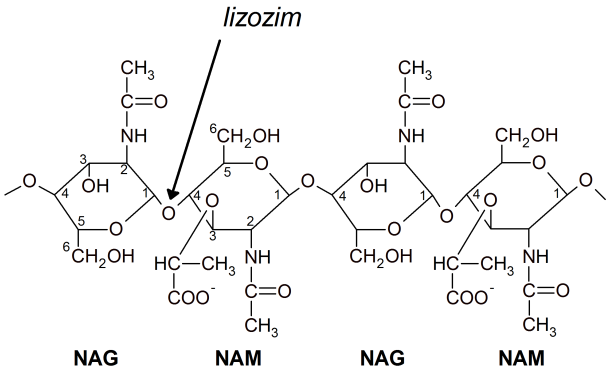
3.4/3A. ábra. A murein szerkezete és változatai a *Staphylococcus aureus* és *Escherichia coli* esetén

(NAM, N-acetil-muraminsav; NAG, N-acetil-glükózamin)



3.4/3B. ábra. A murein hálózatos szerkezete Gram-pozitív és Gram-negatív baktériumokban

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



3.4/4. ábra. A lizozim hatása, a ß(1-4) glikozidos kötés hasítása

(NAG, N-acetil-glükózamin; NAM, N-acetil-muraminsav)

A Gram-pozitív sejtfal esetében a glikánrész és az oligopeptidek, valamint a hídalkotó peptidek variációi kb. 100 különféle murein típus kialakulását teszik lehetővé. A glikánrész általában kevéssé variabilis (a 6-OH csoportnál előfordulhat acetiláció vagy foszforiláció, hiányozhat az acetil csoport, esetleg N-glikolil csoporttal helyettesítődhet). A murein szerkezetében a legnagyobb változatosságot az NAM-ról lelógó peptid oldalláncok mutatják. A peptid oldalláncokban a természetes L-aminosavakon kívül D-aminosavak is előfordulnak, valamint diamino-monokarbonsavakat és monoamino-dikarbonsavakat is tartalmazhatnak. A legnagyobb variáció a 3. pozícióban lévő diamino-monokarbonsavban lehet (lizin, ornitin, diamino-pimelinsav, diamino-vajsav, lantionin stb). Ha két mikroba diaminosav összetétele különbözik, nem tartozhatnak ugyanahhoz a nemzetséghez. A 4. pozícióban majdnem mindig D-alanin található (esetleg ha a sejt nagy mennyiségű glicin jelenlétében nő, ezen a helyen is glicin lesz). A D-alanin karboxil csoportja gyakran keresztköt egy másik oligopeptid lánc amino csoportjával. Ahol hiányzik a keresztkötés vagy még egy D-alanin található, vagy az előző is leszakad, így mindössze 3 aminosavat tartalmazó oligopeptid lánc marad kötve az eredeti glikán részen.

A lelógó oligopeptid láncok egymással két különböző módon kapcsolódhatnak (a keresztkötés módjától függően két nagy csoport különíthető el). Az A típusú peptidoglikánnal rendelkező mikrobák egyik glikán lánca oligopeptidjének 3. pozíciójában lévő diaminosav disztális aminocsoportja közvetlenül vagy rövid interpeptid hídon keresztül kapcsolódik a másik glikánról „lelógó" oligopeptid 4. pozíciójában lévő D-alaninhoz. Ha van interpeptid híd, ez is jellegzetes variációkat mutathat. A B típusú peptidoglikánban az egyik glikán láncról lelógó oligopeptid 2. pozíciójában lévő D-glutaminsav alfa-karboxilcsoportja egy másik glikán láncon található oligopeptid 4. pozíciójában lévő D-alanin C-terminális végéhez köt. A kötődés itt mindig hídpeptiden keresztül valósul meg, amely maga is mindig tartalmaz egy diaminosavat , hiszen az interpeptid mindkét vége N-terminális kell, legyen.

A Gam-negatív sejtfal murein rétege sokkal egységesebb, általában mindössze egy mulekularéteg vastagságú és jellemző diaminosavként néhány kivételtől eltekintve diamino-pimelinsav fordul elő bennük (pl. a *Spirochaeta* baktériumoknál gyakori az ornitin).

A mureinszerkezet abban is variációkat mutathat, hogy hány muraminsavról lóg le oligopeptid és ezek kb. milyen arányban vannak kereszthidakkal összekötve (pl. a *Staphylococcus aureus* baktériumban a glicin domináns elem - pentaglicin híd köti össze az oligopeptideket és az oligopeptidek kb. 93%-a van ezzel a hídpeptiddelösszekötve - szoros szerkezet; a *Micrococcus lysodeicus* baktérium mureinjében a muraminsav molekulák csak kb. 40%-a visel oligopeptidet, ez sincs hídpeptiddel összekötve - lazább szerkezetnek tekinthető).

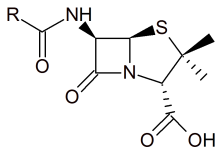
Mivel a murein finomszerkezetének változatai az egyes taxonómiai csoportokra (nemzetsére, esetenként fajra) jellemzőek (kemataxonómiai markerek), ezért tipizálása fajleírásoknál elengedhetetlen. Meg kell határozni, mely diaminosavat tartalmazza, milyen az aminosavak sorrendje, acetil vagy glikolil csoport van-e a glikánrészen stb.

A murein bioszintézisét lásd a 7.1.4. fejezetben.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

3.4.2. A penicillin hatásmechanizmusa

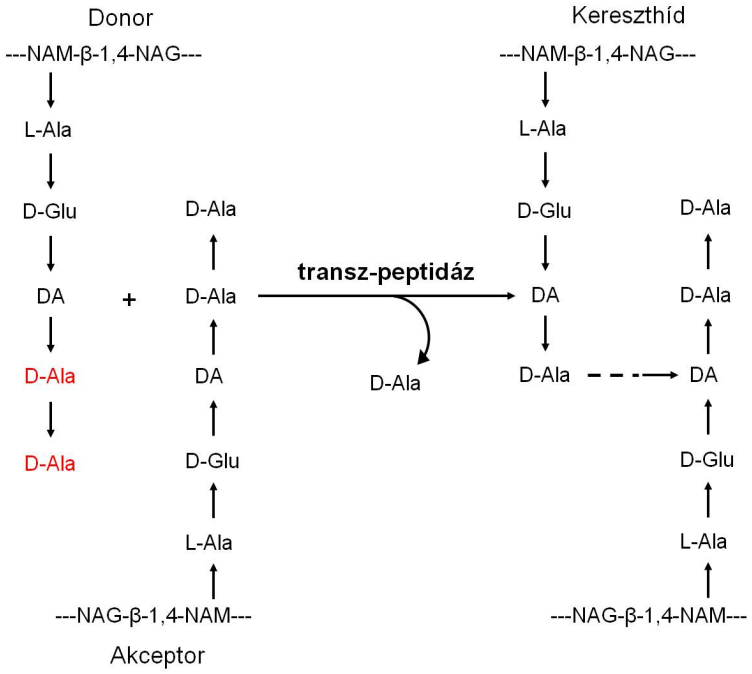
A murein bioszintézisébe antibiotikumokkal be lehet avatkozni, hiszen az eukariótákban nem találunk mureint. Így elméletileg az ilyen antibiotikumok magasabb rendű szervezetek számára nem toxikusak, melyek közös szerkezeti jellemzője a β-laktám gyűrű (**3.4/5. ábra**). A bakteriális sejtfal szintézisét gátló antibiotikumok közé tartoznak a β -laktám antibiotikumok (pl. a penicillin).



3.4/5. ábra. A penicillin szerkezete

A β-laktám antibiotikumok a peptidoglikán alegységek közötti peptid kötés kialakulását gátolják oly módon, hogy a kötés kialakításáért felelős transzpeptidáz enzimhez irreverzibilisen kötődnek. Szerkezetileg hasonlóak a fehérje természetes szubsztrátjához, így köztük versengés folyik az enzim szabad kötőhelyéért. A gátló hatást tehát úgy érik el, hogy a szubsztrát helyett az antibiotikum kötődik a transzpeptidáz enzimhez, ezzel meggátolva a sejtfal bioszintézisét (**3.4/6. ábra**). Mivel a sejtfal szintézisét gátolják, természetesen csak osztódó sejtekre hatnak, valamint hatástalanok a sejtfallal nem rendelkező baktériumokra (pl. *Mycoplasma* spp.) is.

Így az aktívan növekedő és osztódó Gram-pozitív mikroba sejtek a penicillin megfelelő dózisával rezisztencia kialakulása nélkül gátolhatók. Ha penicillin nem megfelelő mennyiségben kerül beadásra a betegnek a mureinnek ugyan lazább szerkezete jön létre, esetleg szferoplasztok, protoplasztok (sejtfal nélküli baktériumok) képződnek, amelyek a szöveti környezetben nem pusztulnak el, bár lekerekednek, osztódási zavarokat szenvedhetnek (a penicillinre viszont rezisztensek). A Gram-negatív baktériumok penicillinre általában rezisztensek.



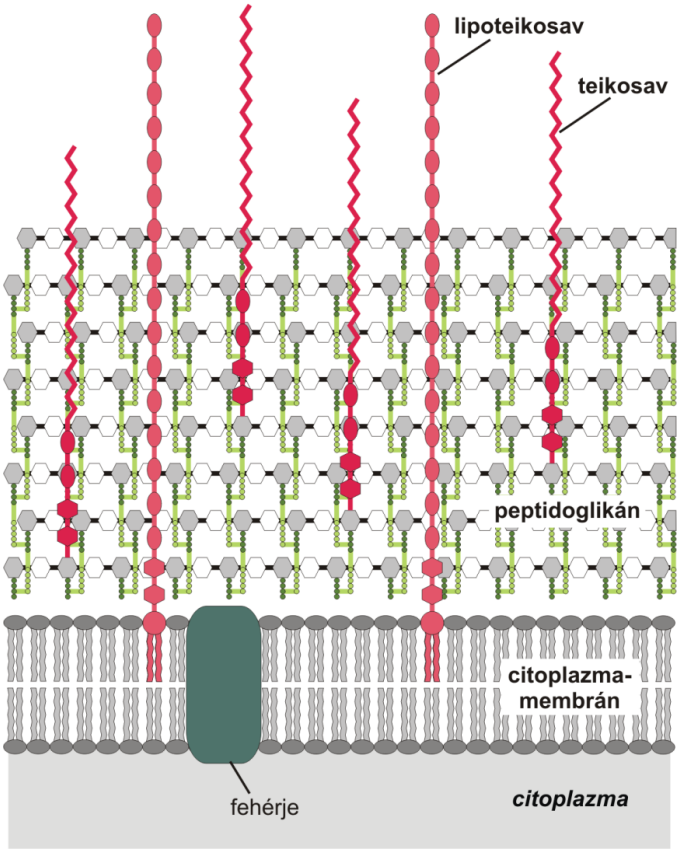
3.4/6. ábra. A penicillin hatásmechanizmusa

(NAM, N-acetil-muraminsav; NAG, N-acetil-glükózamin)

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

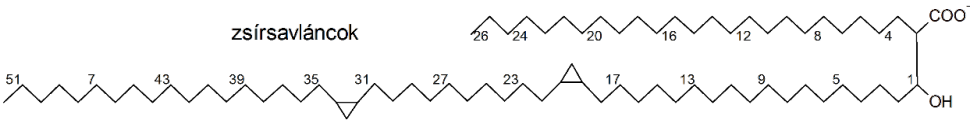
3.4.3. A Gram-pozitív sejtfal szerkezete

A Gram-pozitív sejtfal (**3.4/7. ábra**) legfőbb szerkezeti eleme a vastag murein réteg, amely a fal szárazanyag tartalmának 70%-át is kiteheti. Sok molekula réteget alkot (10-40 réteg), benne az oligopeptid oldalláncok segítségével szoros, hálózatos szerkezet alakul ki. Ezen sejtfal további alkotó elemeihez tartoznak a teikosavak (a sejtfal szárazanyag súlyának akár 50%-áig), amelyek glicerin- vagy ribitol-foszfátok vízoldékony polimerjei. A pirofoszfát kötésekel felépülő alapvázon változatos szénhidrát oldalláncok fordulnak elő. Ha a teikosavak a citoplazmamembránjából indulnak (kovalensen kötődnek a membrán glikolipeptidjeihez) lipoteikosavaknak hívjuk őket. Fajon belül a teikosavak változatosak lehetnek (törzsszintű tulajdonság), jó antigén karakterrel rendelkeznek (O-ag). A Gram-pozitív baktériumok sejtfalába bizonyos esetekben további rétegek épülhetnek be (pl. a *Streptomyces* nemzetségénél egy kitin réteg is beépülhet).



3.4/7. ábra. A Gram-pozitív sejtfal szerkezete

A Gram-pozitív sejtfalak különleges típusát alkotják a mikolsav tartalmú sejtfalak. Az aktinobaktériumok a Gram-pozitív baktériumok közé tartoznak, bár gyakran Gram szerint negatívan festődnek épp a mikolsav jelenléte, valamint a relatíve vékony murein réteg miatt. Ezen sejtfalakat sokkal jellegzetesebben lehet az ún. saválló-festéssel kimutatni. A mikolsavak (**3.4/8. ábra**) elágazó 2-alkil-3-OH zsírsavak hosszú zsírsavlánccal, amelyek szénatomszáma általában 24-90-ig változhat. (pl. *Mycobacterium* spp., *Nocardia* spp., *Rhodococcus* spp., *Corynebacterium* spp. stb). Gyakori, hogy észterkötéssel arabinogalaktánhoz (arabinóz és galaktóz heteropoliszacharidja) kapcsolódnak. Alkalmanként a sejtfal szárazanyag tartalmának 60-80%-át is alkothatják. Ezen baktériumok anyagcseréje „nehéz”, lassú, hiszen a tápanyagoknak át kell jutniuk a sejtfalon, ezért általában lassú növekedést mutatnak. Ugyanakkor ezek a szervezetek a környezeti hatásokkal szemben (hő, savak, lúgok stb.) pont sejtfaluk miatt ellenállóbbak.



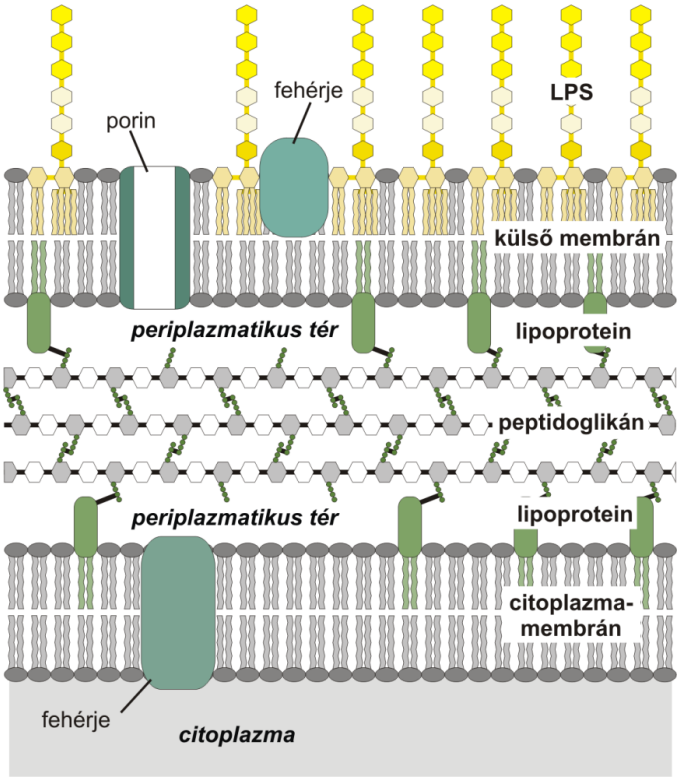
3.4/8. ábra. A mikolsavak szerkezete

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A mikolsavak összetétele rendszertani bélyeg. Pontos meghatározásuk a sejtek savas metanolízisét követően HPLC segítségével (lánchossz is pontosan meghatározható) történhet.

3.4.4. A Gram-negatív sejtfal felépítése

A Gram-negatív sejtfal (**3.4/9. ábra**) összességében vékonyabb, mint a Gram-pozitív, de szerkezetében bonyolultabb. Az egy vagy néhány mulekula vastagságú murein réteget lipoprotein kapcsolja a citoplazmamembránhoz és a külső membránhoz is. A lipoprotein lipid része a membránok hidrofób régiójába merül és ott másodlagos kötéseket alakít ki, míg fehérje része a murein oligopeptidjéhez kovalensen kötődik. Tripszines kezelés hatására (lizin-arginin között hasít) a sejtfal és citoplazmamembrán elkülönül. A lipoprotein rétegnek (ezen belül a lipid-A komponensnek) patogenitási funkciói ismertek, pl. lázkeltés, bizonyos allergiás reakciók.



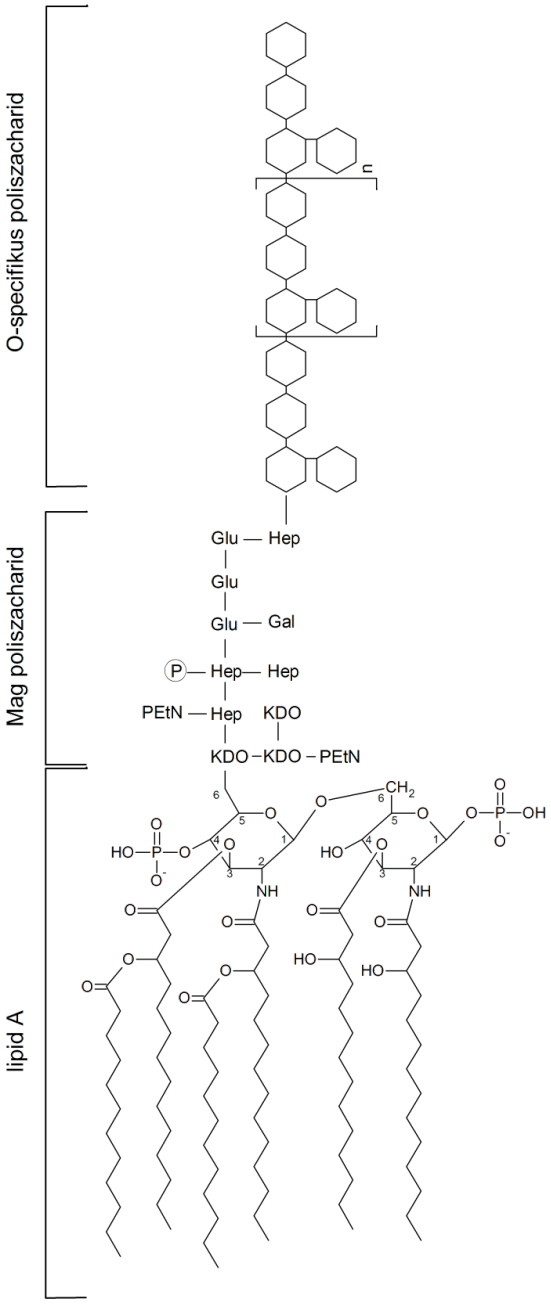
3.4/9. ábra. A Gram-negatív sejtfal rétegzett szerkezete

(LPS, lipopoliszacharid)

A Gram-negatív sejtfal igen fontos alkotó eleme a külső membrán. Alapvetően egységmembrán típusú, de általában több fehérjét tartalmaz, mint a citoplazmamembrán: sok transzportfehérje található benne (pl. porin fehérjék - pórusképzők, számos kis molekulasúlyú anyag felvételét teszik lehetővé). A külső membránnak jelentős szerepe van a sejt szerkezeti védelmében, védelmet biztosít bizonyos hidrolitikus enzimekkel és toxikus anyagokkal szemben (számos Gram-pozitív baktériumra káros anyag, pl. egyes antibiotikumok a Gram-negatív szervezetekre hatástalanok), receptorokat tartalmaz, részt vesz a sejtosztódás és a konjugáció folyamában.

A külső membránba épül bele kívülről a lipopoliszacharid réteg (LPS), amely a Gram-negatív sejtfal legkülső rétege, jó antigén karakterrel rendelkezik. A sejtet tejlesen körülveszi, ezért a mureinréteg az enzimatikus hatásokra igen ellenálló. Stabilitáshoz kalciumot igényel (EDTA-val történő kezelés után a Gram-negatív szervezetek is érzékenyek lesznek pl. a lizozimra). Poliszacharidokat és lipideket tartalmaz (**3.4/10. ábra**).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



3.4/10. ábra. A Gram-negatív sejtfal lipopoliszacharid (LPS) rétegének felépítése

(KDO, keto-dezoxi-oktanoilsav; Hep, heptóz; Glu, glükóz; Gal, galaktóz)

Alapváza egy glükóz-amin dimerekből álló lánc, amelyek pirofoszfát hidakkal kapcsolódnak össze. A glükóz-aminhoz zsírsavak csatlakoznak, amelyek a külső membrán hidrofób régiójába merülnek. Ezt a gerincet nevezzük lipid-A-nak. A lipid-A összetétele egyes fajoknál különböző, a zsírok között azonban szinte mindig szerepel a 14 szénatomszámú ß-hidroxi-mirisztilsav. A lipid A-hoz kívülről magnak nevezett oligoszacharid kapcsolódik, amelynek összetétele fajonként változhat, leggyakoribb szénhidrátja a keto-dezoxi-oktanciát. Ezt a magrészt a külvilág felé ismétlődő egységekből álló poliszacharid réteg fedi (**3.4/10. ábra**). Az LPS réteg bioszintézise a belső membránban kezdődik, a belső membrán periplazmatikus részén szintetizálódik, majd onnan transzlokálódik 2 lépésben a külső membrán külső oldalára: baktoprenolhoz kötve kialakul a mag, erre szintetizálódik a periplazmatikus térben az ismétlődő egységek sora. A másik oldalon elkészül a lipid-A (glükóz-amin dimerek, zsírsavak kerülnek rá) majd kapcsolódik a maghoz, és kifordul a membrán külső oldalára.

Az Bacteria sejtfalszerkezeti típusainak elkülönítését a **3.4/1. táblázat** összefoglalva tartalmazza.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

3.4/1. táblázat. A Bacteria domén sejtfalszerkezeti típusainak elkülönítése

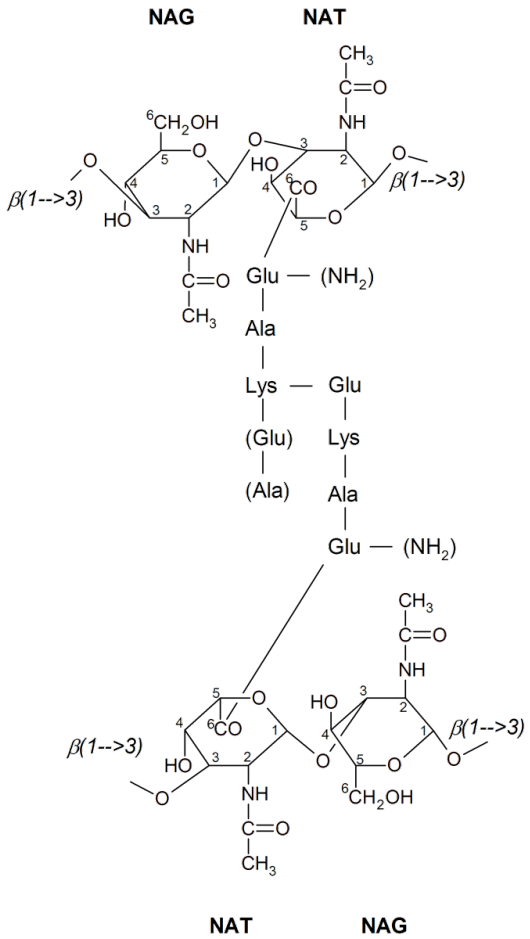
	Gram-pozitív sejtfal	Gram-negatív sejtfal	Saválló sejtfal
murein	vastag, sokrétegű	vékony, egyrétegű	vékony
lipidek	kevés	lipopoliszacharid	mikolsav
teikosavak	+	-*	-
külső membrán	-	+	-
enzimatikus emésztés (pl. lizozommal)	protoplaszttá alakul	szferoplaszttá alakul	általában hatástalan
β-laktám antibiotikumok	érzékeny	mérsékelten érzékeny	kevéssé érzékeny

*kivételt jelent pl. az *E. coli*, ahol van teikosav

3.4.5. Az ősbaktériumok sejtfalszerkezeti típusai

Az ősbaktériumok sejtfala sohasem tartalmaz „valódi” mureint és még akkor sincs külső membránjuk, ha Gram szerint negatívan festődnek. Az Archaea domén tagjainak sejtfala általában pszeudomureinből, heteropoliszacharidból vagy fehérjékből áll.

Számos metanogén baktérium sejtfala tartalmaz pszeudomureint (pl. *Methanobacterium* spp.), amelynek szerkezete a mureinhez hasonló, de a glikánláncok összekötése ß(1-3) kötéssel valósul meg (a pszeudomurein rezisztens a ß-laktám antibiotikumokra és sok lítikus enzimre is) valamint az N-acetil-muraminsav helyett N-acetil-tallózamin-uronsavat tartalmaz (**3.4/11. ábra**). A pszeudomureinben előforduló aminosavak általában L-sztereoizomerek.



XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

3.4/11. ábra. A pszeudomurein szerkezete, melyben az eubaktériumoktól eltérően a glikánláncok összekötése ß(1-3) kötéssel valósul meg és az N-acetil-muraminsav helyett N-acetil-tallózamin-uronsavat tartalmaz

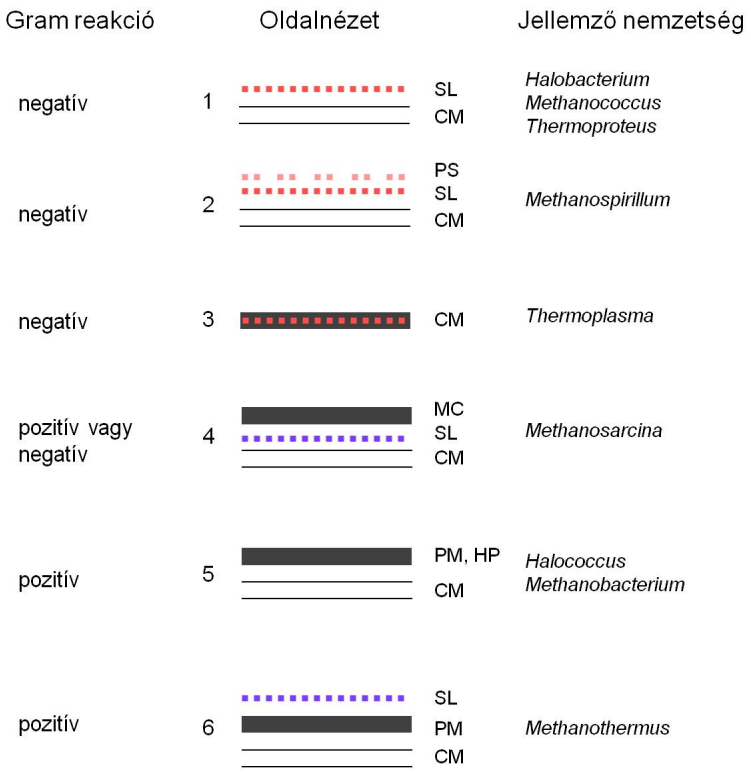
(NAT, N-acetil-tallózamin-uronsav; NAG, N-acetil-glükózamin)

Számos Archaea (pl. *Methanosarcina* spp.) a pszeudomurein helyett heterpoliszcharid sejtfalat tartalmaz. Ez kb. 50 nm vastag, leggyakoribb elemei az N-acetil-glükóz-amin, N-acetil-galaktóz-amin, glükóz, glukuronsav, ecetsav és a glükóz-amin-uronsav.

Extrém halofil ősbaktériumoknál (pl. *Halococcus* spp.) előfordul, hogy a heteropoliszacharid sejtfal szulfátot tartalmaz. A szulfát ion negatív töltése megköti a Na^+ ionokat, amellyel segíti a sejtfal stabilizálását extrém sós környezetben. Heteropoliszacharid sejtfal a *Methanosarcina* baktériumok kondroitinhez hasonló sejtfala is.

Az S-layer egy enzimatikus emésztésnek (SDS, tripszin, pepszin stb.) erőteljesen ellenálló, kristályos fehérje, amely bár nem csak Archaea baktériumokban fordul elő, de az ősbaktériumok esetén egyedüli sejtfal alkotóként is szerepelhet (*Methanocaldococcus jannaschii*).

Ha az Archaea baktériumok sejtfalát Gram szerint festjük, a sejtfal anyaga, vastagsága szerint egyik vagy másik festék színét mutatják (**3.4/12. ábra**).



3.4/12. ábra. Archaea baktériumok Gram-festésének eredménye

(SL [surface layer], fehérje réteg; CM, citoplazmamembrán; PS [proteinaceous sneath], fehérje hüvely; MC, metanokondroitin; HP, heteropoliszacharid; PM, pszeudomurein)

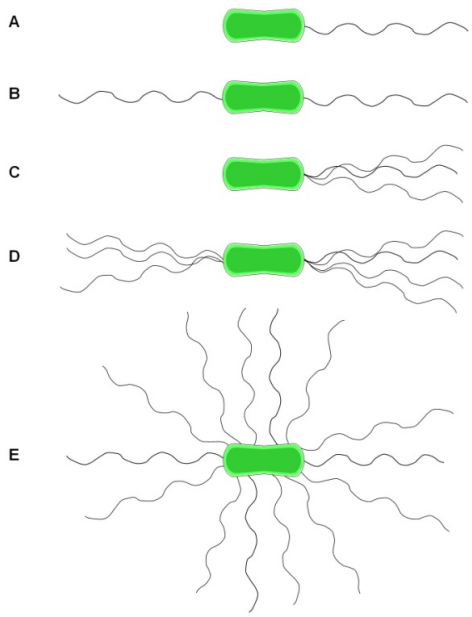
XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

3.5. A baktériumok mozgása (Borsodi Andrea)

3.5.1. A prokarióták csillójának felépítése és működése

A természetben a mikrobasejtek többsége aktív mozgása révén gyakran új energia és tápanyagforrásokat képes hasznosítani. A prokarióták körében többféle mozgásmódot különböztethetünk meg, melyek közül a legelterjedtebb és a legjobban ismert a folyékony közegben csillókkal végzett úszómozgás.

A bakteriális csillók egyik végükön a sejt meghatározott részéhez kapcsolódó vékony, 15-20 nm átmérőjű és rendszerint a sejt hosszát akár többszörösen is meghaladó hosszúságú, fehérjékből felépülő sejtfelszíni képződmények. Az egyes baktériumfajok különböznek egymástól a csilló(k) számát és elhelyezkedését tekintve. Az ún. csillózati típus a rendszertani besorolásnál fontos morfológiai bélyeg. Egyetlen különálló csilló azonban csak speciális csillófestési (a csilló átmérőjét megnövelő) eljárást követően vizsgálható fénymikroszkóppal, mivel a csilló átmérője kisebb, mint a fénymikroszkópok felbontóképessége. A csillók száma baktériumfajtól függően egy és néhány száz között változhat. Elhelyezkedése alapján lehet poláris (a sejt hossztengelyének végén), laterális (a sejt hossztengelye mentén középen) vagy a sejtfelszínen bárhol elhelyezkedő. A leggyakoribb csillózati típusok a következők (**3.5/1. ábra**): monotrich (polárisan vagy laterálisan egy csilló, pl. *Pseudomonas aeruginosa, Vibrio parahaemolyticus*), amfitrich (a sejt ellentétes pólusain egy-egy csilló, pl. *Alcaligenes faecalis*), lofotrich (a sejt egyik pólusán több csilló, pl. *Thiospirillum jenense*), amfilofotrich vagy lofoamfitrich (a sejt mindkét pólusán több csilló, pl. *Spirillum serpens*) és peritrich (a sejt felszínén mindenütt, pl. *Bacillus subtilis*, *E. coli*, *Salmonellatyphimurium*). A nagyméretű poláris monotrich csillót flagellumnak is szokták nevezni.

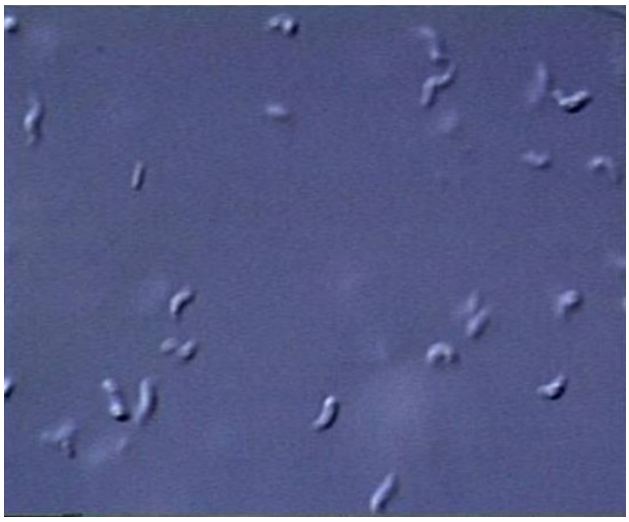


3.5/1. ábra. A baktériumsejtek főbb csillózati típusai

(A, monotrich; B, amfitrich; C, lofotrich; D, amfilofotrich; E, peritrich)

A különböző csillózati típussal rendelkező baktériumok fénymikroszkóppal megfigyelhető mozgásmódja eltérő. A peritrich csillózatú szervezetek általában lassú, egyenes vagy enyhén görbült vonalú mozgással jellemezhetők (**3.5/1. animáció**).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



3.5/1. animáció. Peritrich csillózatú baktériumok mozgása

(Felvétel: Lovas Béla)

A poláris csillóval rendelkező szervezetek ezzel szemben gyors, egyik helyről a másikra irányuló cikázó mozgást végeznek (**3.5/2. animáció**).



3.5/2. animáció. Egy lofotrich csillózatú baktérium csillókötegének csapkodása

(Felvétel: Lovas Béla)

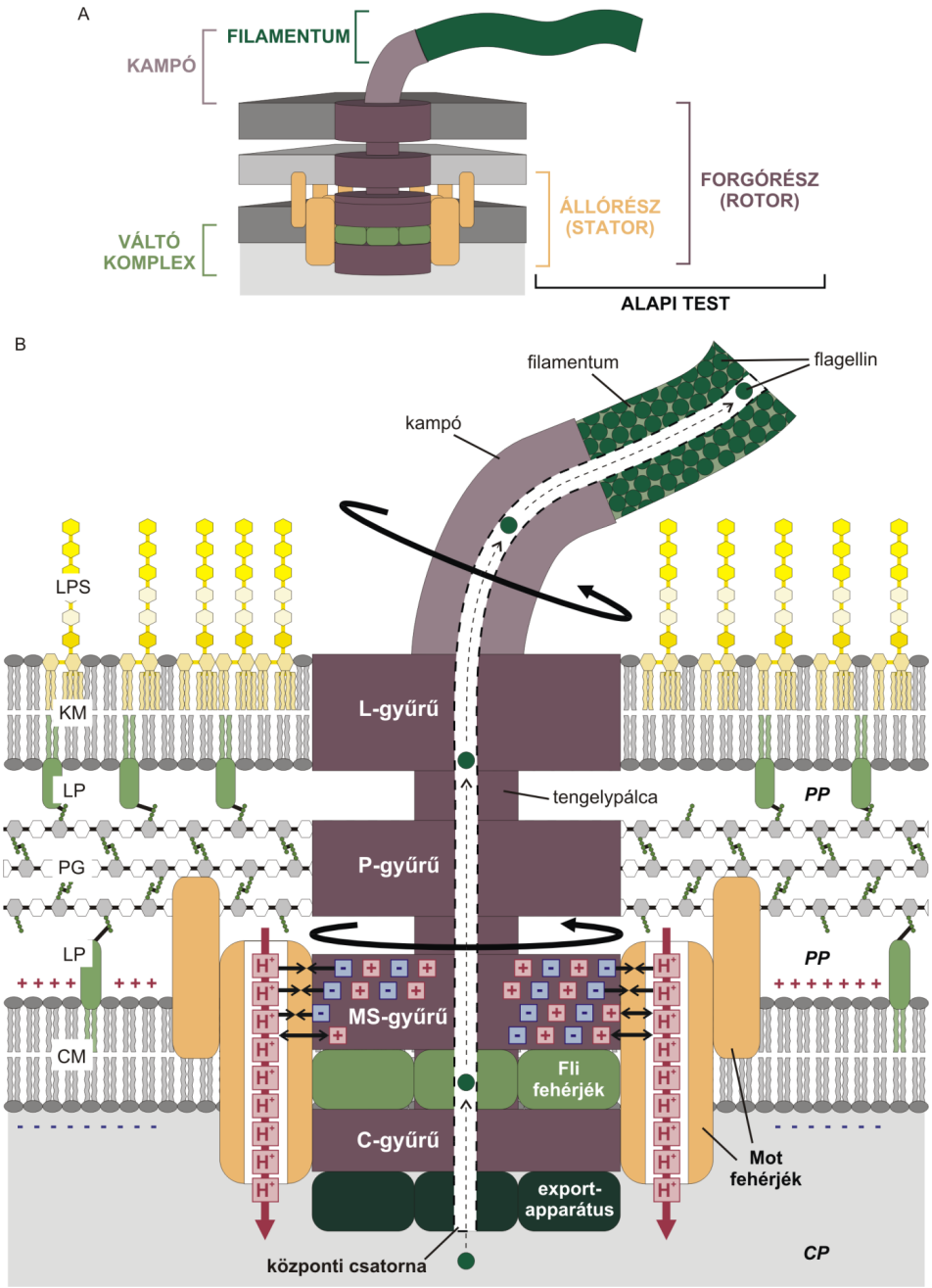
A csillómozgás sebessége általában genetikailag meghatározott tulajdonság, mivel az ugyanolyan sejtméretű, de különböző fajokba sorolt baktériumoknak eltérő a maximum sebessége.

A baktériumok csillója három részből áll (**3.5/2A. ábra**): a sejtfelszínhez közvetlenül kapcsolódó alapi testből, egy kampónak nevezett, rugalmas és görbült összekötő részből, továbbá a sejt felszínéről a környezetbe nyúló, a kampónál merevebb fonalból (filamentum).

A filamentum rendszerint közvetlenül érintkezik a baktériumsejt környezetével, bár egyes fajoknál (pl. *Vibrio cholerae, Helicobacter pylori*) egy a sejtfelszíni S-layerből származó hüvely burkolhatja. A „spirális” lefutású filamentumnak számos típusát különböztethetjük meg egymástól. *Salmonella* fajokban lehet pl. normális (balmenetes), hullámos (jobbmenetes), feltekeredett (balmenetes), félig feltekeredett (jobbmenetes) és egyenes.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A környezeti feltételek (pl. hőmérséklet, pH, a környező közeg sókoncentrációja) változásának hatására a filamentum többféle spirális alakot vehet fel, ami nemcsak a spirál menetemelkedésének módosulását, hanem a menetirány felcserélődését is magába foglalhatja. Genetikai változások, pl. a flagellin fehérjében végbemenő pontmutációk is hozzájárulhatnak a spirális alak megváltozásához, bár egyes mutáns formák, pl. az egyenes fonal már nem képes újra spirálissá alakulni. A Proteobacteria törzsbe tartozó egyes (pl. *Vibrio*, *Aeromonas*) baktériumfajoknál kétféle csillózati típus is megfigyelhető, melyek felépülését és működését különböző gének szabályozzák. A konstitutív kifejeződésű poláris csillók a baktériumsejtek híg folyékony közegben való mozgását biztosítják, míg a laterális csillók átíródása akkor történik, ha a baktériumsejtek poláris csillója a viszkózusabb közeg miatt nagyobb ellenállásba ütközik. A laterális csillók segítségével a baktériumsejtek felülethez kötött rajzó mozgást is végezhetnek.



3.5/2A-B. ábra. A Gram-negatív sejtfalszerkezettel rendelkező baktériumok csillójának felépítése

(LPS, lipopoliszacharid; KM, külső membrán; LP, lipoprotein; PP, periplazmatikus tér; PG, peptidoglikán; CM, citoplazmamembrán; CP, citoplazma)

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A filamentum a legtöbb baktériumban egyfajta, 20-60 kDa tömegű, ún. flagellin fehérjéből épül fel (**3.5/2B. ábra**). Az aminosav sorrend a globuláris flagellin fehérjék mindkét terminális régiójában konzervatív, ezzel szemben a központi régió nemcsak az ugyanabba a nemzetségbe tartozó baktériumfajok, hanem a törzsek között is meglehetősen változatos, ami pl. a *Salmonella* fajok esetében több száz csilló szerotípus (H antigén) kialakulását eredményezi. A flagellin fehérjék terminális régióiban létrejövő kötések révén alakul ki a rendkívül stabil filamentum. A flagellin fehérjék terminális régiói a hengeres szerkezetű filamentum belsejében, míg a variábilis régiók a külső felületén találhatók. A flagellin fehérjék megfelelő *in vivo* összeáőülését a filamentum disztális végén lévő, ún. sapka fehérje (HAP2 vagy FliD) segíti.

A kampó, ahogy arra a neve is utal, élesen, csaknem derékszögben ívelt (**3.5/2B. ábra**) és a filamentumnál sokkal rövidebb (55±6 nm). A kampó a filamentumhoz hasonlóan egyetlen fajta, körülbelül 400 aminosavból álló fehérjéből (FlgE) épül fel. A kampó fehérjékre, a flagellin fehérjékhez hasonlóan, a terminális konzervatív és a központi variábilis aminosav sorrend jellemző. A kampó fehérjék *in vivo* összeépülését az FlgD fehérje segíti. A kampó és a filamentum találkozásánál további két fehérje (FlgK/HAP1 és FlgL/HAP3) található, melyek a filamentum stabilizálásában kapnak szerepet.

Az alapi test a kampó folytatásaként egy tengelypálcából és az erre felfűződő gyűrűkből áll (**3.5/2B. ábra**). A tengelypálca szerkezetileg két részre tagolódik: a háromféle fehérjéből (FlgB, FlgC és FlgF) felépülő proximális (alapi test felőli) részre és a 10 nm hosszúságú, FlgG fehérjéből álló disztális (kampó felőli) részre. A Gram-negatív sejtfalszerkezettel rendelkező baktériumokban négy (két pár), míg a Gram-pozitívokban kettő (egy pár) gyűrű található. A fordított csészealjra emlékeztető C gyűrű a citoplazma felől kapcsolódik a membránhoz, és háromféle fehérjéből (FliG, FliM és FliN) épül fel. Közülük a FliG fehérje közvetlenül az M gyűrű citoplazma felőli részéhez kapcsolódik, a FliM fehérje a FliG-hez, míg a FliN fehérje a FliM-hez. A C gyűrű a csillómozgás során váltóként működik, és elsődleges szerepe az alapi test forgási irányának megváltoztatásában rejlik. Emellett részt vesz a csilló képződésében és a csillómozgás során a forgatónyomaték kialakításában is. A csillót felépítő fehérjék közül a legnagyobb méretű (65 kDa) FliF vesz részt a citoplazmamembránban egymás felé forduló MS-gyűrűkomplex, valamint a tengelypálca egy részének felépítésében. Az MS-gyűrűkomplex a *S. typhimurium*ban összesen 26 alegységből áll, és nem tartalmaz ciszteint. A külső gyűrűpárt alkotó P- és L-gyűrűk a Gram-negatív sejtfalszerkezettel rendelkező baktériumok sejtfalának peptidoglikán és lipopoliszacharid rétegében rögzülnek, jelentőségük a csillószerkezet stabilitásának biztosításában van. A csilló képződése során a P-gyűrű kialakulása mindig megelőzi az L-gyűrű létrejöttét. A csillószintézis eredményeképpen kialakult PL-gyűrűkomplex a pH és a hőmérsékletváltozás hatásának rendkívül ellenálló. Az alapi test részeként a belső gyűrűpárt egy sor Mot fehérje veszi körül.

A baktériumok csillója egy forgó és egy álló részből álló parányi forgó motor. A forgó rész (rotor) a tengelypálcát és a hozzá kapcsolódó gyűrűket foglalja magába, míg az álló rész (stator) a Mot fehérjékből áll (**3.5/2A. ábra**). A csillómozgáshoz szükséges energia a sejtmembrán két oldala közötti protonmozgató erőből (PME) származik. A PME két energiaforrásból tevődik össze, a membrán külső és belső oldala közt kialakult töltés különbségből, valamint a pH értékek eltéréséből. A bakteriális csilló esetében nem ismert pontosan, hogy a mozgáshoz szükséges forgatónyomaték kialakulását a protonoknak az alapi testen történő közvetlen áthaladása eredményezi vagy a protonoknak a C gyűrű közelében történő áramlása által előidézett konformáció változás vezet a forgómozgás kialakulásához. A napjainkban legvalószínűbbnek tartott proton turbina modell szerint (**3.5/2A. ábra**) a protonok a Mot fehérjék által képzett protonvezető csatornácskákon keresztül áramlanak a sejt periplazmatikus oldaláról a citoplazma felé, miközben elektrosztatikus vonzást gyakorolnak az ellentétes töltéssel rendelkező, spirális elrendeződésű rotor fehérjékre. Ily módon a periplazmatikus protonoknak a Mot fehérjék segítségével végbemenő szabályozott sejtbe való visszaáramlása biztosítja az alapi test forgó részeinek rotációját. Ez az alapi testből kiinduló forgó mozgás a kampó segítségével továbbítódik a filamentumhoz. A csilló egyszeri rotációjához átlagosan 1000 protonnak a citoplazmába való beáramlására van szükség, vagyis a csillómozgás meglehetősen energiaigényes folyamat.

A baktériumok az aktuális PME függvényében változó sebességű csillómozgásra képesek. A csilló fordulatszáma korrelációt mutat a forgatónyomatékkal, és fordítottan arányos a közeg viszkozitásával. Egy fordulatszám-forgatónyomaték diagramon a korreláció pozitív meredekségű egyenes vonalként jelenik meg, vagyis minél nagyobb a közeg viszkozitása annál kisebb a baktérium sebessége. Az eddig mért legnagyobb bakteriális csilló fordulatszám 1700 Hz (*V. alginolyticus*). A forgatónyomatéknak azonban csak töredéke (átlagosan 10%-a) hasznosul propulziós (előre hajtó) erőként, a többi elvész a csilló közegellenállása miatt. Általánosan jellemző, hogy a poláris csillójú baktériumok gyorsabb (>100 μm/s) mozgásra képesek, mint a peritrich csillózatúak (<20 μm/s). (A csilló alapi testjének rotorja másodpercenként akár 300 fordulatra is képes, ami a baktériumsejtet folyékony közegben

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

60 sejthossz/s sebességgel hajtja előre. Ez a látszólag jelentéktelennek tűnő sebesség viszonyítás kérdése. A leggyorsabb állatnak tartott gepárd ugyanis maximum 25 testhossz/s sebességgel képes futni, vagyis ha a méreteket is figyelembe vesszük, akkor egy baktériumsejt több mint kétszer olyan gyorsan tud úszni, mint amilyen gyors mozgásra a leggyorsabb állat képes!)

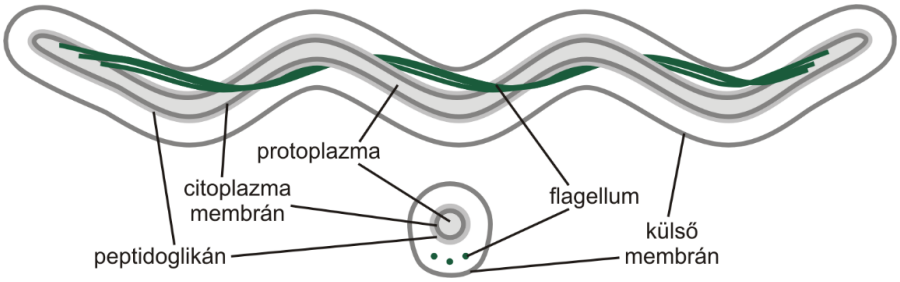
A spirochaeták (pl. *Leptospira*, *Borrelia*, *Treponema* fajok) a periplazmatikus térben elhelyezkedő, ún. belső csillókkal rendelkeznek (**3.5/3. ábra**), melyek segítségével erősen viszkózus, gélszerű közegben (pl. kötőszövetben vagy szennyvíz iszapban) is képesek mozgásra (**3.5/3. animáció**).



3.5/3. animáció. *Spirochaeta* baktérium mozgása

(Felvétel: Lovas Béla)

A belső csillók rendszerint a protoplazma henger egyik vagy mindkét pólusán rögzülnek. Utóbbi esetben a sejt középpontja felé rendeződnek, ahol egymással átfedésbe is kerülhetnek. A protoplazmahenger körül feltekeredő csillóköteget egy külső membrán burkolja. A spirochaeták belső csillójának alapvető felépítése hasonlít a többi baktérium csillójához. Egy axiális filamentumból és egy rögzítő részből áll, amelyikben egy nyaki részt, gallérképleteket és egy kampót különíthetünk el.



3.5./3. ábra. A spirochaeták belső csillójának felépítése

A csillóval végzett aktív mozgás a prokarióták között az ősbaktériumok körében is széles körben elterjedt. A metanogén, az extrém halofil, a termoacidofil és a hipertermofil nemzetségek képviselői között egyaránt találhatunk csillóval rendelkező szervezeteket. A baktériumoktól eltérően az ősbaktériumokban a filamentum felépítésében nem egy, hanem számos különféle flagellin fehérje vesz részt, melyek leginkább a baktériumok IV típusú pilusához hasonlítanak. Az ősbaktériumok csillója vékonyabb, mint a baktériumoké, átmérője rendszerint 10-13 nm. A halobaktériumokkal végzett kutatások azt mutatják, hogy ezek a szervezetek az *E. coli* sebességének mindössze egy tizedére képesek, ami a kisebb csilló átmérővel magyarázható, ugyanis ezzel kisebb forgatónyomaték jön létre, ami lassúbb mozgást eredményez. Ugyanezen kutatási eredmények arra is rávilágítottak, hogy a *Halobacterium* nemzetségben a csillómozgáshoz szükséges energiát nem a PME, hanem az ATP biztosítja. Mindezek alapján

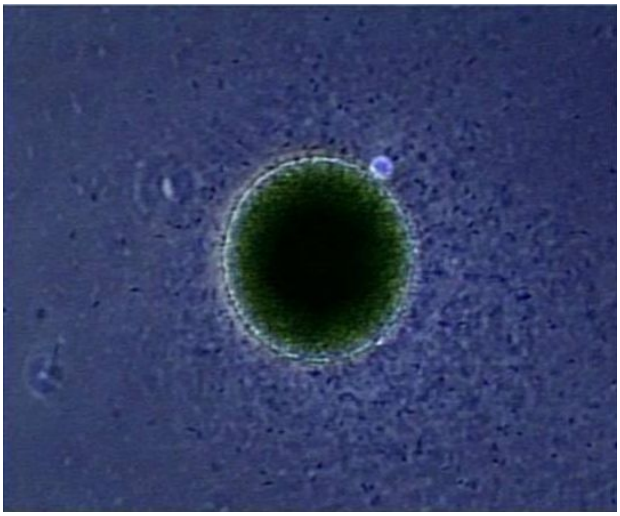
XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

valószínűsíthető, hogy a csillómozgásra való képesség a két domén (Bacteria és Archaea) mintegy 3 milliárd évvel ezelőtti szétválását követően eltérő utakon fejlődhetett.

A baktériumokban számos (*E. coli*ban és *S. typhimurium*ban >50) gén vesz részt a csillómozgás (beleértve a csilló felépítésében résztvevő fehérjék szintézisét és citoplazmamembránon keresztüli transzportját) kialakításában és szabályozásában. Az új csilló szintézise a citoplazmamembránba épülő MS és C gyűrűk szintézisével veszi kezdetét, majd további rögzítő fehérjéknek (PL-gyűrűkomplex) és a kampónak a szintézisével folytatódik. A filamentum kialakulása csak ezt követően megy végbe. A citoplazmában szintetizálódó és a filamentum felépítésében résztvevő globuláris flagellin fehérjék a tengelypálca és a kampó belsejében lévő mintegy 3 nm átmérőjű csatornán keresztül jutnak ki a sejtből, ahol a sapka fehérjék segítségével történik a bakteriális csillóra jellemző szerkezet kialakítása. A csilló szintézise addig folytatódik, amíg a filamentum felépítésében résztvevő közel 20000 flagellin fehérje a helyére nem kerül. A letört vagy sérült csillók regenerációja az új csillók szintéziséhez hasonlóan történik.

3.5.2. A bakteriális kemotaxis és szabályozása

A prokarióta szervezetek természetes élőhelyükön gyakran találkoznak olyan fizikai és/vagy kémiai gradiensekkel, melyekre aktív mozgással képesek válaszolni. Ezt az ingerforrások által irányított helyváltoztató mozgást taxisnak nevezzük. A taxis lehet pozitív vagy negatív, attól függően, hogy az ingerforrás irányába mutat vagy azzal ellentétes irányú. A prokarióták körében megfigyelt taxisoknak az ingerforrások szerint több típusát különíthetjük el, pl. a kémiai anyagokra adott választ kemotaxisnak, a fény által kiváltott mozgást fototaxisnak (**3.5/4. animáció**), az oxigén hatására bekövetkező mozgást aerotaxisnak hívjuk.



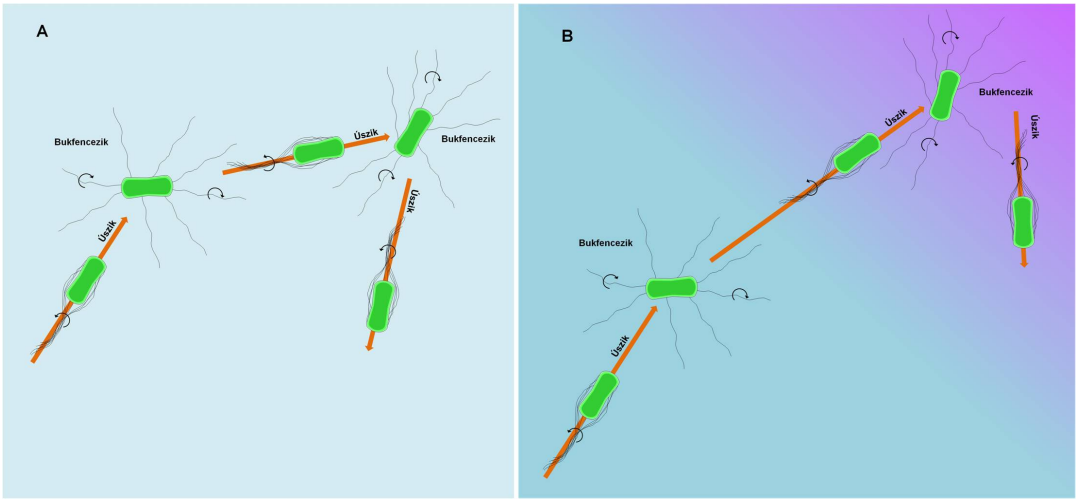
3.5/4. animáció. Baktériumsejtek pozitív aerotaxisa egy algasejt körül

(Felvétel: Lovas Béla)

Az eddigi kutatási eredmények alapján az *E. coli* kemotaxisáról, vagyis kémiai anyagok hatására végbemenő irányított helyváltoztató mozgásáról rendelkezünk a legtöbb ismerettel. A baktériumsejt csillói kétféle (az óramutató járásával megegyező vagy azzal ellentétes irányú) forgómozgásra képesek. Normális körülmények között, vagyis az idő mintegy 70%-ában a csillók az óramutató járásával ellentétes irányú (balra mutató, B) forgómozgást végeznek, ami a baktériumsejt egyenes vonalú úszó mozgását eredményezi. A csillóknak a rövidebb ideig tartó és az óramutató járásával megegyező irányú (jobbra mutató, J) forgómozgása során a baktériumsejt többé-kevésbé egy helyben pörög, bukfencezik. A csillók kétféle forgómozgása közti váltás során általában nincs érzékelhető mozgásszünet. Egyes fajokban (pl. *Rhodobacter sphaeroides*) a laterális csilló csak rövid szünetet követően kezd az óramutató járásával megegyező (jobbra mutató, J) irányban forogni. A mozgásszünetben a csilló a sejt felszínének közelében egy feltekeredett alakot vesz fel, majd a forgatónyomaték hatására a feltekeredett filamentum egy félig-stabil, jobbmenetes alakot ölt. Ennek a jobbmenetes hélixnek az óramutató járásával megegyező irányú forgása idézi elő a baktériumsejtre ható propulziós erőt. A peritrich csillózatú *E. coli* esetében B rotáció során az összes sejtfelszíni csilló mozgása összerendeződik, és a csillók egyetlen kötegként tolják előre a baktériumsejtet. A forgási irány

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

váltását követő J rotációkor minden egyes csilló külön-külön forog, amitől a baktériumsejt bukfencezni kezd. A baktériumsejt mozgási mintázata egy elméletileg ingerforrásoktól mentes közegben tehát a B és J rotációk váltakozásából eredő random úszások és bukfencezések egymást követő sorozata. Ennek során a baktériumsejt bár mozog, mégsem halad igazán sehova, mivel a bukfencezést követően létrejövő egyenes vonalú úszás véletlenszerű irányultságú (**3.5/4. ábra**).



3.5/4A-B. ábra. Egy peritrich csillózatú baktériumsejt mozgási mintázata ingerforrástól mentes környezetben (A) és ingerforrás jelenlétében (B)

Vonzó vagy gátló kémiai anyag (attraktáns vagy repellens) jelenlétében a mozgási mintázat megváltozik. A baktériumsejt által érzékelt kémiai anyagok jelenlétében az egyébként random mozgási mintázat úgy módosul, hogy a baktériumsejt az attraktáns felé irányuló (pozitív kemotaxis) vagy a repellenstől távolodó (negatív kemotaxis) mozgást végez. Ha a baktériumsejt a környezetében növekvő koncentrációban érzékeli az attraktáns jelenlétét, akkor a csilló B rotációja időben meghosszabbodik, és a csilló forgási irányának B-ről J-re váltása ritkábban következik be, vagyis megnő a vonzó anyag irányába mutató mozgás úthossza (**3.5/4A-B. ábra**). Gátló anyag jelenlétében a repellens koncentráció csökkenésének szignálja vezet a csilló forgási irányváltásának ritkulásához. Ha a kemotaxist szabályozó rendszer a környezeti feltételek kedvezőtlenné válását érzékeli, akkor a csilló forgási irányt vált a motorhoz érkező jel hatására.

Egyetlen baktériumsejt azonban túl kicsi ahhoz, hogy ezzel a mozgási mechanizmussal meghatározza, hogy pontosan milyen irányban kell haladnia. A mindössze néhány mikrométer hosszúságú baktériumsejt nem képes arra, hogy a sejt hosszának megfelelő távolságban érzékelje az attraktáns vagy a repellens koncentrációjának változását. Ehelyett azt tudja szabályozni, hogy folytassa-e a mozgását a már megkezdett úton, vagy irányt váltson. Más szavakkal, a baktériumokra jellemző mozgásszabályozás a kémiai anyagok időbeni változásának, nem pedig a térbeli koncentráció különbségeknek az érzékelésén alapul.

Az időbeni változás érzékelésének mechanizmusát nyilvánvalóvá tehetjük úgy, hogyha egy semleges és homogén közegben véletlenszerűen mozgó baktériumpopulációt hirtelen áthelyezünk egy olyan környezetbe, amelyik egyenletes eloszlásban tartalmaz attraktánst vagy repellenst. Egy ilyen kísérlet során a baktériumsejtekben kemotaktikus válasz váltható ki, annak ellenére, hogy egyik vizsgált közegben sincs térbeli kémiai koncentráció gradiens, vagyis a sejtek csak az időben eltérő kémiai környezet hatásának vannak kitéve. Az időbeni érzékelésen alapuló kemotaxis alapja az, hogy azok a sejtek, melyeket hirtelen attraktáns vagy repellens jelenlétének tesszük ki, egy időre felfüggesztik a csilló forgási irányának váltását, és egyenes vonalban úsznak tovább, annak ellenére, hogy az új közegben az attraktáns vagy a repellens koncentrációja nem változik. Ez azért van így, mert a baktériumsejt folyékony közegben végzett úszómozgása során folyamatosan összehasonlítja az éppen aktuális környezetét a korábban észlelttel. Ha ez a viszonyítás számára kedvező eredményt hoz, a sejt tovább folytatja egyenes vonalú mozgását, ha nem, akkor irányt vált. Egy bizonyos idő elteltével azonban az új közegbe áthelyezett baktériumok fokozatosan alkalmazkodnak környezetükhöz, és mozgási mintázatuk hasonlóvá válik a sem attraktánst, sem pedig repellenst nem tartalmazó közegben mutatotthoz. Ez az adaptáció annak ellenére bekövetkezik, hogy az új közegben jelen van az attraktáns vagy a repellens. A kísérletből megállapítható tehát, hogy a baktériumsejtek nem a kémiai anyagok abszolút koncentrációira, hanem a koncentráció időbeni változására reagálnak. Ez a mozgási mechanizmus tehát egyfajta memória funkció meglétét feltételezi, aminek révén a jelenbeli és a múltbéli környezet

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

egymással összevethető, vagyis meghatározható, hogy a sejt számára egy adott idő alatt a környezeti feltételek kedvezőbbé vagy kedvezőtlenebbé váltak. A memória funkció és a baktériumsejtek adaptációja között szoros kapcsolat mutatható ki. Ha az attraktáns jelenlétéhez alkalmazkodott baktériumpopuláció sejtjeit visszahelyezzük az attraktánst nem tartalmazó környezetbe, akkor a baktériumsejtek úgy mozognak, mintha nem a megfelelő irányba úsznának, vagyis mintha repellens hatásának lennének kitéve, ezért azonnal elkezdenek bukfencezni. Ha ugyanezt a kísérletet repellens jelenlétéhez alkalmazkodott baktériumsejtekkel végezzük el, akkor az előbbi ellenkezőjét tapasztaljuk. A baktériumok mozgási mintázatának kialakítása szempontjából tehát az attraktáns koncentrációjának növekedése és a repellens koncentrációjának csökkenése egymással egyenértékű.

A prokarióta sejtekben számos a környezetből érkező szignál (pl. a hőmérséklet, a pH vagy az oxigénszint változása, a tápanyagok hozzáférhetősége) érzékelésén alapuló anyagcsere funkció működik az ún. kétkomponensű szabályozással. A bakteriális kemotaxis szabályozása során a kétkomponensű mechanizmus egyik része (az ún. gerjesztési mechanizmus) a csillómotor forgási irányát határozza meg, míg a másik rész (az ún. adaptációs mechanizmus) az érzékelést és a gerjesztési mechanizmust a korábban kialakítotthoz viszonyítva módosítja. A kétkomponensű szabályozó rendszerek tagjai egyrészt a sejtmembránban található érzékelő és kináz aktivitással rendelkező fehérjék (szenzor kinázok), másrészt a citoplazmatikus válasz-szabályozó fehérjék (regulátorok).

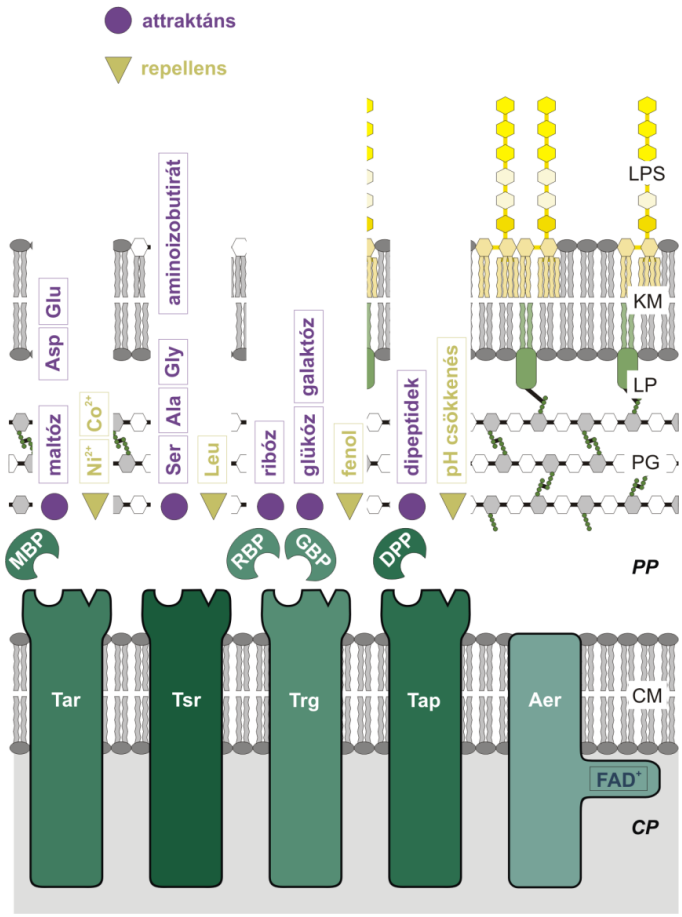
A bakteriális kemotaxis szabályozásának megértését a különböző típusú mutánsok vizsgálata segítette. Az aktív mozgásra képes baktériumok között a leggyakoribb mutánsok azok, melyek nem képesek mozogni. A csillóval mozgó sejtek esetében a mozgásképtelenség általában két okra vezethető vissza: az ún. Fla mutánsok elvesztették a csilló szintézis képességét, míg a Mot mutánsok rendelkeznek ugyan csillóval, de az nem képes forogni. Azokat a mutáns törzseket, amelyek bár mozgásra képesek, de nem mozognak félszilárd táptalajban, további két mutáns típusba sorolhatjuk. Az ún. Che mutánsok általában nem képesek kemotaxisra, míg a receptor mutánsok egy bizonyos attraktáns hatására nem mozognak, de egy másik hatására igen.

Az *E. coli* kemotaxis mutánsok genetikai elemzése két fő komplementációs csoport elkülönítését eredményezte. A CheA lókusz két génből (*cheA* és *cheW*), míg a CheB lókusz négy génből (*cheR, cheB, cheY* és *cheZ*) áll. A *cheA, cheW, cheY* vagy *cheR* gének mutációjakor a baktériumsejtek egyenletesen úszó, de a mozgási irány változtatására képtelen fenotípusúak. Ezzel szemben a *cheB* és *cheZ* gének mutánsai folytonosan változó, bukdácsoló úszómozgást végeznek. Az irányváltozás képessége a *CheB* és a *CheZ* mutánsok esetében attraktánsok, a *CheR* esetében repellensek hozzáadására szupresszálható. A *cheW,* a *cheA* és a *cheY* génekben bekövetkezett mutációk esetében azonban nem figyelhető meg mozgásváltozás sem attraktánsok, sem pedig repellensek hatására. Mindebből arra lehet következtetni, hogy a CheW, CheA, és CheY fehérjék a gerjesztési mechanizmusban, míg a CheR és CheB fehérjék az adaptációs mechanizmusban vesznek részt. A CheZ fehérje, az előbbi öt fehérjével ellentétben nem feltétlenül szükséges sem a gerjesztési, sem pedig az adaptációs mechanizmusban. Az a tény, hogy a gerjesztési mechanizmusban mutálódott sejtek változatlan egyenes úszómozgást végeznek, arra utal, hogy a gerjesztési mechanizmust egy környezeti szignál váltja ki, ami mozgási irányváltozást idéz elő, és hogy környezeti szignál hiányában a sejt ritkán vagy egyáltalán nem változtat irányt.

Az *E. coli*ban öt különböző periplazmatikus kemoreceptor, ún. MCP (metilcsoport-felvevő kemotaxis fehérje) található (**3.5/5. ábra**). Az MCP receptorok egy glutamát maradékon keresztül metilálhatók. A metilezési reakciót egy a *cheR* gén által kódolt AdoMet-függő metil-transzferáz enzim katalizálja. Az AdoMet (*S*-adenozilmetionin) szintézise metioninból az alábbiak szerint történik ATP segítségével:

$$ATP + metionin + H_2O \rightarrow AdoMet + PP_i + P_i$$

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



3.5/5. ábra. Az *E. coli* kemotaxisában résztvevő citoplazmamambránhoz kötött kemoreceptorok

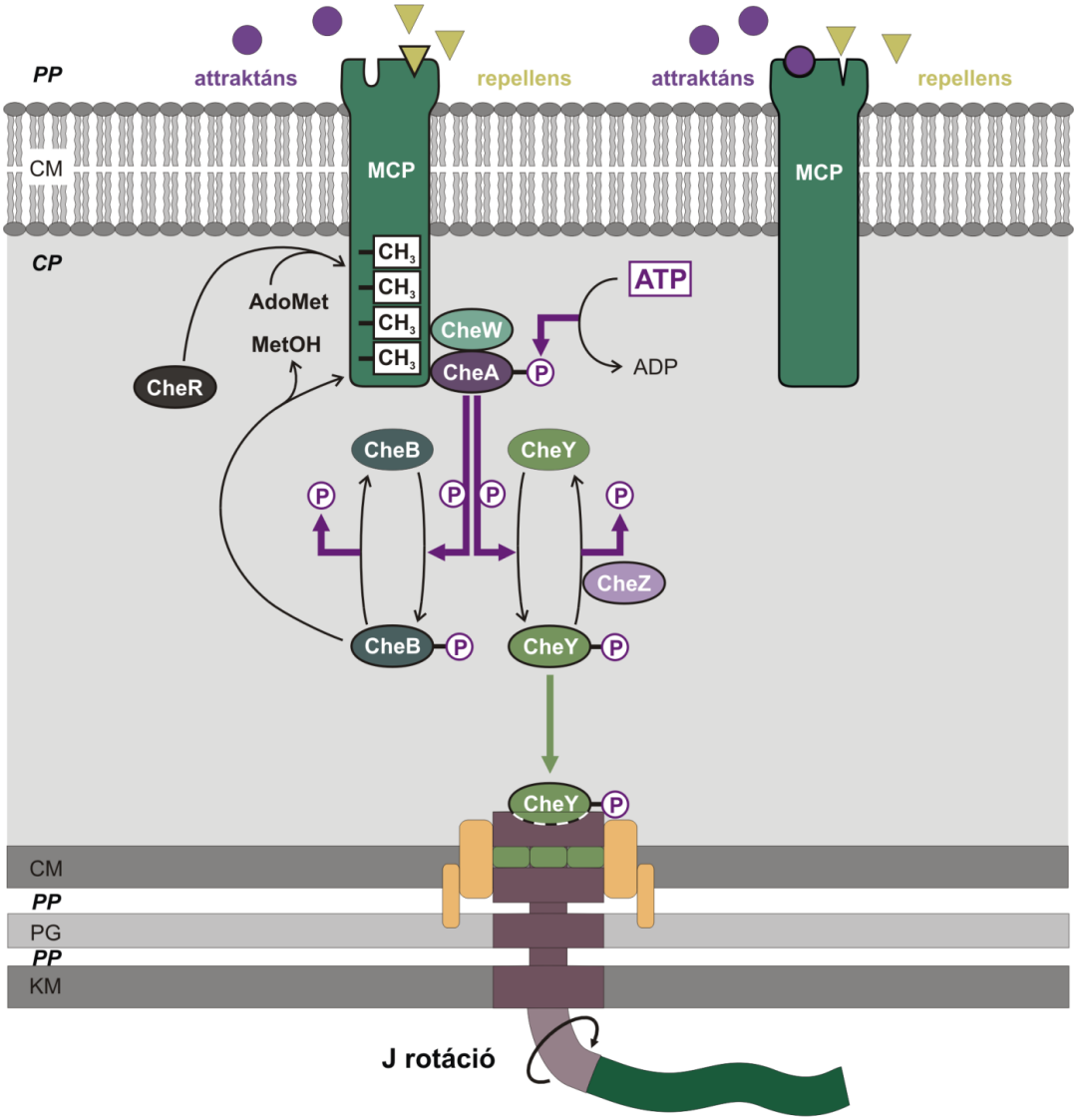
(LPS, lipopoliszacharid; KM, külső membrán; LP, lipoprotein; PP, periplazmatikus tér; PG, peptidoglikán; CM, citoplazmamembrán; CP, citoplazma)

Az MCP receptor metilcsoportjának eltávolítását egy a *cheB* gén által kódolt metil-észteráz enzim katalizálja. Az MCP fehérjék (Tar, Tsr, Trg, Tap és Aer) vagy közvetlenül megkötik a környezetből származó szignál molekulákat (attraktánst vagy repellenst), vagy a szignál molekulák megkötésére képes periplazmatikus kötőfehérjékkel (pl. MBP, maltóz-kötő fehérje; RBP, ribóz-kötő fehérje; GBP, galaktóz-kötő fehérje; DPP, dipeptid-kötő fehérje) lépnek kölcsönhatásba (**3.5/5. ábra**). Az egyes MCP fehérjék attraktánsok és repellensek megkötésére egyaránt képesek lehetnek. A baktériumsejtek a Tar fehérjék segítségével az attraktánsok közül például az aszparaginsavat, a glutaminsavat és a maltózt, míg a repellensek közül a kobaltot és a nikkelt tudja érzékelni. A Tsr fehérjék számos aminosav (pl. a glicin, a szerin, az alanin) hatására kialakuló kemotaxis során nélkülözhetetlenek. A Trg az RBP és GBP fehérjék segítségével a glükóz, a ribóz és a galaktóz, míg a Tap féhérjék a DPP fehérjék közreműködésével a dipeptidek érzékelésében játszanak szerepet. Az aerotaxisért felelős Aer fehérje különbözik a többi MCP fehérjétől, mivel annak egy flavin koenzimet (FAD) tartalmazó citoplazmatikus érzékelő része is van, amelynek segítségével a membránban lévő elektrontranszportlánccal kölcsönhatásban a baktériumsejt a környezet redox állapotát képes érzékelni.

A kemotaxis szabályozása során a transzmembrán elhelyezkedésű MCP fehérjék a periplazmatikus térbe került szignál molekulákon vagy kötő fehérjéken kívül a citoplazmatikus CheA és CheW fehérjékkel is közvetlen kapcsolatot alakítanak ki (**3.5/6. ábra**). A CheA egy szenzor kináz aktivitással rendelkező fehérje. Amikor az MCP fehérjékhez egy szignál molekula kapcsolódik, az MCP konformációja megváltozik, és ez a térszerkezet változás a CheW fehérje segítségével a CheA autofoszforilációs szintjének változását idézi elő. Az autofoszforiláció mértékét az attraktánsok csökkentik, a repellensek növelik. A foszforilált CheA fehérje (CheA-P) foszfát-csoportját a citoplazmában tovább tudja adni a CheY fehérjéknek (CheY-P), melyek a szignálmolekulára adott válasz kialakításában vesznek részt, a csillómotor rotációjának szabályozásával. A CheA-P fehérje a CheB fehérje

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

foszforilálására is képes (CheB-P). Ez a folyamat lassúbb, mint a CheY foszforilációja. A foszforilált CheB-P az MCP fehérjék demetilálásában játszik szerepet.



3.5/6. ábra. A baktériumok kemotaktikus mozgásának szabályozása

(MCP, metil-csoport felvevő kemotaxis fehérje; KM, külső membrán; PP, periplazmatikus tér; PG, peptidoglikán; CM, citoplazmamembrán; CP, citoplazma)

A csillómotor forgási irányának szabályozásában a CheY fehérje játszik kulcsfontosságú szerepet (**3.5/6. ábra**). Ha a CheY fehérje foszforilálatlan, akkor nem tud hozzákapcsolódni a csilló alapi testéhez, ezért a csillómotor B rotációja nem változik meg, és a baktériumsejt egyenes vonalban úszik. Ha azonban a CheY foszforilálttá válik (CheY-P), akkor hozzá tud kötődni a csilló alapi testéhez, ezáltal a csillómotor J rotációba kezd, és a baktériumsejt bukfencezik. A CheY-P foszforiláltsági szintjének szabályozásában a CheA fehérjén kívül egy másik citoplazmatikus fehérje, a defoszforilációs aktivitással rendelkező CheZ is részt vesz. Ha a CheZ lehasítja a CheY-P foszfátcsoportját, akkor a foszforilálatlanná váló CheY tovább már nem tud hozzákapcsolódni a csilló alapi testéhez, ezért a csillómotor rotációja J-ről B-re vált, és a baktériumsejt ismét egyenes vonalú úszásba kezd. A repellensek általában növelik a CheY foszforiláltsági szintjét, ezért repellensek hatására a baktériumsejt gyakrabban bukfencezik. Az attraktánsok jelenléte a baktériumsejt környezetében azonban a CheY foszforiláltsági szintjének csökkenését idézi elő, aminek következtében hosszabb ideig fennmarad a baktériumsejt egyenes vonalú úszómozgása.

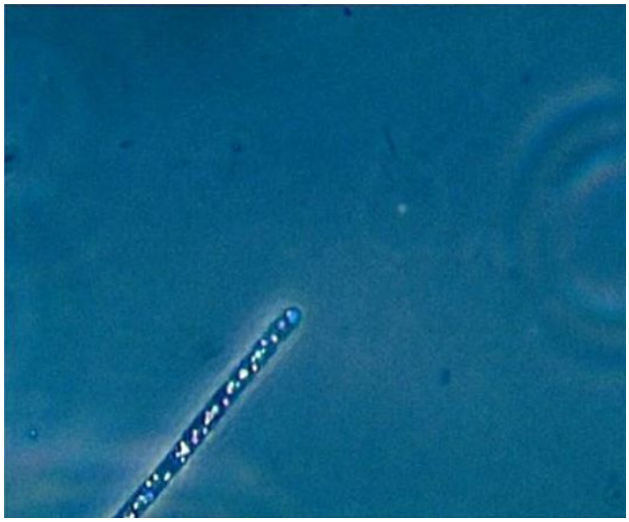
XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Ha egy baktériumsejt sikeresen válaszol egy kemotaktikus ingerre, az érzékelő rendszerének egy bizonyos idő elteltével akkor is vissza kell kerülni az alapállapotba, hogy újabb inger felfogására is képes legyen. A kemotaxisnak ezt a visszacsatolásos szabályozási folyamatát nevezzük adaptációs mechanizmusnak (**3.5/6. ábra**). A citoplazmamembránban elhelyezkedő MCP fehérjék, ahogy az a nevükből is következik, metilálhatók. Az MCP fehérjék folyamatos, lassú ütemű metilációjában a citoplazmatikus CheR fehérjék vesznek részt, melyek a donorként szolgáló *S*-adenozilmetioninról juttatják a metil-csoportot az MCP fehérjékre. A metiláltsági szint változása az attraktánsok vagy a repellensek kötődéséhez hasonlóan konformációs változást idéz elő az MCP fehérjékben. Amikor az MCP fehérjék teljesen metiláltak, akkor nem képesek tovább attraktánsokat megkötni, de érzékenyebbek a repellensek jelenlétére. Ezzel szemben, ha az MCP fehérjék teljesen metilálatlanok, akkor a környezetükben jelenlévő attraktánsokat tudják érzékelni és a repellensekre érzéketlenek. Az adaptációs mechanizmusban a CheB fehérjék szerepe kulcsfontosságú. A citoplazmatikus és foszforilálható CheB fehérjék metiláz aktivitással rendelkeznek, vagyis képesek lehasítni az MCP fehérjékről a metil-csoportot. A CheB fehérjék a CheA-P fehérjék által foszforilálhatók (CheB-P), és foszforiláltságuk mértéke növeli a CheB fehérjék metiláz aktivitását.

Ha például a baktériumsejt környezetében egy attraktáns nagy koncentrációban van jelen, akkor a sejtben a CheA fehérjék foszforiláltsága csökken, ezért a CheY és a CheB fehérjék sem foszforilálódnak. A baktériumsejt tehát egyenesen úszik tovább. Attraktánsok jelenlétében azonban folytatódik az MCP fehérjék metilációja, mivel a foszforilálatlan CheB fehérjék metiláz aktivitása alacsony. Mivel a teljesen metilált MCP fehérjék már nem képesek az attraktáns megkötésére, ezért még ha az attraktáns változatlanul nagy koncentrációban van is jelen a környezetben, a baktériumsejt egy idő után bukfencezni kezd, mivel az MCP fehérjék konformáció változása miatt megkezdődik a CheA fehérjék és általuk a CheY és a CheB fehérjék foszforilációja is. A CheB fehérjék foszforilációja, azok metiláz aktivitásának fokozódását idézi elő, ami az MCP fehérjék metiláltsági szintjének csökkenéséhez vezet. Ez a receptor funkció visszaállításával lehetővé teszi a baktériumsejt számára, hogy érzékelje a környezetében lévő attraktáns koncentrációjának növekedését vagy csökkenését. A baktériumsejt csak akkor úszik tovább, ha az attraktáns koncentrációjának növekedését érzékeli. Ha az attraktáns koncentrációja változatlan szinten van vagy csökken, akkor a baktériumsejt bukfencezni kezd. Repellens jelenlétében az előbbi folyamatoknak éppen az ellenkezője a jellemző. A teljesen metilált MCP fehérjék alkalmasak a repellens koncentráció növekedésének érzékelésére. Ilyenkor az érzékelt szignál hatására a baktériumsejt bukfencezni kezd. A sejt akkor kezd el úszni egy véletlenszerűen kialakuló irányba, amikor az MCP fehérjék a CheB-P fehérjék hatására lassan elkezdenek demetilálódni. A kemotaktikus adaptációs mechanizmus révén a baktériumsejt tehát képes arra, hogy időről időre nyomon kövesse a környezetében lévő attraktánsok és/vagy repellensek koncentrációjának változását.

3.5.3. A prokarióták egyéb mozgási módjai

A baktériumsejtek aktív mozgásra nem csak csillók segítségével képesek. A szilárd felületen történő csúszó mozgás széles körben elterjedt a csillóval nem rendelkező fonalas cianobaktériumok, továbbá a *Myxococcus*, a *Flavobacterium*, a *Cytophaga* és a *Beggiatoa* nemzetségek képviselői között (**3.5/5. animáció**).



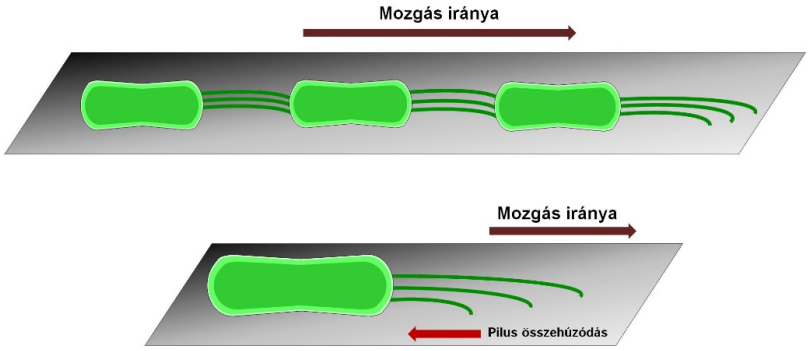
XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

3.5/5. animáció. Kénszemcséket tartalmazó *Beggiatoa* fonal csúszómozgása

(Felvétel: Lovas Béla)

A gyors és cikázó csillómozgással ellentétben, melynek során a baktériumsejt megáll, majd véletlenszerűen elindul egy irányba, a lassúbb (legfeljebb 10 µm/s sebességgel végbemenő) és egyenletesebb csúszó mozgás során a fonalas vagy pálca alakú baktériumsejtek általában a hossztengelyük mentén haladnak előre. A csúszó mozgás előfeltétele, hogy a baktériumsejt közvetlen kapcsolatban legyen valamilyen szilárd felülettel. Laboratóriumi körülmények között jól megfigyelhető, hogy a tápagarlemezen fejlődő és csúszó mozgásra képes baktériumok telepeinek széle lángnyelvszerűen felszakadozik, mivel a baktériumsejtek a telep középpontjából folyamatosan annak széle felé mozognak. Bár a csúszó mozgás módja nem teljesen ismert, az mégis valószínűsíthető, hogy többféle mechanizmusra vezethető vissza.

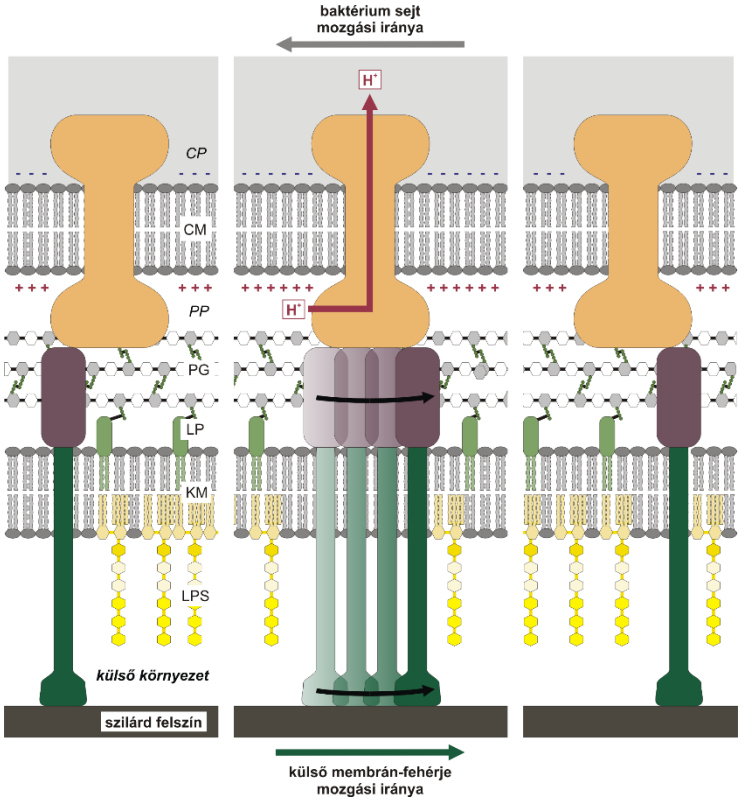
A fototróf cianobaktériumok például egy a sejt felszínére kiválasztott poliszacharidból álló nyálkaréteg segítségével csúsznak. A mozgás során a sejt felszínével és a mozgásra szolgáló szilárd felülettel egyaránt érintkező nyálkaréteg magával húzza a baktériumsejtet. A *Cytophaga* nemzetségbe tartozó baktériumok szintén az általuk kiválasztott nyálka segítségével végeznek a hossztengelyük mentén rotációs mozgást, és közben előre haladnak.



3.5/7. ábra. Felülethez kötött csúszó mozgás IV. típusú pilusokkal

A felülethez kötött csúszó mozgás egyik különleges módja az egyes *Pseudomonas* és *Moraxella* fajokra jellemző IV-es típusú pilusok segítségével történő bukfencező mozgás (**3.5/7. ábra**). A mozgáshoz szükséges 6 nm átmérőjű pilusok rendszerint csak a pálcika alakú sejt egyik pólusán találhatók. Az ATP energiáját felhasználó bukfencező mozgás során először megnyúlik a pilus, majd disztális vége letapad a szilárd felületre, és ezt követően a pilus összehúzódása rántja magával a baktériumsejtet. Ennek a pilus megnyúlásán és összehúzódásán alapuló mozgásnak az ismétlődése eredményezi a baktériumsejteknek a sorozatos bukfencező átfordulását.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



3.5/8. ábra. A *Flavobacterium johnsoniae* felülethez kötött csúszó mozgásának mechanizmusa

(CP, citoplazma; CM, citoplazmamembrán; PP, periplazmatikus tér; PG, peptidoglikán; LP, lipoprotein; KM, külső membrán; LPS, lipopoliszacharid)

A *Flavobacterium johnsoniae* fajba tartozó szervezetek egy az előzőektől eltérő mechanizmus révén képesek csúszó mozgásra (**3.5/8. ábra**). Ezek a baktériumok nem termelnek nyálkát, és nem rendelkeznek IV-es típusú pilusokkal sem. Mozgásuk a kilincskerék működési elvén alapul, melynek során az egymással összeköttetésben álló citoplazmamembránban és külső membránban található specifikus fehérjék rotációs mozgása hatja előre a baktériumsejtet. A mozgáshoz szükséges energiát a citoplazmamembrán két oldala között fennálló PME biztosítja.

3.6. A baktériumok felületi struktúrái: glikokalix, fimbria és pilus (Felföldi Tamás)

A laboratóriumban sok esetben fontos az, hogy a mikroorganizmusok a tápoldatban egyenletesen eloszolva tenyésszenek, ez azonban a természetes körülmények között csak kevés esetben van így, a mikrobák jelentős része jellemzően valamilyen felülethez tapadva nő. Sok baktériumnál megfigyelhető a sejtfalon kívül egy nyálkás vagy ragadós, esetenként eltérő konzisztenciájú, főként poliszaharidokból, ritkábban fehérjékből (pl. a *Bacillus anthracis* esetében poli-D-glutaminsavból) álló morfológiailag vagy funkcionálisan elkülönülő réteg. Ezt a réteget nem tekinthetjük a sejtfal részének, hiszen strukturális szilárdító szereppel többnyire nem rendelkezik, azonban a réteg típusától függően kisebb-nagyobb mértékben kapcsolódhat ahhoz. Elnevezését tekintve hívhatják toknak, nyáknak, mikrokapszulának vagy glikokalixnak. Tok és mikrokapszula abban az esetben, ha kompaktabb, a sejtfalhoz is szorosabban (akár kovalens kötésekkel) kapcsolódó képződményről van szó; nyáknak nevezik, ha lazább szerkezetű, könnyen deformálódó réteget képez; a glikokalix elnevezés pedig arra utal, hogy az adott esetben szénhidrátokból épül fel.

Ezeknek a sejtfelszíni képződményeknek többféle funkciója is lehet. Segíthetik a mikroorganizusok különböző felszínekhez kötődését, legyen szó akár patogén baktériumokról, ahol a gazdaszervezet szöveteihez történő kapcsolódást jelentik, vagy nem patogén baktériumok esetében a sejtek szilárd felületekhez kötődése során az ún. élőbevonat (biofilm) kialakulásában játszhatnak szerepet. Ez a kapcsolódás értelemszerűen valamennyire felület-

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

specifikus. Kivételes esetekben a felület lehet víz-levegő határfelület is, példa erre az aerob *Acetobacter* által termelt cellulóz alapú rostok, amik segítségével sejtjei az oxigéndús felszínen maradhatnak.

A tokkal rendelkező korokozók sejtjeit az gazdaszervezet fagocitái általában nehezebben ismerik fel és pusztítják el. Fizikailag véd a bakteriofágok támadásától és megakadályozza sok hidrofób toxikus anyag (pl. detergensek) károsító hatását. Továbbá, mivel ezek a külső rétegek jelentős mennyiségű vizet tartalmaznak, fontos szerepük lehet a sejtek kiszáradás elleni védelmében. A csúszó mozgást szintén segítheti egy sejtfelszíni nyálkaréteg.

A glikokalix megléte kimutatható ruténium-vörössel vagy tusfestéssel. Ez utóbbi esetben negatív festésről van szó, hiszen a tokba nem képesek behatolni a nagyméretű festékszemcsék, így a sejteket körülvevő háttér festődik sötétre.

A baktériumok korábbi fejezetekben nem részletezett felületi struktúráinak másik csoportját a fimbriák és pilusok képezik. Sok Gram-negatív baktérium rendelkezik ilyen képletekkel. Ezeknek a fehérjékből álló, a csillóknál vékonyabb, általában 3-10 µm átmérőjű és akár néhány mm hosszúságú fonalas képződményeknek többféle funkciója lehet, de a csillókkal ellentétben nincs szerepük a mozgásban (kivétel a felülethez kötött bukfencező mozgás).

A fimbriák általában a pilusoknál vékonyabbak, rövidebbek és lényegesen több van belőlük egy-egy sejt felszínén, míg a pilusok száma általában 1-10, addig a fimbriák száma sejtenként elérheti az ezret. A fimbriáknak a különböző felületekhez történő kapcsolódásban van szerepük, legyen szó élő vagy élettelen felületekről. A közismert humán patogén baktériumok közül is sok esetben a fibriáknak nagyon fontos szerepe van a betegség kialakulásának folyamatában, pl. a *Salmonella* fajok, a szamárköhögést okozó *Bordetella pertussis* és a kankót okozó *Neisseria gonorrhoeae* esetében.

A pilusokból tehát csak néhány található egy-egy sejt felszínén és a fimbriáknál hosszabb képződmények. Szintén szerepük lehet a gazdaszervezethez való kötődésben, vírusok tapadhatnak meg rajtuk, és a sejtek közötti génátadásban is fontosak lehetnek. Ez utóbbit, vagyis a pilusok útján megvalósuló genetikai anyag átjuttatását az egyik baktériumból a másikba, konjugációnak nevezzük, és ún. konjugatív pilusok segítségével történik. A konjugatív pilusoknak egy speciális formája a szex pilus. Ebben az esetben az a sejt növeszti, amelyik a fertilitási (F) faktort tartalmazó plazmidot adja át a másik sejtnek. Nevezik ezt a baktériumok „ivaros szaporodásának” is, ami azért semmiképp nem feleltethető meg az eukarióta szervezetekre jellemző valódi ivaros szaporodásnak. Az ún. IV. típusú pilusoknak pedig a bukfencező mozgásban van szerepük.

Kis méretüknek köszönhetően a fimbriák és pilusok csak elekronmikroszkóppal láthatók.

Fontos hangsúlyozni, hogy az itt bemutatott sejtfelszíni struktúrák nem minden prokarióta sejt esetében találhatók meg, csupán a baktériumfajok egy részénél. Sőt, képződésük indukálható, vagyis ugyanazon törzs sejtjei bizonyos esetekben pilusokkal/fimbriákkal rendeklező, míg máskor ezek nélküli alakként jelennek meg.

3.7. A baktériumok nukleáris állománya (Felföldi Tamás)

A prokarióta és eukarióta sejtek között az egyik legfontosabb különbség nukleáris állományuk szerveződésének különbözősége. Az eukarióta sejteknek membránnal körülvett sejtmagjuk van, amin belül kettő vagy több kromoszóma található. A prokarióták kromoszómája ezzel szemben a sejten belül egy szabálytalan alakú régióban helyezkedik el, amit nukleoidnak, nukleáris testnek/régiónak vagy kromatin testnek neveznek. A prokarióták kromoszómája általában kovalensen zárt, kör alakú (cirkuláris) és természetesen kettős szálú DNS alkotja, jellemzően egy darab van belőle. Azért akadnak kivételek, a *Rhodobacter sphaeroides*-nek több cirkuláris (az egyiket akár megaplazmidnak is tekinthetjük), míg és Lyme-kórt okozó *Borrelia burgdorferi*nek lineáris kromoszómája van, amelyek végén megtalálhatók (az eukarióta sejtekétől eltérő jellegű) telemerek is. Emellett más különleges esetekkel is találkozhatunk: néhány Plantomycetes törzsbe tartozó fajnál membrán kötött DNS-tartalmú régió figyelhető meg; a *Pirellula* nemzetségnél egy speciális membránnal körülhatárolt régió található a sejten belül, az ún. pirelluloszóma, ami a fibrilláris nukleoidot és riboszóma-szerű képleteket is tartalmaz; a *Gemmata obscuriglobus* nukleáris állományát két membrán veszi körül.

A prokarióták DNS-e haploid, a gének többsége csak egy példányban van jelen. Kivétel természetesen itt is akad. Például az ionizáló sugárzásnak ellenálló *Deinococcus radiodurans* faj genomja legalább két kópiában van jelen,

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

ami egy gyűrű alakú strukúrába rendeződik a sejten belül. A sugárzás hatására akár több ezer darabra töredezett genomot speciális javító mechanizmusok építik újjá az átfedő DNS szakaszok segítségével.

A sejt DNS-ének méretét jól példázza, hogy az *Escheichia coli* esetében a cirkuláris DNS hossza 1400 µm, vagyis körülbelül 500-szor hosszabb, mint maga a sejt. Egyértelmű tehát, hogy megfelelően feltekeredett és összecsomagolt állapotban kell legyen a citoplazmán belül. Ehhez RNS és fehérjemolekulák is szükségesek, viszont ez utóbbiak nem az eukarióták hisztonjaival megegyező kondenzáló proteinek (néhány archaea, pl. a hipertermofil fajok azonban tartalmaznak hisztonszerű fehérjéket). Az aktívan növő sejtek kromoszómája több helyen is mélyen benyúlhat a citoplazmába, vélhetőleg ezeken a helyeken a DNS-ről mRNS átíródása zajlik. Nem meglepő tehát, hogy a nukleoid nem csak kizárólag DNS-t tartalmaz, átlagos összetétele: 60% DNS, 30% RNS és 10% fehérje. A kromoszómális DNS mérete a prokarióták esetében 0,1-13 megabázis, a genom GC-tartalma pedig a 13,5-74,9% tartományba esik, a kódoló gének száma a néhány száztól a néhány ezerig terjedhet (**3.7/1. táblázat**). Az eukariótáktól eltérően a baktériumok esetében meglehetősen kevés nem kódoló vagy ismétlődő szakasz található a genomon belül, genomjuk kb. 90%-a fehérjéket kódoló géneket jelent, ezért a genomméretben tapasztalható eltérés többnyire a gének számában megfigyelhető különbséget is jelent egyben. A legkisebb kromoszómális DNS-ük a szimbionta és patogén baktériumoknak van.

3.7/1. táblázat. Néhány baktérium genomjának általános jellemzője

Baktériumfaj (Törzs)	**Genomméret (kilobázis)**	**Gének száma**	**GC-tartalom (%)**
’*Candidatus* Tremblaya princeps’ (Betaproteobacteria)	139	121	58,8
‘*Candidatus* Zinderia insecticola’ (Betaproteobacteria)	209	202	13,5
Nanoarchaeum equitans (Nanoarchaeota)	491	536	31,6
Mycobacterium genitalium (Actinobacteria)	580	475	31,7
Rickettsia prowazekii (Alphaproteobacteria)	1112	835	29,0
Bacillus subtilis (Firmicutes)	4216	4176	43,5
Escherichia coli (Gammaproteobacteria)	4640	4145	50,8
Anaeromyxobacter dehalogenans (Deltaproteobacteria)	5013	4287	74,9
Ktedonobacter racemifer (Chloroflexi)	13662	11540	53,8

A kromoszómális DNS-en kívül nagyon sok prokariótában találhatók kicsi, kör alakú DNS-ek, ún. plazmidok. Ezek jellemzően valamilyen speciális tulajdonságot kódolnak (**3.7/2. táblázat**). Méretük 2-250 kilobázis, egy sejten belül általában 1-30 példányban lehetnek jelen. A plazmidok távoli rokon baktériumfajok között is átadódhatnak (horizontális géntranszfer), de könnyen el is veszítheti őket a sejt, ha a kódolt funkció kifejeződésére az adott közegben már nincs szükség. A bakteriofágoknak szintén jelentős szerepe lehet a távoli rokon baktériumok közötti génátadásban.

3.7/2. táblázat. A prokarióták plazmidjainak típusai és jellemző előfordulásuk

Fenotípusos csoport	**Előfordulás**
Elsődleges anyagcsere funkciók	
Szerves szennyezők lebontása	*Pseudomonas* spp., *Alcaligenes* spp.
Aceton és butanol termelés	*Clostridium* spp.
Laktóz, szaharóz, citromsav, urea hasznosítás	Enterális baktériumok
Pigementtermelés	*Erwinia* spp., *Staphylococcus* spp.
Gázvezikulum képzés	*Halobacterium* spp.
Másodlagos anyagcsere funkciók	
Antibiotikum termelés	*Streptomyces* spp.
Bakteriocin termelés és rezisztencia	Sok nemzetség

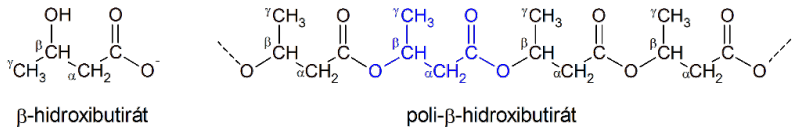
XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Fenotípusos csoport	**Előfordulás**
Konjugáció	Sok nemzetség
Rezisztencia	
Antibiotikum rezisztencia	Sok nemzetség
Nehézfémekkel szembeni rezisztencia	Sok nemzetség
Virulencia	
Tumorképződés növényekben	*Agrobacterium* spp.
Nitrogén fixáció	*Rhizobium* spp.
Állati sejtek fertőzése	*Salmonella* spp., *Shigella* spp., *Yersinia* spp.
Koaguláz, hemolizin, enterotoxin teremlés	*Staphylococcus* spp.
Toxin és tok képzése	*Bacillus anthracis*
Enterotoxin, K antigén	*Escherichia coli*

3.8. Citoplazmatikus zárványok, tartalék tápanyagok és gáz vezikulumok (Felföldi Tamás)

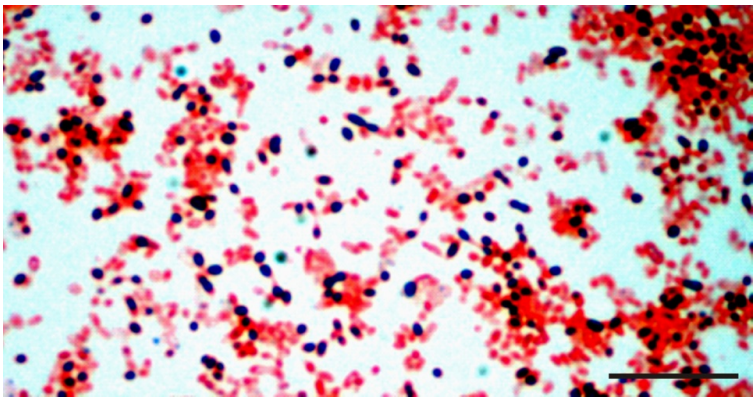
Nagyon sok baktériumsejtben találhatók különféle metakromatikus granulumok (vagyis eltérő festődést mutató szemcsék, pl. a polifoszfát szemcsék metilénkékkel vörös színűre) és egyéb zárványok. Többségük energiatartalékként szolgál vagy a sejtet alkotó molekulák építőkövei. A zárványok képzése előnyös a sejt számára, hiszen ha a bennük található anyagok oldott formában lennének jelen a citoplazmában, az óriási ozmotikus stresszt jelentene. Többnyire fénymikroszkóppal is láthatók és egyrétegű, általában fehérjemembrán (nem a citoplazmamembránnál megismert kétrétegű unit membrán) veszi körül őket. Egy részük szénvegyületek raktározását szolgálja, más zárványok kén, nitrogén vagy foszfor tartalékot jelentenek a sejtek számára, míg egy speciális csoportjukat az ún. magnetoszómák jelentik.

A szén- és energiaforrásként szolgáló zárványok leggyakoribb típusát az ún. poli-hiroxi-alkanoátok (PHA) jelentik, amik 3-18 szénatomos hidroxi-alkán molekulák polimerjei. Ha a környezetben a szénforrások bőségesen rendelkezésre állnak, a sejtek PHA granulumok felhalmozásába kezdenek, amik kedvezőtlen körülmények között a sejtalkotó molekulák szintézisére vagy energiaforrásként hasznosíthatók. A PHA lipid zárványok leggyakoribb formája a C_4 egységekből felépülő poli-β-hidroxibutirát (PHB) (**3.8/1. ábra és 3.8/1. kép**).



3.8/1. ábra. A poli-β-hidroxibutirát (PHB) kémiai szerkezete

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



3.8/1. kép. PHB zárványok *Ottowia pentelensis* sejtekben

(méretarány 10 µm; níluskék festés szafranin kontrasztfestéssel) (Fotó: Felföldi Tamás)

A szén- és energiaforrás típusú zárványok másik gyakori formája a glikogén szemcse. A glikogén hasonlít a növények fő tartalék-tápanyagához, a keményítőhöz, hiszen ahhoz hasonlóan glükóz egységekből felépülő polimer, viszont a monomerek kapcsolódási módjában eltér (α-1,4-glikozidos kötéssel kapcsolódnak a láncokat alkotó molekulák és α-1,6-glikozidos keresztkötéssel a különböző láncok).

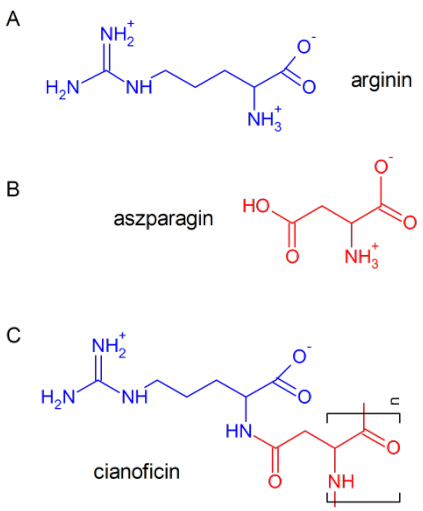
Polifoszfát (vagy volutin) szemcséket szintén több mikroorganizmus is képes előállítani. Mivel a foszfor nagyon sok környezetben limitáló tápanyagként szerepel, ezért időszakos foszforbőség esetén előnyös lehet nagy mennyiségben elraktározni későbbi, szűkösebb időkre. A polifoszfát szemcsék ekkor nemcsak a nukleinsav és foszfolipid szintézis foszforigényét fedezhetik, hanem néhány mikroorganizmus képes a polifoszfát granulumokból ATP (vagyis energia) előállításra is:

$$ATP + PP_n \leftrightarrow ADP + PP_{n+1}$$

A kénszemcsék felhalmozása egyes kén-oxidáló baktériumokra jellemző, amelyek a H_2S-ről jövő elektronokat ATP-termelő energiaszerző folyamatokban (egyes kemolitotrófok, pl. *Thiobacillus*) vagy redukálóerő előállításához használják (egyes fototrófok, pl. *Chromatium, Chlorobium*), és ennek eredményeként elemi kénből álló granulumok halmozódhatnak fel a sejten belül. Ha a redukált kénforrás elfogy a környezetből, a sejtek a kénszemcséket használják el redukáló erőként, az elemi ként szulfáttá oxidálják. Bár a mikroszkópos felvételeken úgy tűnik, hogy a kénszemcsék a sejten belül, a citoplazmában találhatók, valójában jellemzően a periplazmatikus térben halmozódnak fel (lásd még 10.7. és 10.10-10.12. fejezetek).

Egyes cianobaktérium fajokra jellemzőek az ún. cianoficin granulumok, amelyek előfordulását semmilyen más élőlényben nem igazolták eddig. Ezek a szemcsék aszparaginsav és arginin aminosavakból álló polimerek [multi-L-arginil-poli-(L-aszparaginsav)], akár a sejt tömegének 18%-át kitehetik, és főként nitrogén raktározására szolgálnak. A cianoficint felépítő arginil-aszparát egységek **(3.8/2A-C. ábrák)** egyenként 5 nitrogénatomot tartalmaznak, a cianoficin molekulák a sejt belső pH-ja és ionerőssége mellett oldhatatlanok, ezért membrán nem öleli körül ezeket a szemcséket (lásd 10.15. fejezet).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



3.8/2A-C. ábra. A cianoficin és építőköveinek kémiai szerkezete

A karboxiszóma a Calvin-ciklussal rendelkező autotróf szervezetekre jellemző. A körülbelül 100 nm átmérőjű zárványokat vékony fehérjemembrán veszi körül és kristályos állapotú RuBisCO enzimet tartalmaznak (átlagosan 250 molekulát karboxiszómánként). A sejtekbe HCO_3^- (bikarbonát) formájában bejutó szervetlen szenet a karboxiszóma másik enzime, a szénsav anhidráz CO_2-dá alakítja, ami a RuBisCO tényleges szubsztrátja. A karboxiszóma másik fontos szerepe, hogy elzárja a RuBisCO elől az oxigént, minimalizálva ezáltal az enzim oxigenáz aktivitását, így O_2 helyett CO_2 épülhet be a ribulóz-1,5-biszfoszfát molekulába.

Néhány baktérium (pl. *Magnetospirillum*) képes a mozgás egy különleges formájára, a magnetotaxisra, ami a sejteknek a Föld mágneses erővonalaira merőlegesen történő elmozdulását jelenti. A mágneses mező érzékeléséhez magnetit (Fe_3O_4) kristályokat használnak, ami magnetoszómának nevezett képződményekbe tömörülnek. A magnetoszómák pontos szerepe ismeretlen, de jellemzően olyan mikroorganizmusokban fordulnak elő, amelyek kis O_2 koncentrációjú vizes élőhelyeken szeretnek növekedni, ezért valószínűsítik, hogy funkciójuk abban állhat, hogy a sejteket a mágneses erővonalak segítségével az üledék felé irányítják, ahol kevesebb az oxigén. A mangnetoszómák változatos alakúak lehetnek (gömbölyű, szögletes, hegyes), morfológiájuk a különböző fajokban más és más, jellemzően láncszerű struktúrákat alkotnak a sejteken belül. Vékony, nem egységmembrán veszi őket körül, amiben foszfolipidek, fehérjék és glikoproteinek egyaránt megtalálhatók.

A citoplazmán belüli képződmények egy különleges formáját jelentik a gázvezikulumok. A vízben lebegő életmódot folytató (planktonikus) formákra jellemzőek, főleg cianobaktériumokra, de megtalálták már más Bacteria (pl. *Thiothrix*) és Archaea (pl. *Halobacterium*) fajoknál is, eukarióta sejtekben viszont nem fordulnak elő. Orsó alakú képződmények, merev fehérjevázzal, faluk folyadékok számára átjárhatatlan. Méretük változatos, de fajonként állandó, 300-1000 nm hosszú és 45-120 nm átmérőjű formáik fordulnak elő. Sejtenkénti számuk is változó, néhánytól több ezer gáz vezikulumot is tartalmazhat egy-egy sejt. A vezikulumok falát alkotó fehérjék aggregálódásával a sejten belül üreges terek jönnek létre. Faluk a gázok számára szabadon átjárható, bennük a nyomás a citoplazmában oldott gáz nyomásával megegyező, tehát nem felfújt „gáztartályokat" jelentenek. Viszont kihat feltöltődésükre a sejten belüli turgornyomás és a különböző gázok aktív termelése és fogyasztása. Elsődleges szerepük abban áll, hogy a vízoszlopban függőleges irányú mozgást tesznek lehetővé a vezikulumokban található gáz mennyiségének változtatásával, és ezáltal a sejtek a számukra kedvezőbb környezeti feltételeket (pl. fényviszonyok, tápanyagok koncentrációja) jelentő vízrétegbe kerülnek.

3.9. Az endospóra képződése, szerepe és felépítése (Felföldi Tamás)

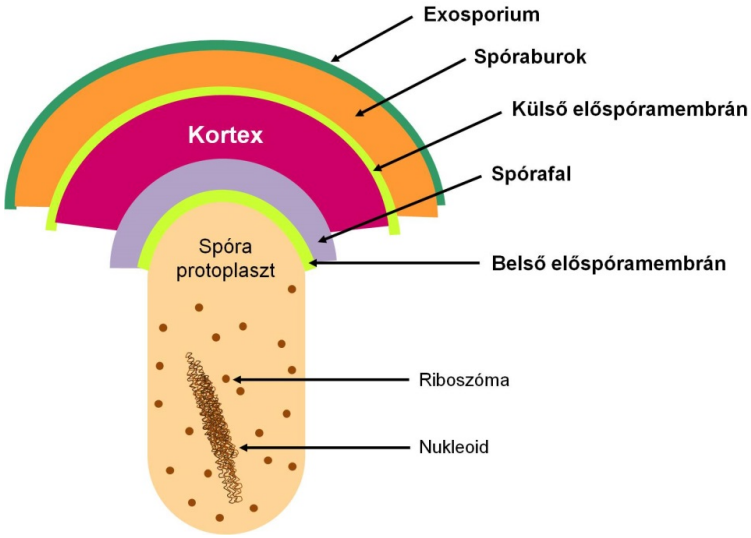
A baktériumok egy része képes hőnek, sugárzásnak és a roncsoló hatású kémiai anyagoknak ellenálló kitartó képleteket létrehozni, amiket endospóráknak nevezünk. Az endospórák lehetővé teszik a baktériumok túlélését kedvezőtlen körülmények között, mint a környezet kiszáradása, a tápanyagok kimerülése, kedvezőtlen hőmérsékleti viszonyok, stb. esetében. Az endospórák a mikroorgaizmusok terjedését is megkönnyítik a szél, víz vagy állatok

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

bélcsatornáján keresztül. Endospórát közel 20 nemzetség tagjai képesek létrehozni, amik Gram-pozitív sejtfalúak, fiziológiai tekintetben azonban változatosak, vannak közöttük anaerobok, aerobok, fototrófok és kemolitotrófok egyaránt, viszont endospórát képző archaeák nem ismertek. A legjobban tanulmányozott endospórával rendelkező nemzetségek a *Bacillus* és *Clostridium*.

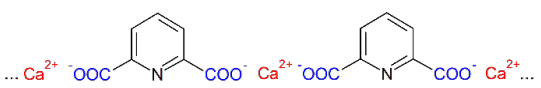
Az endospórát képző mikroorganizmusok élete ciklikus: a folyamatosan osztódó sejtek kedvezőtlen körülmények között spórát képeznek (sporuláció), spóra formájában akár hosszú évekig nyugalmi fázisba kerülnek, a környezeti feltételek kedvezővé válása során a spórák kicsíráznak (germináció), majd újra a vegetatív sejtek folyamatos osztódásának fázisa következik.

Az endospóra sokkal összetettebb struktúra, mint a vegetatív sejt, ami legfőképp a külvilágtól elválasztó rétegek nagy számát jelenti (**3.9/1. ábra**). Legkívül az exospórium található, ami egy vékony fehérjeréteg. Ezalatt a spóraburok található, ami önmagában is többrétegű és spóra-specifikus fehérjékből áll. Sok toxikus anyag számára átjárhatatlan és a spóra enzimekkel és kémiai anyagokkal (pl. hidrogén-peroxiddal) szembeni rezisztenciájáért felelős, valamint a benne található enzimek a spóra kicsírázásában szerepelnek. A spóraburkot egy membránréteg, a külső elsőspóramembrán választja el a kortextől. A kortex laza keresztkötéseket tartalmazó peptidoglikánból épül fel. Akár a spóra térfogatának a felét is kiteheti, és vélhetőleg abban van szerepe, hogy vizet von el a spóra belsejéből. A kortex alatt a spórafal és a belső elővspóramembrán, majd a citoplazma eredetű spóraprotoplazma (spóraprotoplaszt) található, benne a citoplazmára jellemző sejtalkotókkal (nukleoid, riboszómák stb.), de azzal ellentétben metabolikus szempontból inaktív.



3.9/1. ábra. Az endospóra szerkezete

A spóra protoplazmájában két, a vegetatív sejtekre nem jellemző anyag is található, dipikolinsav és a DNS-hez kötő, kis méterű, savas közegben oldódó fehérjék (’small acid soluble protein’, SASP). Mindkettőnek fontos szerepe van a protoplazma DNS-ének hővel és kémiai anyagokkal szembeni védelmében. A SASP molekulák az UV sugárzással szemben is védenek, valamint szén- és energiaforrásként szolgálnak a germináció során. Az endospóra szárazanyag tartalmának akár 15% is kiteheti a kalcium ionokkal komplexet képező dipikolinsav (**3.9/2. ábra**), ami dehidratáló hatású is. A dehidratáció véd a kedvezőtlen hőhatással szemben, a spóra csupán 10-25%-ban tartalmaz vizet, belsejére gélszerű konzisztencia és enyhén savas pH jellemző. A spóraprotoplazma nagy mennyiségben tartalmaz DNS javító enzimeket is. A forralás nem csökkenti a spórák életképességét, többségük azonban az autoklávban történő sterilizálás hatására elpusztul.

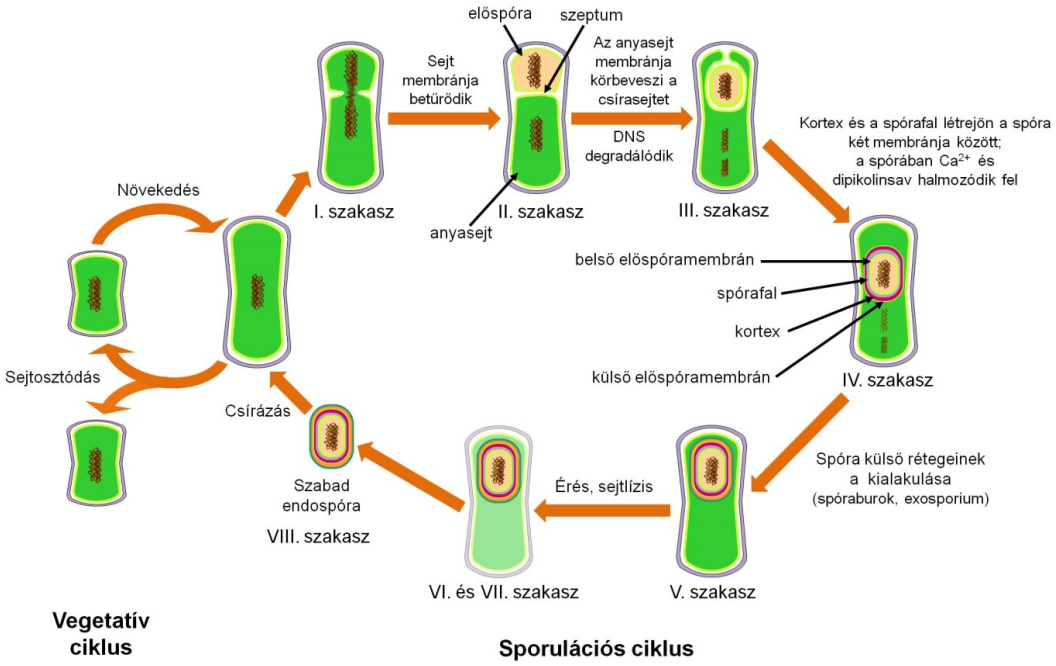


3.9/2. ábra. A kalcium-dipikolinát kémiai szerkezete

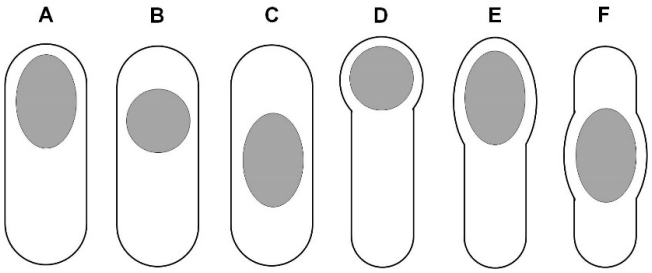
Az endospóra kialakulása, vagyis a sporuláció, több szakaszra osztható, és a *Bacillus* fajok esetében körülbelül 8-10 óra alatt zajlik le (**3.9/3. ábra**). A szakaszok a következők: (I) a DNS a sejt hossztengelye mentén rendeződik;

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

(II) az anyasejt membránja betűrődik, létrejön ez előspórát leválasztó szeptum, ami DNS-t zár az előspórába; (III) a membrán körülöleli az előspórát, így már kettő, de eltérő orientációjú membrán veszi körül azt; (IV) a két membrán között létrejön a kortex, kalcium és dipikolinsav halmozódik fel; (V) létrejönnek a külső fehérjerétegek, az exospórium és spóraburok; (VI) az endospóra érik; (VII) litikus hatású enzimek az anyasejtet (sporangiumot) megemésztik; (VIII) az endospóra kiszabadul. Az endospóra elhelyezkedése és alakja is változatos lehet az anyasejten belül, sőt akár deformálhatja is az anyasejtet (**3.9/4. ábra**).



3.9/3. ábra. A sporuláció szakaszai



3.9/4. ábra. Az endospórák morfológiai típusai és elhelyezkedésük a sejten belül

Elhelyezkedés: terminális (A, D, E), szubtermiális (B), centrális (C, F). Alak: gömbölyű (B, D), ovális (A, C, E, F). Endospóra mérete az anyasejt átmérőjéhez viszonyítva (kisebb vagy nagyobb): nem deformáló (A, B, C), deformáló (D, E, F).

A spórák kicsírázásának folyamata három részre osztható: aktiváció, a szűkebb értelemben vett germináció és kinövés. Az aktivációt néhány percig tartó felmelegedés vagy más fizikai-kémiai hatás (sugárzás, kémiai anyagok, nyomás, mechanikus sérülés, stb) váltja ki. Tápanyagok, egyes aminosavak jelenléte a gyors, általában csupán néhány percig tartó germinációs szakaszt váltják ki, ekkor a spóra elveszti hő- és kémiai anyagokkal szembeni rezisztenciáját, anyagcsere aktivitása növekszik, burka felreped. A kinövés során a spóra jelentős mennyiségű vizet vesz fel, megindul a DNS, RNS és fehérjék szintézise, a sejt „kibújik” a spóra külső rétegeiből, a vegetatív sejt fala a spórafal lesz.

Az endospórák erősen fénytörőek, és a legtöbb festék számára nem átjárhatóak, éppen ezért konvencionális bázikus festékekkel (pl. metilénkékkel) festve az endospóra festetlen régióként jelenik meg a sejteken belül. Speciális módszerrel, mint amilyen a malachitzölddel történő agresszív festés (gőzölés), azonban az endospórák is megfesthetőek. Az endospórákat és vegetatív sejteket megkülönböztető jellemzőket a **3.9/1. táblázat** összegzi.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

3.9/1. táblázat. Az endospóra és vegetatív sejt megkülönböztető jegyei

Tulajdonság	Vegetatív sejt	Endospóra
Mikroszkópos megjelenés	nem fénytörő	fénytörő
Kalcium tartalom	kevés	sok
Dipikolinsav	nincs	van
Általános enzimaktivitás	nagy	kicsi
Légzési ráta	nagy	kicsi
Makromolekulák szintézise	van	nincs
Hőrezisztencia	kicsi	nagy
Sugárzás elleni rezisztencia	kicsi	nagy
Kémiai anyagokkal szembeni rezisztencia	kicsi	nagy
Lizozim	érzékeny	rezisztens
Víztartalom	nagy (80-90%)	kicsi (10-25%)
SASP	nincs	van
pH	~7,0	5,5-6,0

A prokarióták kitartóképletei azonban nem minden esetben a fent megismert klasszikus endospórák. Vannak más típusai is a kedvezőtlen körülményeket átvészelő formáknak, például a Gram-pozitív sejtfalú baktériumok közül említhetjük az Actinobacteria törzsre jellemző aktinospórákat, a Gram-negatív sejtfalúak közül a myxobaktériumok myxospóráit, az *Azotobacter* nemzetség cisztáit vagy a cianobaktériumok akinétáit.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

4. fejezet - A baktériumok szaporodása és szaporodás gátlása

4. 1. A baktériumok tenyésztése (Tóth Erika)

A mikrobiológia fejlődésének egyik legfontosabb lépése volt a baktériumok tiszta tenyészeteinek előállítása, amely a XIX. század második felében jelent meg a Robert Koch nevével fémjelezhető, és a mikrobiológia módszertanát majd egy évszázadra megalapozó módszerként: szilárd táptalajon, tiszta tenyészetek élettani, mikroszkópos és állatkísérletes vizsgálatán alapult. A XX. század elején zárkózott fel e mellé a Szergej Vinogradszkij megalapozta ökológiai szemléletű irányzat, mely többek között a mikroorganizmusok szerepét kutatta a szervetlen vegyületek átalakításában és mikrokozmosz tenyészetekben kísérelt meg kén és nitrogén körforgalomban részt vevő baktériumokat tenyészteni. A tenyésztés során a mikroorganizmusokat valamely tápközeg segítségével (szilárd, folyékony vagy félfolyékony) laboratóriumi körülmények között növesztjük ki, lehetőleg figyelembe véve a tenyészteni kívánt sszervezet eredeti élőhelyének paramétereit. A mikrobiológia fejlődését az 1970-es évekig lényegében e meglévő technikák tökéletesedése és az ismeretek gyarapodása jelentette.

A hagyományos tenyésztési módszerek (pl. amikor egy mintából - hígítva vagy töményítve - egy adott táptalaj felületén illetve annak belsejében próbálnak szemmel látható kolóniákat növeszteni, vagy folyadék kultúrában tenyészteni) gyakran különösen szelektívek, és inkább a gyorsabb növekedésű fajoknak kedveznek. Új tenyésztési technikák alkalmazásával (minél több környezeti faktor figyelembe vétele, a környezetben általános hőmérsékletek, alacsony tápanyag-koncentrációk, szövet és sejttenyészetek alkalmazása stb.) azonban egyre több baktérium vizsgálata és leírása válik lehetővé. A tenyésztés sikeressége nem csak az alkalmazott tápanyagoktól függ, hanem azok koncentrációjától is. Gyakran a tápanyagokat többszörösen nagyobb mennyiségben alkalmazzák, mint amivel a mikrobák a természetes környezetükben találkoznak, ami gátló hatást fejthet ki növekedésükre.

Ugyanakkor egyre inkább gátjaivá váltak a továbbhaladásnak a bizonytalan, gyakran táptaljfüggő határozóbélyegek (pl. a telep- illetve sejtmorfológia és egyéb fenotípusos tulajdonságok) valamint a nem vagy csak igen nehezen kitenyésző baktériumok mind szembeötlőbben nagy száma: a hagyományos tenyésztéses technikákkal (környezettől függően) a baktérium-populációk kb. 0,001-10 %-a vonható tenyésztésbe, sokszor annak ellenére, hogy életképesek. Az úgynevezett VBNC (Viable But Non Cultivable) állapotot számos környezeti ok indukálhatja, mint pl. a nem megfelelő táptalaj alkalmazása, esetleg a baktériumok az életciklusuk nyugalmi szakaszát nem tudják megszakítani (például környezeti stressz - extrém hőmérséklet, pH, sókoncentráció, alacsony tápanyagkoncentráció, reaktív gyökök stb.- hatására), de előfordulhat az is, hogy az adott baktérium csak valamely szintróf partner jelenlétében képes szaporodni.

Manapság már sokféle újabb táptalajt alkalmaznak mikrobák tenyésztésére, és egyre többféle új izolálási és tenyésztési technikát dolgoznak ki (mikromanipuláció, grádiens kamrában való tenyésztés, szilárd hordozók alkalmazása, enzimek felhasználása a táptalajokhoz, oligotróf közegek alkalmazása stb.) de sajnálatos módon még így is csak az adott mintában fellelhető baktériumok töredékének képesek a növekedéshez szükséges feltételeket biztosítani, és természetesen nincs olyan összetett táptalaj, melyen minden létező baktérium szaporodna. A tenyésztéses eljárások során alkalmazott táptalajok vagy dúsító közegek mindig szelektívek és sosem tudják „leképezni” az eredeti mikrobaközösségek pontos összetételét.

A tenyésztés sikerességét a tápközeg beoltása után olykor az inkubációs idő növelésével is növelni lehet, hiszen ekkor a lassabb növekedésű baktériumok számára is elegendő idő áll rendelkezésre.

A baktériumok tenyésztésére annak ellenére szükség van, hogy az egyre szélesebb körben megjelenő és alkalmazott molekuláris technikák egy környezet rejtett diverzitását a tenyésztéses eljárásoknál szélesebb körben képesek feltárni, hiszen a molekuláris módszerek ugyan másképp, de szintén szelektívek.

A táptalajok előállításának általános szempontjai a következőkben kerülnek leírásra.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

4.1.1. Tenyésztéshez szükséges tápanyagok

A baktériumok növekedéséhez különböző mennyiségekben kb. 35-40 elem nélkülözhetetlen. Hat nem fémes elem (C, O, H, N, S és P) négy fémes elemmel (K, Mg, Fe és Ca) adják a prokarióta sejtek száraz anyag tartalmának 98%-át (makroelemek), melyek alapvető fiziológiai funkcióit a **4.1/1. táblázat**ban mutatjuk be.

4.1/1. táblázat. Sejteket felépítő makroelemek és fiziológiai szerepük

Elem	**száraz anyag %-a**	**fiziológiai szerepe**
C	48-59	Szerves anyagok fő alkotó eleme
O	13,1-23,9	Szerves anyagok és citoplazmatikus víz alkotó eleme
H	6,4-8	Szerves anyagok és citoplazmatikus víz alkotó eleme
N	13,6-14,7	Fehérjék, nukleinsavak, koenzimek alkotó eleme
S	0,9-1,4	Fehérjék (cisztein, metionin), koenzimek alkotó eleme (koenzim A), biotin, α-lipolsav
P	2-5,4	Nukleinsavak, foszfolipidek, teichosavak, koenzimek alkotó eleme
K	0,03-1,4	A citoplazma domináns egyértékű kationja, segít fenntartani a sejt ozmolaritását, néhány enzim kofaktora (pl. piruvát kináz, peptidil transzferáz, almasav dehidrogenáz)
Mg	0,007-0,05	A citoplazma domináns kétértékű kationja, néhány enzim kofaktora (pl. kinázok), riboszómák alkotó eleme, klorofill (bakterioklorofill) alkotója
Ca	0,00006-0,06	Exoenzimek része (pl. α-amiláz), szerepe van a sejtfal integritásában, transzformációban, endospórák alkotója (kalcium-dipikolinát), bizonyos fehérjék része (kalcium kötő fehérjék)
Na	1,45	Számos enzim alkotó eleme (többféle dekarboxiláz), bizonyos anyagok transzportjához szükséges, metanogén baktériumokban egyes metiltranszfer reakciókhoz szükséges
Cl	0,05	Bizonyos anyagok transzportjához elengedhetetlen, egyes halofil baktériumok esetén szükséges a csilló mozgáshoz

Szénforrásként szerves anyagokat (cukrok, fehérjék, aminosavak, stb.) adhatunk egy táptalajhoz (heterotróf szervezetek) vagy pl. szén-dioxid átbuborékoltatásával lehet a mikrobákhoz juttatni (autotróf szervezetek). Mennyiségét az eredeti környezet (szerves) anyag tartalma kell, hogy meghatározza. Az eukarbofil mikrobák tenyésztéséhez általában 1g l^{-1} szerves szénforrás szükséges, míg oligokarbofil mikrobák ennél kisebb mennyiségben igénylik azt.

Oxigént és hidrogént vizes oldat formájában adhatunk a tápközeghez. Nitrogén, kén és foszfor tartalmú vegyületeket attól függően adhatunk, hogy a tenyészteni kívánt mikroorganizmus szerves vagy szervetlen, illetve oxidált vagy redukált formáit képes-e ezen vegyületeknek hasznosítani. Szervetlen foszfor forrás lehet például az ortofoszfát anion, de mivel ez sok kationnal képez csapadékot, nem egyszerű a használata. Szerves foszfátot leggyakrabban inozitol-foszfát formájában adhatunk a tápközeghez.

Szintetikus táptalajok esetén valamennyi tápközeg alkotó elem pontosan ismert összetevőkből áll, míg komplex táptalajok esetén a felhasznált anyagok pontos összetétele kémiailag nem definiálható, pl. pepton alkalmazása. A peptonok savasan, lúgosan vagy enzimatikus emésztéssel előállított fehérje hidrolizátumok. A komplex tápközegek általában eleve tartalmazzák a tenyésztéshez szükséges mikro- és nyomelemeket is, ezek további adagolása nem szükséges.

A mikroorganizmusok növekedésükhöz számos mikro- és nyomelemet (**4.1/2. táblázat**) is igényelnek. Ezek közül talán a legfontosabb a vas, ami a sejtlégzésben kulcsfontosságú szerepet játszik, számos fehérjéhez kapcsolódhat,

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

transzportja a sejtbe gyakran szideroforok (vas/fém szállító, kötő fehérje) által valósulhat meg. Néhány baktérium (pl. *Lactobacillus* spp.) nem tartalmaz kimutatható mennyiségben vasat, ezeknél a szervezeteknél gyakran a mangán (Mn^{2+}) tölt be hasonló szerepet.

4.1/2. táblázat. A sejteket felépítő mikroelemek és fiziológiai szerepük

Elem	**forma**	**fiziológiai szerepe**
Fe	Fe^{2+}/Fe^{3+}	Citokrómok, ferredoxinok, és egyéb vas-kén fehérjék alkotó eleme, néhány enzim kofaktora is (néhány dehidrogenáz)
Mn	Mn^{2+}	Szuperoxid diszmutáz része, II. fotorendszer, néhány enzim (pl. PEP karboxikináz, citrát szintáz), alkotó eleme
Co	Co^{2+}	Koenzim B_{12} tartalmú enzimek (pl. glutamát mutáz, metil-malonil-CoA mutáz) alkotója
Cu	Cu^{2+}	Citokróm oxidáz, plasztocianin, nitrit reduktáz, oxigenázok, szuperoxid diszmutázok része
Mo	MoO_4^{2-}	Nitrát reduktáz, nitrogenáz, xantin dehidrogenáz, formiát dehidrogenáz enzimek alkotója
Zn	Zn^{2+}	Karbonsav anhidráz, alkohol dehidrogenáz, alkalikus foszfatáz, aldoláz, RNS és DNS polimeráz, proteinázok alkotója
Ni	Ni^{2+}	Ureáz, hidrogenáz és F_{430} kofaktor alkotója
V	V^{4+}	Vanádium függő nitrogenáz, brómperoxidáz enzimek alkotója
Se	SeO_3^{2-}	Formiát dehidrogenáz, hidrogenáz, *Clostridium*-okban glicin reduktáz enzim része
W	WO_4^{2-}	Néhány formiát dehidrogenáz enzim (gyakran Mo helyettesíti anaerob baktériumokban) alkotója
B	BO_3^{3+}	Cianobaktériumokban a heterociszta és akineta képzéshez szükséges, poliketid szintézis, quorum sensing autoiducer

A két és háromértékű kationok neutrális és enyhén lúgos pH értéken gyakran képeznek oldhatatlan hidroxidokat vagy foszfátokat, ezzel elérhetetlenné válhatnak egy tenyésztáptalajban. Ezért tárolják gyakran a szervetlen sók törzsoldatait anoxikus körülmények között, savas pH értékeken minimális komplexképző ágens (pl. EDTA) jelenlétében.

A mikroorganizmusok tenyésztéséhez növekedési faktorok is szükségesek lehetnek: ezek általában egyszerű szerves anyagok, amelyeket a sejtek a nyomelemekhez hasonlóan igen csekély mennyiségben igényelnek. Általában direkt vagy indirekt módon serkentik a mikroorganizmusok növekedését. Ide tartoznak a vitaminok, aminosavak, purinok, pirimidinek és különböző egyéb szerves anyagok. Számos növekedési faktort a mikrobák maguk is képesek szintetizálni, néhányuknak ezen anyagok külső forrásból történő biztosítása elengedhetetlen a laboratóriumi tenyésztésükhöz. Közülük talán a legismertebbek a vitaminok (**4.1/3. táblázat**), amelyek gyakran koenzimekként funkcionálnak.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

4.1/3. táblázat. A sejteknek leggyakrabban szükséges vitaminok (és egyéb hasonló funkciójú vegyületek) és élettani szerepük

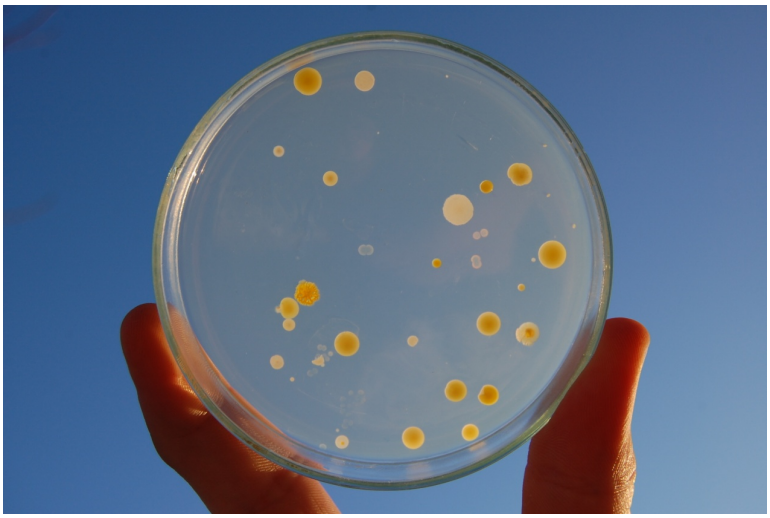
Vitamin	**fiziológiai szerepe**
p-aminobenzoesav	Tetrahidrofolsav prekurzora (C1 komponens transzfer)
Biotin (B_7)	Széndioxid fixáció és felszabadítás (több karboxiláz enzim kofaktora), szerepe van a sejtek zsír és aminosav anyagcseréjében
Koenzim M	Metán előállítása
Folsav (B_9)	Sejtek aminosav és nukleinsav anyagcseréjében vesz részt, a tetrahidrofolsav szerepet játszik a C1 metabolizmusban
Liponsav	Piruvát dehidrogenáz komplex prosztetikus csoportja
Tiamin (B_1)	Dekarboxilázok és transzketolázok prosztetikus csoportja
Riboflavin (B_2)	FMN és FAD prekurzora,flavoproteinek prosztetikus csoportja
Pirodoxin (B_6)	Transzaminázok és aminosav dekarboxilázok prosztetikus csoportja
Cianokobalamin (B_{12})	Molekuláris átrendeződési reakciókhoz (pl. glutamát mutáz reakció) szükséges
Pantoténsav	CoA prekurzora, acil csoport hordozó fehérjék prosztetikus csoportja, részt vesz a zsírsav metabolizmusban
Nikotinsav	NAD és NADP prekurzora, sok dehidrogenázban megtalálható
K vitamin	Menakinonok prekurzora
Hemin	Citokrómok prekurzora

Összetételük alapján megkülönböztetünk komplex és szintetikus táptalajokat, felhasználás alapján beszélhetünk alap, differenciáló és szelektív táptalajokról (lásd az Általános mikrobiológia c. gyakorlati jegyzet megfelelő fejezeteit).

4.1.2. Táptalajok szilárdítása

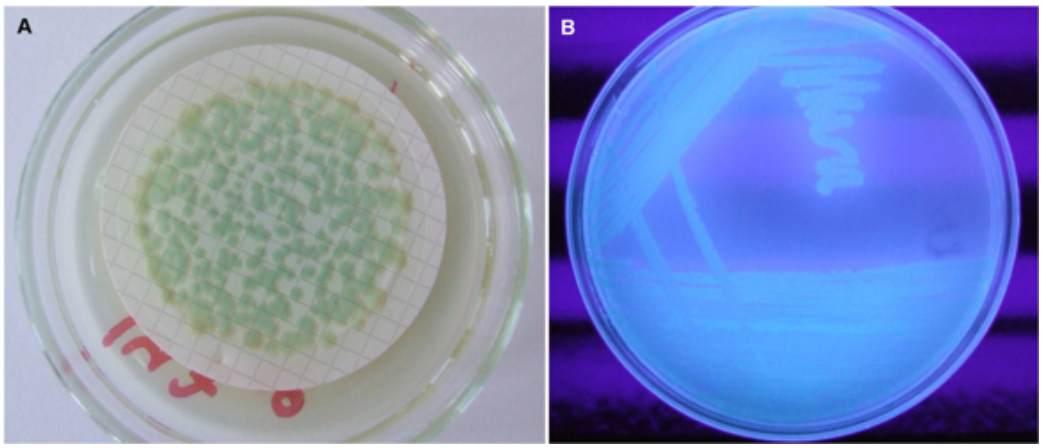
A baktériumok tenyésztéséhez alkalmazott tápközegek lehetnek szilárdak, félszilárdak vagy folyékonyak. A szilárd táptalaj felületére oltva a baktériumok telepeket (kolóniákat) képeznek (**4.1/1. kép**; **4.1/2A-B. képek**). A leggyakrabban alkalmazott szilárdító anyag az agar-agar, amely tengeri vörösmoszatból nyert galaktán-galakturonsav polimerekből álló gélképző ágens, olvadáspontja 85°C, dermedési pontja 38°C. A szilárd táptalajok agar tartalma általában 1,5-2%, míg a félszilárd táptalajoké 0,3%. Az olvasztott, lehűtött, még folyékony agar tartalmú táptalajba lemezöntés céljából akár mikroorganizmus szuszpenziók is keverhetőek.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



4.1/1. kép. Húspepton táptalaj felületén növekvő baktérium telepek

(Fotó: Máthé István)



4.1/2A-B. kép. *Pseudomonas aeruginosa* kolóniák cetrimid differenciáló táptalajokon

A *Pseudomonas aeruginosa* cetrimid táptalajon kékes-zöld színű pigmentet termel (**A**), ez miatt telepei UV alatt fluoreszkálnak (**B**) (Fotó: Bánfi Renáta).

Szilárdítani lehetséges zselatinnal is, amelyet az állatok kötőszövetéből kivont kollagén irreverzibilis hidrolízisével állítanak elő, hátránya, hogy 35°C-on elveszti szilárdságát, és sok mikroorganizmus képes a bontására, így a táptalaj elfolyósítására is.

A burgonya alapú táptalajok még ma is használatban vannak, bár szilárdító anyagként inkább régebben alkalmazták. Gyakran szolgálhat tápközegül a burgonyaszelet felülete is.

A gellángumi (pl. Gelrite R) alkalmazása az utóbbi években terjedt el. A gellán a *Sphingomonas* spp. által termelt extracelluláris (hetero) poliszacharid. Molekulaszerkezete lineáris, β-D-glükóz, β-D-glükuronsav és α-L-ramnóz ismétlődő egységekből épül fel. Termostabil gélt képez, amely tág pH tartományban stabil, a nagy szilárdság eléréséhez kis koncentrációt (kb. 0,5-1,0%) igényel. Összehasonlítva az agar-agarral, a képződő gél áttetszősége külön előny lehet a mikrobák tenyésztésében, mivel ez lehetővé teszi a mikro-kolóniák könnyebb észlelését és szelektálását a lemezeken. Az agarhoz hasonlóan csupán néhány mikroba képes bontani.

A szilikagél tulajdonképpen kovasavgél. Ennek megfelelően a szintetikus táptalajok készítéséhez alkalmazzák.

Ritkán előfordul, hogy alginátot (elsősorban élelmiszeriparban), keményítőt (keményítő lemezekként alkalmazható) vagy gipszet használnak szilárdító anyagként.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

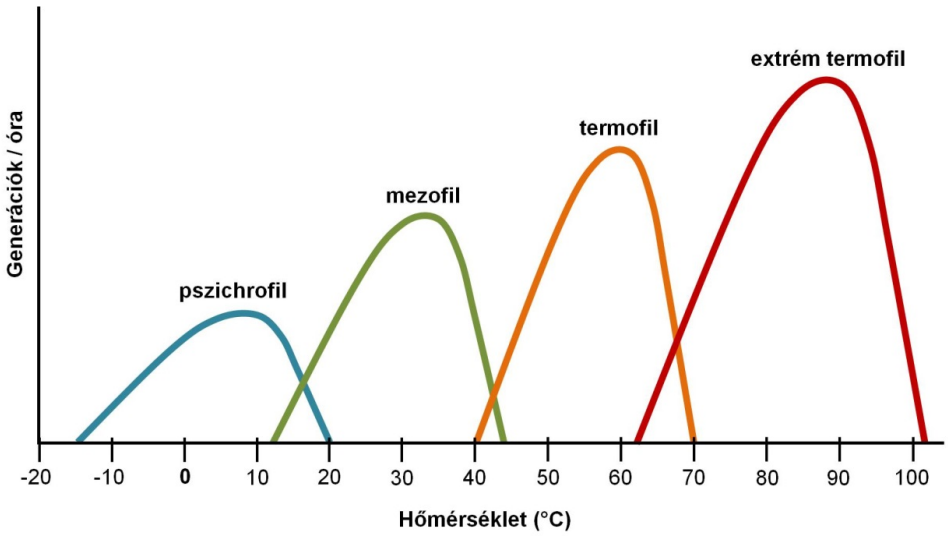
4. 2. Baktériumok növekedésének környezeti paraméterei (Tóth Erika)

Számos olyan környezeti paraméter ismert, amely a baktériumok szaporodását befolyásolja (hőmérséklet, nyomás, pH, gázösszetétel stb.). Az adott paraméterre vonatkoztatva létezik egy minimum érték (az a minimális érték, ahol a mikroba még szaporodni képes), egy optimum érték (az az érték, ahol a mikroba szaporodása maximális) és egy maximum érték (az a maximális érték, amelyen a mikroba még szaporodást mutat). Ugyanakkor minden mikroba optimális szaporodást az adott paraméterre vonatkoztatva csak akkor tud elérni, ha az egyéb környezeti tényezők optimálisak a számára. Tehát a szaporodás sebességét a környezeti faktorok, beleértve az adott környezetben előforduló mikroorganizmusok hatását is együttesen szabályozzák (pl. az *E. coli* laboratóriumi tiszta tenyészetében 20 percenként osztódik, míg természetes környezetében, a bélrendszerben, erre akár 10-12 órára is szükség lehet).

4.2.1. A hőmérséklet hatása a baktériumok szaporodására

A hőmérséklet minimum és maximum értékei a különböző mikroba csoportok között nagyfokú eltéréseket mutatnak. Általánosságban elmondható, hogy a hőmérséklet emelkedésével a kémiai reakciók sebessége növekedik, ezáltal a baktériumok is gyorsabban szaporodnak, hisz anyagcseréjük felgyorsul. Ugyanakkor egy bizonyos hőmérséklet fölött gátlás következik be, mert pl. a sejtek fehérjéi denaturálódhatnak. Prokarióták szaporodását kimutatták már -17°C-on, a maximális értéket a *Pyrolobus fumarii* fajnál írták le, +113°C-on. A szaporodás hőmérsékleti maximumát még ennél is magasabbra becsülik. Tudni kell, hogy ilyen magas hőmérsékleten az ATP molekulák fél életideje <1 mp, a polinukleotidoké kb. 1 mmp. Általában igaz, hogy a növekedés hőmérsékleti optimuma mindössze néhány Celsius fokkal tér el a hőmérsékleti maximumtól egy adott szervezet esetén.

Az élőlények között hőmérséklet szempontjából a **4.1. ábrán** bemutatott csoportok különíthetők el.



4.2/1. ábra. A mikrobák szaporodásának hőmérsékleti intervallumai

A **pszichrofil** szervezetek alacsony hőmérsékleti optimummal rendelkeznek (< 15°C), 20°C felett nem mutatnak szaporodást, a minimumuk akár 0°C alá is kerülhet. Ezen szervezeteket a hőmérséklet emelkedése nagyon gyorsan elpusztítja. Mind a Bacteria, mind az Archaea domén tagjai között találunk ilyen szervezeteket. Általában azokon a helyeken fordulnak elő, amelyek tartósan hidegek és még szezonálisan sem melegszenek fel (poláris régiók, tenger mélye). Pszichrofil szervezeteket izoláltak az Antarktiszon, (pl. *Polaromonas* nemzetség, tagjai növekedésének hőmérsékleti optimuma 4°C, maximuma 12°C, vagy a *Psychromonas* nemzetség tagjai, amelyek akár -12°C-on is növekedhetnek). Megjegyzendő ugyanakkor, hogy a hőmérsékleti minimum értékek meghatározása nagyon nehéz, hiszen a hőmérséklet csökkenésével a szaporodás sebessége is csökken, extrém alacsony hőmérsékleten a generációs idő akár napokat vagy heteket is jelenthet. A másik fontos tényező, hogy szaporodás csak folyékony

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

víz jelenlétében lehetséges, tehát jóval 0°C alatt történő növekedést más egyéb tényezők is befolyásolják (pl. a tápközeg ozmolaritása). Azok a környezetek, ahol az alacsony hőmérséklet nem állandó (pl. szezonalitás), inkább a pszichrotoleráns (optimumuk 20-40°C között van, de képesek növekedni 0°C-on is) szervezetek szaporodnak el.

A **mezofil** szervezetek „közepes" hőmérsékleti optimummal jellemezhetők, a természetben széles körben előfordulnak (szárazföldi és vízi környezetek, állatokkal asszociáltan stb.). Ezen szervezetek hőmérsékleti optimuma 8-45°C között található (pl. *Escherichiacoli*).

A nagy hőmérsékleten szaporodó mikrobákat **termofil** szervezeteknek hívjuk, optimumuk 45-80°C található. Elkülönítjük a **hipetremofil** mikrobáktól, amelyek optimuma általában meghaladja a 80°C-t. 65°C fölött aktívan szaporodó szervezeteket csak a prokarióták között találunk. Termofil és hipertermofil mikrobák mesterséges környezetekben is előfordulnak (fermentált szubsztrátok, pl. komposztanyagok, forróvizű tároló rendszerek, stb.), de gyakoriak hőforrásokban, akár a tenger mélyi hidrotermális forrásokban is. A **termodur** szervezetek képesek az extrém magas hőmérsékletek tolerálására, de ezen hőmérsékleten már nem szaporodnak.

Általában elmondható, hogy a prokarióta szervezetek sokkal nagyobb hőmérsékleteken is növekedhetnek, mint eukarióta társaik, hogy a legtöbb hipertermofil szervezet az ősbaktériumok közül kerül ki, és hogy általában a nem fototróf szervezetek nagyobb hőmérsékleteken is növekedhetnek, mint a fototróf szervezetek.

Vajon mi teszi lehetővé a különleges hőmérsékleteken e való növekedést?

- A membránok anyagtranszport képessége erőteljesen függ annak fluiditásától: a membránok zsírsavai hideghez adaptálódott szervezeteknél több telítetlen kötést tartalmaznak, a szénláncaik rövidebbek, ezzel biztosítják a citoplazmamembrán fluiditását kis hőmérsékleten is. Néhány pszichrofil baktérium többszörösen telítetlen zsírsavakat is tartalmazhat, amelyek egyébként ritkák a prokarióták között (pl. *Psychroflexus* sp.). A termofil szervezetek zsírsavai ezzel szemben tipikusan telítettek. A hipertermofil Archaea-k membránja olyan egyrétegű membrán, amelyben kizárólagosak az éter kötéssel kapcsolódó, 40 szénatomszámú izoprének jelenléte, tipikus zsírsavakat ezen szervezetek nem tartalmaznak.

- A fehérjék harmadlagos és negyedleges szerkezete isilleszkedik az élőhely hőfokához. A hideghez adaptálódott fehérjék általában több poláris és kevesebb hidrofób aminosavat tartalmaznak, kevesebb gyenge, másodlagos kötést (hidrogén híd kötés, ionos kötés) tartalmaznak a molekulán belül. A temofil fehérjék ennek ellentétét mutatják. A meleghez alkalmazkodott baktériumok hőstabil fehérjéi kevés eltérést mutatnak mezofil társaikéhoz képest, bár néhány aminosav szubsztitúció egyértelműen a nagy hőmérsékleten való működést segíti.

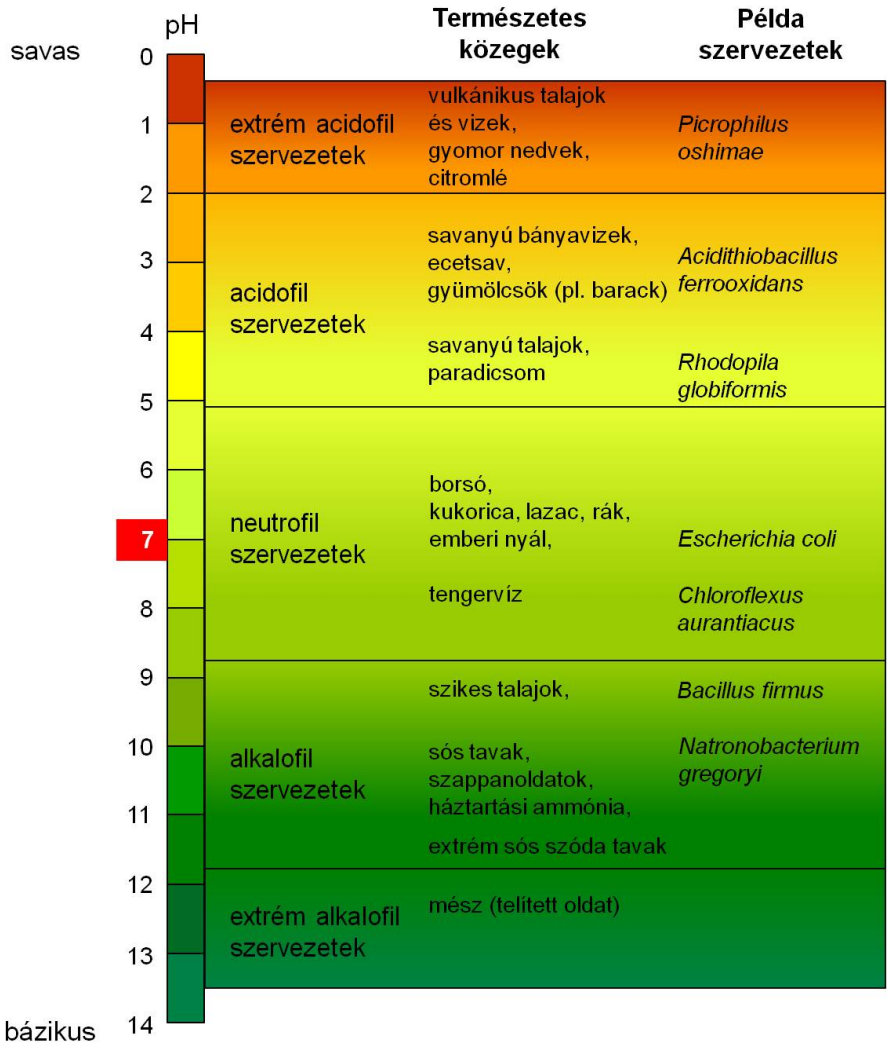
- Speciális védőanyagok és egyéb védekezési mechanizmusok is megtalálhatóak a pszichrofil és termofil baktériumokban. A hőmérsékleti extremitások elviselését a baktériumok hideg- illetve hősokk fehérjék termelésével segítik. Emellett ismert, hogy bizonyos szervezetek krioprotektáns anyagok termelését kezdik meg kedvezőtlen hőmérsékleti feltételek között (pl. vízoldékony szénhidrátok vagy polialkoholok), a 0°C allatt történő növekedéshez bizonyos baktériumok ún. "fagyásgátló" fehérjéket termelnek (pl. *Marinomonas primoryensis*).

A termofil körülmények közötti enzim stabilitást a biotechnológia is kihasználja, pl. a biomosószerek vagy a *Thermus aquaticus* DNS polimerázának széleskörű felhasználása a molekuláris vizsgálatokban.

4.2.2. A pH hatása a baktériumok szaporodására

A pH a $[H^+]$ ion koncentráció negatív logaritmusa, kifejezi az adott közeg „savasságát" illetve „lúgosságát". Minden mikroorganizmus egy jól definiálható pH tartományban képes növekedni, a különböző pH tartományokat és természetes előfordulási példáikat az **4.2. ábra** mutatja.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



4.2/2. ábra. A mikrobák szaporodásának pH intervallumai példaszervezetekkel

Azokat a mikrobákat, amelyek optimuma pH 5,5 és 7,9 közé esik, **neutrofil** szervezeteknek hívjuk. A természetben széles körben előfordulnak (pl. *E. coli*).

Az **acidofil** szervezetek savas pH-n mutatnak maximális szaporodást, általában 5,5 pH értékek alatt képesek növekedni (pl. *Rhodopila globiformis* - pH optimum 5; *Acidithiobacillus ferrooxidans* - pH optimum 3). Legextrémebb példa a *Picrophilus oshimae* Archaea baktérium, amely membránja stabilitásához hidrogén ionokat igényel, pH optimuma 0,7. E baktérium pH 4 fölött spontán lízist mutat. Érdekesség, hogy e baktériumot 60°C hőmérsékletű savas hőforrásból izolálták, tehát nem csupán a savas környezetet, hanem a magas hőmérsékletet is kedveli. Egyébként a legtöbb acidofil mikroba egyáltalán nem életképes neutrálishoz közeli pH értékeken.

Azon mikrobákat, amelyek pH optimuma 8 fölött van, alkalofil szervezeteknek hívjuk. E prokarióták általában extrém lúgos környezetből származnak, mint pl. a szikes tavak. Ismert ugyanakkor, hogy számos alkalofil baktérium viszonylag széles pH tartományban növekedhet (pl. Bacillus firmus 7,5-11 pH értéken mutat szaporodást, az optimuma 9-es értéken van). Több alkalofil baktériumot vagy enzimeit az iparban is hasznosítják. Ezen szervezetek hidrolitikus enzimei is adaptálódtak a környezet lúgosságához, ezáltal iparilag is felhasználhatóak pl. biomosószerekben, lehetnek papíripari cellulázok stb. Az alkalitoleráns szervezetek pH optimuma a neutrálishoz esik közel, de képesek a magasabb pH tartományok tolerálására is.

Meg kell említeni ugyanakkor, hogy bár a külső környezet pH értékei széles keretek között változhatnak, a sejtek intracelluláris pH értékei egy szűk spektrumon belül mutathatnak csak változatosságot, leggyakrabban a neutrálishoz állnak közel. Ennek oka abban keresendő, hogy a DNS molekulák igen sav-labilak, az RNS molekulák pedig

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

nagyon érzékenyek a lúgos pH értékekre, s ha egy sejt ezen molekulák stabilitását nem képes fenntartani, gyorsan elpusztul.

A nagy tápanyag koncentrációjú tenyészközegek általában biztosítják egy táptalaj pufferkapacitását. Ugyanakkor erősen ásványi vagy kis tápanyag koncentrációjú közegekben szükség lehet a táptalaj pufferolására, hogy az adott mikrobacsoport optimális szaporodását biztosítsuk. A tápközeg lúgosodását Na_2CO_3, $CaCO_3$ vagy NaOH hozzáadásával érhetjük el. A pH savas tartományba való eltolódását KH_2PO_4, almasav vagy citromsav biztosíthatja, esetenként HCl. Az almasav használata elterjedtebb, mert a citromsav könnyen bomlik, illetve fémekkel komplexeket képez. A pH beállításához használhatunk még 0,05M koncentrációjú foszfát puffert is.

4.2.3. Az oxigén koncentráció hatása a baktériumok szaporodására

Oxigén igény szempontjából a prokariótákat a következő 5 kategóriába sorolhatjuk be: **obligát aerob** (maximális légköri oxigén parciális nyomáson mutat maximális szaporodást), **mikroaerofil** (szaporodásához szükséges az oxigén, de a maximálisnál kisebb koncentrációban), **aerotoleráns anaerob** (tolerálja az oxigén jelenlétét, de anyagcseréjéhez nem szükséges), **fakultatív anaerob** (szaporodásához oxigént nem feltétlenül igényel, de jobban nő aerob körülmények között) és az **obligát anaerob** szervezetek (az oxigén gátolja vagy elpusztítja őket). Ezen szervezetek típusaira a **4.2/1. táblázat**ban láthatunk példákat is.

4.2/1. táblázat. A prokarióták oxigénhez való viszonya

Csoport	Oxigénhez való viszonya	Anyagcsere típus	Példaszervezet	Élőhely
Obligát aerob	szükséges	aerob légzés	*Micrococcus luteus*	por, neuszton
Fakultatív aerob	nem feltétlenül szükséges	aerob vagy anaerob légzés, fermentáció	*Escherichia coli,*	bélrendszer
Mikroaerofil	szükséges	aerob légzés	*Campylobacter jejuni*	gyomorfal
Aerotoleráns anaerob	nem szükséges	fermentáció	*Streptococcus pyogenes*	felső légutak
Obligát anaerob	ártalmas	fermentáció vagy anaerob légzés	*Desulfovibrio intestinalis*	bélrendszer

Fontos tudnunk, hogy oxigén jelenlétében számos toxikus vegyület képződik: szuperoxid anion (O_2^-), hidrogén peroxid (H_2O_2) és hidroxil gyökök (OH*). Ezen túlmenően a redox rendszerek, elektronszállítók is oxidált állapotba kerülhetnek. Az ún. oxigén szabadgyökök ellen az élő szervezeteknek védekezniük kell, amelyek erre nem képesek (obligát anaerob baktériumok), oxigén jelenlétében elpusztulnak. Ezen toxikus vegyületek normál körülmények között is keletkeznek pl. a légzési lánc végén, az oxigén vízzé történő redukciója során. A flavoproteinek, kinonok és bizonyos vas-kén fehérjék maguk is katalizálhatják ezen reakciókat, és mivel ezek a molekulák minden sejt alkotóelemei, toxikus intermedierek oxigén jelenlétében mindig képződnek.

A szervezetek ezen vegyületek ellen különböző enzimekkel védekezhetnek:

- Kataláz enzim: A hidrogén peroxid vízzé és oxigénné történő bontását katalizálja.
- Peroxidáz enzim: NADH jelenlétében a hidrogén peroxidot vízzé alakítja át.
- Szuperoxid diszmutáz enzim: A szuperoxid anionokból hidrogén peroxidot és oxigént állít elő.
- Szuperoxid diszmutáz/kataláz kombinációja: Szuperoxidból vizet és oxigént állítanak elő (aerob és fakultatív anaerob sejtek)
- Szuperoxid reduktáz enzim: rubredoxin (kis redoxpotenciálon működő vas-kén fehérje) jelenlétében a szuperoxidból hidrogén peroxidot állít elő (sok szulfát redukáló és metanogén baktériumban).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Az aerotoleráns anaerob baktériumok is rendelkeznek ezen enzimek valamelyikével, ha nem, egy fehérje-mentes manganáz komplexet használnak a szuperoxid detoxifikálására.

A Földön az aerob és anaerob környezetek közötti átmenetek teljes skálája fellelhető. Tenyésztéskor az adott mikroba oxigénhez való viszonyát mindenképp figyelembe kell venni: vannak szervezetek, amelyek bár anaerob fermentációs mechanizmusokat működtetnek de a környezetben nyomokban jelen lévő oxigént azért elviselik (pl. *Clostridium* spp.), ezek tenyésztésére gyakran elegendő redukáló közeget biztosítani növekedésükhöz (pl. tioglikollát agar, cisztein tartalmú tenyészközeg), illetve lehetséges tenyésztésük egyszerű anaerob tenyésztő edényben, amelynek légterében oxigén maradék van. Azon szervezeteket azonban, amelyek a nyomokban fellelhető oxigénre is érzékenyek (pl. metanogén baktériumok) csak erre a célra kialakított anaerob kamrákban lehet sikeresen fenntartani. A kapnikus szervezetek abban az esetben tolerálják az oxigén jelenlétét, ha mellette a szén-dioxid koncentrációja is megfelelően nagy (3-10%).

4.2.4. A vízpotenciál hatása a baktériumok szaporodására

A víz, mint az „élet oldószere”, hihetetlen fontos az élőlények szaporodása szempontjából. Az oldott anyagok, mint pl. sók, cukrok és egyéb anyagok a hozzáférhető víz mennyiségét lényegesen csökkentik. Ezt fejezi ki a vízaktivitás értéke (a_w), ami egyenlő az oldat gőznyomásának és a tiszta víz gőznyomásának hányadosával, tehát 0-1 között változhat. A víz mindig a nagyobb vízkoncentráció felől áramlik a kisebb irányába. Ez azt eredményezheti, hogy ha egy sejt nagy ozmolaritású környezetbe kerül, hamar dehidrálódhat. Különböző vízaktivitási értékű környezeteket és néhány azt toleráló vagy éppen kedvelő példaszervezetet a **4.2/2. táblázat** mutat be:

4.2/2. táblázat. Néhány anyag vízaktivitási értéke és e környezetben előforduló példaszervezetek

Vízaktivitás (a_w)	Anyag/környezet	Tipikus példaszervezet
1,000	Kémiailag tiszta víz (pl. desztillált víz)	*Caulobacter* sp., metilotróf szervezetek
0,98-0,95	Főtt húskészítmények, kenyér	*Campylobacter* sp., *Staphylococcus* sp.
0,995	Emberi vér	*Streptococcus* sp., *Escherichia* sp.
0,95-0,98	Tengervíz	*Pseudomonas* sp., bíborbaktériumok, *Vibrio* sp.
0,900	Bodzaszirup, sonka	Sokféle Gram-pozitív kokkusz, pl. *Staphylococcus* sp.
0,850-0,910	Szalámifélék	*Saccharomyces* sp.
0,750	Sós kekszek, sózott hal	*Halobacterium* sp., *Halococcus* sp.
0,800-0,750	Dzsemek, lekvárok	*Debaryomyces* sp.
0,650-0,750	Szárított gyümölcsök, töltött cukorkák	*Xeromyces*, egyéb xerofil penészek
0,60-0,200	Száraz tészták, fűszerek, tejpor	xerofil penészek

Definíció szerint azon mikrobákat, amelyek sót igényelnek szaporodásukhoz **halofil** szervezeteknek hívjuk (bár a szükséges só mennyisége baktériumonként változhat). Megjegyzendő, hogy bár leggyakrabban NaCl-ról beszélünk, a természetben a sók széles skálájával találkozhatunk ($NaHCO_3$, KCl, szulfátok stb.). A tengeri prokarióták általában 1-4% NaCl koncentrációt igényelnek tenyésztésükhöz, a tengervíznél nagyobb ozmolaritással jellemezhető környezetből származó mikroorganizmusok 3-12% konyhasót (vagy egyéb sót) igényelnek. Az extrém halofil baktériumok (pl. *Halobacterium salinarum*) tenyésztéséhez 15-30% NaCl is szükséges lehet. Azon mikroorganizmusokat, amelyek tolerálni képesek a sók jelenlétét, de szaporodásukhoz egyébként sót nem igényelnek, **halotoleráns**nak nevezzük.

Azok a mikrobák, amelyek szaporodásukhoz valamely cukor nagyobb koncentrációjának jelenlétét igénylik, **ozmofil**nek, azokat, amelyek extrém száraz környezetben élnek **xerofil**nek nevezzük.

Tény azonban, hogy a sejteknek működésükhöz bármely környezetben meg kell őrizniük az ozmotikus stabilitásukat. Ezt a baktériumok két ismert módon érik el:

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

- Az aerob, extrém halofil Archaea-k (pl. *Halobacteriales*) és az anaerob halofil baktériumok (pl. *Haloanaerobiales*) szervetlen ionokat (elsősorban K^+ és Cl^- ionokat) akkumulálnak sejtjeiken belül, valamint enzimeik is só-adaptáltak - nagy mennyiségű poláros és savas aminosavat (pl. aszpartát, glutamát) tartalmaznak.

- A másik lehetőség az, hogy az ozmoregulációt speciális, kis molekulasúlyú, szerves anyagokkal (pl. aminosavak, cukrok, alkoholok) valósítják meg. Ezeket az anyagokat vagy külső forrásból szerzik be (ilyenkor tenyésztésükkor is a tápközeghez kell adni) vagy megtermelik. Az ilyen anyagokat kompatibilis oldott anyagoknak hívják, mert a sejtanyagcserébe egyébként nem szólnak bele, bár számos fehérje szerkezetét stabilizálják, gyakran növelve oldékonyságukat.

4.2.5. A nyomás hatása a baktériumok szaporodására

Az első mély tengeri mikrobiológiai kutatások vezettek a magas nyomást igénylő/toleráló (**barofil/barotoleráns**) szervezetek kitenyésztéséhez. Ezen szervezetek az atmoszférikusnál magasabb nyomáson mutatnak szaporodást. Barotoleráns prokarióták gyakran fellelhetők 2000 m mélységekben, valódi barofil mikroorganizmusokat inkább 6350 m és az alatt lehet találni. Az eddig ismert legnagyobb nyomás, ahol még szaporodást lehetett megfigyelni 115 MPa volt. Nagy hidrosztatikus nyomáson és alacsony hőmérsékleten a mikrobák generációs ideje igen rövid lehet. Nagy nyomáshoz való alkalmazkodásuk membránjuk fluiditásában is jelentkezik, gyakori, hogy ezen szervezetek membránja viaszossá válik, ezáltal változik tápanyagfelvételük sebessége is. Több *Halomonas* faj 100 MPa nyomást és kb. 3°C hőmérsékletet génye szaporodásához, tehát egyszerre barofil és pszichrofil.

A piezofil/piezotoleráns baktériumok olyan barofil/barotoleráns szervezetek, amelyek alkalmazkodtak nem csak a nagy nyomáshoz, de képesek a nyomásváltozás sebességének változásához is jól alkalmazkodni. Legtöbb piezofil baktérium sötétben növekedik és általában nagyon érzékenyek az UV sugárzásra (legtöbb DNS javító mechanizmusuk hiányzik).

4.3. A mikroorganizmusok fenntartása, tárolása (Tóth Erika)

Tenyésztés során a mikroorganizmusokat laboratóriumi körülmények között kívánjuk fenntartani. Ehhez először az adott mikroba izolátumát kell létrehozni, azaz az adott mintából sikeresen ki kell tenyésztenünk. Amikor a mintát táptalajra szélesztjük, azon telepek jelennek meg. A telep (kolónia) szilárd táptalaj felületén, vagy belsejében rendszerint egyetlen sejtből, vagy telepképző egységből fejlődő különálló sejttömeg. A telep morfológiája gyakran függ a tenyészközegtől (telepmorfológiai tulajdonságok leírását lásd Általános mikrobiológia c. gyakorlati jegyzet). A laboratóriumi vizsgálatokhoz a baktériumok tiszta tenyészetét állítjuk elő, amely mentes más mikroorganizmusoktól, egyetlen sejtből, vagy telepképző egységből fejlődő sejttömeg. Az ismert eredetű, azonos szám és betűjelzéssel ellátott, folyamatos átoltással létrehozott tiszta tenyészetet baktérium törzsnek nevezzük, amelyek különböző tecnikák segítségével tarthatóak fenn későbbi vizsgálatok céljára.

A törzsfenntartás közvetlen célja, hogy a mikroorganizmusokat életben tartsa úgy, hogy tulajdonságaik minél kevésbé változzanak. Az erre kidolgozott módszereknek számos követelménynek kell megfelelniük. A legfontosabb feltételek a következők:

- Maradjon meg a sejtek életképessége.

- Ne változzon genetikai állományuk.

- Más mikroorganizmusokkal ne fertőződjön be a tenyészet.

A törzsfenntartás főbb technikái: átoltás, szárítás, fagyasztás és liofilizálás.

4.3.1. Az átoltás

A mikroorganizmusokat steril, friss táptalajra oltjuk át, termosztátban a mikrobának megfelelő hőmérsékleten inkubáljuk, hogy növekedést tapasztaljunk, majd a tenyészetet hűtött körülmények között tároljuk. Ezt a folyamatot rendszeresen, a törzstől függő időközönként (pár hét - hónap) kell megismételni. A módszer hátránya, hogy

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

átoltáskor fennáll a befertőződés veszélye, tárolás közben a táptalaj és a tenyészetek kiszáradhatnak, illetve gyakori átoltással megnövekszik az esélye annak, hogy a törzs a fellépő mutációk és a szelekció miatt az eredetihez képest eltérő lesz. Ha azonban kicsi a tárolási hőmérséklet (5°C) és minimál táptalajt (az a táptalaj, amely a minimális tápanyagokat tartalmazza az adott baktérium tenyésztéséhez) alkalmazunk, a sejtek anyagcseréje csekély szinten marad, a tenyészet hosszabb ideig lesz életképes, ritkábban kell átoltani, csökken az átoltással járó veszélyek lehetősége. Célszerű továbbá két példányban fenntartani a törzseket, arra az esetre, ha az egyik befertőződne. Ha a tenyészetekre steril ásványi olajat öntünk, hogy teljesen ellepje, tovább csökken a kiszáradás esélye, megszűnik az aerob körülmények között jellemző szabad gyök hatás, így azok akár évekig életképes maradnak.

4.3.2. A szárítással történő tárolás

Számos módszert írtak le mikroorganizmusok szárítva történő fenntartására, pl. a tenyészetek steril talajhoz keverve, szilika gélen, papírcsíkokon vagy zselatin korongokon kiszárítva évekig megőrzik életképességüket. A technikák közös vonása, hogy a vizet a tenyészetből eltávolítják, és a tárolási körülmények sem engedik meg a vízfelvételt. Azonban e módszerek messze nem általánosak, a mikroorganizmusoknak csak bizonyos körében használhatóak, pl. gombák tárolására.

4.3.3. Fagyasztással történő tárolás

Fagyasztás során a víz hozzáférhetetlenné válik a mikrobák biokémiai folyamatai számára. Mind a hűtés, mind pedig a felengedés károsíthatja a sejteket. Ennek oka a vízelvonás miatt megnövekedett koncentrációjú elektrolit oldat és a képződő jégkristályok. E hatás csökkenthető a megfagyasztás és a folyamat végén a felmelegítés szabályozásával (pl. fokozatos hőmérséklet csökkentés illetve emelés), valamint ún. krioprotektív anyagok hozzáadásával. Krioprotektív hatású vegyület pl. a dimetil-szulfoxid (DMSO), az inozit vagy a glicerin. A különböző fagyasztási technikákat az alkalmazott hőmérséklet szerint lehet tovább osztályozni. Általánosságban elmondható, hogy a -30°C feletti tárolás kevésbé hatásos. -70°C-on (mélyfagyasztás) már a legkülönbözőbb szervezetek is (baktériumok, gombák, vírusok stb.) évekig eltarthatók. Folyékony nitrogénben -196°C-on vagy nitrogén gőzben -140°C-on (ultrafagyasztás) sikeresen lehet még olyan szervezetek életképességét is évtizedekig megőrizni, amelyeket más módszerrel nem lehetséges.

4.3.4. Liofilizálással történő tárolás

Liofilizálás (fagyasztva szárítás) során a tenyészetekből krioprotektív anyagok (pl. tejpor, inaktivált vérsavó, inozitol, szacharóz, raffinóz stb.) hozzáadásával szuszpenziót készítünk, majd ezt megfagyasztjuk, és a jeget vákuumban elszublimáltatjuk. A szárítás után a tenyészeteket vákuumban lezárt vagy inert gázzal feltöltött ampullákban tároljuk. A liofilizáló berendezések alapvető része a vákuum pumpa és egy hűtött falú kamra, ahol a vízgőz lecsapódik (**4.3/1. kép**). Kis térfogat esetén leggyakrabban a sejtszuszpenzió a vákuumban bekövetkezett párolgás miatti hőveszteségtől fagy meg. Fontos, hogy a párolgáshoz minél nagyobb legyen a felület, illetve hogy a szuszpenzió ne legyen habos a gázok távozása miatt, ezért a mintákat a fagyasztás közben centrifugálják. Ehhez a módszerhez üvegampullákat használnak. A kezdeti szárítást (a vizet a közegből távolítják el) egy második lépésben még alaposabb szárítás követi, szintén vákuumban (utószárítás, a vízeltávolítás a sejteket is érinti). A liofilizálást széles körben alkalmazzák, sok, különböző mikroorganizmus életképességét lehet ily módon évtizedekig megőrizni.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

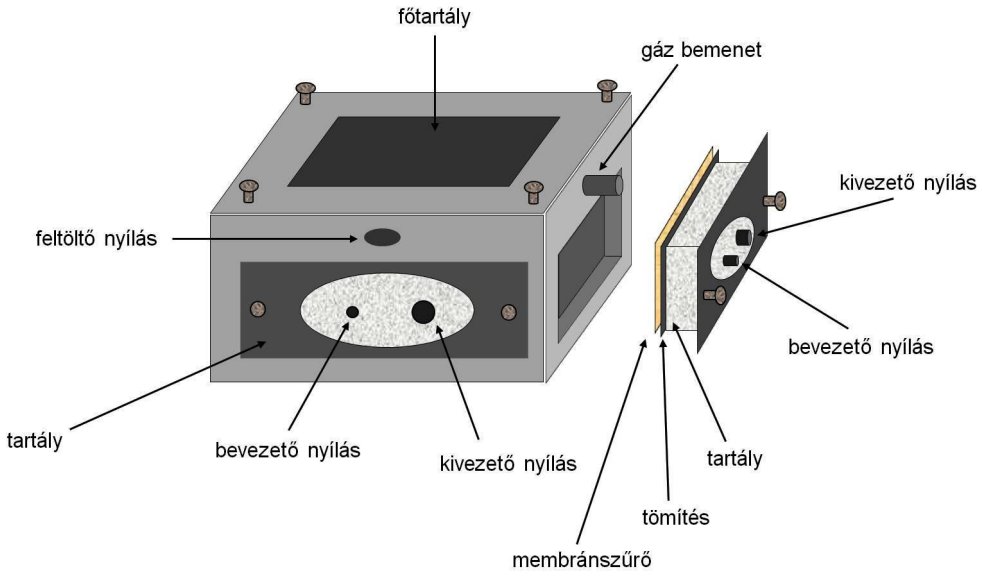


4.3/1. kép. A liofilizáló berendezés

4.4. Speciális tenyésztési technikák (Tóth Erika)

Jelenleg számos új tenyésztési technikát fejlesztenek vagy optimálnak. E tankönyv keretein belül nincs lehetőség mindegyik pontos leírására így a teljesség igénye nélkül említünk néhány újabb módszert, amelyek a tudomány számára előre lépést jelentettek a tenyésztés terén.

Ezek közül talán a legfontosabb a gradiens terekben történő tenyésztés, hiszen a hozzáférhető növekedési szubsztrátok, elektron akceptorok és donorok, a pH, a különböző sók, az oxigén, a fény intenzitás, a hőmérséklet, avagy a gátló komponensek a természetben gyakran térbeli gradiens mentén oszlanak meg. Sok mikroba fejlesztett ki olyan mechanizmust, amely a gradiensek olyan régióiban tartja őket, amely kedvez növekedésüknek és túlélésüknek. Ezt használják ki a diffúziós gradiens kamrában való tenyésztés esetén: a kamra alkalmas kisméretű vízoldékony molekulák vagy gázok hosszantartó, folyamatos gradienseinek felállítására. Valójában a kamra egy polikarbonát „doboz”, amelyben egy elkülönült főtartály található. Ebbe öntik a félszilárd táptalajt. A főtartály mellett tápanyagot tartalmazó melléktartályok vannak, melyeket egy félig áteresztő hártyával különítenek el a főtartálytól. A membrán engedélyezi a kis molekulák szabad diffúzióját a melléktartályokból a gélt tartalmazó főtartályba, de megakadályozza a mikrobák átjutását a tápforrásokat tartalmazó kisebb tartályok felé (**4.4/1. ábra**).

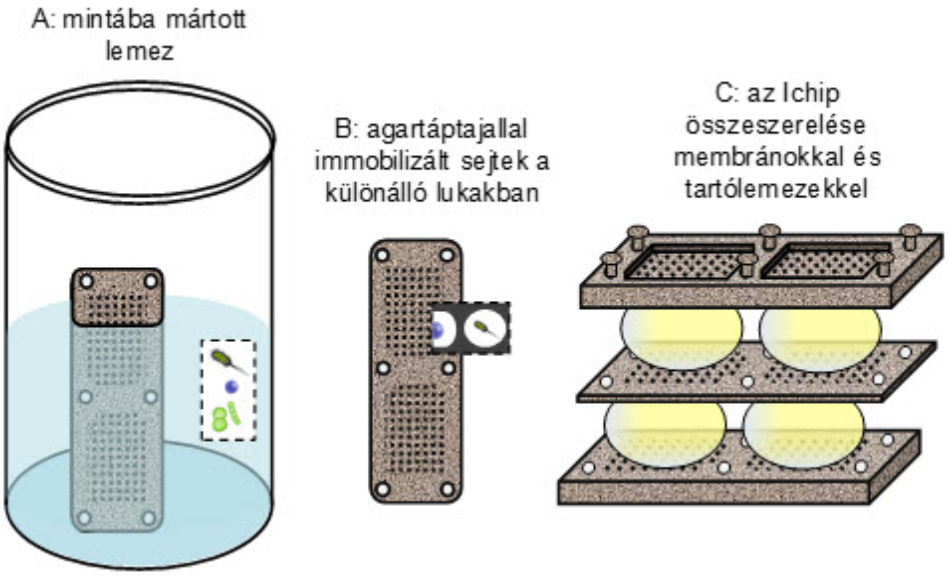


4.4/1. ábra. A grádiens kamra felépítése

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A kamra egy polikarbonát „doboz”, amelyben van egy főtartály (félszilárd táptalajjal feltöltve) és tápanyagot tartalmazó melléktartályok.

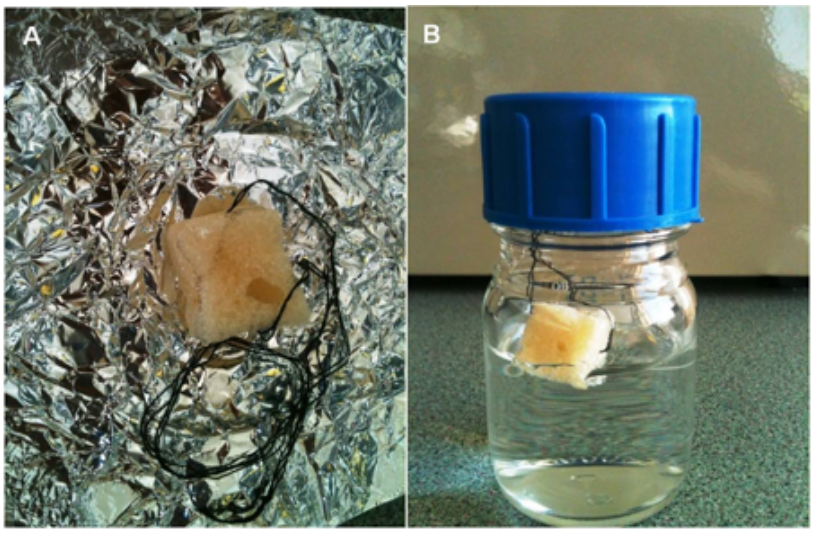
Ennek a technikának továbbfejlesztése az ún. Ichip, amely többszörösen átlyukasztott, plasztikus polietilén lemezekből, és blokkokból álló készülék. Tulajdonképpen a mikroorganizmusok széles körű, párhuzamos, *in situ* kitenyésztésére alkalmas. A középső lemezen, és a két szimmetrikusan elhelyezkedő alsó és felső lemezen, számos 1 mm átmérőjű lyuk van. A középső lemezt a tenyészteni kívánt sejtek szuszpenziójába (mintába) mártják bele, ennek eredményeként mindegyik lyukba bizonyos számú sejtet tartalmazó szuszpenzió kerül (a sejtszám függ a hígítás mértékétől). A folyékony agar tápanyagban szuszpendált mikrobiális sejtek a lyukakban az agar megszilárdulásával immobilizálódnak. Ez által a sejtek egyenként csapdába esnek, és egymástól elkülönülnek az őket tartalmazó lyukakban. Az eljárás következő lépése, hogy a középső lemez mindkét oldalán található lyukak összes sorát membránokkal fedjük le, ami megakadályozza a sejtek ki és bevándorlását. Végül a felső és alsó lemezeket hozzáigazítják és rácsavarozzák a középső lemezre. Ezzel miniatűr diffúziós kamrák tömegévé alakítják át a szerkezetet. Amennyiben lyukanként átlagosan egy baktérium sejtet tartalmaz (**4.4/2. ábra**), az inkubációt követően az a cél, hogy a csapdázott mikrobákat később stabilan fenn tudják tartani egyéb technikákkal is.



4.4/2. ábra. Az Ichip felépítése

További érdekes példa, amikor a mikrobákat úgy csapdázzuk, hogy hordozókat használunk fel. Több esetben különböző összetételű, agar táptalajjal kiegészített poliuretán habot (PUF) alkalmaznak bizonyos baktériumok csapdába ejtésére (**4.4/1A-B. képek**). A PUF tömbök alkalmazásával különböző tulajdonságú, adott a környezetben élő baktériumok dúsítása válik lehetségessé, hiszen a hordozó az adott környezetben hosszan benntartható. A célszervezeteket ezután a megfelelő szubsztrátot tartalmazó hagyományos agar táptalajokon próbálják kitenyészteni.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

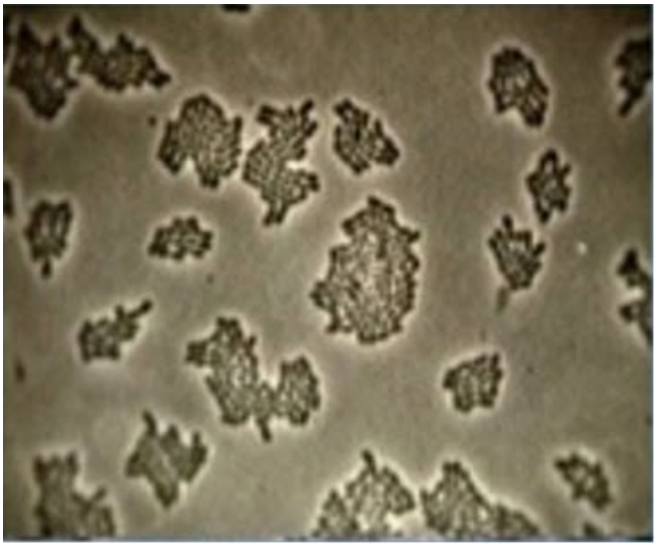


4.4/1A-B. kép. Poliuretán hab hordozóként történő felhasználása a tenyésztés során

Az **A** képen a poliuretán hab megszilárdult felülete, a **B** képen az agarral bevont poliuretán kocka táplevesbe mártva.

4.5. A baktériumsejtek osztódása (Felföldi Tamás)

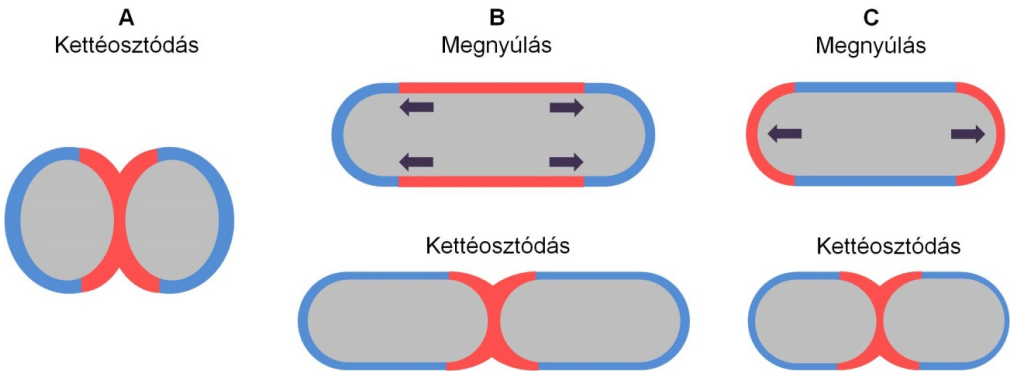
Az osztódáshoz számos, energiát igénylő folyamat szükséges: makromolekulák szintézise, amikből aztán a sejtfal, membrán, csillók, riboszómák stb. felépülhetnek. A prokarióta sejtek többsége egyszerű kettéosztódással (hasadással) szaporodik, ami lényegében annyit tesz, hogy a sejtek megnyúlnak, majd az ún. szeptum mentén kettéválnak (**4.5/1. animáció**). A megnyúlás és kettéválás többféle kombinációja fordulhat elő (**4.5/1. ábra**). A két leánysejt egy-egy kópia kromoszómát kap, mellé riboszómákat és más makromolekuláris komplexeket, monomereket, stb-t a megfelelő arányban, hogy a két immár független sejt működése zökkenőmentes legyen. A sejtosztódás részleteit az *Escherichia coli* példáján keresztül mutatjuk be.



4.5/1. animáció. Pálcika alakú baktériumok sejtosztódásáról fáziskontraszt mikroszkóppal készített mozgóképek

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

(Felvétel: Lovas Béla)

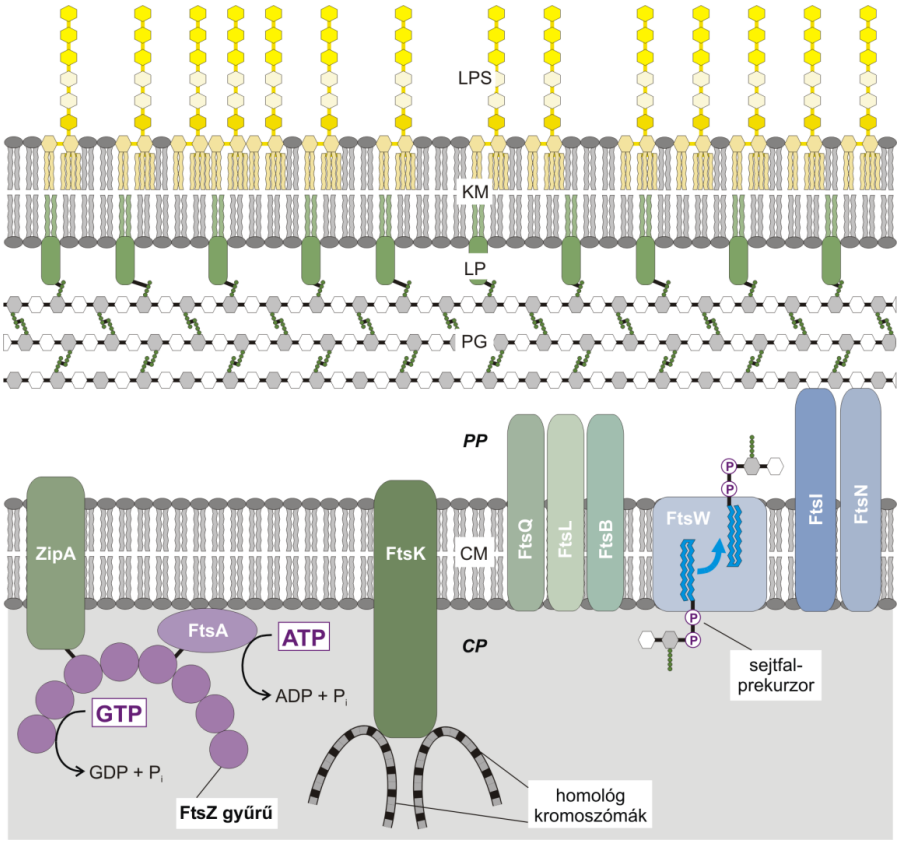


4.5/1. ábra. A kettéosztódás különböző típusai a sejtfalszintézis (pirossal kiemelve) szempontjából

(A típus: a gömb alakú sejtek a szeptum mentén kettéválnak, nincs előzetes megnyúlás, pl. *Staphylococcus aureus*; B típus: a pálika alakú sejtek középen megnyúlnak, majd kettéválnak, pl. *Bacillus subtilis, Escherichia coli*; C típus: a megnyúlás a pálcika alakú sejtek pólusain történik, a kettéosztódás középen, pl. *Corynebacterium diphtheriae*)

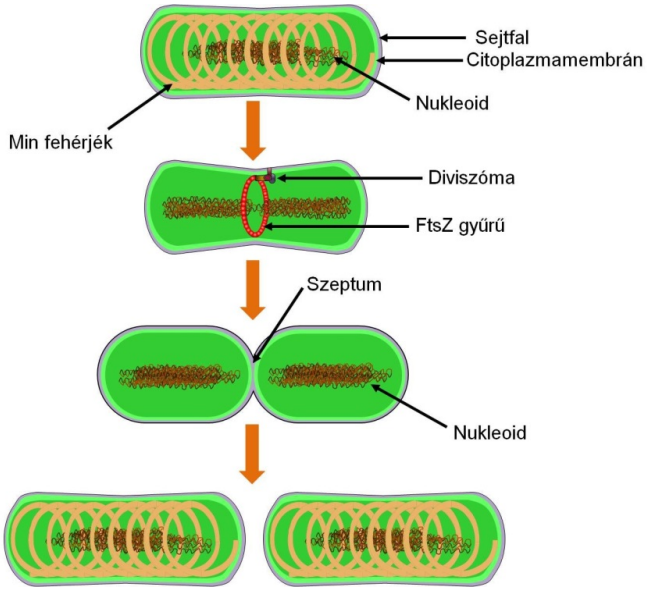
A sejtek osztódása során nagyon fontos szerepe van az Fts (fonalas hőérzékeny, 'filamentous temperature sensitive') fehérjéknek. Nevük onnan ered, hogy ha az ezeket a fehérjéket kódoló génekben mutáció történik, akkor a sejtek képtelenek osztódni, és megnyúlt, fonalas alakot nyernek. A DNS replikációját követően a különböző típusú Fts fehérjék egy „diviszóma" nevű képletet formálnak (**4.5/2. és 4.5/3. ábra**), aminek kialakulása az FtsZ fehérjék a sejt belsejét körülölelő gyűrű formává aggregálódásával indul. A gyűrű kialakulását a citoplazmamembrán belső felszínén a sejt hossztengelyében sprirálisan oszcilláló Min fehérjék gátolják. Mivel az oszcillációs ciklusuk során ezek a molekulák a legtöbbet a sejt pólusain tartózkodnak, egyértelműen kijelölik a sejt közepét az FtsZ gyűrű kialakulási helyéül. Ez a gyűrű pedig meghatározza a későbbi osztódás síkját. Hozzá a diviszóma többi fehérjéje kapcsolódik: az FtsZ gyűrűt membránba horgonyzó ZipA, a peptidoglikán szintézisét végző FtsI (mivel működése penicillinnel gátolható, penicillin-kötő fehérjének is nevezik), a kromoszómák szeparációját segítő FtsK, és a folyamat energiaszükségletét biztosító ATPáz, az FtsA. A kromoszómák szétválását követően a sejt közepén kezd összehúzódni, az FtsZ gyűrű depolimerizálódik (ehhez, csakúgy mint a polimerizációhoz GTP molekulák biztosítják az energiát). A sejtfalszintézis a szeptum mentén folyamatos, míg végül a két leánysejt lefűződik egymásról. Az FtsZ olyannyira központi szerepet játszik a sejtosztódásban, hogy valamennyi prokariótában, így a mitokondriumban és kloroplasztiszban is megtalálható.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



4.5/2. ábra. A diviszóma vázlatos szerkezete

(LPS, lipopoliszacharid; KM, külső membrán; LP, lipoprotein; PG, peptidoglikán; PP, periplazmatikus tér; CM, citoplazmamembrán; CP, citoplazma)



4.5/3. ábra. A DNS replikáció és a sejtosztódás folyamata

A kettéosztódás mellett azonban még számos más osztódási típus is ismert a baktériumok körében: a *Hyphomicrobium* és *Rhodomicrobium* nemzetségekre a bimbózásos osztódás jellemző; a fonalas aktinobaktériumoknál a fonalak feldarabolódnak (fragmetálódás); egyes cianobaktérium nemzetségeknél (pl.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Dermocarpa) többszörös osztódás történik és az anyasejtből mozgásképes beociták szabadulnak ki; a helytülő *Caulobacter* egyenlőtlen sejtosztódása során rajzósejt keletkezik.

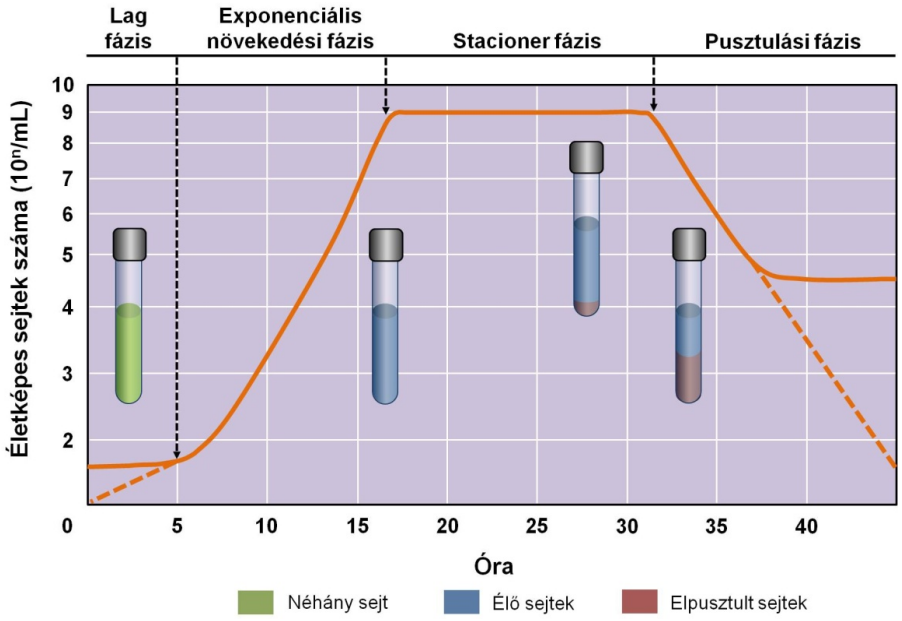
4.6. A szaporodási görbe (Felföldi Tamás)

Egy baktériumpopuláció elvileg korlátlan növekedése exponenciális jelleggel rendelkezik, a sejtek a generációs idő (**4.6/1. táblázat**) elteltével folyamatosan megkettőződnek (1, 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128, 256, 512, 1024 stb. sejt generációs időnként). Egy tenyészedénybe zárt folyadékkultúra esetében azonban a baktériumok exponenciális növekedése nem folytatódhat a végtelenségig, a sejtek számának időbeli változása jellegzetes szakaszokra osztható. A növekedés különböző szakaszainak az idő függvényében történő ábrázolása adja a baktériumpopulációk szaporodási görbéjét (**4.6/1. ábra**).

4.6/1. táblázat. Néhány egysejtű mikroorganizmus jellemző minimális generációs ideje

Faj	**Inkubációs hőmérséklet (°C)**	**Generációs idő**
baktériumok		
Beneckea (Vibrio) natriegens	37	10 perc
Escherichia coli	40	21 perc
Bacillus subtilis	40	26 perc
Staphylococcus aureus	37	28 perc
Pseudomonas aeruginosa	37	35 perc
Clostridium botulinum	37	35 perc
Mycobacterium tuberculosis	37	12 óra
Treponema pallidum	37	33 óra
egysejtű eukarióták		
Saccharomyces cerevisiae	30	2 óra
Acanthamoeba castellani	30	11 óra
Giardia lamblia	37	18 óra
Ceratium tripos	20	83 óra

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



4.6/1. ábra. A baktériumtenyészetek folyadékkultúrájának jellemző elméleti szaporodási görbéje zárt tenyészetben

Ha egy baktériumtenyészetet friss tápközegbe oltunk, a sejtek osztódása általában csak egy adott idő elteltével indul meg. Ez az ún. lag vagy késedelmi fázis, ami alatt lényegében a sejtek adaptációja történik a tenyésztési körülményekhez. Időtartama a tenyészet állapotától és a tenyésztés körülményeitől is függ. Ez a szakasz el is maradhat, ha egy exponenciálisan növő tenyészetet ugyanolyan inkubációs körülmények mellett, azonos összetételű tápközegbe oltunk. Eltérő inkubációs körülményeket alkalmazva a sejteknek szüksége van az adott környezeti feltételeknél megfelelően működő enzimek előállítására (pl. más szénforrás metabolikus útvonalaihoz szükséges enzimek szintézise). Hasonlóképpen, egy idősebb tenyészetnél a sejteknek az osztódást megelőzően fel kell töltekezniük azokkal a sejtalkotó molekulákkal, amik korlátozó tényezőt jelentenek.

A lag fázist az exponenciális vagy logaritmikus növekedés fázisa követi, ahol a sejtek osztódásának lényegében nincs gyakorlati korlátja, minden egyes sejtből a generációs idő elteltével két sejt keletkezik. A populáció exponenciális növekedésének rátáját döntően meghatározzák a tenyészet adottságai (pl. anyagcsere típusa) és az inkubációs körülmények, és az alábbi egyenlettel jellemezhető: $dX/dt = \mu X$, ahol X a sejtek mennyisége egy adott térfogatban, t az idő és μ a specifikus növekedési ráta.

A határtalan növekedés azonban egy idő után véget ér, hiszen zárt rendszerben a tápanyagok elfogynak, vagy olyan anyagcseretermékek halmozódhatnak fel a tápközegben, amik gátolják a növekedést. Ez az ún. stacioner (vagy stacionárius) fázis. A sejtek továbbra is aktív anyagcserét folytathatnak, aminek jellege azonban eltérhet az exponenciális fázisban tapasztalhatótól (például másodlagos anyagcseretermékek képződése). Ebben a fázisban a tenyészet sejtszáma állandó, vagy azért, mert egyáltalán nem történik sejtosztódás, vagy, mert ugyanannyi sejt keletkezik, mint amennyi elpusztul (kriptikus növekedés). A fönti egyenlet az alábbiak szerint módosul: $dX/dt = 0$.

Végül a tenyészet a pusztulási fázisába ér, amit intenzív élősejtszám csökkenés jellemez. Természetesen nem feltétlenül pusztul el a teljes baktérium populáció, hiszen a tenyészetünk például spórák formájában hosszú ideig is életképes maradhat. Sokszor ez a fázis is exponenciális jelleggel rendelkezik, a növekedési fázissal összehasonlítva azonban ellentétes előjellel, és a pusztulás sebessége is lassúbb: $dX/dt = -k_dX$, ahol k_d a specifikus pusztulási ráta.

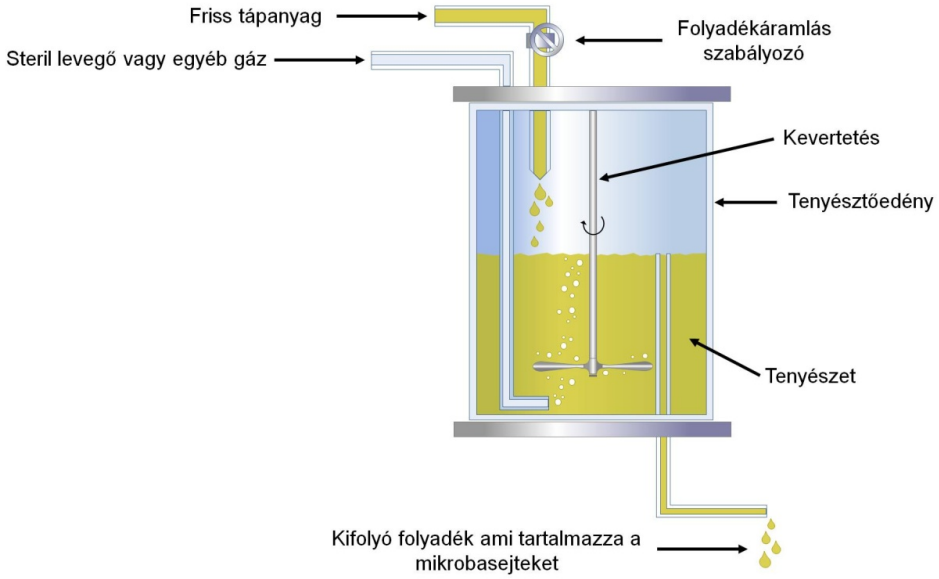
A szaporodási görbe egyes részeinek lefutása tehát a gyakorlatban nagymértékben eltérhet egymástól, hiszen egy adott tenyésztési elrendezésnél a szaporodási görbe számos egyedi paraméterrel jellemezhető: lag fázis hossza, specifikus növekedési ráta, pusztulási ráta stb. Továbbá a szaporodási görbe nem minden fázisát mérhetjük ki megfelelően a baktériumok sejtszámának meghatározására általánosan használt módszerek mindegyikével, például a tenyészet zavarosságának nyomon követésével a pusztulási fázis kezdete nem határozható meg egyértelműen.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

4.7. A mikroorganizmusok folyamatos tenyésztése: kemosztát és turbidosztát (Felföldi Tamás)

A növekedési görbe ismertetésénél bemutatott zárt tenyészetek esetében a tápközeg összetétele az idő elteltével nagymértékben megváltozik a baktériumok anyagcseréje miatt. Bizonyos esetekben azonban fontos lehet, hogy a tenyészetet hosszabb ideig állandó körülmények között tartsuk. Az egyes baktériumtörzsek fiziológiai és biokémiai folyamatainak kutatása során például az exponenciális növekedési szakasz kiemelt jelentőséggel bír, hiszen az ebből a fázisból származó sejtek kiváló belső kondícióval rendelkeznek. Az állandó tenyészkörülmények elérése érdekében folyamatos tenyésztési elrendezéseket alkalmaznak, amelyek egy lombikban növesztett kultúrával ellentétben nyílt rendszerek. A baktériumsejteket tartalmazó tenyészfolyadék egy részét folyamatosan elvezetik, mialatt ugyanennyi térfogatú friss táplevest visszapótolnak a rendszerbe, így a tenyészet térfogata állandó marad. Ezzel a módszerrel elérhető egy állandósult egyensúlyi, ún. steady state állapot. Ekkor a sejtek száma és a tápanyagok koncentrációja is állandó szinten van.

A folyamatos tenyésztési rendszerek legismertebb típusa a kemosztát (**4.7/1. ábra**). A kemosztátban növesztett sejtek növekedési rátája és a sejtek koncentrációja egymástól függetlenül, nagyon precízen szabályozható. Az előző a friss tápoldat bejuttatásának sebességével (a rendszer kihígulásának mértéke), míg a hozam a limitáló tápanyag koncentrációjának finomhangolásával kontrollálható.



4.7/1. ábra. A kemosztát felépítése

A turbidosztát a kemosztáthoz hasonló nyitott, folyamatos tenyésztést lehetővé tevő rendszer, amelyben a kihígulás mértékének és a tenyészet zavarosságának meghatározott értéken tartása együtt biztosítja az állandó tenyészkörülményeket, vagyis a steady state állapotot. A turbidosztátok esetében általában spektrofotométer vagy turbidiméter alkalmazásával mérik a tenyészet optikai denzitását.

Más esetekben, például amikor másodlagos anyagcseretermékek előállítása a cél, a stacioner fázis fenntartása a fontos. A fermentorok kifejezetten ipari mikrobiológiai céllal létesített, általában nagyméretű tenyésztő rendszerek, ahol akár másodlagos metabolitok termelése is hatékonyan megvalósítható.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

4.8. A szaporodás gátlása (sterilezés, fertőtlenítés) (Makk Judit)

A mikroorganizmusok szaporodásuk utolsó szakaszában természetes körülmények között is pusztulni kezdenek, ilyenkor a populáció élősejt-koncentrációja csökken, az elpusztult sejtek száma felülmúlja a keletkező új sejtek számát. A környezeti tényezők szabályozásával, azok maximális, vagy minimális értékein túl, mesterségesen is kiváltható a mikrobapopulációk pusztulása. Ha a mikroba életműködésére ható tényezők valamelyike tartósan a minimum alatt, vagy a maximum felett van, a sejt károsodik. A károsító hatás mértékétől függően baktériumok esetében bakteriosztatikus és baktericid hatásról beszélhetünk. A bakteriosztatikus hatás reverzibilis szaporodásgátlást jelent, amikor is a mikrobák életben maradnak és a hatás megszűnte után szaporodni képesek. A baktericid hatás a növekedés és szaporodóképesség irreverzibilis felfüggesztését jelenti, a hatás megszűnte után sem képes már életműködésre, szaporodásra a sejt.

A bakteriosztatikus és baktericid hatások tanulmányozása a mikrobák kicsinységéből származó vizsgálati nehézségek miatt nem egyszerű. Az élő és az élettelen mikrobasejt közötti különbségtétel, a szaporodóképesség megállapítása általánosan elfogadott módszertan (konvenció) kérdése, aszerint, hogy milyen környezeti feltételeket biztosítunk a tenyésztéshez. Az átmenetileg felfüggesztett élettevékenység, a nyugvó állapotú formák (pl. endospóra, ciszta), vagy a VBNC állapot (viable but non culturable, életképes, de nem szaporítható állapot) például az antimikrobiális hatásokkal szembeni érzékenység vizsgálatoknál okoznak bizonytalanságot. A szaporodás gátló hatások tanulmányozását tovább nehezíti az is, hogy az esetek túlnyomó részénél nem egyedi sejttel, hanem tenyészetekkel, populációkkal dolgozunk (a tenyészet különböző sejtjei nem egyszerre, nem azonos időpontban szűnnek meg élők lenni), a környezeti hatás nem egyidejűleg éri a populáció minden sejtjét, vagy a populációt alkotó sejtek érzékenysége más és más, valamilyen rezisztencia szerinti megoszlás mutatkozik.

Orvosi, gyógyszergyártási, vagy élelmiszeripari stb. vonatkozásban is fontos annak az ismerete, hogy különböző mikroorganizmusoknak milyen az ellenálló képessége a különböző kémiai és fizikai hatásokkal, vagy ezek kombinált alkalmazásával szemben.

4.8.1. Sterilizálási eljárások

Sterilizálásnak (csíramentesítésnek) nevezzük azt az antimikrobiális eljárást, amelyek során különböző fizikai, kémiai hatásokkal, vagy ezek kombinált alkalmazásával a csíramentesítésre kerülő anyagon és anyagban elpusztítjuk, illetve irreverzibilisen inaktíváljuk a mikroorganizmusokat, valamint ezek összes nyugvó formáit.

A mikrobák a különböző fizikai behatásokra, kémiai vegyületekre igen eltérő módon reagálnak, de a kezelés hatékonysága is sok tényezőtől függ (pl. a populáció sűrűségétől, a mikrobák "kondíciójától", a hatóanyag-koncentrációtól, a környezeti feltételektől).

A sterilizálást sokféle módon lehet elvégezni. Történhet fizikai (mechanikusan, hővel, sugárzó energiával, szűréssel) és kémiai (oldat, vagy gázfázisú szerekkel) módszerekkel, de mindig a kívánalmaknak megfelelően, a sterilezendő anyagok és eszközök anyagi minőségének és a sterilizálási eljárásnak rájuk gyakorolt esetleges kedvezőtlen hatásának figyelembe vételével megválasztva azt.

Mechanikus hatások

A statikus nyomás alkalmazása elhanyagolható, mivel a mikroorganizmusok igen ellenállóak a külső nyomással szemben. A baktériumok, az élesztők és a penészek vegetatív sejtjei 300-600 MPa nyomással károsíthatók, azonban az endospórák túlélik az 1000 MPa-t meghaladó nyomást is. A gyakorlatban azonban néhányszor 100-600 MPa nyomáslökések hatására (pl. 5 percig 200 MPa, majd 5 percig 0 MPa, újból 5 percig 200 MPa, stb.) a baktériumsejtfalak felrepednek és pusztulásuk kimutatható.

Különböző sejtek feltárásánál, vagy baktérium kivonatok készítésénél alkalmazzák a fagyasztást és az olvasztást egymás után többször váltakozva (a képződő jégkristályok okozzák a sejtek károsodását), illetve az ultrahanggal való kezelést, vagy jelentős nyíróerőket keltve (eldörzsölés, üveggyöngyökkel történő rázatás, stb.) roncsolják a sejteket. Azonban ezek a módszerek nehézségük miatt inkább csak speciális célokra használhatók, illetve nem minden esetben érhető el teljes csíramentesség.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Sterilizálás hővel

Sterilizálás száraz hővel

A száraz hő hatása alapvetően a sejtek víztartalmának eltávolításán és ezt követő oxidációján alapszik.

Nyílt lánggal történő sterilizálás olyan esetekben alkalmazható, ha a csírátlanítandó tárgy a lánggal közvetlenül érintkezve nem károsodik. Különböző laboratóriumi eszközök (szike, kés, oltótű, oltókacs) nyílt lángon izzítva gyorsan és biztosan sterilezhetők.

A száraz hővel történő sterilezést hőlégsterilizátorokban végezzük. Ezek termosztátos rendszerű, meghatározott hőmérsékletre beállítható elektromos szekrények (legtöbbször légkeveréssel ellátva). Száraz hővel csak hőálló fém-, üveg-, porceláneszközöket, glicerint, vazelint, olajokat, zsírokat és hőstabil porokat sterilezhetünk, amelyek pl. ilyen cirkulációs típusú rendszerben az endospórás baktériumok biztos elpusztításához szükséges hőmérsékleteket elbírják: 160 °C-on 45 perc; 180 °C-on 25 perc; 200 °C-on 10 perc.

Sterilezés nedves hővel

A víz hővezetése sokszorosa a levegőének, így nedves meleg víz vagy vízgőz jelenlétében alkalmazott hőhatás lényegesen gyorsabban és hatásosabban sterilizál, mint a száraz hő.

A nedves hő alkalmazásának legegyszerűbb és legrégebbi módja a kifőzés. A forrásban lévő víz hőfoka normál légköri nyomás mellett a 100°C-ot nem haladja meg, ezért a különösen ellenálló endospórás baktériumok a 10-15 perces kezelésnél nem pusztulnak el, így sterilizáló hatás a kifőzés során nem várható.

A pasztőrözés részleges csírátlanítás nedves meleggel. A tejet sok mikrobától mentesíthetjük egy alkalommal végrehajtott, 30 perces 65°C-os vagy 5 perces 85°C-os melegítéssel, de a kezelést nem csak egyes endospórás baktériumok, hanem hőre kevésbé érzékeny szervezetek, mint pl. a saválló sejtfalas *Mycobacterium* spp. sejtjei is túlélhetik. Azonban ultrapasztőrözés esetén a tej, illetve tejszín 135-150 °C-on 2 mp-es hőtartással való kezelése során a termék gyakorlatilag csirátlanná válik.

A tindállozás (frakcionált csíramentesítés, John Tyndall [1820-1893] angol fizikusról elnevezett eljárás) során a sterilizálásra szánt táptalajt, vagy oldatot, naponta egy alkalommal, négy napon át 60°C feletti hőmérsékletre melegítik, majd a következő kezelésig termosztátban inkubálják. Az egyes melegítések alkalmával a vegetatív alakok elpusztulnak, feltehetőleg az utolsó melegítés már az utolsónak kicsirázott endospórákat pusztítja el. Hőérzékeny tápközeg komponensek esetén (pl. zselatin) alkalmazhatjuk.

Sterilizálásra a leghatásosabb módszer a túlnyomáson, telített vízgőz jelenlétében alkalmazott nedves hő. Ez a hétköznapjainkban is széles körben elterjedt, amikor is az otthoni kuktákban, nyomás alatt, gőzben főzzük az ételeinket. Ilyen kuktáknak foghatók fel a laboratóriumi autoklávok, melyek lényegében hermetikusan záró, nagy belső nyomást kiálló nagyméretű tartályok. A sterilizálandó tárgyakat behelyezve abban gőzt fejlesztenek. Az autokláv zárt terében a nyomás növelésével párhuzamosan emelkedik a hőmérséklet, így pl. az 1 atm túlnyomás elérésekor a telített gőz hőfoka eléri a 121°C-ot. Ezt a hőmérsékletet a legtöbb mikroba nem képes elviselni 10 percen túl (kivétel pl. prionok, hipertermofil baktériumok). Biztonsági okokból a sterilezési idő ennél hosszabb: 30, illetve 20 perc.

Sterilizálás sugárzással

Csírátlanításra elterjedten használt energiafajták a különböző sugárzások (pl. UV-, röntgen-, radioaktív-sugárzás) is, amelyeknek előnyük, hogy hőérzékeny anyagok esetében is alkalmazhatók. A hőhatáson alapuló mikrohullám sugárzásnak is van antimikrobiális hatása, de a kezelendő tárgy anyaga meghatározza a sejtpusztító hatást (pl. a hőhatás egyeletlenül éri a különböző méretű anyagokat).

Az UV-sugárzás teljes spektruma (4-400 nm) károsíthatja a sejteket, de csupán szűk része felelős az ún. germicid hatásért. 265 nm környékén igen erőteljes „csíraölő” hatás érhető el, mert ennél a hullámhossznál van a DNS abszorpciós maximuma. A sejtpusztulás legfőbb oka a nukleinsavakban pirimidin dimerek képződése. A nukleinsavakat ért károsodásokat a baktériumok különböző hibajavító mechanizmusokkal képesek kijavítani, azonban a károsodások bizonyos szintje felett az enzimrendszerek kapacitása már nem elégséges és így a mutációk felhalmozódása a sejt pusztulását okozza. A germicid lámpák használata ózonképződéssel is jár (másodlagos germicid hatás). Ebben az esetben a germicid sugárzás (főként a 185 nm-en is sugárzó lámpa) ionizálja az oxigént

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

és ózon (O_3) keletkezik, ami rendkívül erős oxidálószerként, fertőtlenítőszerként ismert. Mint instabil molekula oxigénmolekulára (O_2) és egyatomos, rendkívül reagens, úgynevezett naszcensz (atomi állapotú) oxigénre ('O') bomlik. Utóbbi oxidálható anyagokkal pl. mikroorganizmusokkal érintkezve, azok pusztulását okozza. Az UV (germicid)-lámpákat elterjedten alkalmazzák kórházakban, laboratóriumokban a légtér és felületek csíramentesítésére. Alkalmazhatóságának határt szab, hogy hatékonysága a fényforrástól távolodva négyzetes arányban csökken, áthatolóképessége kicsi, és hatékonyságát a felületeken található szennyeződések a sugárelnyelés révén jelentősen csökkentik.

A nagy energiájú ionizáló sugárzások közül ipari méretekben a jó áthatolóképességű, rendszerint ^{60}Co-izotópból származó gamma-sugárzást használják egyszer használatos injekciós tűk, fecskendők, kötszerek, gyógyszerek és egyes élelmiszerek (pl. fűszerek) sterilezésére. A gamma-sugárzás előnye, hogy a csomagoláson is áthatol, hátránya, hogy alkalmazására különleges felszerelést igényel, mert mint minden radioaktív sugárzás permanens, és minden irányba szóródik.

Sterilizálás szűréssel

A mechanikus úton történő csíramentesítés legáltalánosabban alkalmazott módszere a szűrés, amikor is a sterilizálandó folyadékot, vagy gázt olyan pórusméretű, illetve adszorpciós felületű szűrőfelületeken préseljük át, amely a mikroorganizmusokat visszatartja és a szűrlet sterillé válik. Ez a módszer hatását tekintve nem felel meg teljesen a sterilizálás alapelveinek, mert a mikroorganizmusok a szűrés során nem pusztulnak el. A szűrök pórusainak átmérőjét úgy kell megválasztani, hogy azon a baktériumok és más sejtes elemek, illetve vírusok ne juthassanak át.

A mikroorganizmusok szűrésére korábban Seitz-féle azbeszt-, vagy különböző zsugorított üvegszűrőket alkalmaztak. A modern membránszűrők általában cellulóz-észter (pl. cellulóz-acetát), poliészter, teflon típusú anyagokból készülnek, működésük részben a mikrobák adszorpcióján, részben mechanikus szitahatáson alapul. A tisztán szitahatáson alapuló szűrők előnyösek, mivel azok nem változtatják meg a szűrendő oldat összetételét. A baktériumok eltávolítására a 0,22 µm átmérőjű membránszűrők a legalkalmasabbak, ám ezek a vírusokat áteresztik, utóbbiak kiszűrésére még finomabb pórusméretű (0,02-0,05 µm) szűrőket alkalmaznak.

A membránszűrők biológiailag semlegesek, nem akadályozzák a szűrőn fennmaradt mikroorganizmusok élettevékenységét, nem gátolják az enzimműködésüket, az anyagok jól diffundálnak a membránon keresztül, így különféle táptalajokra helyezve a baktériumok könnyen tenyészthetők rajtuk (**4.8/1. kép**). Ezen kívül festhetők, fénymikroszkóp alatt megvizsgálhatók.



4.8/1. kép. Membránszűrőre koncentrált vízmintából kifejlődő színes kolóniák szilárd táptalaj felszínén

(Fotó: Máthé István)

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Sterilizálás kémiai módszerekkel

A kémiai anyagok széles köre alkalmas a mikrobák gátlására (lásd fertőtlenítőszerek rész). Az anyagok egy része csupán szaporodásában gátolja a baktériumokat (bakteriosztatikus hatás), más része viszont elöli (baktericid hatás). Az, hogy egy anyag sztatikus vagy cid hatású, az anyagi minőségen kívül függ a koncentrációtól és a behatási időtől is. A kémiai sterilezésre csak cid hatású anyagok alkalmasak. Ezekkel szembeni követelmény, hogy hatásuk széles spektrumú legyen (pl. fungicid gombaölő, virucid vírusölő, sporocid spóraölő), ne legyenek toxikusak magasabb rendű szervezetre, ne lépjenek káros reakcióba a kezelendő anyaggal, ne legyenek bomlékonyak, viszont elvárjuk, hogy környezetkímélők, könnyen kezelhetők és gazdaságosak legyenek.

A kémiai sterilezésre használt anyagok lehetnek folyékony, vagy gáz halmazállapotúak. A folyékony szereket főként felületek sterilezésére használják. A gáz halmazállapotú vegyületek jelentőségét az ún. gázzal sterilizáló berendezések adják. Sokféle antimikrobiális hatású gázt ismerünk, de a legelterjedtebbek az etilén-oxiddal, a béta-propiolaktonnal, illetve formaldehid gőzökkel működő berendezések. Ezek a vegyszerek alkiláló hatásuk révén a mikrobiális fehérjéket, mind pedig a nukleinsavakat károsítva a mikrobák pusztulását okozzák. A sterilizálandó anyagokat nem károsítják, ezért különösen a papír, gyógyászati textíliák és a hőre lágyuló műanyagok sterilezésében van nagy jelentőségük. A gázokkal és gőzökkel sterilezett anyagok és eszközök nem használhatók fel azonnal, hanem meghatározott ideig szellőztetni kell őket, hogy toxikus hatásuk megszűnjön. A nagytisztaságú mikrobiológiai szekrények (lamináris boxok) "záró sterilizálását" is formaldehid gőzzel végzik. A "gázsterilizátorok" alkalmazása nagy körültekintést igényel, mert az alkilező hatású vegyületeknek erőteljes rákkeltő hatásuk van (az etilén-oxidos berendezéseket ez miatt már betiltották).

4.8.2. Fertőtlenítés

A fertőtlenítés (dezinfekció) minden olyan eljárás, amely a fertőző forrásból a külső környezetbe kikerült kórokozók elpusztítására, illetőleg fertőzőképességük megszüntetésére irányul. Fertőtlenítő hatásnak nevezzük azokat a kémiai, fizikai-kémiai tényezőket, melyek a mikroorganizmusokkal közvetlenül érintkezve, megfelelő intenzitás, aktivitás mellett, meghatározott időtartam (behatási idő, vagy expozíciós idő) alatt azok pusztulását, inaktiválását idézik elő. A fertőtlenítés megvalósulhat azokkal a fizikai módszerekkel (pl. hőenergia, telített és túlnyomásos vízgőz, forrásban lévő víz, UV sugarak), melyek részletes ismertetése már megtörtént a Sterilizálás alfejezetben (lásd korábban), valamint kémiai szerekkel, amikor is az antimikrobiális tulajdonsággal rendelkező vegyületek oldatként, aeroszol, vagy gázhalmazállapotban fejtik ki mikrobaölő hatásukat.

A fertőtlenítésre alkalmas kémiai anyagokat lehet csoportosítani kémiai szerkezetük és hatásmechanizmus szerint.

Az alkoholok közül az etilalkoholt és az i-propil-alkoholt széleskörben használják fertőtlenítőszerként. Az 50-70%-os vizes oldatuk kitűnő antiszeptikus tulajdonságokkal rendelkezik. Hatásmechanizmusuk függ az alkalmazott koncentrációtól. Az 50-95 %-os alkoholos oldatok lipid-oldékonyságuk miatt dezintegrálják a membránokat. A megváltozott áteresztőképességű membránon át sejtbe jutó alkohol denaturálja a fehérjéket, továbbá vízelvonó hatása van. Az abszolút alkohol (100%-os) vízelvonó hatása a legjobb, de nem koagulálja a fehérjéket. Az alkoholok 70 %-os hígításban a leghatékonyabbak. Megölik a baktériumok és gombák vegetatív alakjait, de a spórákat kevésbé károsítják, a vírusok közül is sok kibírja ezt a kezelést.

A fenol (karbolsav) az egyike a legelőször alkalmazott dezinficienseknek. Joseph Lister [1827-1912] angol sebészprofesszor, az antiszeptikus sebészeti eljárások kidolgozója és meghonosítója, sebészeti beavatkozásoknál fenol aeroszolt használt kórokozó "csírák" (baktériumok) elpusztítására, fertőtlenítette a műtéti területeket, az eszközöket, a kötszereket, sőt a műtők levegőjét is. A fenol fehérjéket denaturál, irreverzibilisen inaktiválja a membránhoz kötött oxidázokat és dehidrogenázokat. Ma már a fenolt kedvezőtlen fizikai, kémiai és toxikológiai tulajdonságai miatt nem használják, de szubsztituált (alkilált, halogenizált) származékait sokszor tenzidekkel, vagy alkoholokkal kombinálva alkalmazzák (pl. krezol, hexaklorofén, klórhexidin).

A halogének (F, CI, J, Br) és vegyületeik nagyon hatásos fertőtlenítő- és antiszeptikus szerek; elsősorban nem ionos formáiknak van antimikrobiális aktivitásuk. Minthogy a fluor és a bróm veszélyesebbek, mint a klór és a jód, s mert a mikroszervezetekre ugyan olyan mértékben toxikusak, mint a másik két elem, így rutinszerűen az utóbbiakat használják.

A klórgázt csaknem kizárólag ivóvíz, illetve egyéb vizek fertőtlenítésére alkalmazzák. Különböző vegyületei (klórmész, klóraminok, nátrium-diklór-izocianurát stb.) azonban a legszélesebb körben elterjedt fertőtlenítőszer

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

készítmények. A nátrium-hipoklorit (Hypo: 8% NaClO és 1% NaOH keveréke) az egyik legrégebben használt kiváló fehérítő, szagtalanító és fertőtlenítőszer. A klór és vegyületeinek hatása azon alapszik, hogy vizes oldataikban bomlás közben erős oxidálószer, naszcensz (atomi állapotú) oxigén ('O') szabadul fel. A naszcensz oxigén nagyon reakcióképes, egyaránt hatásos a baktériumok és endospóráik, valamint a gombák és vírusok elpusztítására.

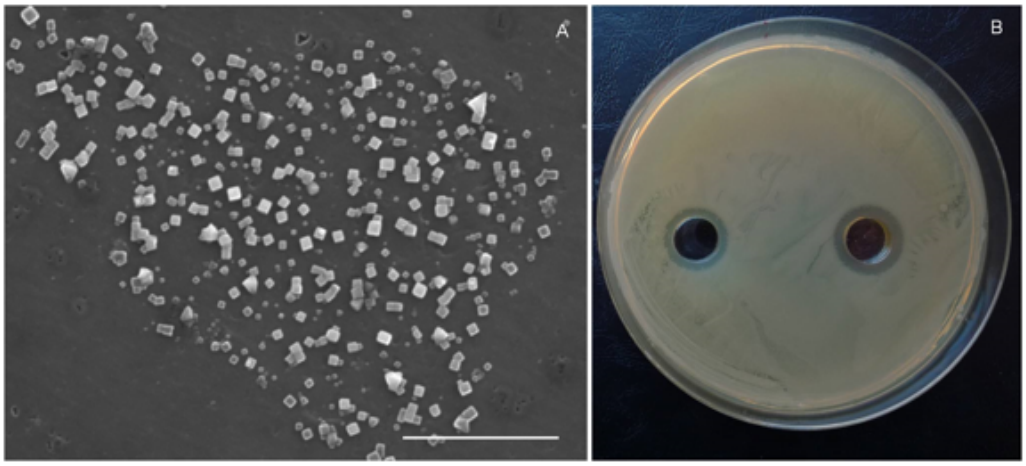
A jód széles körben elterjedt fertőtlenítő- és antiszeptikus szer. Többféle készítménye is ismert. A jód-tinktúra (5% jódot tartalmazó alkoholos kálium-jodid oldat) bőr fertőtlenítésére és a jodoforok (különböző természetes detergensekkel képzett komplexeinek vizes oldatai) sebészeti bemosakodásra is alkalmasak. A sebfertőtlenítő Betadine oldat, illetve kenőcs (Povidon-jód komplex tartalmú készítmények, polivinil-pirrolidon polimer jóddal alkotott komplexe, melyből a jód – alkalmazását követően – egy meghatározott ideig felszabadul) széles antimikrobiális spektrummal a kórokozók széles köre ellen hatékony, fertőzések helyi kezelésére és megelőzésére alkalmas, kis vágott sebek vagy horzsolások, kis kiterjedésű égési sérülések esetén. A jód a klórhoz hasonlóan a szulfhidril- és a hidroxil-csoportokkal, valamint a diszulfid hidakkal reagálva szétroncsolja a fehérjéket. Baktericid hatása mellett az entero- és hepatitisz vírusok kivételével virucid hatása is van.

Az aldehidek széles spektrumú fertőtlenítőszerek, leggyakrabban a formaldehidet és a glutáraldehidet alkalmazzák, mint műszerek, eszközök fertőtlenítésre. A formaldehid gáz 34-38%-os vizes oldata a formalin. Hatásukat a fehérjék alkilezése útján fejtik ki.

A nehézfémek, mint a higany, arzén, ezüst, arany, réz, cink és ólom, és különféle vegyületei jó hatásfokkal alkalmazható fertőtlenítők, de túl ártalmasak ahhoz, hogy élő szövetek felületi kezelésére felhasználhatók legyenek. Fertőtlenítéshez nagyon kis koncentrációban kerülnek alkalmazásra. Ilyenkor a sejtekbe jutva szulhidril-csoportokhoz kötődve hatnak, főként a fehérjéket károsítják. Szerves, vagy szervetlen sóik formájában, elsősorban ezüst- és higanytartalmú készítmények vannak forgalomban. Nagy hatékonyságúaknak bizonyulnak nanoezüst tartalmú fertőtlenítőszerek, illetve a nanoezüst bevonatú orvosi eszközök, implantátumok, valamint a nanoezüstöt tartalmazó kötszerek, krémek nagyban elősegítik a gyógyulást és a sebfertőzések megelőzését (**4.8/2A-B. képek**). A nehézfém tartalmú készítmények baktericid, fungicid és virucid hatásúak.

A detergensek, vagy felületaktív anyagok olyan szerves molekulák, melyeket egy hosszú hidrofób szénlánc és egy hidrofil "fej" alkot. A szénlánc töltése alapján beszélünk nem ionos, valamint anion- és kationaktív detergensekről. A nem ionos felületaktív anyagoknak nincs számottevő biocid (élő szervezeteket károsító anyag) hatásuk és az anionos detergensek is csak korlátozott mértékben használhatók gyenge hatékonyságuk miatt. Ebbe a csoportba tartoznak a szappanok, amelyek hosszú szénláncú karbonsavak (zsírsavak) nátrium- vagy káliumsói. Önmagukban nem fertőtlenítenek, de zsíroldó hatásuknál fogva hatékony tisztítószerek. A három csoport vegyületei közül a kationaktív detergensek a legjobb fertőtlenítőszerek. Közéjük tartoznak a kvaterner ammóniumsók. A felületaktív anyagok hosszú szénláncukkal a sejtmembrán belső lipidrétegébe süllyednek, míg poláros, vízoldékony fejük a felszínen marad, melynek hatására a sejt felületi feszültsége csökken. Ez többek között a sejtmembrán szelektív permeabilitásának elvesztését eredményezi, és ennek következtében a sejttartalom akadály nélkül kiáramolhat a sejtből. A kvaterner ammóniumvegyületek ezen kívül képesek a fehérjéket is denaturálni. A bőrön és nyálkahártyákon alkalmazva alig toxikusak. Jó nedvesítő tulajdonságuk miatt főképpen tisztításra, műtétek előtti bemosakodásra használhatók. Hatásspektrumuk szűk, inkább csak bakteriosztatikus hatásuk van, azonban hatástalanok spórákra.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



4.8/2A-B. kép. Nanoezüst részecskékről készült pásztázó elektronmikroszkópos (SEM) felvétel (méretarány 5 µm) (A) és különböző szemcseméretű oldatának antimikrobiális hatásának kimutatása agardiffúziós teszttel (B)

Az antimikrobiális tesztnél (B) eltérő szemcseméretű nanoezüstöt tartalmazó oldatot a táptalajba fúrt lyukakba jutatták, a tesztmikroorganizmus *E. coli* volt, az antimikrobiális hatás mértékét a gátlási zóna átmérője jelzi (Fotó: Makk Judit).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

5. fejezet - A prokarióták energetikai anyagcseréjének alapjai (Márialigeti Károly)

A prokarióták világában a morfológiai változatosság - az eukariótákhoz viszonyítva - relatíve csekély. Végletekig egyszerű a sejtes élethez szükséges *alap*anyagcsere is. A sejtfal nélküli, obligát intracelluláris parazita életmódot folytató (aminosavakat, koleszterint, energia gazdag vegyületeket stb. a gazdától „készen kap"), ugyanakkor (eukarióta) sejtmentes tenyészetben fenntartható, szaporodó *Mycoplasma genitalium* genomjának mérete mintegy 583 kb. Az önálló sejtes élet fenntartásához esetében 475 gén elegendő. A leglényegesebb funkciók aránya a génekben: replikáció 7%; transzkripció 3%; transzláció 22%; transzport 7%; szabályozás 6%; szerkezet fenntartás-építés 4%; „anyagcsere" 15%; egyéb ismert 15%; nem ismert funkciók 21%. Az ennél kisebb sejtek, már inkább csak organellumnak tekinthetők, önálló osztódásra gazdasejt nélkül nem képesek. Még ebben a nagyon egyszerű anyagcseréjű szervezetekben is a gének 15 %-a szolgálja az energiatermelést. A legkisebb már sejtfallal rendelkező nem parazita, szerves anyagokat hasznosító sejtek genomjának (genomméret 1-1,2 mb), ill. génjeinek már a negyede az anyagcsere feladatait ellátó rendszereket kódolja, bár a szerkezet fenntartásához is több gén szükséges (pl. a sejtfal miatt). Ugyanakkor a replikáció, transzkripció, transzláció génigénye lényegében nem változik, vagyis aránya genomon belül csökken. A ma már ezres nagyságrendben rendelkezésre álló teljes genomok összehasonlító elemzése is arra mutat rá, hogy a prokarióták energetikai anyagcseréjének génjei a genom jeles részét - legalább harmadát - teszik ki. Tény, hogy a baktériumok világában a változatosság „forrása" az anyagcsere, és abban is elsősorban az energiatermelés terén kialakult diverzitás bámulatos. A prokarióták energetikai anyagcseréjének a megértése a kulcs a környezetben betöltött szerepüknek a megfejtéséhez. Aki a bakteriális energetikai anyagcserét mélységében megérti, rájön, hogy nem túlzóak azok a szakirodalomban bőségesen megtalálható kijelentések, hogy a baktériumok alkotják bioszféránk alapját.

A baktériumok energetikai anyagcseréje területén történő tájékozódásunk megkönnyítésére e fejezetben kísérletet teszünk a releváns fizikai-kémiai alapfogalmak összefoglaló áttekintésére. Természetesen áttekintésünk csak az ezekben a rendszerekben legfontosabb területekre összpontosít és ott is a legszükségesebb szintre egyszerűsítve foglaljuk össze a tudnivalókat.

5.1. Termodinamikai alapok

A sejteknek életműködéseik fenntartásához energiára van szükségük. Az energia legegyszerűbb megfogalmazásában munkavégző képességként, vagy hő átadó képességként jelölhető meg. Munkát végez egy baktérium, amikor aktívan mozog, de munkát végez akkor is, amikor a „nagyon híg környezetből" a sejtjeibe felvesz tápanyagokat, vagy ezeket „rendezett" nagyobb molekulákká alakítja, tartalék tápforrásokat halmoz fel stb.

Az energia egysége a joule (J), amely az a befektetett energia, vagy elvégzett munkamennyiség, amit 1 newton (N) erő 1 méternyi úton alkalmazva végez (kg m^2 s^{-2}). Számunkra lényeges még, hogy hasonlóképpen egy J az a munka mennyiség, befektetett energia, amellyel egy coulomb (C) elektromos töltést egy voltos (V) elektromos potenciálkülönbségben át lehet vinni (C V). Megjegyezzük, hogy az energiát a „hőtani hagyomány" szerint kalóriában (cal) is meg lehet határozni. 1 cal energia befektetés, munkamennyiség szükséges 1 gramm víz hőmérsékletének 1^oC-al történő megemeléséhez (pontosabban 287,5 K-ről 288,5 K-re emeléséhez).

1 cal = 4,184 J 1 J = 0,239 cal

A továbbiakban és a könyvben mindenütt az energia mértékegységeként a joule-t fogjuk alkalmazni.

Az energiának nagyon sok fajtája van, de a biológiai rendszerekben két alapvető típusával fogunk találkozni: a mozgási (kinetikus) energiával és a „helyzeti", tárolt, vagy sokkal inkább „potenciális" energiával. A mozgási energia a molekulák, atomok mozgása formájában egyúttal a hőenergiát is jelzi. (Mérni közvetve szokták, a hőmérséklet változása formájában.) Hasonló módon a fényenergia, amely az élővilág egy csoportja számára (fényenergiát hasznosítók) elsődlegesen fontos a fotonok mozgási energiájaként tekinthető. Megjegyezzük ugyanakkor, hogy bár a mindennapjainkban a hőenergia sokféle munkavégzésre használható, a sejtek és környezetük

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

közötti hőmérséklet különbséget a prokarióta sejtek általában nem tudják munkavégzésre igénybe venni. A biológiai rendszerekben a tárolt energia kiemelt fontosságú. A molekulák kémiai kötései ilyen tárolt energiát jelentenek, de ilyen potenciális energiát jelent a különböző anyagok koncentráció-különbsége a sejten belül, ill. kívül akár semleges, akár töltéssel rendelkező anyagokról legyen is szó.

James Prescott Joule (1848-1889) ismerte fel a mechanikai munka és a hő összefüggéseit és az egyik megalapítója az energia átalakulásokkal foglalkozó termodinamika tudományának, amelynek törvényszerűségei a kémiai, ill. biológiai rendszerekben is érvényesek. Általánosságban megfogalmazva a termodinamika egy rendszer és környezetének energetikai viszonyaival, kölcsönhatásával foglalkozik. A rendszer a térnek (az „univerzumnak") egy meghatározott, vizsgálat alá vont része. Minden egyéb a környezet fogalmába tartozik. A nyílt rendszerek esetében anyag és energiaátadás egyaránt megvalósulhat a rendszer és a környezet között, míg a zárt rendszerek esetében csak energiaátadás lehetséges. A teljesség kedvéért megállapítjuk, hogy léteznek izolált rendszerek is ahol sem anyag, sem energiaátadás nincs. A kémiai, ill. biológiai folyamatok vizsgálatában leggyakrabban zárt rendszereket elemzünk. Így pl. zárt rendszer egy állandó hőmérsékletű vízfürdőbe merített kémcsőben zajló folyamat, de zárt rendszer lehet egy sejt is, ha a membránján keresztül nem történik a környezettel anyagok cseréje.

Egy rendszer állapotát megadó, leíró tulajdonságok (mennyiségek) (pl. térfogat, nyomás, hőmérséklet, töltés, potenciál, reaktánsok mennyisége, kémiai potenciál), ún. állapothatározók a mérés idején tapasztalt viszonyokról tudósítanak: függetlenek a rendszer korábbi állapotaitól, vagy attól az „úttól" amelyen a rendszer az aktuális állapotába került. Az általunk elemzett biológiai-kémiai rendszerek leglényegesebb állapotfüggvénye a belső energia (U), amely egy zárt rendszer teljes (összes) energiatartalmát jelenti. Az anyagokat alkotó molekulák, ionok stb. mozgásából és szerkezetéből következő energiaformák összege, amely tartalmazza a mozgási (kinetikus, hő), a molekulák között és a molekulákban az atomok, csoportok közötti kölcsönhatásokból következő energiát (kötési energia, elektrosztatikus / diszperziós kölcsönhatások, vibrációs, rotációs energia stb.), ill. az atomokban az elektronok és a mag energiáját stb. Extenzív mennyiség, vagyis a részecskék számától függ!

$$U = U_{pot} + U_{kin}$$

A termodinamika első törvénye (az energia megmaradásának a törvénye) azt mondja ki, hogy az energia összege egy rendszer és környezetében állandó. Az energia azonban a különböző formái között átalakítható, de nem teremthető és nem semmisíthető meg.

$$\Delta U = U_B - U_A = U_{termékek} - U_{reaktánsok} = q + w$$

ahol U_A a rendszer kezdeti energiája, U_B a rendszer energiája a végállapotban; kémiai reakciók esetén $U_{reaktánsok}$ a reakcióba lépő anyagok energiája, $U_{termékek}$ a kémiai reakció során létrejött termékek energiája; q = a rendszer által elnyelt hő mennyisége, w a rendszer által végzett munka mennyisége.

Egy (bio)kémiai reakció esetén a munkafajták közül elegendőnek tűnik csak a térfogati munkát figyelni (pl. gáztermeléssel járó reakciók, hőtágulással összefüggő munka). Az így számított belső energia mennyiségét („reakcióhő") entalpiának nevezzük (H):

$$\Delta H = H_{termékek} - H_{reaktánsok} = \Delta U + p\Delta V \approx \Delta U$$

ahol ΔH az entalpia változás, p a nyomás, ΔV a térfogatváltozás. A biológiai rendszerekben a $p\Delta V$ komponens elhanyagolható (állandó a nyomás, elhanyagolható a térfogatváltozás). Így az entalpia változása a kötési energiák változásával egyenlő. A ΔH előjele árulja el, hogy a folyamat endoterm ($\Delta H > O$), vagy exoterm ($\Delta H < O$). Az endoterm folyamat esetében a rendszer hőt von el környezetéből (maga lehűl), míg az exoterm folyamatok eredményeképpen a rendszer felmelegszik, környezetének hőt ad át (molekulák mozgási energiája csökken, ill. nő a rendszerben).

A fenti egyenlet értelmében az egyes vegyületek képződésével járó entalpiaváltozást („képződéshő") megkapjuk, ha elemeiből hozzuk létre a vegyületet. A számítása nem egyszerű, mert az elemek képződéshője (standard körülmények érvényesülése esetén: 1013,25 hPa, 1,0 M) 298 K (25^{o}C) hőmérsékleten (definíciószerűen) 0. A kémiai reakciók entalpiaváltozása azonban kiszámítható. A képződéshő, ill. reakcióhő megfelelő mérőrendszerek alkalmazásával (kaloriméter) megmérhető.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Hiába ismerjük azonban egy reakció endoterm, vagy exoterm voltát, az entalpiaváltozás önmagában nem fogja elárulni, hogy egy (bio)kémiai reakció valójában végbemegy-e önként, hiszen a rendszer energiája nőhet a környezet energiájának a rovására. Ennek a gondnak a megoldásához közelebb vitt az entrópia állapotfüggvény bevezetése. Az entrópia (S) a rendszer véletlenszerű voltának (rendezetlenségének) mértéke. Az entrópiaváltozás (ΔS) pozitív értékű, ha a rendszerben a rendezetlenség nő és viszont, ha a rendszer rendezettebbé válik az entrópia tartalma csökken. A termodinamika második törvénye értelmében egy (bio)kémiai reakció akkor zajlik le önként, ha a rendszer és környezete entrópiája növekszik:

$$\Delta S_{összes} = \Delta S_{rendszer} + \Delta S_{környezet} > 0 \; \Delta S_{rendszer} = \Delta S_{termékek} - \Delta S_{reaktánsok}$$

Az entrópia értéke elméletben meghatározható, mert a vegytiszta kristályos anyagok entrópiája abszolút 0 fokon (0 K) 0 értékű, mégis inkább a változása adható meg. Az entrópia növekszik a szilárd - folyadék - gáz fázisátmenetek során, meg persze az egyes fázisokban is a hőmérséklet emelkedésével. Az entrópia növekszik, ha egy kémiai reakció eredményeképp a részecskék (molekulák) száma nő, és akkor is, ha egy szilárd anyagot feloldunk. Minél nagyobb egy anyagnak, molekulának az entrópiája, annál valószínűbb, hogy részekre bomlik.

Biológiai rendszerekben a leggyakrabban a fehérje szintézissel, vagy más biopolimerek képződésével szemléltethető az entrópia változás. Egy fehérje, egy keményítő stb. entrópiája kisebb, mint az azt felépítő monomerek entrópiája oldatban, hiszen a monomerek mozgását korlátozza a polimer formává történt összekötés. Itt ugyanakkor - hiába tudjuk a rendszer entrópiáját számolni a környezet entrópia változásának meghatározásakor kerülünk bajba. Ennek meghatározása gyakorlatilag megoldhatatlan. Josiah Willard Gibbs (1839-1903) a két főtételt egyesítve megalkotta a csak a rendszerre vonatkozó szabadenergia fogalmát (állapotfüggvényét), kifejezte a hasznos munkára fordítható energiaváltozást.

$$G = H - TS$$

ahol G a Gibbs féle szabadenergia, H a rendszer entalpiája (hőtartalma), T a hőmérséklet K fokokban és S a rendszer entrópiája. Ha egy rendszer hőmérséklete (T) és nyomása nem változik, akkor egy reakció önként akkor fog lezajlani, ha a Gibbs féle szabadenergia változás értéke negatív.

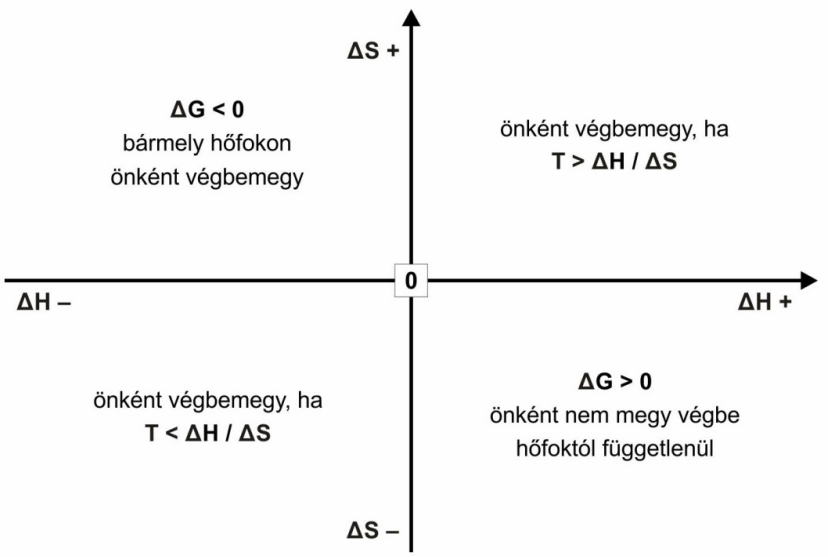
$$\Delta G_{rendszer} = \Delta H_{rendszer} - T\Delta S_{rendszer} = \Delta G_{termékek} - \Delta G_{reaktánsok} = -T\Delta S_{környezet} - T\Delta S_{rendszer} = \\ - T\Delta S_{összesen} < 0$$

Még érthetőbben általánosítható, ha a termékek és reaktánsok *képződésének* Gibbs féle szabadenergia változását ismerjük:

$$\Delta G = \Sigma\Delta G_{K(termékek)} - \Sigma\Delta G_{K(reaktánsok)}$$

Az önként végbemenő rekaciókat exergonikusnak nevezzük (energia felszabadulással jár), míg az önként végbe nem menő folyamatok endenergonikusak, vagyis energiabefektetést igénylők (**5.1/1. ábra**). Ha a Gibbs féle szabadenergia értéke zérus, akkor a reakció termodinamikai egyensúlyban van. A szabadenergiát kJ M^{-1} értékben fejezzük ki.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



5.1/1. ábra. A Gibbs féle szabadenergia és az entalpia összefüggése önként végbemenő kémiai reakciók esetén

Egy rendszer Gibbs féle szabadenergia változását a rendszer állapothatározók értéke befolyásolja, vagyis a hőmérséklet, a nyomás, ill. a reaktánsok és a termékek kezdeti koncentrációja. Ezen túlmenően, mivel a biológiai rendszerekben a reakciók vizes oldatokban folynak a folyamatok szabadenergia változása az oldat pH-jától is függ. A számításokban ezt figyelembe kell venni és ezt a Gibbs féle szabadenergia értékéhez ragasztott felső index jelzésekkel is szimbolizáljuk. A standard Gibbs féle szabadenergia változás (ΔG^o) értéke 1013,25 hPa nyomásra és 1,0 M reaktáns és termék oldatkoncentrációra (gázok esetén 1013,25 HPa nyomás) vonatkozik. Ha még a víz proton koncentrációját is figyelembe vesszük, akkor a $\Delta G^{o'}$ érték 7-es pH meglétére utal. Olyan kémiai folyamatokban, amelyekben a H^+ részt vesz a pH-t az alábbi összefüggés szerint tudjuk figyelembe venni:

$$\Delta G^{o'} = \Delta G^o + m\ \Delta G_f^o(H^+)$$

ahol m a reakcióban részt vevő protonok nettó értéke (proton felszabadulás esetén pozitív, protonfogyás esetén negatív érték) és a $\Delta G_f^o(H^+)$ tag pH 7 és 25^{o}C értéken a proton képződés szabadenergia változása, vagyis - 39,83 kJ M^{-1}.

Biológiai rendszerekben ritkán jellemző a standard körülmények megléte. Különösen a reaktánsok és termékek koncentrációja tér el az 1 M-os értéktől. Nagyságrendjük 10^{-2} M érték körüli, vagy kisebb. Egy

$$n\ A + m\ B \leftrightarrow o\ C + p\ D$$

reakció esetén

$$\Delta G = \Delta G^o + RT\ \ln([C]^o\ [D]^p\ /\ [A]^n\ [B]^m)$$

ahol R az egyetemes gázállandó, T a hőmérséklet K fokokban, majd pedig a termékek és reaktánsok mólkoncentrációjának (aktivitásának) arányát vesszük.

Egyensúly esetén az egyensúlyi konstans értéke:

$$K_{eq} = [C]^o\ [D]^p\ /\ [A]^n\ [B]^m$$

Miután az egyensúlyi reakció esetében a Gibbs féle szabadenergia értéke zérus a standard szabadenergia értéke a gyakorlatban az egyensúlyi állandóból mérhető, számolható

$$\Delta G = 0 = \Delta G^{o'} + RT\ \ln K_{eq}$$

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Az egyetemes gázállandó (R) értéke 8,29 kJ^{-1} K^{-1}. A standard érték megadásánál 25°C (298 K) értékkel számolunk, a korábban már jelzett további standard körülmények mellett. Mindenképpen fel kell hívunk a figyelmet azonban arra, hogy a Gibbs féle szabadenergia standard értéke a fentiek értelmében nem jelzi, hogy egy folyamat önként végbemegy-e. Erre csak az aktuális ΔG érték ismeretében következtethetünk.

Az egyes kémiai reakciók Gibbs féle szabadenergia változását a korábban már felirt módon a termékek és reaktánsok képződési szabadenergia értékeiből magunk is kiszámíthatjuk, ha felírjuk a reakciót és a reakció egyenletet megfelelően rendezzük. Megismételve standard viszonyokra a számításmódot:

$$\Delta G^{o'} = \Sigma \Delta G^{o'}_{K(termékek)} - \Sigma \Delta G^{o'}_{K(reaktánsok)}$$

Az **5.1/1. táblázat**ban a (mikro)biológiai rendszerekben gyakran szereplő vegyületek képződési szabadenergia értékeit adjuk meg. Az egyenletrendezés során pedig három feltételt kell mindenképpen figyelembe venni. Ezek: i. az egyenlet két oldalán a reakcióban részt vevő atomok számának meg kell egyeznie; ii. amennyiben a reakcióban ionok is reaktánsok, vagy termékek, a két oldalon a töltéseknek is meg kell egyezniük; és iii. a reakciónak oxidoredukciós szempontból is egyensúlyban kell lennie, vagyis az egyik reaktáns által leadott valamennyi elektront a többi reaktánsnak fel kell vennie. Ez utóbbi számolásánál nagy segítséget jelenthet az oxidációs számok használata. A (mikro)biológiai rendszerekben jellemző vegyületek, ionok esetében az azokban részt vevő elemek oxidációs számát néhány egyszerű szabály alkalmazásával meghatározhatjuk:

- az elemekben az elem oxidációs száma 0 (a kétatomos elemekben is) (pl. C, S, P, N_2, H_2);
- egy elem ionjának az oxidációs száma megegyezik az ion töltésével (pl. az S^{2-} esetében - 2, a Mn^{2+} esetében +2);
- egy molekulában az azt alkotó atomok oxidációs számának összege 0, vagyis definíciószerűen „semleges” (pl. CH_4, a metánban a C oxidációs száma -4 és a 4 hidrogéné együttesen +4; a CO_2 molekulában a C oxidációs száma +4, a 2 oxigéné együttesen pedig -4). Vegyületekben az oxigén általában -2, míg a hidrogén +1 oxidációs számú. Szerves vegyületek esetében a C oxidációs számát ennek megfelelően egyszerű kiszámítani;
- egy ion esetében az azt alkotó atomok oxidációs számának az összege megegyezik az ion töltésével (pl. SO_4^{2-} a S oxidációs száma +6 és a 4 oxigéné 4 x -2 = -8, vagyis ezek összege -2);
- komplex szerves vegyületekben az egyes C atomok pontos oxidációs száma csak a szerkezet ismeretében becsülhető meg, mégis az összegképletük alapján a C-re vonatkozó oxidációs szám megadható. Pl. a glukóz ($C_6H_{12}O_6$) molekulában a C oxidációs száma 0, akárcsak a tejsav ($C_3H_6O_3$) esetében Az etilalkoholban (C_2H_6O) - 4.

5.1/1. táblázat. A (mikro)biológiai folyamatokban leggyakrabban előforduló vegyületek (ionok) Gibbs féle *képződési* szabadenergia értékei (kJ M^{-1})

Vegyület (ion)	**ΔG'°**	**Vegyület (ion)**	**ΔG'°**
Acetaldehid	-139.9	H_2O	-237.17
Acetát	-369.41	H_2O_2	-134.1
Aceton	-161.17	H_2S	-27.87
Alanin	-371.54	H_2Se	-77.09
Arginin	-240.2	HCO^{3-}	-586.85
Aszpartát	-700.4	HgS	-49.02
Benzol	+124.5	HS^-	+12.05
Butirát	-352.63	Laktát	-517.81
C_2H_4	68.12	Laktóz	-1515.24
C_2H_6	-32.9	Malát	-845.08
$CaCO_3$	-1129	Metilamin	-40.0
CH_3OH	-175.39	Metionin	-502.92

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Vegyület (ion)	**ΔG'°**	**Vegyület (ion)**	**ΔG'°**
CH_4	-50.75	Mn^{2-}	-227.93
$CHCl_3$	-73.72	Mn^{3-}	-82.12
Cisztein	-339.8	MnO_2^{4+}	-456.71
Citrát	-1168.34	MnO^{4-}	-506.57
CO	-137.34	$MnSO_4$	-955.32
CO_2	-394.4	MoS_2	-225.42
CO_3^{2-}	-527.90	N_2O	+104.18
Cu^{+}	+50.28	n-Butanol	-171.84
Cu^{2+}	+64.94	NH_3	-26.57
CuS	-49.02	NH_4^{+}	-79.37
Dimetilamin	-3.3	NO	+86.57
Etanol	-181.75	NO_2	+51.95
Fe^{2+}	-78.87	NO_2^{-}	-37.2
Fe_2O_3 (hematit)	-724.2	NO_3^{-}	-111.34
Fe^{3+}	-4.6	OH^{-}	-157.3 pH = 14 esetén
Fe_3O_4 (magnetit)	-1015	OH^{-}	-198.76 pH = 7 esetén
$FeCO_3$	-673.23	Oxalát	-674.04
Fenol	-47.6	Palmitinsav	-305
FeS_2	-150.84	PbS	-92.59
$FeSO_4$	-829.62	Piruvát	-474.63
Formaldehid	-130.54	PO_4^{3-}	-1026.55
Formiát	-351.04	Propionát	-361.08
Fruktóz	-951.38	Ribóz	-757.3
Furmarát	-604.21	S^{2-}	+85.8
Glicerát	-658.1	$S_2O_3^{2-}$	-513.4
Glicerin	-488.52	SeO_4^{2-}	-439.95
Glicerinaldehid	-437,65	SeO_4^{2-}	-744.6
Glicin	-314.96	SO_3^{2-}	-486.6
Glukonát	-1128.3	Szacharóz	-370.90
Glukóz	-917.22	Szukcinát	-690.23
Glutamát	-699.6	Toluol	+114.22
Glutamin	-529.7	Trimetilamin	-37.2
Guanin	+46.99	Triptofán	-112.6
H^{+}	0 pH = 0 esetén	Urea	-203.76
H^{+}	-39.83 pH = 7 esetén	ZnS	-198.60
H_2CO_3	-623.16	α-Ketoglutarát	-797.55

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

5.2. Elektron donorok és elektron akceptorok

A kémiai reakciók legtöbbje atomok közötti elektronátadással is jár, amely akár új kémiai kötések kialakulásához is vezethet. Az az atom, amelyik elektront ad le oxidálódik (az elektronleadás oxidáció), míg az, amelyik elektront vesz fel redukálódik (az elektronfelvétel redukció). Miután kémiai reakciókban „az elektronok megmaradnak", ezért miközben egy atom, vagy molekula oxidálódik, egy másiknak redukálódnia kell. A sejtekben zajló biológiai folyamatok, különösen is az energiatermelés sok lépésből álló, szabályozott oxidoredukciós (redox) reakciósorozat, amelyek lépései egyszerűen elektronátmenettel jellemezhetők, vagy gyakorta egy elektron és egy proton (együttesen H atom) átadásával járnak. Az előbb már említett „elektron megmaradás" elve értelmében a redox folyamatok párokban zajlanak: az elektronleadó fél reakcióban az elektrondonor anyag oxidálódik, míg az elektron fogadó fél reakcióban az elektron akceptor anyag redukálódik. Példaként álljon itt a ferro (Fe^{2+}) ionok oxidációja molekuláris oxigén jelenlétében a citokróm láncban. Itt pusztán elektron átvitelt figyelhetünk meg.

$2\ Fe^{2+} \rightarrow 2\ e^- + 2\ Fe^{3+}$

elektron donor félreakció

$½\ O + 2\ e \rightarrow O^{2-}$

elektron akceptor félreakció

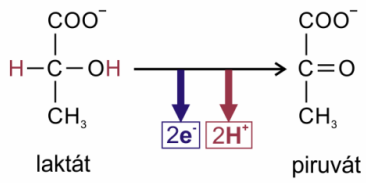
$O^{2+} + 2\ H^+ \rightarrow H_2O$

víz képződése

$2\ Fe^{2+} + ½\ O_2 \rightarrow 2\ Fe^{3+} + O^{2-}$

a reakció egyenlet

Másik példaként vegyük szemügyre a tejsav - piroszőlősav átalakulást:



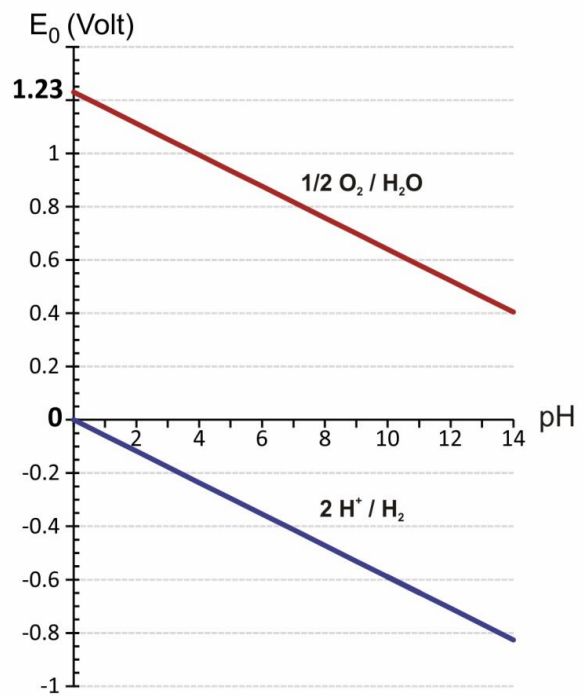
Ebben az esetben a tejsav oxidálódik és piroszőlősavvá alakul, miközben két elektront és két protont veszt. Ez az elektron donor félreakció. Az elektron akceptor félreakcióban pedig a NAD^+ molekula két elektront vesz fel és $NADH + H^+$ molekulává alakul át. Amint az a biológiai rendszerekben gyakori, így jelen esetben is H transzfer történt, mivel az elektronok oldatban nem fordulhatnak elő „önmagukban".

Az egyes anyagok különböznek a tekintetben, hogy inkább elektrondonorként, vagy elektron akceptorként viselkednek-e a redox reakciókban. Az anyagok elektron vesztési, ill. elektron felvételi erélyét redox potenciálnak nevezzük (E) és a referenciának kijelölt hidrogénhez viszonyítva voltban (V) mérjük:

$$2\ H^+ + 2\ e^- \rightarrow H_2$$

A redox potenciál értékeket is kifejezhetjük standard körülmények érvényesülésére. Az E_0 értékét 1013,25 hPa nyomáson, 298 K hőmérsékleten és 1 M töménységű reaktánsok jelenlétében kapjuk. A folyamat természetesen pH függő, hiszen a reakcióban protonok vesznek részt. Az E_0' érték a redox potenciál 7-es pH-n mért értéke. Az **5.2/1. ábrán** a reakció pH függését mutatjuk be. Ennek számszerű értéke egyébként pH egységenként - 0,059 V.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



5.2/1. ábra. A hidrogén és az oxigén standard redox potenciál értékének (E_0) pH függése.

Az **5.2/1. táblázat**ban a mikrobiológiai szempontból fontos standard redox potenciál értékekből kialakuló „redox tornyot" mutatjuk be (E_0' értékek). A redox párok írásmódjánál azt az elvet követjük, hogy az oxidált formát tüntetjük fel először, majd a „per" jelet követi a redukált alak. Az egyes anyagok a körülményektől függően elektrondonor és elektron akceptor minőségében is felléphetnek. Ugyanakkor a redoxpotenciál értéke arról tájékoztat, hogy minél negatívabb ennek értéke, az illető anyag annál inkább elektrondonor minőségében lép fel; és viszont, minél pozitívabb egy anyag redoxpotenciál értéke, annál hatásosabb elektron akceptor. A korábbi példánál maradva a H_2 és O_2 párosában előbbi elektrondonor, utóbbi elektron akceptor lesz. Másképp megfogalmazva a negatívabb redoxpotenciálú anyag redukálja a pozitívabb redoxpotenciálút, miközben maga oxidálódik.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

5.2/1. táblázat. Mikrobiológiai szempontból lényeges standard redoxpotenciál értékek

Redox pár	**E_0' (V)**
SO_4^{2-} / HSO_3^-	-0.52
CO_2 / formiát	-0.43
2 H^+ / H_2	-0.41
$S_2O_3^{2-}$ / HS^- + HSO_3^-	-0.40
Ferredoxin ox / red	-0.39
NAD^+ / NADH + H^+	-0.32
Citokróm c_3 ox / red	-0.29
CO_2 / acetát$^-$	-0.29
S_0 / HS^-	-0.27
CO_2 / CH_4	-0.24
FAD / $FADH_2$	-0.22
SO_4^{2-} / HS^-	-0.217
Acetaldehid / etanol	-0.197
Piruvát$^-$ / laktát$^-$	-0.19
FMN / FMNH	-0.19
Dihidroxiaceton foszfát / glicerinfoszfát	-0.19
HSO_3^- / HS^-	-0.116
Menakinon ox / red	-0.075
APS / AMP + HSO_3^-	-0.060
Rubredoxin ox / red	-0.057
$S_4O_6^{2-}$ / $S_2O_3^{2-}$	+0.024
Fumarát^{2-} / szukcinát^{2-}	+0.033
Citokróm b ox / red	+0.035
Ubikinon ox / red	+0.113
AsO_4^{3-} / AsO_3^{3-}	+0.139
$Fe(OH)_3$ + HCO_3^- / $FeCO_3$ (Fe^{3+} / Fe^{2+}, pH 7)	+0.20
$S_3O_6^{2-}$ / $S_2O_3^{2-}$ + HSO_3^-	+0.225
Citokróm c_1 ox / red	+0.23
NO_2^- / NO	+0.36
Citrokróm a_3 ox / red	+0.385
NO_3^- / NO_2^-	+0.43
SeO_4^{2-} / SeO_3^{2-}	+0.475
Fe^{3+} / Fe^{2+} (pH 2)	+0.77
Mn^{4+} / Mn^{2+}	+0.798
O_2 / H_2O	+0.82
ClO_3^- / Cl^-	+1.03
NO / N_2O	+1.18
N_2O / N_2	+1.36

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Egy redox reakcióban résztvevő párok potenciálkülönbsége (ΔE_0') az 5.1. fejezet elején megfogalmazottak értelmében arányos a reakció Gibbs féle szabadentalpia változásával ($\Delta G^{0'}$), az alábbi egyenlet szerint :

$$\Delta G^{0'} = - nF \Delta E_0'$$

ahol n a reakcióban átvitt elektronok száma és F az ún. Faraday féle állandó. Ennek értéke 96,48 kJ V^{-1} és

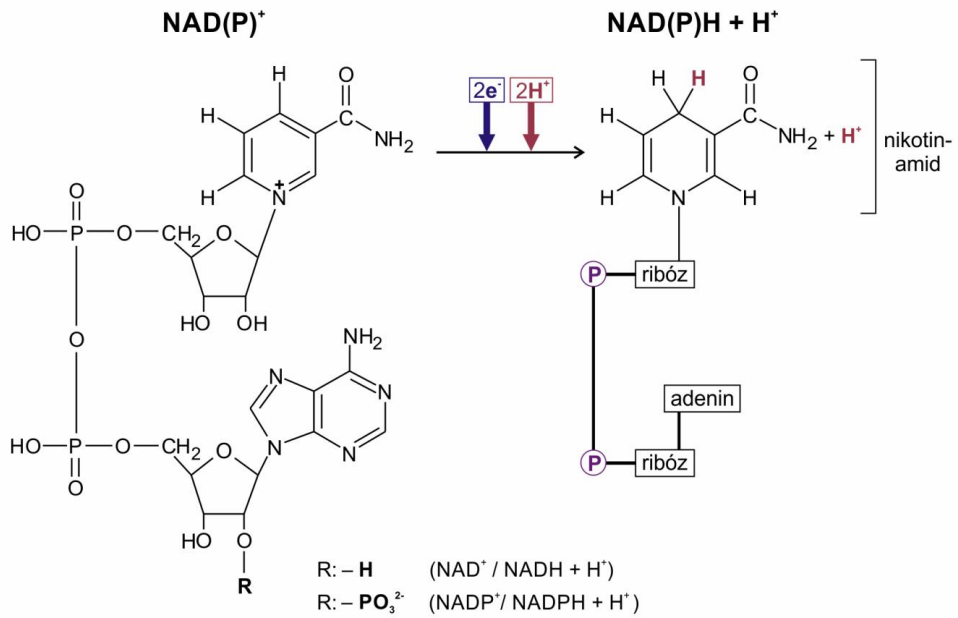
$$\Delta E_0' = E_0'_{(\text{elektron akceptor})} - E_0'_{(\text{elektron donor})}$$

(Megjegyezzük, hogy 1 M (vagyis 6 x 10^{23}) elektron töltése 96480 coulomb.)

Itt is igaz az a megfontolás, amit a Gibbs féle szabadenergia számításánál korábban tettünk! A standard redoxpotenciálok különbsége nem informál arról, hogy egy redox folyamat valós. körülmények között végbemegy-e, hiszen a standard feltételek az oxidált és a redukált forma egyaránt 1 M mennyiségét feltételezi. A valóságban pedig ezek koncentrációja lényegesen különbözhet. Gondoljunk csak arra, hogy pl. pH 7 értéken a Fe^{3+} ionok oldhatatlan $Fe(OH)_3$ csapadék formájában kiválnak, vagyis ezen a pH-n a Fe^{3+}/Fe^{2+} redszerből a Fe^{3+} szinte hiányzik, míg pH 2 értéken akár a Fe^{2+} ionokkal azonos is lehet a koncentrációja (**5.2/1. táblázat**). Vagyis minden esetben az aktuális koncentrációk (ill. reakció feltételek) figyelembe vétele szükséges a Nernst egyenlet szerint:

ahol E_h az aktuális redoxpotenciál, E_0' a standard redoxpotenciál (pH 7, 298 K és 1013,25 hPa), R az egyetemes gazállandó (8,31 J K^{-1} M^{-1}) T az abszolút hőmérséklet (K), F pedig a Faraday féle szám (96,48 kJ V^{-1}), n az átvitt elektronok / töltések száma. A 2,303 RT/nF értéke 0,058 V, ha n = 1, míg 0,03 V, ha n = 2.

Lényeges észlelnünk azt is, hogy a sejtekben az energiaforrásként szolgáló redox párok (elektrondonor anyag és elektronakceptor anyag) között a kapcsolat leggyakrabban elektron, ill. H (proton és elektron) szállító kismolekulák közreműködésével zajlik. Ilyen molekulák jellemezően a nikotinsav adenin dinukleotid (NAD^+), illetve a foszfátja, a $NADP^+$. Megjegyezzük, hogy a NAD^+ / NADH + H^+ inkább a katabolikus folyamatokban, míg a $NADP^+$ / NADPH hidrogénszállító jellemzően az anabolikus anyagcserében fordul elő (lásd 6. fejezet; **5.2/2. ábra**). Természetesen a sejtek végső elektron donor és végső elektron akceptor szükséglete jelentős mennyiségű, ugyanakkor az elektron, ill. hidrogén szállítókra csak „katalitikus mennyiségben" van szükség (és ilyen mennyiségben is találhatók a sejtben), hiszen folyamatosan redukálódva, ill. oxidálódva regenerálódnak.

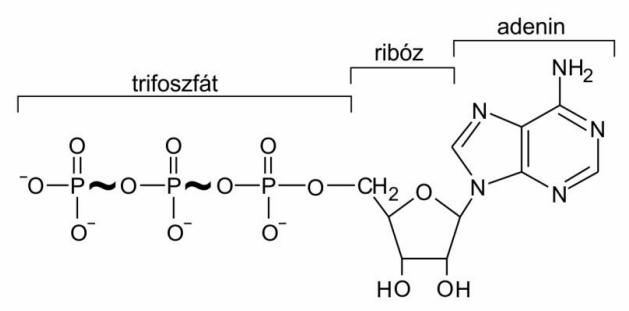


5.2/2. ábra. A NAD^+ és a NADP szerkezete

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

5.3. Energiagazdag vegyületek és az energiaraktározás

A sejtek a tápforrásokból kinyert Gibbs féle szabadenergia lehetséges legnagyobb részét kémiai kötések formájában potenciális energiaként elraktározzák. A szabadenergia másik része hő formájában elvész. Az élőlényekben a szabadenergia rövidtávú raktározására, ill. átvitelére leggyakrabban az ATP molekulában levő foszfoanhidrid kötés szolgál, ill. további ún. nagyenergiájú kötéseket tartalmazó (foszfát) vegyületek. A nagyenergiájú kötések esetében $\Delta G^{0'} > -25\text{-}30$ kJ M^{-1}. Ez a szabadenergia érték jelentősen meghaladja az élő rendszerekben általánosan jellemző kovalens kötések kötési energiáját. Ennek a magyarázatát elsősorban az adja, hogy a sejtben jellemző pH 7 értéken az ATP foszfát csoportjainak valamennyi ionizálható protonja teljesen disszociált állapotban van. Az egymás közelében elhelyezkedő negatív töltések erőteljes taszítása destabilizáló hatású (**5.3/1. ábra**).



5.3/1. ábra. Az adenozin trifoszfát szerkezete

~ nagyenergiájú foszfoanhidrid kötések

A leggyakoribb nagyenergiájú vegyületeket az **5.3/1. táblázat**ban soroljuk fel. Ezek a nagyenergiájú vegyületek szolgálnak azután a legváltozatosabb munkavégzésre a sejtben (makromolekulák és egyéb sejtalkotók szintézise, mozgás, transzport stb.).

5.3/1. táblázat. Nagyenergiájú kötések biológiai rendszerekben

Vegyület	**Nagyenergiájú kötés típus**	**$\Delta G^{0'}$kJ M^{-1}**
foszfoenol-piruvát	enol foszfát	-51,6
1,3-biszfoszfo-glicerát	acil foszfát	-51,9
ATP → AMP + PP_i	foszfoanhidrid	-45,6
ATP → ADP + P_i	foszfoanhidrid	-31,8
ADP → AMP + P_i	foszfoanhidrid	-31,8
acetil-CoA	tioészter	-35,7
acetil-foszfát	anhidrid	-44,8
propionil-CoA	tioészter	-35,6
butiril-CoA	tioészter	-35,6
kaproil-CoA	tioészter	-35,6
szukcinil-CoA	tioészter	-35,1
butiril-foszfát	anhidrid	-44,8
karbamil-foszfát	anhidrid	-39,3
APS (adenozin-foszfoszulfát)	anhidrid	-88,0

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Amint láthatjuk az ATP nagyenergiájú kötéseinek hidrolízise mintegy -35 kJ M^{-1} szabadenergia változással jár. Ugyanakkor az ATP szintézisét a sejt aktuális ATP / ADP aránya, valamint az inorganikus foszfát koncentrációja és a pH is befolyásolja. Az aktívan szaporodó *Escherichia coli* sejtben az ATP / ADP arány 7,5-8 közötti érték (8 mM [ATP], 1 mM [ADP], 8 mM [P_i]). Ilyen körülmények között 1 M ATP szintézisének az aktuális energiaigénye -55-60 kJ M^{-1} érték.

Habár az ATP a sejtek rövid távon, dinamikusan használható nagyenergiájú vegyülete (az ATP „metastabil" vegyület, mert enzimek nélkül csak lassan hidrolizál), a sejtek hosszabb távra energiaraktározó polimereket képeznek. Ezek később ATP képzése mellett „energiatermelésre" használhatók. A különböző anyagcseréjű prokarióták esetében ilyen szerepet tölt be a glikogén, a poli-hidroxialkanoátok (elsősorban a poli-β-hidroxivajsav), a polifoszfátok, az elemi kén. A sejtekben metakromatikus granulumok formájában mikroszkóposan) gyakran látható is jelenlétük, mert részben oldhatatlanok, részben pedig nem, vagy szokatlan módon festődnek.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

6. fejezet - A prokarióták jellemző anyagcseretípusai (Márialigeti Károly)

Az élőlények anyagcsere (metabolizmus) hálózatát felépítő reakciók az energetikai alapok (5.1. fejezet) értelmében elvileg mindkét irányban végbemehetnek. Mégis termodinamikai, vagy egyéb (pl. szabályozási) okokból a reakciók egy része jellemzően csak az egyik irányba folyik. Áttekintve ezeket a folyamatokat az anyagcsere hálózatban két fő irányt lehet felfedezni. A lebontó anyagcsereirány (katabolizmus) feladata mindenekelőtt is az életműködések fenntartásához szükséges energia biztosítása, ill. „energia-töltés" (leegyszerűsítve ATP/ADP arány) fenntartása (lásd 5.3. fejezet). E mellett ezek a folyamatok biztosítják a sejtek redukáló erejének (leegyszerűsítve $NADH+H^+/NAD^+$ arány) kialakulását. E kettő nem mindig egyszerűen „átváltható", egymásba alakítható. A lebontó anyagcsere feladata, ill. gyakran egyúttal eredménye a sejtanyagok felépítéshez szükséges építő kövek kialakítása, legyenek azok szerves, vagy szervetlen molekulák, ionok.

A másik jellemző anyagcsere irány a testanyagok felépítése (anabolizmus). Ezek a folyamatok általában energia „befektetést" igényelnek (endorgonikus reakciók), ill. komplex és gyakran redukáltabb molekulák kialakításával járnak, vagyis a redukáló erő meglétét is feltételezik, a redukált elektron, ill. hidrogénszállítók mennyiségét csökkentik. Ezzel együtt természetesen vagy a sejtekben rendelkezésre álló, vagy a környezetből felvett építőköveket felhasználják.

Könyvünk már a korábbiakban is említett logikája szerint a felépítő folyamatok (anabolizmus) esetében csak az autotróf CO_2 fixáció változatos mechanizmusait mutatjuk be, vagy a sejtek nagyon fontos szerkezeti elemeinek végső szintézisét (pl. sejtfal mureinje), esetleg a prokariótákban egyedi anyagcsere utakat (nitrogén fixáció) tárgyaljuk. A többi esetben csak a főbb irányvonalakat jelöljük meg és a „prokarióta specifikus" változatokat jelezzük. Annak ellenére tesszük ezt így, hogy pl. egy-egy antibiotikum szintézisének elemzéséről könyvtárnyi irodalom áll rendelkezésre, akár 50 évi kutatómunka nyomán. Vagyis itt is elsősorban a katabolizmus folyamataira koncentrálunk, hogy ennek alapján a baktériumoknak az elemek körforgásában betöltött szerepe megérthetővé váljon.

Ebben a fejezetben az anyagcseretípusok alapvető áttekintését, az alapfogalmak tisztázását tesszük meg, amit azután a 7. és 8. fejezetekben az egyes anyagcsere utak részletes kifejtésével folytatunk. A fontosabb prokarióta csoportok bemutatása során (10. fejezet) már csak az egyes csoportokban specifikus fontosabb anyagcsere változatokat elemezzük.

6.1. Az aktívan szaporodó sejt energiaigényének fedezése

A glukóz - ammónium szulfát - foszfát minimál táptalajon szaporodó *Escherichia coli* K-12 törzs mintegy 40 percenként megkettőződik. Az átlagos sejtje $9,5 \times 10^{-13}$ g tömegű, amelyből 70% víz ($6,7 \times 10^{-13}$ g). A $2,8 \times 10^{-13}$ g száraz tömegének 55 %-a fehérje, 16,7 %-a rRNS, 3 %-a tRNS, 0,8 %-a mRNS, 3,1 %-a DNS, 9,1 %-a lipid, 3,4 %-a lipopoliszacharid, 2,5 %-a peptidoglikán, míg 3,9 %-át építőkövek és szervetlen ionok teszik ki. Továbbra is a számoknál maradva, de már az egyes alkatrészek „darabszámát" felsorolva megállapíthatjuk, hogy az aktívan szaporodó sejtben átlagosan 2 kromoszomális DNS példányt mutathatunk ki, 18-20 000 riboszóma működik és 1-2 000 különböző fehérje összesen mintegy 2 milliónyi molekulája végzi az anyagcsere folyamatokat. Ennek a hihetetlenül komplex gépezetnek a működtetése másodpercenként 2 milliónál is több ATP molekula energiáját igényli… Bár az egyes mikrobafajok szaporodási sebessége különböző és nyilvánvalóan vannak az *E. coli*nál egyszerűbb és sokszorosan összetettebb felépítésű sejtek, ezt az átlagos nagyenergiájú kötésmennyiséget elő kell állítani. Az élővilág számára az energiának két forrása áll rendelkezésre.

A **kemotróf** élőlények a környezetükben rendelkezésre álló szerves, vagy szervetlen anyagokból nyerik az ATP formájában konzerválható „szabadenergiát". A **fototróf** szervezetek a fényenergiát képesek az ATP kémiai kötéseiben levő energiává konvertálni. Bárhány változata is létezik a kemo-, ill. fototróf katabolikus anyagcsere utaknak (lásd 8. fejezet) a nagyenergiájú foszfát kötések kialakítására (foszforiláció) az élővilágban mindössze két mechanizmus ismeretes. Az egyik, a feltehetően ősibb rendszer, a *szubsztrát szintűfoszforiláció*. A másik esetben az ATP szintézise, a *foszforiláció proton hajtóerő segítségével*, annak rovására történik. A proton hajtóerő létrejötte

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

szerint megkülönböztetjük az *elektrontranszport*hoz kapcsolható rendszereket, ill. a *membrán iontranszport* folyamatokhoz csatolt utakat.

Az élővilág legnagyobb részében a proton hajtóerő kialakulása elektrontranszporthoz kötött. Ezt az elektrontranszport folyamatot az oxidatív foszforiláció esetében elsődleges elektron donorok és végső elektron akceptorok közötti elektromos potenciálkülönbség hajtja. A fotofoszforiláció folyamatában az elektrontranszport a fény segítségével gerjesztett klorofill molekulák elektronleadásával indul, majd az elektronok az elektrontranszportláncon áthaladva oda is térnek vissza. Amennyiben ez a folyamat ciklikus, fotofoszforilációról beszélünk. A membrán iontranszport folyamatokhoz köthető proton hajtóerő képzés csak az élővilág néhány kisebb prokarióta csoportjában alakult ki. Ez esetben is két mechanizmust lehet megkülönböztetni. Egyes obligát anaerob baktériumok (leggyakrabban) szukcinát, ill. oxalát oxidálásához kötve hoznak létre *proton antiport* / *szimport* hajtóerőt. Ennél jobban ismert a *fény hajtotta protonpumpa* (8.3.3. fejezet), a bakteriorodopszin segítségével kialakuló proton hajtóerő.

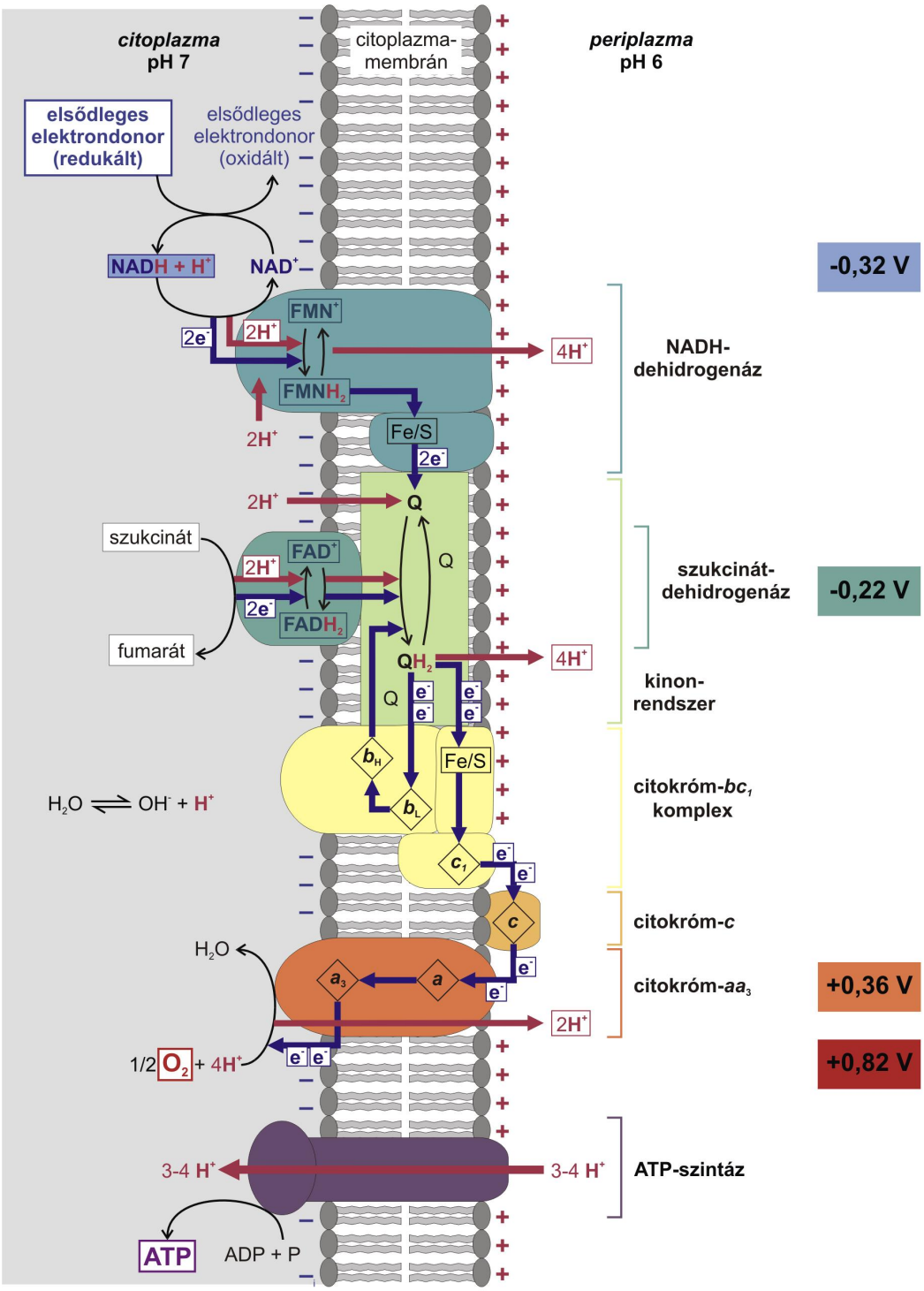
A szubsztrát szintű foszforiláció folyamata meglehetősen egyszerű. Ez esetben az ATP közvetlenül a szubsztrát katabolizmusa során kialakuló nagyenergiájú köztitermékekből szintetizálódik. E molekulákat az 5.3 táblázatban soroltuk fel (a teljesség igénye nélkül). Példaképpen a mindenki által ismert Embden-Meyerhof-Parnas anyagcsereútban előforduló két szubsztrát szintű foszforilációval járó lépést hozzuk fel (részletesen lásd a 7.2.1. fejezetet):

- a glicerinaldehid-3-P oxidációja glicerinsav 1,3-biszfoszfáttá, majd ebből ATP képzése, ill.;
- a glicerinsav-2-P átalakítása foszfoenolpiruváttá, majd ebből ATP szintézise.

A proton hajtóerő kialakulását az oxidatív foszforiláció példáján mutatjuk be a Mitchell féle kemiozmotikus modell (1961) nyomán. A modell a mitokondrium energiatermelésének a magyarázatára szolgált. Mi a mitokondrium legközelebbi filogenetikai ősének a *Paracoccus denitrificans* baktériumnak az aerob anyagcseréjét vesszük például (**6.1/1. ábra**). Az ábrán látható, hogy a citoplazmatikus oldalon H szállítók oxidálóknak. A leadott elektronok és protonok útja azonban kettéválik. Amíg az elektronok az elektrontranszport láncban a végső elektron akceptor (jelen esetben molekuláris oxigén) felé haladnak egy folyamatosan növekvő redox potenciál mentén, a protonok a membrán külső oldalára kerülnek. Az elektron szállítók a redox potenciáljuknak megfelelő sorrendben következnek egymás után az elektrontranszportláncban. Az is feltűnő, hogy az elektronszállítók elhelyezkedése nem szimmetrikus, és míg egyesek protonokat és elektronokat egyaránt szállítanak (pl. FMN - flavin mononukleotid), mások csak az elektronokat tudják tovább adni (pl. Fe-S fehérjék, citokrómok) és a protonok a membrán külső oldalára kerülnek. Kiemelést érdemelnek a kinonok, amelyek a membránban „mozognak". Redukciójukkor elektronokat az elektrontranszport láncból nyernek, míg protonokat a citoplazmából vesznek el. Ekkor átfordulnak a membrán külső oldalára. Amikor elektronjaikat az elektrontranszport láncban továbbadják, protonjaikat a periplazmatikus oldalon adják le. A protonok egy része az elektron szállítókról származik ($NADH+H^+$), míg más protonok a víz disszociációja során „szabadultak" fel és kerülnek transzportra (az elektrontranszport lánc részletes ismertetését a 8.1.2. fejezetben olvashatjuk).

A citoplazma membrán a protonok, ill. hidroxil ionok számára (töltött „részecskék") egyebekben „átjárhatatlan". Emiatt az elektron transzport folyamata pH gradienst (ΔpH) alakit ki: a citoplazma membrán külső oldalán a pH (erőteljesen) lecsökken a citoplazma közel semleges pH értékéhez viszonyítva. A pH gradiens egyidejűleg töltésmegoszlást is jelent a membrán két oldalán ($\Delta\psi$; a külső oldalon pozitív, míg a belső oldalon negatív töltéstöbblet alakul ki).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



6.1/1. ábra. A *Paracoccus denitrificans* baktérium proton hajtóerő előállítása aerob anyagcseréje során

A membrán két oldalán a + és - töltések a hidrogén ionok, ill. hidroxil ionok jelzésére szolgálnak. Az elsődleges elektron/hidrogén donorról szállító molekulák ($NADH+H^+$) juttatják a membránba az elektronokat és protonokat. Az elektronok a membránban elhelyezkedő elektronszállítókon keresztül (elektrontranszportlánc) a végső elektron akceptorra (O_2) jutnak. Az elektrontranszport során protonok kerülnek a membrán külső, periplazmatikus oldalára.

Így alakul ki a proton hajtóerő (elektrokémiai potenciál gradiens), amely ATP szintézisére fordítható.

Vagyis az elektrontranszport hatására *elektrokémiai potenciálgrádiens*, más néven *proton hajtóerő* jön létre. Hasonlíthatjuk ezt egyfajta akkumulátorhoz is, ahol az elsődleges elektron donor és a végső elektron akceptor

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

közötti redoxpotenciál különbséggel (ΔE) alakítjuk ki a proton hajtóerővel feltöltött állapotot. Az elektrontranszport révén létrejött potenciális energia az ATP szintáz enzimek segítségével nagyenergiájú kötésekbe konvertálható. Megjegyezzük, hogy a proton hajtóerő közvetlenül felhasználható a baktériumsejtek (csilló)mozgására, membrántranszportjának energizálására, a citoplazmatikus pH homeosztázis fenntartására stb. Fontos tudnunk azt is, hogy az ATP szintáz enzimrendszer működése reverzibilis, vagyis ATP energiája befektetésével protonok lökhetők ki a membrán külső oldalára, proton hajtóerő hozható létre.

6.2. A kemotróf anyagcsere változatai

A fejezet bevezető részében megállapítottuk, hogy egy sejtnek a felépítő anyagcseréje ellátásához két feltételnek kell megfelelnie: energiát (ATP) kell előállítani és e mellett fenn kell tartania a sejt redox egyensúlyát ($NAD^+/NADH+H^+$). Az energia konzerválást illetően a kemotróf szervezetek vagy *erjesztők (fermentálók)*, vagy *légzők (respirálók)* lehetnek (**6.2/1. ábra**).

A fermentáció anaerob (vagyis „független az oxigéntől) katabolikus anyagcsere, ahol szerves anyag mind az elektron donor, mind pedig az elektron akceptor és az elektron donor szubsztrát egyúttal a redukáló erő forrása is: *kemoorganotróf anyagcsere*. Megjegyezzük, hogy a fermentációs energiatermelő folyamatok elektron akceptora jellemzően az elektron donor szubsztrát egy „bomlásterméke” és az ATP pedig szubsztrát szintű foszforiláció segítségével termelődik (lásd részletesen 8.1.1. fejezet). Az így előállított ATP-ből a sejtek az ATP szintázt ATP-áz irányban használva képesek proton hajtóerőt generálni, ami membrántranszportjuk, a csillómozgás stb. energizálását teszi lehetővé.

Néhány fermentáló baktérium esetében a szubsztrátok redox reakciója során felszabaduló szabadenergia nem elegendő nagyenergiájú kötések kialakítására (vagyis $\Delta G < 25\text{-}30$ kJM^{-1}). Ilyen pl. a szukcinát fermentációja propionáttá:

$$szukcinát^{2-} + H_2O \rightarrow propionát^{-} + HCO_3^{-}\ \Delta G^{0'} = -20{,}5\ kJM^{-1}$$

			VÉGSŐ ELEKTRON AKCEPTOROK		
			SZERVETLEN		SZERVES
			O_2 (AEROB LÉGZŐK)	NO_3^-, NO_2^-, SO_4^{2-}, S_0, Fe^{3+}, CO_2 (ANAEROB LÉGZŐK)	
ELSŐDLEGES ELEKTRON DONOROK	SZERVES (ORGANOTRÓFOK)	C – C kötés van 1-C hasznosító	KEMOORGANOTRÓF AEROB LÉGZŐK METILOTRÓFIA METANOTRÓFIA	KEMOORGANOTRÓF ANAEROB LÉGZŐK NITRÁT LÉGZÉS SZULFÁT LÉGZÉS VAS LÉGZÉS CO_2 LÉGZŐK (METANOGÉNEK)	FERMENTÁCIÓ IONPUMPÁVAL FERMENTÁLÓK SZERVES ANYAGGAL LÉGZŐK (FUMARÁT LÉGZÉS)
	SZERVETLEN (LITOTRÓFOK)	NH_3 NO_2^- S^{2-} S_0 Fe^{2+} H_2	KEMOLITOTRÓF AEROB LÉGZŐK NITRIFIKÁLÓK KÉNBAKTÉRIUMOK VASBAKTÉRIUMOK „DURRANÓGÁZ” BAKTÉRIUMOK = AEROB HIDROGÉNOXIDÁLÓK	KEMOLITOTRÓF ANAEROB LÉGZŐK NITRÁT LÉGZŐ KÉNBAKTÉRIUMOK VAS LÉGZŐ KÉNBAKTÉRIUMOK ANAEROB HIDROGÉNOXIDÁLÓK [CO_2 LÉGZŐK (METANOGÉNEK)]	HALORESPIRÁCIÓ

6.2/1. ábra. A kemotróf anyagcsere változatai

A piros és kék betűk az autotróf és heterotróf csoportokat jelölik. Az egyes csoportok háttérszíne az energia-előállítás típusára utal: szürke - oxidatív foszforiláció, világos zöld – szubsztrát szintű foszforiláció, sötétebb zöld - ionpumpával fermentálók.

Ilyen esetekben a szubsztrátok membrán transzportja („donor be”; „akceptor ki”) ionpumpák (Na^+, H^+) működéséhez kötött és ennek segítségével proton hajtóerő alakul ki, ami azután az ATP szintáz segítségével nagy energiájú foszfátkötést (ATP) hoz létre. Szélsőséges esetben elegendő, ha a szubsztrátok között kialakuló redox reakció

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

eredményeképpen csak egyetlen töltött részecskényi (Na^+, H^+) proton hajtóerő jön létre. Aktuális szabadenergiában kalkulálva ez ΔG = -12 kJM^{-1} energiát jelent, vagyis ez standard szabadenergiában számolva akár enyhén ≥ 0 értékű is lehet (lásd 8.1.1. fejezet, Szintrófia). Megjegyezzük, hogy az ősi típusú ATP szintáz enzimek nem pusztán protonokat, hanem nátrium ionokat (Na^+) is elfogadnak (sőt ritkán K^+ ionokat is). Néhány a baktériumok filogenetikai fájában „mélyen" leágazó csoport tagjaiban jellemzően Na^+ ion hajtotta az ATP szintáz.

A légzők ATP szintézise az oxidatív foszforilációhoz kötött. Az elektron donorok függvényében lehetnek organotrófok, vagy litotrófok. A kemoorganotróf légző szervezetek elsődleges elektron donorjai szerves anyagok, amelyek egyúttal a redukáló erő kialakítását is szolgálják, vagyis protonok is nyerhetők belőlük (H donorok). A végső elektron akceptor függvényében megkülönböztetjük az *aerob légzők*et, valamint az *anaerob légzők*et. Ez utóbbi esetben az elektron akceptorok redukálható szervetlen anyagok, mint pl. a NO^{3-}, SO_4^{2-}, Fe^{3+}, vagy a CO_2 (lásd 8.1.2. fejezet). A kemoorganotróf légző mikrobák különleges csoportját alkotják a C-C kötést nem tartalmazó szerves vegyületeket elsődleges elektron donorként hasznosító *metilotróf*ok élettani csoportja (8.1.2. fejezet)

A *kemolitotróf légzők* elektron donorjai szervetlen anyagok (mint pl. NH_3, S^{2-}, Fe^{2+}, H_2), amelyeket vagy aerob módon, O_2 végső elektron akceptorral hasznosítanak, vagy anaerob katabolikus anyagcserében az előbb már említett „alternatív" végső elektron akceptorok valamelyikével. A kemolitotróf mikrobák elsődleges elektron donor szubsztrátjai gyakorta nem proton donorok egyúttal (pl. S_0 - elemi kén), vagyis esetükben a redukáló erő ($NADH+H^+$) fenntartása közvetlenül nem lehetséges. A kemolitotróf mikróbák az anabolizmusukhoz szükséges redukáló erőt jellemzően ún. *fordított elektron transzport* segítségével alakítják ki. Ez esetben végül is ATP energiája rovására jön létre a $NADH+H^+$ (8.2 fejezet). A fordított elektron transzport magyarázza, hogy pl. egy NO_2^- oxidáló nitrifikáló baktérium légzési elektron transzport lánca miért tartalmaz NADH-dehidrogenázt, pedig az NO_3^-/NO_2^- redox pár a citokróm-a szintjén csatlakozik az elektron transzport lánchoz.

A légzést lehetővé tevő légzési elektrontranszport lánc, ill. oxidatív foszforiláció esetében is meg kell állapítsuk, hogy minden olyan elektron donor/elektron akceptor redox pár felhasználható energiatermésre, amelyek légzési láncba csatolásával „legalább egy protonnyi" proton hajtóerő jön létre (aktuális szabadenergiában számolva ΔG = -12 kJM^{-1}). Példát láthatunk majd erre a vasbaktériumok esetében (10.7. fejezet).

Ki kell emelnünk az anaerob légző baktériumok sorából az ún. halorespirálókat. Ezek végső elektron akceptora valamely halogénezett szerves vegyület, pl. tetraklór-etén. Felhívjuk a figyelmet a szén-halogén kötés „különlegességére". A klór elektronegativitása (3,0) nagyobb, mint a széné (2,5), vagyis nem a szerves molekula szene, hanem a klór lesz az amelyik redukálódik (a tetraklór-eténben az egyik klór lesz az elektron akceptor!).

6.3. A fototróf anyagcsere változatai

A kemotrófokhoz hasonlóan a fototrófok katabolikus anyagcseréje során is kettős feladatot kell ellátni: ATP termelés és a redukáló erő fenntartása (**6.3/1. ábra**). A fototrófok túlnyomó része ATP-t a fotofoszforiláció folyamatában, fény hajtotta elektrontranszport eredményeképpen állít elő (a részleteket lásd a 8.3. fejezetben). Két nagy csoportjukat megkülönböztethetjük a fotorendszerek száma alapján (egy-, ill. két fotorendszeres mikrobák), de megkülönböztethetjük a redukáló erő (redukált koenzimek) forrása alapján is. Az egy fotorendszeres mikrobák a redukáló erő előállítására (fotoredukció) elektron donorként különböző szervetlen anyagokat használnak (H_2, S^{2-}, S_0, akár NH_3), míg a két fotorendszerrel rendelkezők elektron donorja a víz (a víz fotolízise szolgáltat elektronokat). Ennek következménye oxigén felszabadításuk (oxigéntermelő fotoszintézis). Megjegyezzük, hogy az egy fotorendszeres baktériumok egy csoportja fotoredukciója során szerves elektron donorokat is elfogadhat.

Az egy fotorendszerrel rendelkező mikrobák élettani csoportjainak hagyományos elnevezését a legelső fajaik tenyészeteinek színe (zöld és bíbor baktériumok), ill. kénfelhalmozó tulajdonságuk (kén és nemkén baktériumok) adta. Látni fogjuk, hogy a kérdéses élettani csoportok ugyan még ma is léteznek (még ha nem mindegyik monofiletikus is), de elkülönítésük inkább fotorendszereik szerkezete, ill. filogenetikai helyeztük alapján lehetséges, semmint színük alapján (10.9 - 11. fejezetek).

A fototróf mikrobák másik csoportja proton hajtóerőt fény hajtotta proton pumpával állít elő (8.3.3. fejezet), a bakteriorodopszin pigment segítségével. Korábban ezt az energiatermelést csak a halofil ősbaktériumok körében ismerték, ma már kimutatták egyes Bacteria birodalomba tartozó szervezetekben is.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A FOTOFOSZFORILÁCIÓ MECHANIZMUSA	A REDUKÁLÓ ERŐ FORRÁSA
FÉNY HAJTOTTA ELEKTRONTRANSZPORTLÁNC - FOTOFOSZFORILÁCIÓ EGY FOTORENDSZER ZÖLD KÉNBAKTÉRIUMOK BÍBOR KÉNBAKTÉRIUMOK BÍBOR NEMKÉN BAKTÉRIUMOK HELIOBAKTÉRIUMOK KÉT FOTORENDSZER CIANOBAKTÉRIUMOK / KLOROPLASZTISZ	FOTOREDUKCIÓ ANOXIKUS FOTOSZINTÉZIS H_2, S^{2-}, S^0, SO_3^{2-} H_2, S^{2-}, S^0, SO_3^{2-}, NH_3 H_2, S^{2-}, SO_3^{2-}, szerves anyag KEMOORGANOTRÓF ALAPANYAGCSERE OXIGÉNTERMELŐ FOTOSZINTÉZIS H_2O – FOTOLÍZIS
FÉNY HAJTOTTA PROTONPUMPA	KEMOORGANOTRÓF ALAPANYAGCSERE

6.3/1. ábra. A fototróf anyagcsere változatai

A színek jelentése: szürke - ATP előállítás fotofoszforilációval, zöld - ATP előállítása fény hajtotta protonpumpa segítségével, piros - autotróf szervezetek, kék - heterotróf szervezetek

6.4. A felépítő anyagcsere szénforrása

Az élőlények szárazanyagának zöme szerves anyag. A szerves anyagok felépítésének kulcsa a szén-szén kötések kialakításának képessége. Az **autotróf élőlények** szervetlen C forrásokból (CO_2, HCO_3^-, CO_3^{2-}) képesek szerves anyagaikat felépíteni, a szén - szén kötéseket létrehozni. A baktériumok között az autotróf széndioxid fixációs anyagcsere utaknak több típusa jött létre (lásd 7.1.1. fejezet). A **heterotróf mikrobák** testanyagaik felépítéséhez szerves vegyületekre utaltak, vagyis olyan szerves anyagokra, amelyekben van szén - szén kötés. A kemo- és fototrófok anyagcseretípusait bemutató **6.2/1.** és **6.3/1. ábrák**on színkóddal jelöltük az autotróf és heterotróf élettani csoportokat. Rögtön kiemeljük az 1 C vegyület hasznosítókat. Szubsztrátjaik (elektron donorjaik) ugyanis hiába szerves anyagok (metán, metanol, metilamin, metántiol stb.), nem tartalmaznak szén - szén kötést. Emiatt e szervezetek autotróf széndioxid fixációra kényszerülnek anabolikus anyagcseréjük ellátására. Hasonló okokból autotrófok a kemoorganotróf metanogének. Az átlagos kemoorganotróf szervezetek esetében (szubsztrátjaik tartalmaznak szén - szén kötéseket) az anabolizmus heterotrófiára épül. Logikus módon a kemolitotróf szervezetek autotrófiára kényszerülnek.

A fototrófok csoportjaiban az autotrófia, ill. heterotrófia a szerint válik el, hogy a mikroba rendelkezik-e fotoredukcióval. Az a mikroba, amelyik fény segítségével, fény hajtotta elektrontranszport láncában ki tud alakítani redukált koenzimeket, autotróf lesz, rendelkezik az autotróf széndioxid fixációs anyagcsere utak valamelyikével. Amelyek erre nem képesek, heterotrófok lesznek.

Akár autotróf egy szervezet, akár heterotróf a felépítő anyagcsere 13 kulcsvegyületét (szénvázát) elő kell tudnia állítani, hogy majd ezekből a sejtanyagokat felépíthesse. A 13 vegyület: szedoheptulóz-7-P, glukóz-6-P, fruktóz-6-P, pentóz-5-P, eritróz-4-P, dihidroxiaceton-P, glicerinsav-3-P, foszfoenol-piruvát, oxálacetát, α-ketoglutarát, szukcinil-CoA, piruvát, acetil-CoA. Az ezekre épülő lényeges bioszintetikus utakat csak felsoroljuk:

1. Szedoheptulóz-7-P → lipopoliszacharid alkatrészek (pl. 2-keto-3-dezoxioktoncuát).

2. Glukóz-6-P → cukor nukleotidok (pl. uridin difoszfoglukóz), murein bioszintézis, energiatároló poliszacharidok.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

3. Fruktóz -6-P → amino cukrok felépítése.

4. Pentóz-5-P → ribonukleotid és dezoxiribonukleotidok bioszintézise, vitaminok és kofaktorok (riboflavin, nikotinamid koenzimek stb.).

5. Eritróz-4-P → a foszfoenol piruváttal együtt az aromás aminosavak bioszintézise, kinon bioszintézis stb.

6. Dihidroxiaceton-P → foszfolipidek, nikotinamid koenzimek.

7. Glicerinsav-3-P → a szerin aminosav család felépítése.

8. Foszfoenol-piruvát → az eritróz-4-P-tal együtt az aromás aminosavak felépítése és lipopoliszacharid felépítés stb.

9. Oxálacetát → az aszparaginsav aminosav család felépítése.

10. α-ketoglutarát → a glutamát aminosav család felépítése.

11. Szukcinil-CoA → a citrát köri intermedierek képzéséhez szükséges.

12. Piruvát → a piruvát aminosav család felépítése.

13. Acetil-CoA → zsírsavszintézis, murein bioszintézis.

6.5. Baktériumok több „üzemmódban”

A baktériumoknak csak egy része obligát szervezet, vagyis kötelezően csak egy katabolikus, vagy anabolikus anyagcseretípust folytat. Az *Escherichia coli* ugyan obligát kemoorganotróf heterotróf anyagcseréjű, azonban energiatermelését tekintve lehet fermentáló (vegyes savas erjedés glukózból; lásd 8.1.1. fejezet), bár elsősorban légző. Ha légzését nézzük, akkor mind aerob, mind pedig anaerob respirációra képes. A **6.5/1. táblázat**ban néhány jellemző légzési redox pár változatát és az azokhoz köthető szabadenergia változást mutatjuk be. Vagyis az *E. coli* nem obligát légző. Megjegyezzük, hogy a különböző elektron donorok, ill. elektron akceptorok az elektron transzport lánc megfelelő redoxpotenciálú szintjein és természetesen a membrán ennek megfelelő oldalán csatlakoznak.

6.5/1. táblázat. Az *Escherichia coli* néhány jellemző légzési redox pár változata

Akceptor	**Donor**	**$\Delta G^{0'}$ (kJM^{-1})**
O_2 / H_2O	NAD^+ / NADH + H^+	-220
NO_3^- / NO_2^-	CO_2 + H_2O / formiát	-167
NO_3^- / NO_2^-	NAD^+ / NADH + H^+	-145
NO_3^- / NO_2^-	glicerinaldehid / glicerinsav-3-P	-120
DMS / DMSO	NAD^+ / NADH + H^+	-92
TMA / TMAO	NAD^+ / NADH + H^+	-86
szukcinát / fumarát	NAD^+ / NADH + H^+	-68

DMS: dimetil-szulfid; DMSO: dimetil-szulfoxid; TMA: trimetilamin; TMAO: trimetilamin-N-oxid

Vannak azután olyan mikroorganizmusok is, amelyek ennél is változatosabb energia termelésre képesek. Egyes bíbor nemkén baktériumok képesek fotolitotróf, fotoorganotróf, kemoorganotróf légző és fermentáló anyagcserére is. Hozzátehetjük még, hogy ekkor nemcsak az ATP előállítás módjában, de a redukáló erő forrását illetően is váltanak, sőt még az autotróf, ill. heterotróf anabolizmusba is átkapcsolnak. Az olyan szervezeteket, amelyek energiatermelő, redox állapotot meghatározó anyagcseréjük, ill. szénforrás tekintetében több változatot is végezhetnek **mixotróf**nak nevezzük. Természetesen a váltás a környezeti feltételek függvényében mindig az optimális energiatermelésnek megfelelve történik. Az előbb már említett bíbor nemkén baktériumnál maradva, szulfid ionokban gazdag élőhelyen fény jelenlétében fotolitoautotróf anyagcserét folytat. Ha nincs fény, akkor a kemoorganotróf légzés az energetikailag hasznosabb, míg a legkevesebb energiát a fermentációval nyeri.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Vannak a mixotrófiának azonban érdekesebb esetei. Az obligát metilotróf szervezetek pl. egyben obligát mixotrófok is, hiszen hiába kemoorganotróf légző szervezetek, szénforrásként széndioxidot hasznosítanak obligát módon. Vagyis kemoorganoautotróf az anyagcseréjük. Még ennél is érdekesebb néhány fototróf élettani csoport esete (**6.3/1. ábra**), így elsősorban is a fény hajtotta protonpumpával rendelkező fototrófok. Ezek ugyanis alapvetően kemoorganotróf légző anyagcseréjű szervezetek, amelyek fototróf ATP termelésükkel többlet energiát állíthatnak elő. Ezzel hozzájárulnak a sejt ATP/NADH+H^+ arányának beállításához. Hasonlóan fotoheterotrófok a heliobaktériumok is, bár ezek ATP-t fotofoszforilációval állítanak elő. Az utóbbi évek szisztematikus kutatása egyre több kemoorganotróf baktérium nemzetségben fedezi fel a fototróf ATP termelés képességét.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

7. fejezet - Alapvető szervesanyag felépítési és lebontási folyamatok a prokariótákban

7.1. Anabolikus folyamatok (Borsodi Andrea, Tóth Erika)

7.1.1. Autotróf szén-dioxid fixációs mechanizmusok

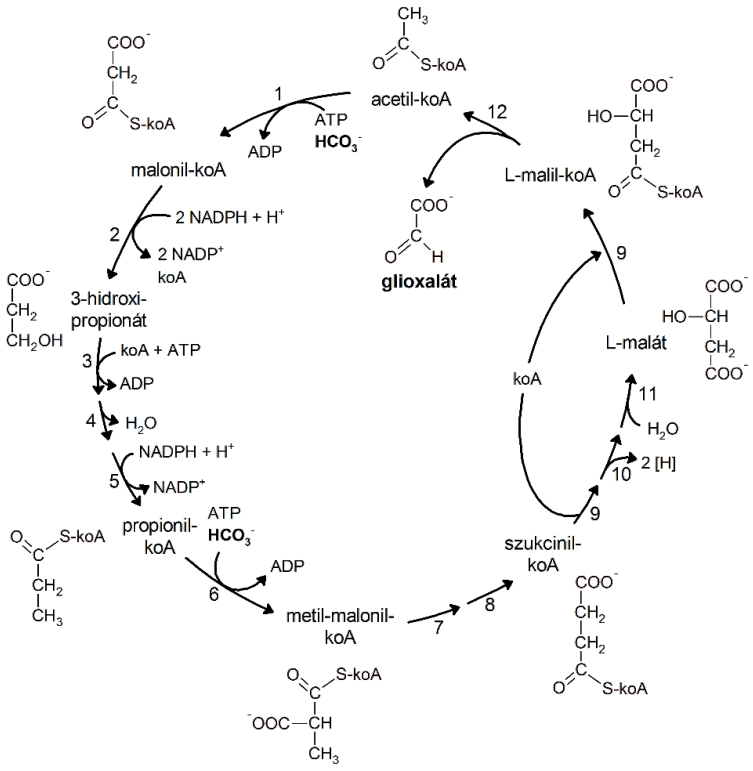
Autotróf szén-dioxid fixáció során az oxidált állapotú szén-dioxid molekulák a baktériumsejtekben különféle mechanizmusok révén redukálódnak, majd a sejt szerves anyagaként asszimilálódnak. Számos prokarióta szervezet képes autotróf anyagcserére, beleértve a legtöbb fotolitotróf és kemolitotróf szervezetet.

7.1.1.1. Hidroxi-propionát út

A zöld nem kén baktériumok (pl. a *Chloroflexus*) H_2 vagy H_2S elektrondonorokkal litoautotróf növekedésre is képesek. A szén-dioxidot ezek az anoxikus fotoszintetizáló szervezetek a hidroxi-propionát úton redukálják az alábbiak szerint:

$$2\ CO_2 + 2\ NADPH + H^+ + 3\ ATP \rightarrow C_2H_2O_3 + H_2O$$

A hidroxi-propionát úton 2 molekula szén-dioxid fixációja megy végbe (**7.1/1. ábra**). Ennek során először az acetil-koenzimA karboxilálódik és malonil-koenzimA keletkezik, amely több redukciós lépésen keresztül propionil-koenzimA-vá alakul. Ezt követően a propionil-koenzimA karboxilációja metil-malonil-koenzimA képződését eredményezi. A metil-malonil-koenzimA további átalakulásakor egyrészt regenerálódik a szén-dioxid akceptoraként szolgáló acetil-koenzimA, másrészt a sejt szerves anyagainak kiinduló vegyületeként glioxalát keletkezik.



XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

7.1/1. ábra. A hidroxi-propionát úton végbemenő autotróf szén-dioxid fixáció folyamata

(A folyamat egyes lépéseiben résztvevő enzimek: 1, acetil-koA-karboxiláz; 2, malonil-koA-reduktáz; 3, 3-hidroxi-propionát-koA-szintetáz; 4, 3-hidroxi-propionát-koA-dehidratáz; 5, akriloil-koA-reduktáz; 6, propionil-koA-karboxiláz; 7, metilmalonil-koA-epimeráz; 8, metilmalonil-koA-mutáz; 9, szukcinil-koA:L-malát-koA-transzferáz; 10, szukcinát-dehidrogenáz; 11, fumarát-hidratáz; 12, L-malil-koA-liáz)

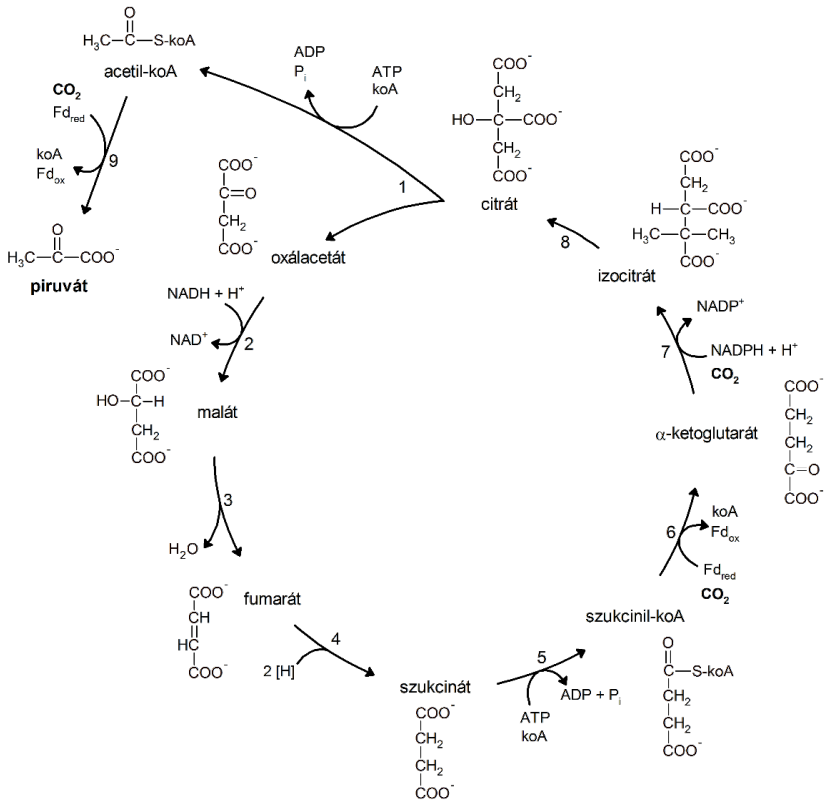
A hidroxi-propionát út feltehetően az egyik legősibb, ha nem a legősibb szén-dioxid fixációs mechanizmus, amit az is bizonyít, hogy nemcsak az evolúciós fejlődést tekintve legősibb anoxikus fotoszintetizáló baktériumokra, hanem a prokarióták filogenetikai törzsfáján ugyancsak korai leágazást képviselő *Metallosphaera*, *Acidianus* és *Sulfolobus* (Archaea) nemzetségekre is ez jellemző.

7.1.1.2. Reduktív citrát-ciklus

A zöld kénbaktériumok (pl. a *Chlorobium*) a szén-dioxid megkötését a reduktív citrát-ciklus (más néven Arnon-Buchanan ciklus) segítségével végzik (**7.1/2. ábra**). Régebben ezt a folyamatot, kizárólag a fotoszintetizáló zöld kénbaktériumokra jellemző anyagcsere útként tartották számon. Ma már egyre több olyan nem fototróf prokariótát ismerünk, amelyik szintén ezt az anabolikus anyagcsere utat használja szerves szénvegyületei előállításához. Közéjük sorolhatók például a hipertermofil *Thermoproteus* és *Sulfolobus* (Crenarchaeota), valamint az *Aquifex* (Bacteria) nemzetségek, továbbá a kemolitotróf kénoxidáló anyagcserét folytató *Thiomicrospira* nemzetség képviselői.

A reduktív citrát-ciklus során 3 molekula szén-dioxid fixációja 1 molekula glicerinaldehid-3-foszfát képződését eredményezi az alábbiak szerint:

$$3\ CO_2 + 12\ H + 5\ ATP \rightarrow C_3H_6O_3PO_3^{2-} + 3\ H_2O$$



7.1/2. ábra. A reduktív citrát-ciklus révén végbemenő autotróf szén-dioxid fixáció folyamata

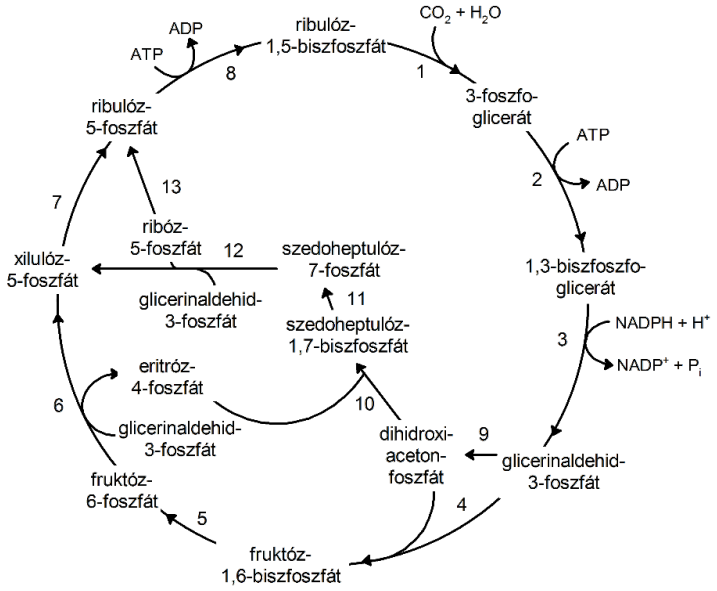
(A folyamat egyes lépéseiben résztvevő enzimek: 1, ATP-citrát-liáz; 2, malát-dehidrogenáz; 3, fumarát-hidratáz; 4, fumarát-reduktáz; 5, szukcinil-koA-szintetáz; 6, α-ketoglutarát-ferredoxin-oxidoreduktáz; 7, izocitrát-dehidrogenáz; 8, akonitáz-hidratáz; 9, piruvát-ferredoxin-oxidoreduktáz)

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A reduktív citrát-ciklusban a 3 közül 1 szén-dioxid molekula fixálása az α-ketoglutársav izocitromsav átalakulás során történik, míg a másik 2 szén-dioxid molekula fixálása a NADH-nál negatívabb redoxpotenciálú redukált (-0,4 V) ferredoxin jelenlétét igénylő enzimkatalizált lépésekben megy végbe. Az egyik ilyen reakció során a szukcinil-koenzimA alakul α-ketoglutársavvá, míg a másikban az acetil-koenzimA piruváttá. Az ezekhez a reakciókhoz szükséges elektrondonorként szolgáló redukált ferredoxin a zöld kénbaktériumok fotoszintetikus anyagcseréjének fényszakaszában keletkezik. A reduktív citrát-ciklus legtöbb lépésében többnyire ugyanazok az enzimek vesznek részt, mint amelyek a normál citrát-ciklusban. Kivételt képez ez alól pl. a citrát-liáz enzim, mely csak a reduktív ciklusra jellemző, és a citromsavnak oxálecetsav és acetil-koenzimA képződésével járó, energiaigényes hasítási lépését katalizálja.

7.1.1.3. Calvin-ciklus

A természetben a Calvin-ciklus a legszélesebb körben elterjedt autotróf szén-dioxid fixációs mechanizmus (**7.1/3. ábra**). A folyamatot Melvin Calvin (1911-1997) amerikai vegyészről nevezték el, akinek ezt a munkatársaival (A. Bensonnal és J. Basshammal) együtt végzett kutatását 1961-ben kémiai Nobel-díjjal ismerték el. A prokarióták közül Calvin-ciklus (más néven reduktív pentóz-foszfát-ciklus) segítségével a bíbor baktériumok, a cianobaktériumok, az aerob kemolitotróf baktériumok és egyes ősbaktériumok képesek a szén-dioxid megkötésére.



7.1/3. ábra. A Calvin-ciklus révén végbemenő autotróf szén-dioxid fixáció folyamata

(A folyamat egyes lépéseiben résztvevő enzimek: 1, ribulóz-1,5-biszfoszfát-karboxiláz-oxigenáz; 2, foszfo-glicerokináz; 3, glicerinaldehid-3-foszfát-dehidrogenáz; 4, fruktóz-biszfoszfát-aldoláz; 5, fruktóz-1,6-biszfoszfatáz; 6, transzketoláz; 7, ribulóz-5-foszfát-epimeráz; 8, foszfo-ribulokináz; 9, trióz-foszfát-izomeráz; 10, transzaldoláz; 11, szedoheptulóz-1,7-biszfoszfatáz; 12, transzketoláz; 13, foszfo-riboizomeráz)

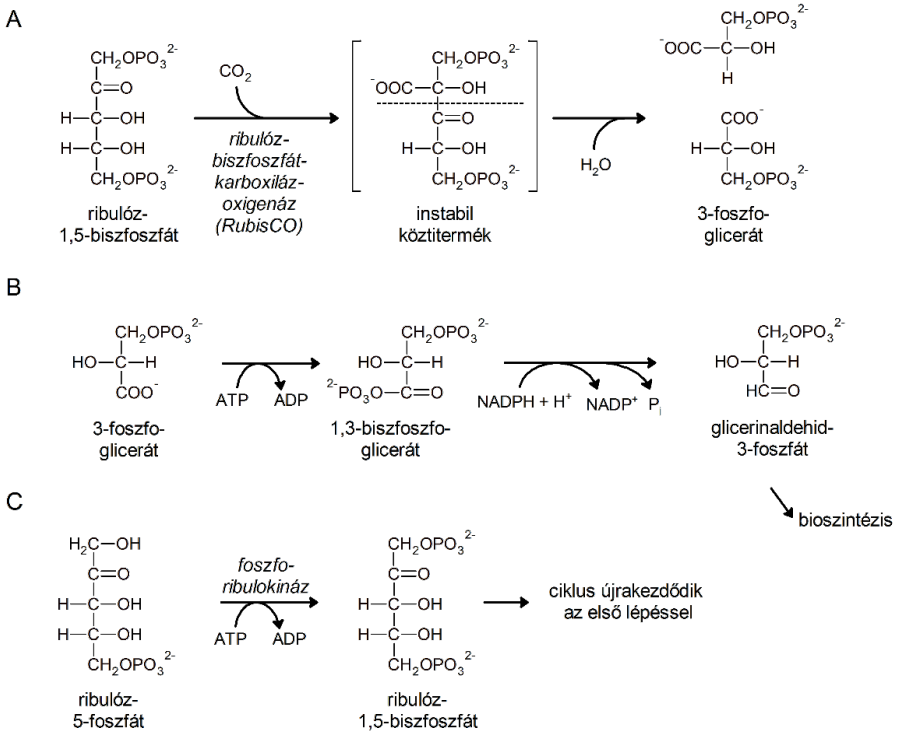
A Calvin-ciklus révén szén-dioxid fixációra képes autotróf prokarióták közül számos képez sejtjének belsejében karboxiszómának nevezett sokszögletű zárványokat. Ezeket a körülbelül 100 nm átmérőjű intracelluláris képződményeket egy vékony fehérjeburok határolja. Egy-egy karboxiszóma belsejében mintegy 250 kristályos szerkezetű ribulóz-1,5-biszfoszfát-karboxiláz-oxigenáz (röviden RuBisCO) enzim található. A karboxiszóma a baktériumsejtben egyfajta szén-dioxid koncentráló feladatot lát el, hogy az könnyebben hozzáférhetővé legyen a RuBisCO számára. A szervetlen szén felvétele a baktériumsejtbe általában bikarbonát (HCO_3^-) formájában történik, de a karboxiszómába már szén-dioxid formájában lép be a karbon-anhidráz enzim közreműködésével. Így a karboxiszóma belsejében a RuBisCO enzim szubsztrátjaként a szén-dioxid molekula vesz részt a Calvin-ciklus első, karboxilációs lépésében. A karboxiszóma révén a sejt egyúttal korlátozza az oxigénnek, az enzim másik szubsztrátjának a hozzáférését a RuBisCO számára. A baktériumsejt ily módon biztosítja, hogy a RuBisCO enzim a ribulóz-1,5-biszfoszfát molekulának a kevesebb energiát és redukálóképességet igénylő karboxilálását, ne pedig oxidálását katalizálja.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A Calvin-ciklus működéséhez a szén-dioxidon kívül redukáló erőre ($NADPH+H^{+)}$, energiára (ATP) és számos enzimre van szükség, melyek közül a RuBisCO és a foszforibulokináz a folyamat kulcsenzimei. A Calvin-ciklust általában 6 molekula szén-dioxidnak a megkötésével és 1 molekula fruktóz-6-foszfátnak a képződésével összegezzük az alábbiak szerint:

$$6\ CO_2 + 12\ NADPH + H^+ + 18\ ATP \rightarrow C_6H_{12}O_6(PO_3H_2) + 12\ NADP^+ + 18\ ADP + 17\ P_i$$

A Calvin-ciklus három szakaszra osztható (**7.1/4A-C. ábrák**): karboxilációra (A), redukcióra (B) és regenerációra (C).



7.1/4A-C. ábra. A Calvin-ciklus révén végbemenő autotróf szén-dioxid fixáció folyamatának legfontosabb lépései

A karboxilációs szakaszban (**7.1/4A. ábra**) a RuBisCO enzim segítségével a ribulóz-1,5-biszfoszfátból és a szén-dioxidból egy instabil köztiterméken keresztül 2 molekula 3-foszfoglicerinsav keletkezik. Az ezt követő redukciós szakaszban (**7.1/4B. ábra**) a 3-foszfoglicerinsavból először ATP felhasználásával glicerinsav-1,3-biszfoszfát, majd NAD(P)H $+H^+$ segítségével glicerinaldehid-3-foszfát jön létre. A ciklus második szakaszának lépéseit a foszfoglicerokináz és a glicerinaldehid-3-foszfát-dehidrogenáz enzimek katalizálják. A ciklus legnagyobb részét kitevő harmadik szakaszban számos (3-7 szénatomos köztitermék képződésével járó) reakciólépést követően végül a szén-dioxid molekula akceptora, a ribulóz-1,5-biszfoszfát regenerálódik. Az utolsó regenerációs lépés energiaigényes (**7.1/4C. ábra**), a ribulóz-5-foszfát foszforilását ATP terhére a foszforibulokináz enzim katalizálja.

7.1.1.4. Acetil-koenzimA reakcióút

Az acetil-koenzimA (más néven Wood-Ljungdahl) útvonal az obligát anaerob anyagcserét folytató prokariótákban terjedt el széles körben, és egyaránt szolgál az acetátnak szén-dioxiddá történő (katabolikus) oxidálására és a szén-dioxidnak acetáttá történő (anabolikus) redukciójára. Az előbbi folyamat például az acetotróf metanogénekre (pl. *Methanosarcina*, *Methanosaeta*) és bizonyos szulfátredukáló baktériumokra, míg az utóbbi az autotróf növekedésre képes (pl. hidrogént és szén-dioxidot hasznosító) metanogénekre és acetogénekre, valamint szulfátredukálókra jellemző.

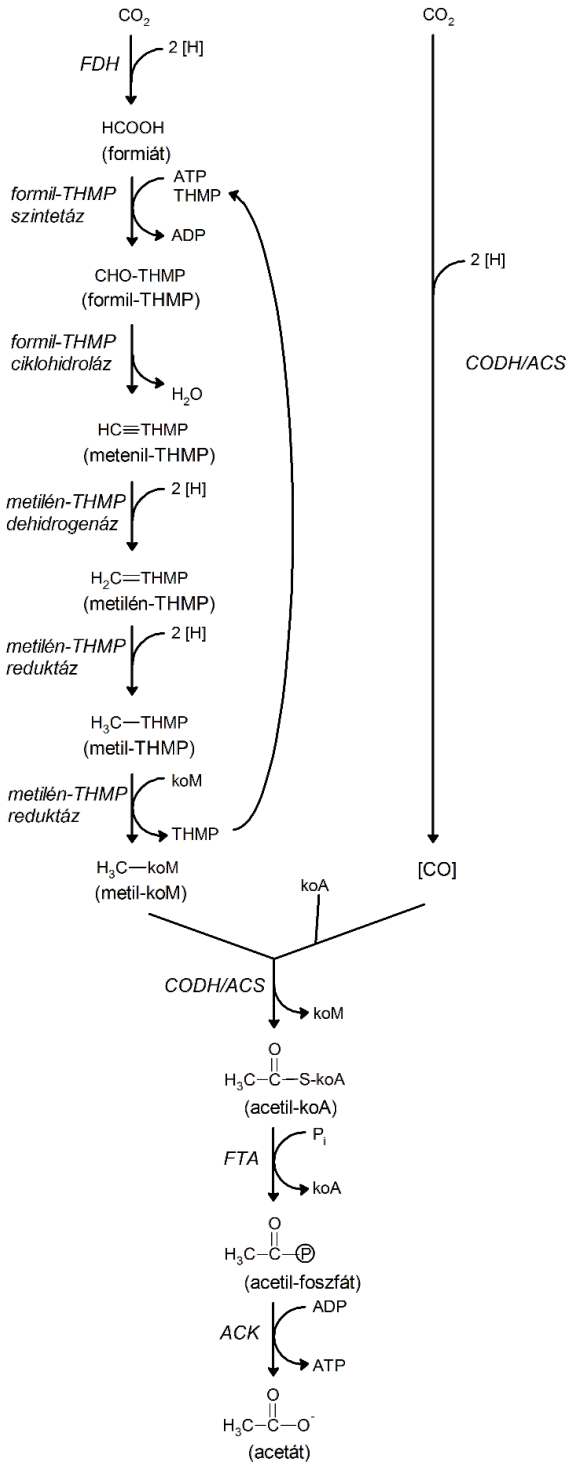
XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Az acetil-koenzimA útvonal a korábban ismertetett ciklikus autotróf szén-dioxid fixációs útvonalaktól (hidroxi-propionát út, reduktív citrát-ciklus, Calvin-ciklus) eltérően lineáris folyamat (**7.1/5. ábra**), benne 2 molekula szén-dioxid az alábbiak szerint acetáttá redukálódik:

$$4\ H_2 + H^+ + 2\ HCO_3^- \rightarrow CH_3COO^- + 4\ H_2O$$

Az acetil-koenzimA útvonal kulcsenzime a Ni-, Zn- és Fe-kofaktorokat tartalmazó szén-monoxid-dehidrogenáz (újabb nevén acetil-koenzimA-szintáz) enzim, mely többek között az egyik szén-dioxid molekulának az acetát karbonil-csoportjává történő redukcióját is katalizálja. A másik molekula szén-dioxid egy az előbbitől független, három lépéses reakció során redukálódik az acetát metil-csoportjává. A formiát-dehidrogenáz enzim által katalizált első redukciós lépést követően, a formiát, gyakran mint szabad köztitermék jelenik meg. A következő energiaigényes lépésben a formil-csoport egy C1-szállítóra kerül, majd a vízkilépéssel keletkező metenil-csoport metilén-csoporton keresztül metil-csoporttá redukálódik. A metil-csoportot egy metil-transzferáz enzim adja át az acetil-koenzimA-szintáz enzim korrinoid-kofaktorára. A C1-szállítók és a redukciós lépésekhez szükséges elektrondonorok a reduktív acetil-koenzimA utat használó különféle prokarióta szervezetekben eltérőek. Az acetogén baktériumokban a metil-csoport kialakulásához egy tetrahidrofolát tartalmú koenzim szükséges. Az autotróf anyacserét folytató metanogén ősbaktériumokból hiányzik a tetrahidrofoláthoz kapcsolódó reakciósor. Ehelyett a metil-csoport vagy a metanogenezis katabolikus lépései során jön létre, vagy mint közvetlen elektrondonor hasznosul a baktériumsejtben. (A folyamat részletes leírása a 8.1.2. fejezetben található.) Ezt követően a metil-csoport is az acetil-koenzimA-szintáz enzimhez kapcsolódik (a Ni-tartalmú kofaktoron keresztül), és egyesül az enzim Fe-kofaktorához kötődő karbonil-csoporttal. Az acetil-koenzimA képződésekor a sejtmembrán két oldala között Na^+ mozgató erő jön létre, ami ATP szintézisét teszi lehetővé. Egy további ATP szintézisére is lehetőség nyílik az acetil-koenzimA acetát átalakulás során.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



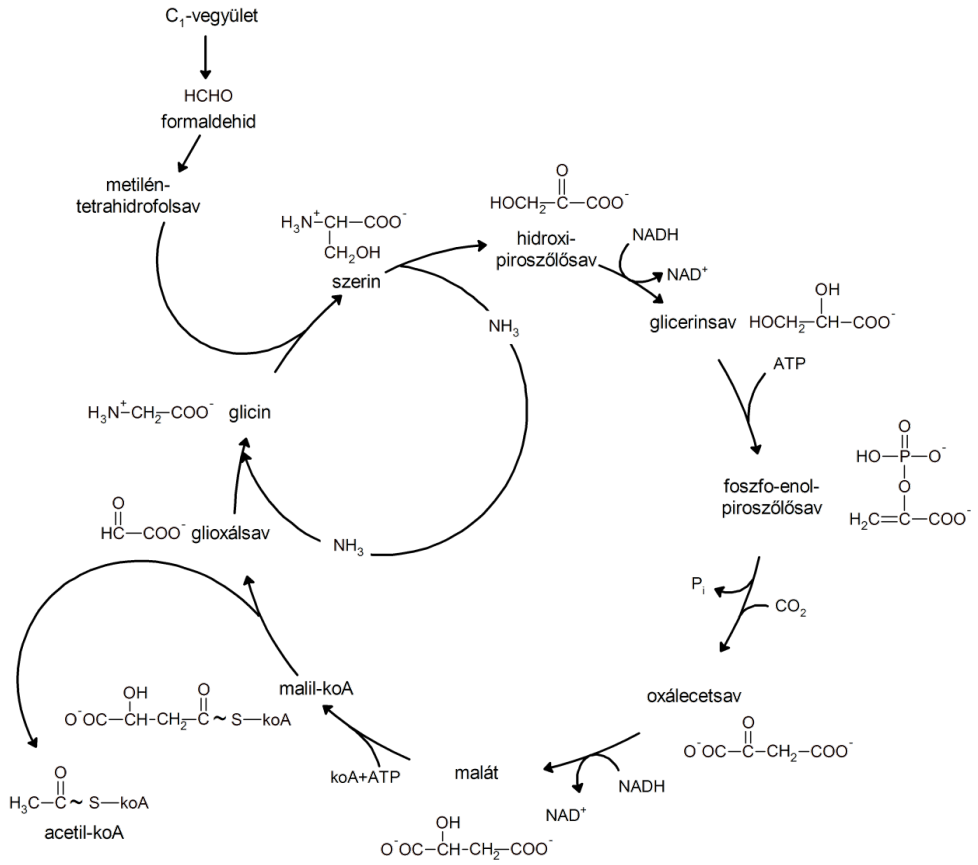
7.1/5. ábra. Az acetil-koenzimA úton végbemenő autotróf szén-dioxid fixáció folyamata

(THMP, tetrahidrometanoptrein; *FDH*, formiát-dehidrogenáz; *CODH*, szén-monoxid-dehidrogenáz; *ACS*, acetil-koA-szintáz; *FTA*, foszfo-transzacetiláz; *ACK*, acetát-kináz)

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

7.1.2. Metilotróf baktériumok szervesanyag előállítása

Az aerob metilotróf baktériumokban három útvonalat ismerünk a szénvegyületek beépítésére. Ezek közül kettő a szenet a formaldehid szintjén asszimilálja (a szerin útvonalon és a ribulóz monofoszfát útvonalon **7.1/6. ábra**), és néhány baktérium ugyanerre a Calvin ciklust használja, amellyel szén-dioxidot köt. A szén asszimiláció szerin útvonalát metilotróf baktériumoknál a **7.1/6. ábra** mutatja be.

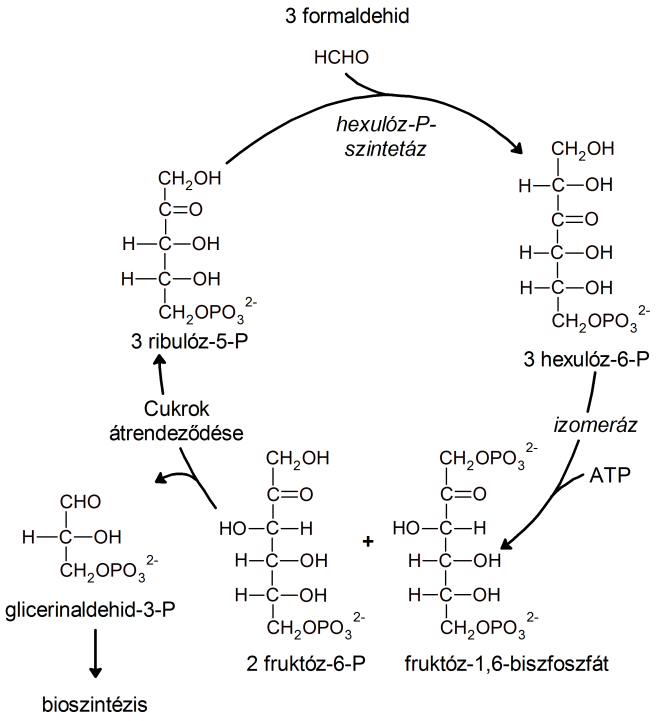


7.1/6. ábra. A szén-dioxid fixáció szerin-útvonala metilotróf baktériumokban

Ezen az útvonalon először a metilén tetrahidrofolát és a glicin egy molekula szerint képez, majd ez a három szénatomos termék több transzformációs lépésben foszfo-enolpiruváttá (PEP) alakul, amely karboxilálódva malátot képez. Ez a négy szénatomos termék ezután két 2-szénatomos termékre hasad, amelyek egyike visszaalakul glicinné. A legtöbb szervezetnél, amely a szerin útvonalat használja nem ismert, pontosan hogyan alakul át a malil-CoA glioxaláttá: normál körülmények között ezt az izocitrát liáz enzim végzi, azonban ezt az enzimet csupán néhány metilotróf baktériumból sikerült eddig kimutatni.

A ribulóz-monofoszfát útvonalat az **7.1/7. ábra** mutatja be.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



7.1/7. ábra. A szén-dioxid fixáció ribulóz-monofoszfát (RuMP) útvonala metilotróf baktériumokban

Ebben az esetben a formaldehid egy akceptor molekulára (ribulóz-monofoszfát) kerül hexulóz foszfát szintáz enzim közreműködésével és egy hexulóz foszfát képződik. Ez a 6-szénatomos molekula foszfohexulóz izomeráz enzim segítségével fruktóz-6 foszfáttá alakul. Az ezt követő konverziós lépések regenerálják az 5-szénatomos akceptor molekulát. Így összesen három formaldehid szükséges egy 3-szénatomos egyszerű vegyület létrejöttéhez.

7.1.3. Nitrogén fixáció

A biológiai nitrogén fixáció a nitrogén körforgalom egyik legfontosabb folyamata, hiszen az egész földi bioszféra nitrogén szükségletének ez az egyik fő forrása. Becslések szerint évente körülbelül 2,2 x 10^{11} kg (a terresztrikus ökoszisztémákban 1,4 x 10^{11} kg, míg a tengeri ökoszisztémákban 0,8 x 10^{11} kg) nitrogén biológiai fixációjára kerül sor.

A légköri nitrogéngáz megkötésére kizárólag prokarióta szervezetek (Bacteria és Archaea) képesek, melyek lehetnek szabadon élő vagy növényekkel asszociált (szimbionta) mikroorganizmusok. A szimbionta kapcsolatban élő nitrogénfixáló szervezetek közül a pillangós virágú növényekkel gyökérgümő kialakítására képes baktériumok a legismertebbek, melyek az Alphaproteobacteria osztály két leszármazási ágán (az egyikben a *Bradyrhizobium* és az *Azorhizobium*, a másikban a *Rhizobium*, a *Sinorhizobium* és a *Mesorhizobium* nemzetségek), és a Betaproteobacteria osztály *Burkholderia* és *Ralstonia* nemzetségében találhatók. A *Frankia* nemzetség (Actinobacteria) képviselői különféle kétszikű növényekkel képesek szimbionta kapcsolat kialakítására. A Nostocaceae családba tartozó fonalas cianobaktériumok egyes becslések szerint 150 különféle növényfajjal, beleértve a cikászféléket, az *Azolla* vízipáfrányt, vagy a kétszikű *Gunnera*-t, képeznek asszociatív szimbiózist. Egyes nitrogén fixáló baktériumok (pl. az *Azospirillum* vagy a *Herbaspirillum* fajok) lazább, ún. asszociatív szimbiózist képeznek különféle gazdanövényekkel (pl. rizzsel, búzával, cukornáddal). Bár ezek a baktériumok is jelentősen hozzájárulnak a gazdanövény nitrogén ellátásához, nitrogénfixációs aktivitásuk elmarad a szimbionta diaztotróf szervezetekétől.

Az általános vélekedés szerint a nitrogénfixálókkal kialakított interakció az állatok körében kevésbé jelentős, mint a növényeknél, ami azzal magyarázható, hogy az állatok csak korlátozott mennyiségben képesek a nitrogénfixáció elsődleges termékének, az ammóniának a hasznosítására. Az ammónia ugyanis a legtöbb állat esetében potenciálisan toxikus anyagcsere végtermék. Ennek ellenére nitrogénkötő baktériumok előfordulnak számos állat normál bélmikrobiótájában, de abundanciájuk általában kicsi, és jelentőségük a gazdaszervezet szempontjából

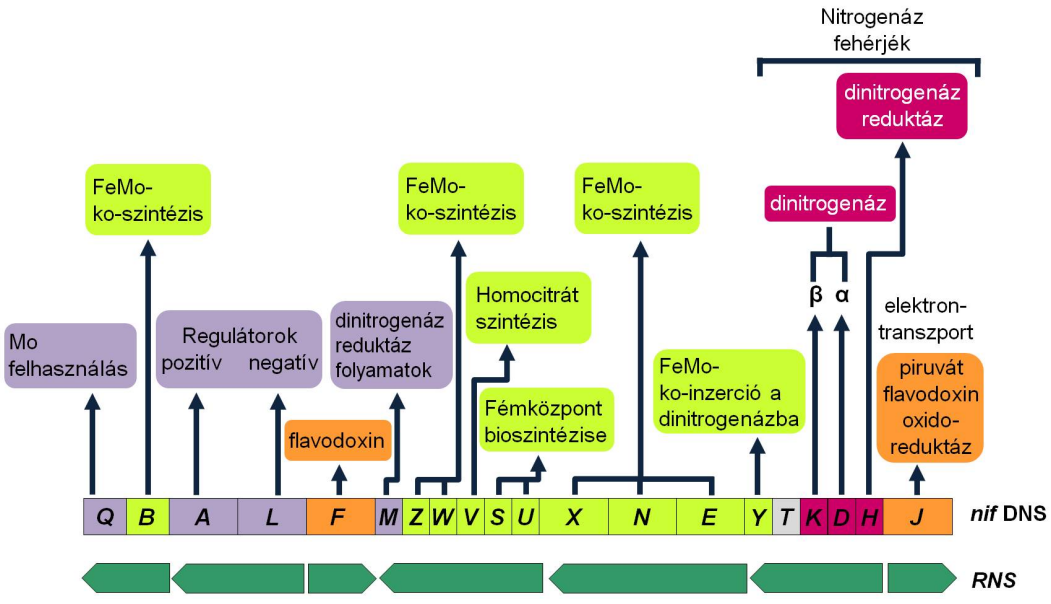
XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

elhanyagolható. Kivételt képeznek ez alól a nitrogénben szegény fakorhadékot fogyasztó állatok (pl. bizonyos termeszek és a gyászbogár lárvák), melyek nitrogén szükségletük kielégítésére szimbionta kapcsolatot hoznak létre nitrogénfixáló baktériumokkal.

Bár a nitrogénfixációhoz szükséges *nif* struktúrgének meglehetősen konzervatívok, a nitrogénfixációra képes prokarióták taxonómiai, filogenetikai és anyagcsere szempontból is meglehetősen változatosak. Közülük egyesek különleges környezetekben élő, ún. extremofil szervezetek. Nitrogénfixációt kimutattak már 0°C alatti hőmérsékleten és a víz forráspontjának közelében 92°C-on csakúgy, mint pH 2 és pH 10 értékeken, ami arra utal, hogy a nitrogénfixáló baktériumok a környezeti tényezők széles skálájához képesek alkalmazkodni.

Az elemi nitrogénnek ammóniává történő redukcióját a nitrogenáz enzimkomplex katalizálja. A folyamat során protonoknak hidrogénné történő redukciója is végbemegy, de a nitrogenáz enzimkomplex más kettős vagy hármas kötést tartalmazó vegyület (pl. az acetilén, vagy a cianid) redukálására is képes. A nitrogénfixációra képes prokariótákban négyféle nitrogenáz ismert, amiből három egymáshoz hasonló (Mo, V és Fe tartalmú nitrogenáz), míg a *Streptomyces thermoautotrophicus* baktériumfajban egy különleges nitrogenáz található. Valamennyi diazotrófban (nitrogénfixálóban) molibdén tartalmú nitrogenáz fordul elő vagy kizárólagosan (*Klebsiella* és *Rhizobium*), vagy más alternatív nitrogenázokkal együtt (pl. az *Azotobacter chroococcum* Mo és V tartalmú nitrogenázokkal, a *Rhodobacter capsulatus* Mo és Fe tartalmú nitrogenázokkal, az *Azotobacter vinelandii* mindhárom enzimmel rendelkezik). A három hasonló szerkezetű nitrogenáz enzimkomplex feltehetően közös őstől származik, és két metalloproteinből (a MoFe, VFe vagy FeFe tartalmú dinitrogenázból és a Fe tartalmú dinitrogenáz-reduktázból) áll.

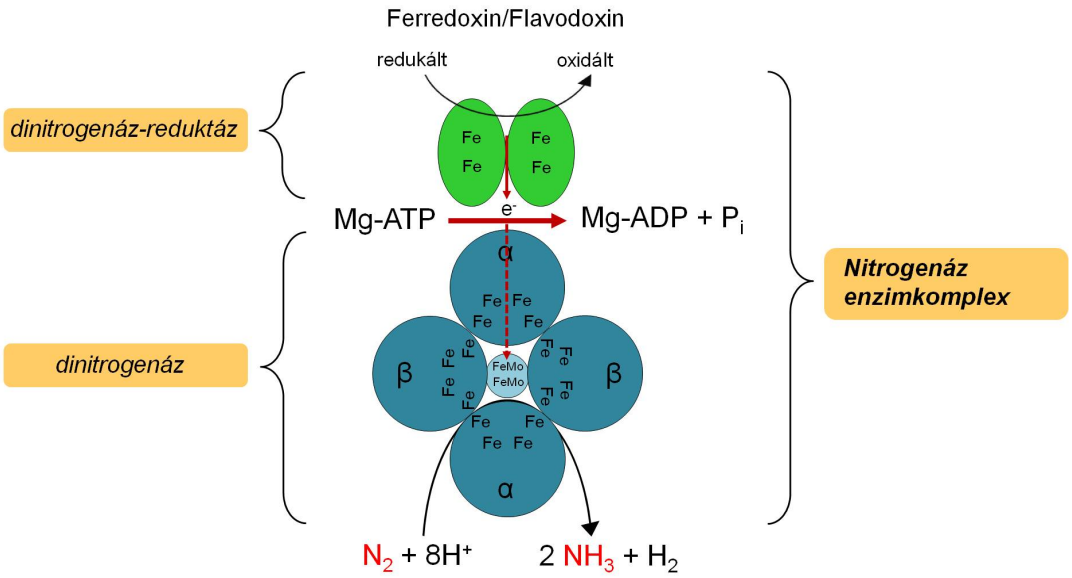
A molibdént tartalmazó nitrogenáz enzim és kofaktorainak bioszintézise, az elektronszállítás és a szabályozás több mint 20 *nif* gén bevonásával történik (**7.1/8. ábra**). A *nifD* és *nifK* gének által kódolt, $\alpha_2\beta_2$ tetramer szerkezetű dinitrogenáz két pár szokatlan és egyedülálló fémtartalmú központot tartalmaz, a MoFe-kofaktort ($Mo_1Fe_7S_9$ és homocitrát) és a P klasztert (Fe_8S_7), vagyis mindegyik tetramerben 2 Mo, 30 Fe és 32 S atom található. A *nifH* gén által kódolt dinitrogenáz-reduktáz homodimer szerkezetű, központjában 4 Fe és 4 S atommal. A dinitrogenáz-reduktáz mindegyik alegységében található egy-egy Mg-ATP-kötő hely is.



7.1/8. ábra. A *Klebsiella pneumoniae* nif regulonjának felépítése

A dinitrogenáz enzim tartalmazza a N_2 redukció katalitikus helyét, míg a dinitrogenáz-reduktáz az elektrondonor a dinitrogenáz számára (**7.1/9. ábra**).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



7.1/9. ábra. A nitrogenáz enzimkomplex szerkezete

A dinitrogenáz-reduktáz enzimre ezen kívül a dinitrogenáz enzim szintézise során is szükség van. A két enzimfehérje (MoFe és Fe protein) a nitrogén fixáció során komplexet képez. A katalitikus események sorozata két egymáshoz kapcsolódó ciklust foglal magába. A dinitrogenáz-reduktáz ciklusa az enzimkomplex kialakulását, a Fe proteinről a MoFe proteinre történő elektronszállítást, a Mg-ATP hidrolízist és az oxidált dinitrogenáz-reduktáznak a fiziológiás elektrondonorról (ferredoxinról vagy flavodoxinról) történő visszaredukálását, míg a dinitrogenáz ciklusa a szubsztrát redukciós lépéseket foglalja magába.

A nitrogén redukciójához szükséges elektronok rendszerint közvetlenül a flavodoxinról vagy a ferredoxinról kerülnek a dinitrogenáz-reduktázra. Ezeknek a kis redoxpotenciálú nem hem típusú Fe-S fehérjéknek a redukálását az adott prokarióta szervezet anyagcseréjétől függően biztosíthatja például a piruvát oxidatív dekarboxilációja acetil-koenzimA-vá. A dinitrogenáz-reduktáz enzim oxidációs-redukciós ciklusa során minden egyes elektron felvételekor 2 molekula Mg-ATP-t is megköt. A Mg-ATP-nek a dinitrogenáz-reduktázhoz való kötődése az enzim konformáció változását és redoxpotenciál értékének (-280 mV-ról -400 mV-ra) csökkenését eredményezi. Ez teszi lehetővé a dinitrogenáz-reduktáznak a dinitrogenázzal való kapcsolódását, majd ezt követően az elektronoknak a dinitrogenáz-reduktázról a dinitrogenázra történő átadását az ATP hidrolízise közben. A dinitrogenáz-reduktáz eközben disszociál a dinitrogenázról, és oxidációs-redukciós ciklusa újra kezdődik. A nitrogén redukciója ammóniává a redukált dinitrogenáz enzim FeMo-kofaktorának közreműködésével történik, szabad köztitermékek keletkezése nélkül. Az elemi nitrogén redukciója során az elektronok és az ATP egy része protonoknak hidrogénné történő redukciójára használódik fel, így a nitrogén fixáció során az ammónia képződése mellett számolni kell a hidrogénnek, mint melléktermeknek a keletkezésével is.

Az alternatív nitrogenázok, melyek molibdén hiányos körülmények között szintetizálódnak, a Mo helyett kofaktorként vanádiumot (V) vagy vasat tartalmaznak. Az alternatív nitrogenázok egyfajta biztonsági rendszerként funkcionálnak, hiszen korlátozott molibdén ellátottság esetén is lehetővé teszik a baktériumok számára a nitrogénfixációt. Az alternatív nitrogenáz enzimekben az α és a β alegységek mellett egy δ alegység is megtalálható, $\alpha_2\beta_2\delta_2$ szerkezetet képezve.

A nitrogenáz enzimkomplex a molekuláris nitrogénen kívül egy sor másik a nitrogénhez hasonló méretű és konformációjú vegyület (pl. a hidrogén-cianid, a hidrogén-azid, a dinitrogén-oxid) redukcióját is képes katalizálni. Mindezek a reakciók a nitrogén redukciójához hasonlóan energiaigényes folyamatok, beleértve a dinitrogén-oxid nitrogenáz enzimmel történő redukcióját is. Ez utóbbi folyamat azonban eltér a denitrifikáció során a dinitrogenáz-reduktáz által katalizált energiaszerző folyamattól, ami acetilénnel gátolható. Az 1960-as évek végén fedezték fel a kutatók, hogy a nitrogenáz az acetilént (C_2H_2) is tudja redukálni etilénné (C_2H_4), ami az enzimpreparátumoktól kezdve egészen a talajmintákban lévő nitrogenáz aktivitás kimutatásáig olcsó és egyszerű gázkromatográfiás detektálásra ad lehetőséget.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A nitrogén fixáció meglehetősen energiaigényes, ezért az adott szervezet számára rendelkezésre álló energia és redukálóképesség hozzáférhetősége gyakran a folyamat korlátozó tényezői. A nitrogén fixáció szabályozó elemei közé tartozik még az oxigén, mivel a nitrogenáz enzimkomplex különlegesen érzékeny az oxigén jelenlétére, és csak anoxikus körülmények között vagy nagyon kicsi oxigén parciális nyomás mellett aktív.

Az *Azotobacter* fajok nitrogenáz enzimkomplexe a dinitrogenáz-reduktázon és a dinitrogenázon kívül egy harmadik, ún. Shethna (FeS II) proteint is tartalmaz, ami ún. konformációs védelmet biztosít az enzimkomplexnek az oxigén inaktivációjával szemben. A legtöbb szabadon élő diazotróf szervezet azonban nem rendelkezik az oxigénnel szembeni specifikus védelmi mechanizmussal. Ezek a baktériumok csak akkor képesek nitrogént kötni, ha környezetükben az oxigénszint a normál atmoszférikus értéknek kevesebb, mint egy-huszada (≤ 25 μM). Ilyen mikroaerofil növekedésre képes szervezetek közé tartoznak például az *Azospirillum*, az *Aquasprillum*, a *Magnetospirillum* és a *Pseudomonas* nemzetségek, továbbá a metanotrófok diazotróf képviselői, melyek gyakran kolonizálják különféle növények (pl. a rizs) rizoszféráját.

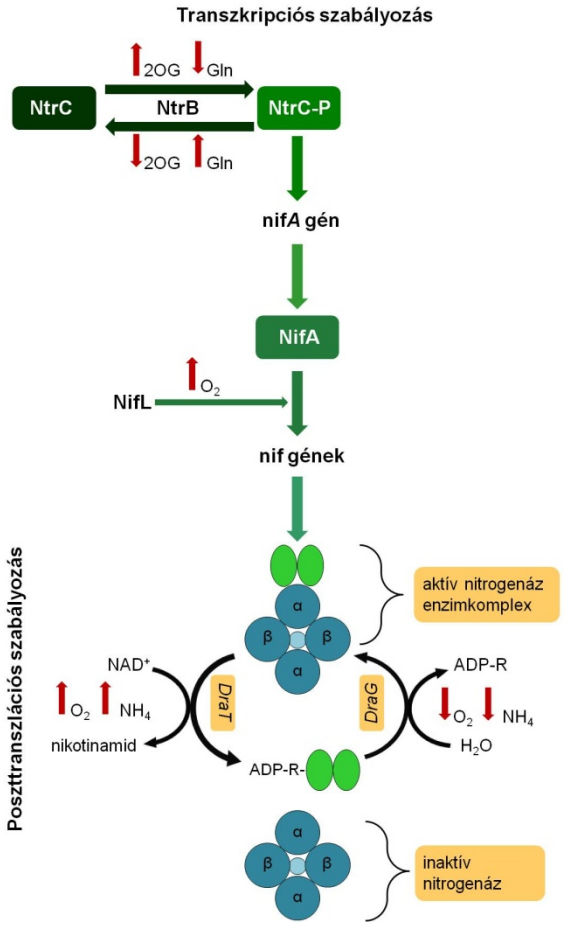
Egyes cianobaktériumok, mint például a fonalas *Anabaena* fajok általában minden 10. vagy 12. vegetatív sejtjük helyett egy heteroci(sz)tának nevezett, nitrogén fixációra specializált sejtet képeznek. Ezekből a sejtekből hiányzik a II. fotorendszer, így a heteroci(sz)tákban zajló fotoszintézis során nem keletkezik oxigén. Megvastagodott sejtfaluk pedig megakadályozza az oxigénnek a környezetből a sejtbe történő diffúzióját. Az *Anabaena* fajok vizes környezetekben szabadon élő és növény asszociált formában is fixálnak nitrogént. Az *Anabaenaazollae* például a békalencsepáfrány (*Azolla* spp.) levelében hoz létre szimbionta kapcsolatot, és nitrogénkötése révén nagymértékben hozzájárul a rizsföldek nitrogénellátásához. Más fonalas cianobaktériumok, mint például a *Trichodesmium* fajok nem képeznek heteroci(sz)tákat, de nitrogén fixációra képesek, mégpedig a telepeik belsejében lévő sejtekben, ahol nem folyik fotoszintézis. Az egysejtű *Gloeocapsa* fajok más stratégiát fejlesztettek ki, nappal fotoszintetizálnak, és éjjel fixálnak nitrogént.

A nitrogén fixáció folyamata az ammónia és az oxigén jelenlététől vagy hiányától függő, transzkripciós és poszttranszlációs szabályozás alatt áll (**7.1/10. ábra**). A szabadon élő nitrogénfixáló szervezetekben az ammónia jelenléte gátolja a *nif* gének átíródását. A szimbionta diazotrófok nitrogenáza rendszerint kevésbé érzékeny az ammónia jelenlétére, mert ez náluk nagyrészt a gazdanövény sejtjébe transzportálódik. A legtöbb nitrogénfixáló prokariótában a *nif* struktúrgének átírása a *nifLA* regulátorgének szabályozása alatt áll, de léteznek más szabályozási módok is (pl. a heteroci(sz)tás cianobaktériumokban). A *nifA* gén terméke (NifA) egy olyan transzkripciós aktivátor, ami valamennyi *nif* promoter expressziójához szükséges. A NifL egy flavoproteint tartalmazó negatív regulátor, amelyik oxigén vagy fixált nitrogén jelenlétében a NifA-hoz kapcsolódik, és inaktiválja azt.

Az oxigén vagy az ammónia jelenlétére az anoxikus fototróf baktériumokban a nitrogenáz enzim aktivitásának poszttranszlációs szabályozása biztosít gyors és reverzibilis válaszlehetőséget. Ez a szabályozó mechanizmus a dinitrogenáz-reduktáz ADP-riboziltranszferáz (DraT) / dinitrogenáz-reduktáz aktiváló glikohidroláz (DraG) enzimrendszer közvetítésével az egyik dinitrogenáz-reduktáz fehérje alegység egy specifikus arginin maradékánál reverzibilis ADP-ribozilációt eredményez. Ammónia jelenlétében a DraT aktiválódik, és a NAD^+-ról származó ADP-ribóznak a specifikus arginin maradékra történő áthelyezését katalizálja, ami megakadályozza a dinitrogenáz-reduktáznak a dinitrogenázzal való komplexképződését, és ezáltal a nitrogenáz inaktiválódásához vezet. Kis ammónia koncentráció esetén a DraG aktiválódik, ami eltávolítja az ADP-ribózt a dinitrogenáz-reduktázról, így ismét kialakulhat az aktív nitrogenáz enzimkomplex.

A nitrogén fixációt az ammónia egy másik fehérje, az NtrC segítségével gátolhatja. Ammónia limitált környezetben az NtrC fehérje aktív, és elősegíti a *nifA* génen keresztül a *nif* struktúrgének átíródását. A baktériumsejtben a nitrogenáz által szintetizált ammónia azonban nem gátolja a nitrogén fixációt, mivel a keletkező ammónia a bioszintetikus folyamatok során szinte azonnal beépül aminosavakba.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

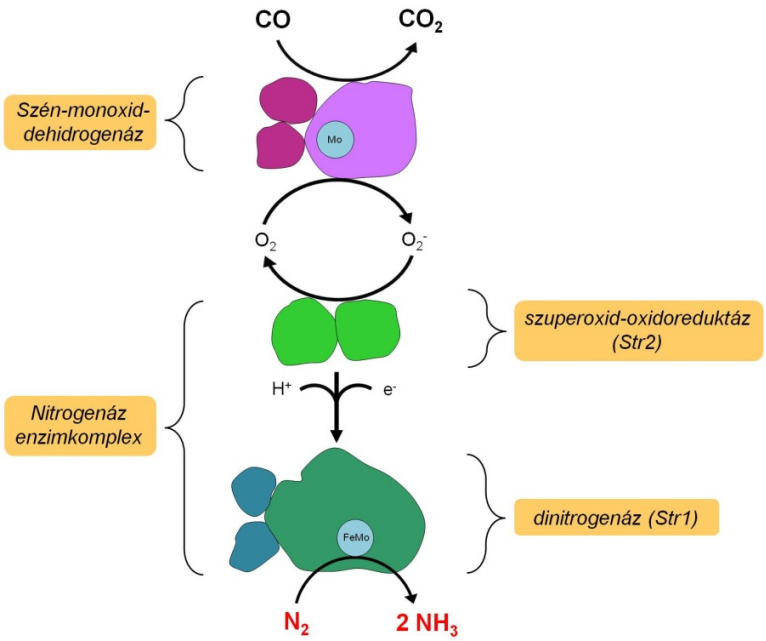


7.1/10. ábra. A nitrogén fixáció szabályozása

Az aerob nitrogénfixáló baktériumokban a hidrogén redukciójára használt elektronok visszanyerése céljából működik egy ún. felvételi hidrogenáz, melynek segítségével ezek a szervezetek képesek a nitrogén fixáció során keletkezett hidrogént visszaoxidálni, és az így felszabaduló elektronokat ATP szintézisre hasznosítani.

Szerkezetileg és működését tekintve is egyedülálló nitrogenáz enzimkomplex található a *Streptomycesthermoautotrophicus* (Actinobacteria) termofil (hőmérsékleti optimuma 65°C), Gram-pozitív, fonalas baktériumban. Ezt az aerob kemolitotróf autotróf anyagcserét folytató mikroorganizmust eddig csak faszénégető halmok belsejéből izolálták. Hidrogénoxidáló szervezet, amelyik elektrondonorként a szénmonoxidot (CO) is képes elfogadni. A *S. thermoautotrophicus* nitrogenáza a többi nitrogenázhoz hasonlóan molibdént tartalmaz, de azoktól eltérően nem érzékeny az oxigén jelenlétére. Ez az egyedülálló sajátosság a *S. thermoautotrophicus* különleges anyagcseréjével magyarázható. A baktériumban egy (molibdén tartalmú) szén-monoxid-dehidrogenáz enzim által közvetített reakcióban (a szén-monoxidnak szén-dioxiddá történő oxidációja során, egyidejűleg az oxigén szuperoxiddá történő redukciójával) kerülnek a nitrogén fixációhoz szükséges elektronok a nitrogenáz enzimre (**7.1/11. ábra**).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



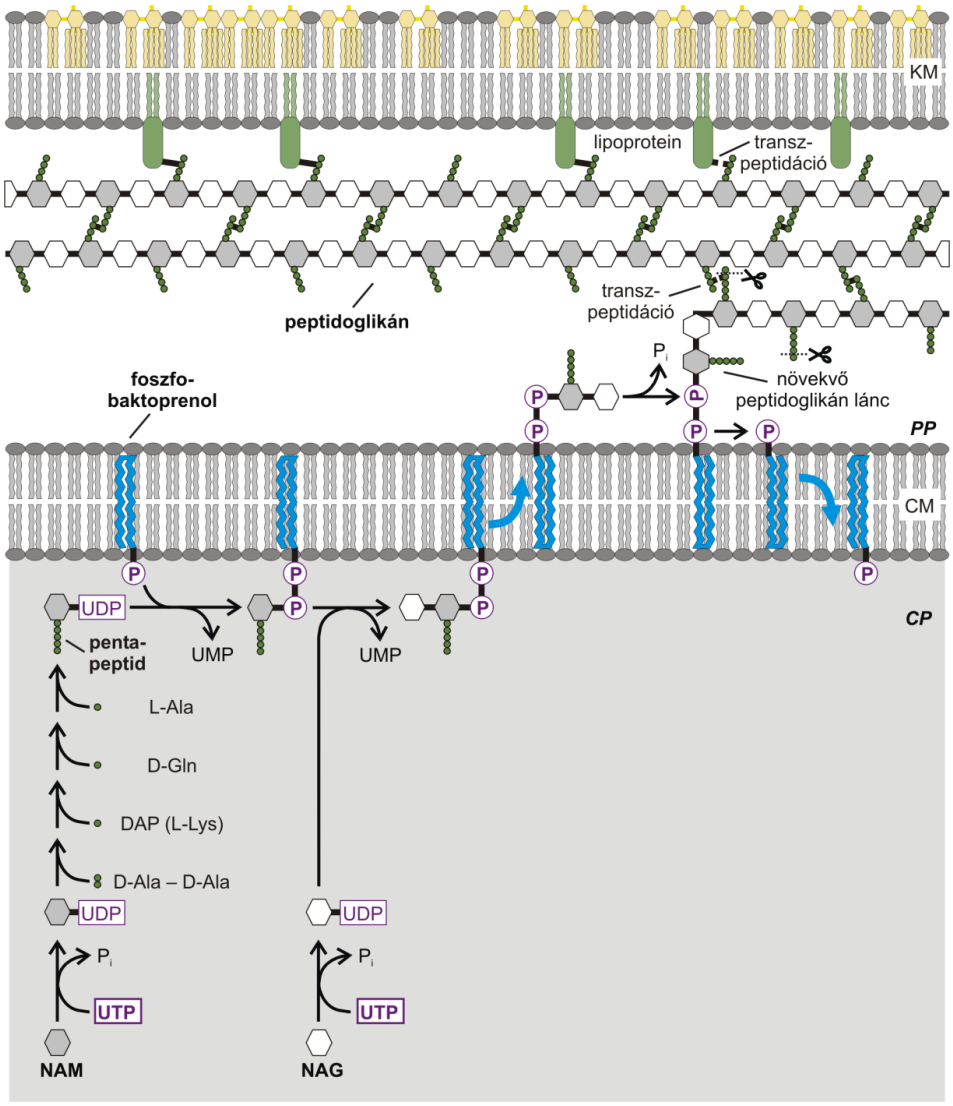
7.1/11. ábra. A *Streptomyces thermoautotrophicus* nitrogén fixációja

A *S.thermoautotrophicus* nitrogenáz enzimkomplexe is két részből áll: egy αδγ heterotrimer szerkezetű MoFeS proteinből (Str1) és egy a klasszikus nitrogenázban található Fe proteint helyettesítő Mn tartalmú szuperoxid-oxidoreduktázból (Str2), ami a szuperoxid aniont (O_2^-) oxidálja oxigénné, és ezáltal elektront biztosít a MoFeS protein számára. Az Str2 nagyfokú hasonlóságot mutat a sejtek toxikus oxigén gyökökkel szembeni védelmében szerepet játszó szuperoxid-diszmutáz enzimmel. A Str2 enzim által katalizált reakciót tekintve érthető tehát, hogy a *S.thermoautotrophicus* nitrogenáza nemcsak hogy érzéketlen az oxigén jelenlétére, hanem kifejezetten igényli is annak jelenlétét. Ezzel a tulajdonságával magyarázható az is, hogy a többi nitrogenázhoz képest kevesebb, mindössze 25-50%-nyi ATP-t igényel az általa katalizált reakció.

7.1.4. A murein bioszintézise

A murein bioszintézise (**7.1/12. ábra**) a citoplazmában indul, uridin difoszfáthoz (UDP) kapcsoltan. Az UDP-NAG és UDP-NAM egyidejűleg szintetizálódik: a glükóz – 1P UTP-hez kapcsolódva pirofoszfát kilépése közben UDP-glükózzá alakul. NAM képződésekor az UDP-glükóz foszfoenol-piroszőlősav (PEP) és NADPH+H^+ segítségével UDP-muraminsavvá alakul, miközben szervetlen foszfát (Pi) és NADP szabadul fel. Ezután történik a peptid oldalláncok felépülése. Az eredeti UDP-muraminsav 4. és 5. aminosava általában dialanin lesz. A citoplazma membránban az UDP-muraminsavra rászintetizálódik a hídpeptid is miközben ez az alapépítő egység egy lipid hordozón (baktoprenol) van. A legvégső lépésben a lipidhez kötött UDP-NAG-NAM molekulák a sejtfalban már kiépült mureinhálózat akceptorhelyeihez kerülnek, a glikoziláz enzim kialakítja a ß(1-4) kötéseket. Ezután történik a párhuzamos peptid oldalláncok peptid kötésű kereszthidainak kiépülése. Ez utóbbi első lépéseként a transzpeptidáz enrim lehasítja az oligopeptid terminális D-alaninját, ezt a C-terminális véget egy másik lánc N-terminálisával köti össze. A sejtfal bioszintézisére ható antibiotikumok a murein képződés valamelyik pontján hatnak. Penicillin hatásmechanizmusát lásd 3.4.2. fejezet.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



7.1/12. ábra. A murein bioszintézise

(CM, citoplazma membrán; CP, citoplazma; PP, periplazmatikus tér; UMP, uridin-monofoszfát; UDP, uridin-difoszfát; NAM, N-acetil-muraminsav, NAG, N-acetil-glükózamin;

7.2. Katabolikus folyamatok (Jáger Katalin)

A mikroorganizmusok energiaforrásként a környezetükben található anyagok igen széles skáláját hasznosítják, és kiválóan alkalmazkodnak a változó környezeti viszonyokhoz. Ez köszönhető egyrészt anyagcsere rendszereik sokféleségének, másrészt annak, hogy a tápanyagok bontásához szükséges enzimek szintézise, - illetve az azoknak megfelelő gének indukciója - mindig a rendelkezésükre álló szubsztrátoknak megfelelően alakul. Ez az indukáló molekula származhat a környezetből, vagy a környezet hatására megváltozott anyagcsere folyamatokból.

A prokarióták számára fontos energiaforrást jelentő biopolimerek (poliszacharidok, fehérjék, nukleinsavak) és a nagyobb molekulaméretű komplex szerves molekulák (pl. lipidek) felvétele csak mono-, vagy oligomerjeikre, illetve komponenseikre hasításukat követően lehetséges. Így a baktériumok számára, ezen tápanyagok hozzáférhetőségének feltétele a biopolimer bontó exoenzimek (proteázok, nukleázok, lipázok stb.) megléte.

A biopolimerek lebontásának első lépése a hidrolízis. A hidrolázok a szubsztrát molekulát víz belépésével hasítják. Ennek során a vízmolekula hidroxil csoportja a szubsztrát molekula egyik, míg a protonja a szubsztrát másik részére kerül. A poliszacharidokban lévő glikozidos kötések lebontásáért a glikozidázok, a fehérjék peptidkötésének hasításáért a proteázok, míg a trigliceridekben lévő észterkötések hidrolíziséért az észterázok felelősek.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A baktériumok anyagcsere-folyamatai, és ezen belül a katabolikus útjai rendkívül változatosak. A környezetükben található szerves anyagok lebontása, hasznosítása hihetetlenül sokféle és nagyon szerteágazó. Mégis van néhány olyan út, illetve ezek változatai, amelyek szinte minden prokariótában megtalálhatók, és az energiaszerző utak alapját, vázát képezik – és ezeket feltétlenül ismernünk kell.

7.2.1. Szénhidrátok lebontása

A szénhidrátok – mint tápanyagok – egyrészt mint szénforrás, másrészt mint energiaforrás igen jelentős szerepet töltenek be a mikroorganizmusok anyagcseréjében.

A lebontásukban, hasznosításukban szerepet játszó extra- és intracelluláris enzimek, a biokémiai reakciók köztestermékei és végtermékei olyannyira jellemzőek az adott baktériumra, hogy vizsgálatuk fontos taxonómiai és diagnosztikai bélyeg lehet.

A baktériumok energiaforrásként sokféle szénhidrátot hasznosíthatnak, és többségében a rendelkezésükre álló szénhidrátoknak megfelelően szintetizálják a bontáshoz szükséges enzimeket. A különböző szubsztrátok lebontása ugyanis különböző géntermékeket igényel, és ennek megfelelően eltérő gének is indukálódnak. Valamennyi enzim (vagy a különböző enzimfélék) egyidejű, folyamatos termelése ugyanis több energiát igényelne, mint amennyit a sejt egy energiaforrásból nyerhet.

A szénváz lebontásának szabályozásakor az időegység alatt felszabaduló energia mennyisége a meghatározó. Több szénforrás esetén – a pozitív szabályozásnak köszönhetően – a baktérium elsőnek mindig a számára kedvezőbbet, a könnyebben bonthatót, a nagyobb energiaértékűt hasznosítja, míg a kisebb energiaértékűek és nehezebben bonthatók hidrolíziséhez szükséges enzimek szintézise gátlódik. Amennyiben például glükóz és laktóz áll rendelkezésére, előbb mindig a glükózt hasznosítja, és csak amikor az már elfogyott, akkor kezdi a laktózt hidrolizálni.

A folyamat szigorúan transzkripciós szintű, és az egymásra épülő pozitív és negatív szabályozásnak köszönhetően a sejt a környezeti változásokhoz optimálisan alkalmazkodik.

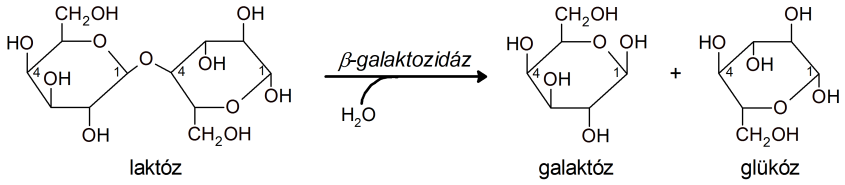
A sejt lebontó folyamatainak szabályozását elsőként az *Escherichia coli* laktóz bontásánál tanulmányozták, amikor is a laktóz, mint induktor a lac-operon strukturgénjeinek (mint β-galaktozidáz, permeáz, transzacetiláz) derepresszióját idézi elő.

7.2.1.1. Diszacharidok és poliszacharidok bontása

7.2.1.1.1 Diszacharidok bontása

Laktóz bontás

A laktóz két cukor molekulából áll, és hidrolizise során egy molekula glükózra és egy galaktózra bomlik (**7.2/1. ábra**). Az α-laktózban α-D-glükóz, a β-laktózban β-D-glükóz kapcsolódik a β-D-galaktóz molekulához. A két módosulat kémiai tulajdonságai megegyeznek, csak fizikai tulajdonságaik - mint az oldhatóság, forgatóképesség és olvadáspont - különböznek. A β-laktóz vízben való oldhatósága például jóval nagyobb, mint az α-laktózé. A hőmérséklet emelkedésével azonban mindkettő oldhatósága fokozódik, és savakkal szemben a tejcukor mindkét módosulata nagyon ellenálló.



7.2/1. ábra. A laktóz molekula β-galaktozidáz katalizálta hidrolízise

A hidrolízis egyrészt a sejtfalhoz kötött extracelluláris β-galaktozidáz, másrészt a laktóz permeáz és az intracelluláris β-galaktozidáz együttes működése révén történhet. Az extra- és intracelluláris β-galaktozidázok sokszor egy fajon

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

belül is megjelennek. A törzsek egy része azonban csak egy transzport rendszerrel rendelkezik. Ha mindkét rendszer jelen van, akkor általában a laktóz permeáz rendszer affinitása kisebb.

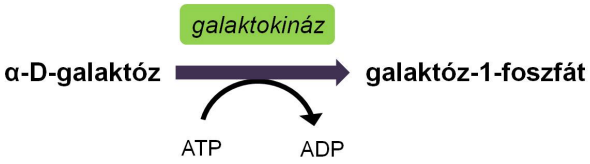
A laktóz membrántranszportja történhet a PEP-dependens foszfo-transzferáz rendszeren át. Ekkor a laktóz-6-foszfát intracelluláris hidrolízisét követően a galaktóz-6-foszfát tagatóz-6-foszfáton és tagatóz-1,6-biszfoszfáton át kapcsolódik a glikolízisbe. Ilyennel találkozhatunk pl. a *Lactobacillus casei* és a *Lactococcus lactis* esetén. A laktóz membránon való átjutását azonban többnyire egy proton szimport folyamat jellemzi, ahogy ezt pl. a *Lactobacillus delbrueckii* és *Lactobacillus helveticus* baktériumoknál is tapasztalhatjuk

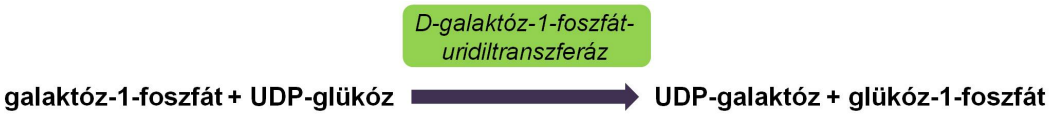
A laktóz hidrolízisét követően a glükóz az Embden-Meyerhof-Parnas úton át glikolitikusan, a galaktóz pedig a Leloir-út katabolikus irányában alakul tovább, és szolgál a sejtnek energiaforrásként (**7.2/2. ábra**).

A Leloir út előkészítő reakciójaként a D-galaktóz-mutatoráz β-D-galaktózt α-D-galaktózzá alakítja (pl. a *Lactococcus lactis* és a *Penicillium notatum* esetén).



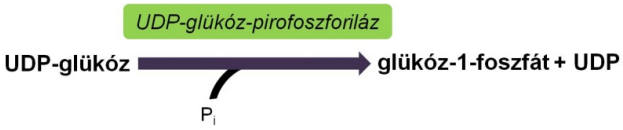
Az út első - a galaktokináz katalizálta - lépésében a galaktózból galaktóz-1-foszfát keletkezik, amire aztán a galaktóz-1-foszfát-UDP-transzferáz egy UDP-glükózról UMP csoportot helyez át. Az így képződött UDP-galaktóz egy epimerizációs folyamatban - hidroxil térszerkezetét megváltoztatva - UDP-glükózzá alakul.



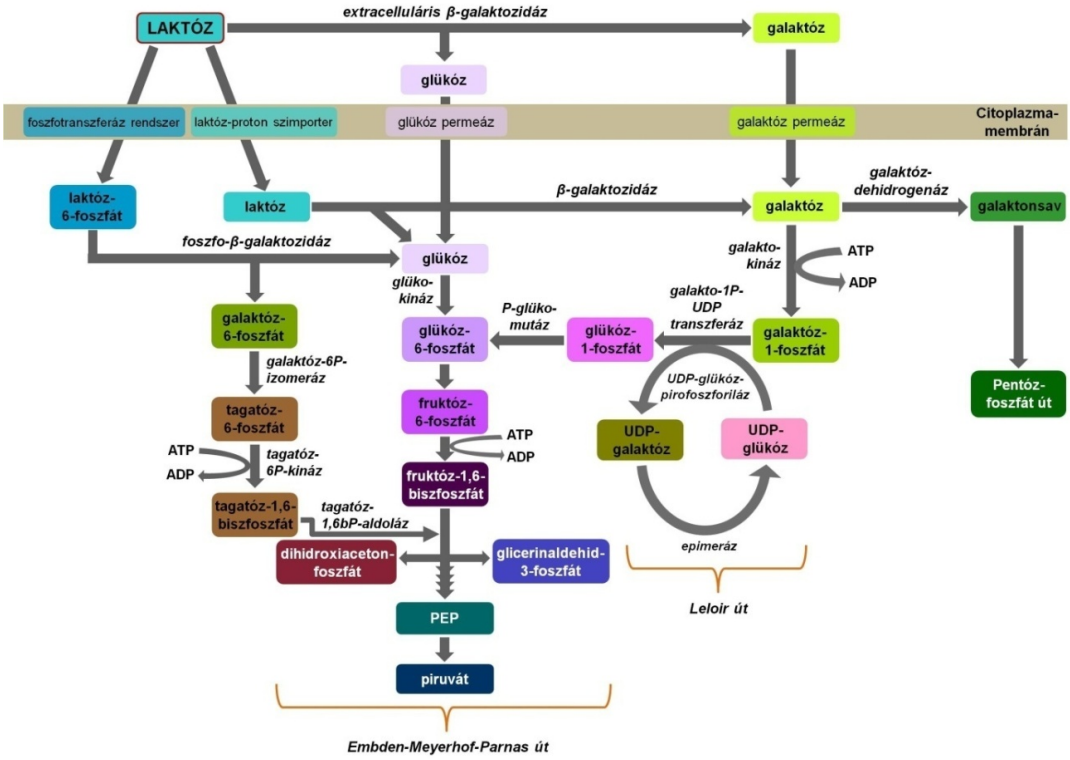




Ezt követően az UDP-glükóz-pirofoszforiláz egy pirofoszfát csoportot helyez az UDP-glükózra, (amit így elvon az ezt megelőző reverzibilis reakciókból), és a folyamatot a glükóz-1-foszfát, képzésével a glikolízis irányába tereli. A foszfoglükomutáz katalízise révén képződött glükóz-6-foszfát aztán Embden-Meyerhof-Parnas-úton át kapcsolódik be a sejt katabolikus folyamataiba.



XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



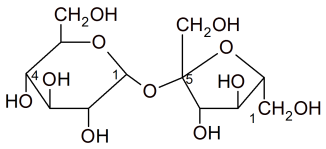
7.2/2. ábra. A laktóz bontás útvonalainak vázlata

Néhány gomba, mint például a *Trichoderma reesei* és az *Aspergillus nidulans* a galaktokináztól független, reduktív úton is bontja a galaktózt.

Szacharóz bontás

A szacharóz a laktóznál könnyebben hidrolizálható, és a tejcukorral ellentétben nagyobb szacharóz koncentrációval a bontás aktivitása fokozható.

A szacharóz nem redukáló diszacharid (**7.2/3. ábra**), amelyben egy aldohexóz glükóz és egy ketohexóz fruktóz kapcsolódik glikozidos kötéssel.



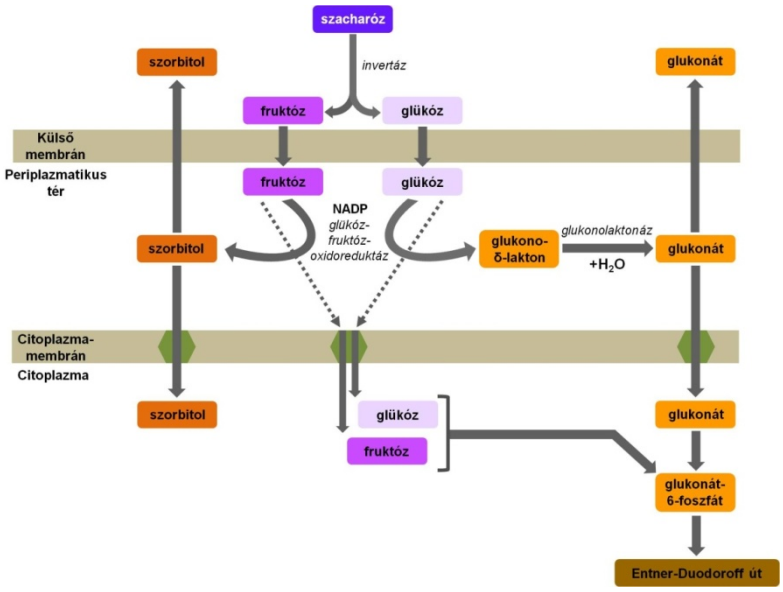
szacharóz

7.2/3. ábra. Szacharóz molekulájának szerkezeti képlete

A baktériumok közül több aerob és a fakultatív anaerob szervezet is bontja a szacharózt. Az előbbiek közé tartoznak pl. a *Pseudomonas* genusz tagjai, míg utóbbiakhoz a *Zymomonas mobilis*.

A **7.2/4. ábrá**n jól látható, hogy pl. a Gram-negatív *Zymomonas mobilis* extracelluláris invertázával a szacharózt glükózra és fruktózra bontja, majd ezeket a periplazmatikus glükóz-fruktóz-oxidoreduktáz a $NADHP^+$ koenzimmel oxidálja. A fruktózból D-szorbitol lesz. A glükózból pedig előbb glukono-δ-laton, majd egy molekula víz belépésével glukonsav képződik. Ez utóbbi reakciót a periplazmatikus glukonolaktonáz katalizálja. Az így képződött glukonsav, a belső membránon átjutva foszforilálódik, és az Entner-Doudoroff úton tovább bontva szolgál szén és energiaforrásként a sejt számára. Hasonlóképpen az Entner-Doudoroff reakcióútba kapcsolódhat be a citoplazmába jutott glükóz és fruktóz is.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



7.2/4. ábra. A *Zymomonas mobilis* szacharóz bontásának útja (Rogers, 2006)

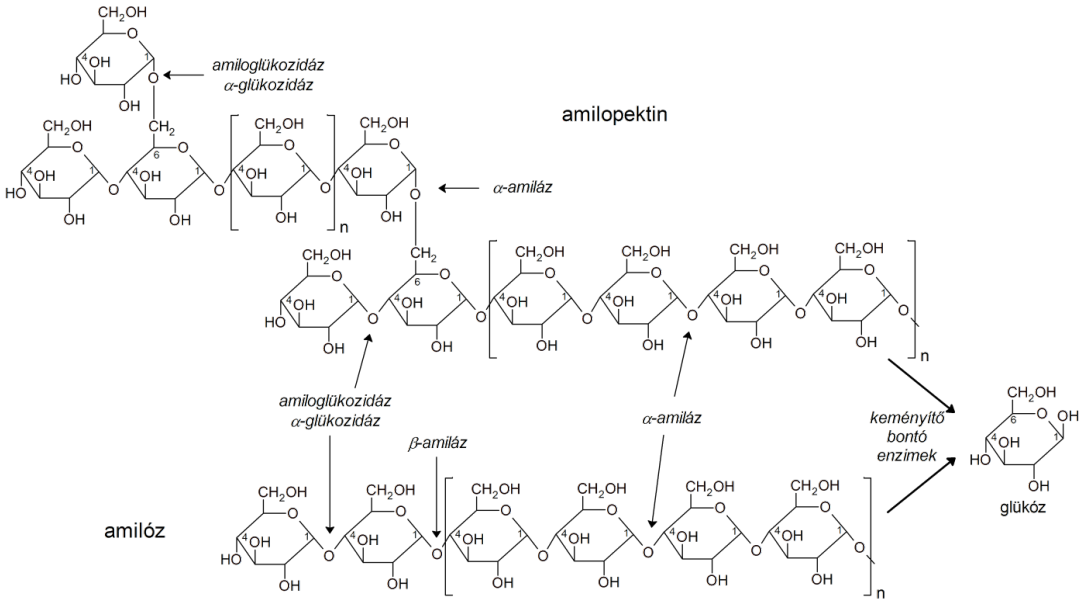
Nagy szacharóz, illetve glükóz és fruktóz koncentráció mellett, a sejt normál anyagcseréjét blokkolva, a szorbitol és glukonsav ekvimolekuláris mennyiségben áramlik ki a sejtből, a periplazmatikus térből. Ezt a folyamatot a biotechnológiai iparban bakteriális glükonsav szintézisre hasznosíthatják.

7.2.1.1.2. Poliszacharidok bontása

Keményítő bontás

A keményítő D-glükóz egységekből felépülő poliszacharid, ami számos szervezetben tartalék tápanyagként szolgál, és a baktériumok számára kiváló energiaforrás.

A keményítőt két komponens, az amilóz és az amilopektin építi fel (**7.2/5. ábra**). Az amilóz líneáris szerkezetű, és benne a glükóz molekulák mindvégig α (1,4) glikozidos kötéssel kapcsolódnak, míg az amilopektint elágazó szerkezet jellemzi, ahol az alaplánccban α (1,4) glikozidos kötéssel, míg az elágazásoknál α (1,6) glikozidos kötésekkel kapcsolódnak a glükóz molekulák.



7.2/5. ábra. A keményítőt felépítő amilóz és amilopektin szerkezete, valamint az ezeket bontó enzime

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A mikrobák által termelt enzimek az amilózt és az amilopektint egyaránt jól és gyorsan hidrolizálják. A bontásért valójában több enzim, egy enzimkomplex felelős. Aminosav-szekvenciájuk alapján azonban ezeknek a keményítőbontó enzimeknek a legtöbbje homológ sort alkot és egy családba, az α-amilázok vagy glikozilhidrolázok családjába tartozik.

Az α-amiláz főként az α (1→4)- és némely esetben az α (1→6) glikozidos kötéseket is bontja. Bontása a molekulalánc belsejében véletlenszerűen történik, és mintegy feltördeli, felaprózza a poliszacharidot. Ennek eredményeként oligoszacharidok, maltóz (diszacharid) és némi glükóz képződik.

A β-amiláz is bontja a keményítő mindkét alkotórészét. De az előzővel ellentétben ez az emzim kizárólag az α (1→4) glikozidos kötéseknél támad, és mindig a láncvégekről hasít le maltóz egységeket. A maltózt aztán az α-glükozidáz bontja tovább glükóz molekulákká.

Az α-glükozidáz az α-térállású glikozidos hidroxilt tartalmazó glükóz glikozidjait hidrolizálja, legyen az akár α (1→4) vagy α (1→6) glikozidos kötés.

Az amilopektin elágazások α (1→6) glikozidos kötéseit a pullanáz és izoamiláz enzimek bontják. (**7.2/5. ábra**)

Az így nyert glükózt - aztán a membrán transzport során - egy karrier protein ATP vagy foszfoenolpiruvát terhére foszforilálja, és a citoplazmában már mint foszforilált cukormolekula a glikolízis, a pentóz-foszfát- vagy az Entner-Doudoroff-úton át beléphet a sejt katabolikus folyamataiba. Oxidatív körülmények között pedig ezeket követően a Szent-Györgyi-Krebs-ciklusba. A terminális oxidációt is figyelembe véve ez esetben egyetlen glükóz molekulából 32-33 ATP keletkezhet. Ha pedig tekintetbe vesszük, hogy egy keményítő molekula amilóz alapláncát ezer, a hozzá kapcsolódó amilopektint pedig akár több tízezer glükóz molekula alkothatja, jól látható, hogy energetikailag mennyire gazdaságos ennek a poliszacharidnak a bontása.

A sejtben tartalék tápanyagként raktározott keményítőt az intracelluláris, a környezetéből tápanyagként hasznosított keményítőt pedig a baktérium extracelluláris enzimei hidrolizálják.

A keményítő bontó enzimek széles körben megtalálhatók a prokariotákban, tartozzanak ezek akár a *Bacteria* (pl. *Bacillus* spp.) akár az *Archaea* doménba.

Az α-amilázt az élelmiszeripar is nagymértékben hasznosítja. A sütőiparban a keményítő hidrolízisére először a *Bacillus amiloliquefaciens,* majd a *Geobacillus stearothermophilus* vagy *Bacillus licheniformis* baktériumtörzsekből izolált α-amilázt alkalmazták. De használnak még α-amilázt sörök és gyümölcslevek derítésénél, valamint a mosó- és mosogatószerek adalékanyagaként is.

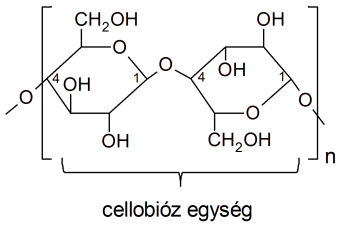
Cellulóz bontás

A keményítőhöz hasonlóan a cellulózt is glükóz egységek építik fel. De míg a keményítő α-glükóz egységekből áll, a cellulózt β-glükóz monomerek alkotják. További különbség, hogy a vízben oldódó, spirális térszerkezetű keményítővel ellentétben, a cellulóz molekula lánc alakú és vízben gyakorlatilag oldhatatlan.

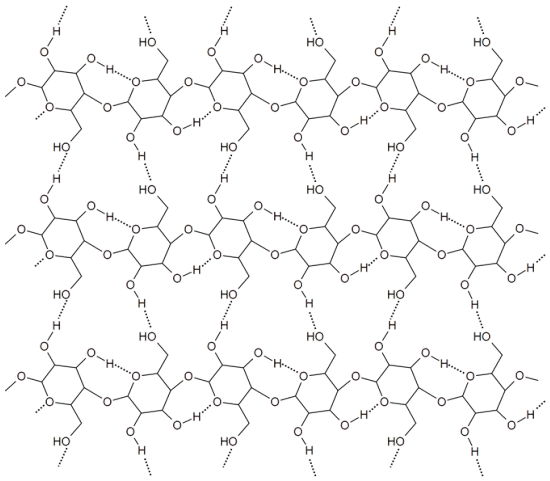
A cellulóznak, - a bioszféra legnagyobb mennyiségben képződő poliszacharidjának - a bontása tehát jelentős kihívás a baktériumok számára.

A cellulóz glükóz molekulákból felépülő lineáris poliszacharid, aminek a láncában β-1,4-glükozidos kötéssel kapcsolódnak az anhidro-glükóz monomerek. Az elágazás nélküli lánc β–glükóz egységei változó térállásban (alsó és felső), egymáshoz képest 180°-ban elfordulva kapcsolódnak össze. Bár monomereit tekintve a cellulózt glükóz molekulák építik fel, a lánc szerkezetének ismétlődő egysége a két glükóz maradékból álló cellobióz (**7.2/6. ábra**).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



7.2/6. ábra. A cellobióz egység szerkezeti képlete



7.2/7. ábra. A cellulóz inter- és intramolekuláris kötései

A párhuzamosan futó láncokat hidrogén- és van der Waals-kötések kötik össze. A poliszacharid szupramolekuláris szerkezetét a láncon belül és a láncok között lévő hidrogén-kötések biztosítják. (**7.2/7. ábra**)

A cellulóz szerkezeti komplexitása és heterogenitása nagymértékben nehezíti a lebontási folyamatokat. A mikrofibrillák nagyszámú intermolekuláris hidrogén-kötéssel bíró kristályos és kevéssé rendezett amorf régióit ugyanis eltérő fizikai és térbeli elrendeződés jellemzi. Ez pedig a degradáló enzimek kötődését nehezíti, és azok sokféleségét vonja maga után.

Mind a bakteriális, mind a gomba eredetű cellulázokat bifunkciós domén-szerkezet jellemzi. A cellulózkötő domén feladata a poliszacharid szerkezetének fellazítása, a láncok hozzáférhetővé tétele és ezt követően a katalitikus egységnek a cellulózhoz kötése. A katalitikus aktivitással rendelkező modul feladata pedig a glikozidos kötés hidrolizise. A *Clostridium thermocellum* baktérium cellulózbontó enzimei, mint pl. a glikozid-hidrolázok egy cellulóz-kötő fehérjén keresztül kapcsolódnak a polimerhez. Ezek a cellulózkötő és bontó enzimek a sejtfelszíni celluloszómában mintegy enzimkomplexet alkotnak.

Az endoglukonázok, vagy 1,4-β-D-glukán-glukanohidrolázok a cellulóz polimer láncain belül véletlenszerűen bontják a kötéseket és hasítják a láncokat. Az így felszabadult nem redukáló láncvégekről aztán a cellobióz-hidrolázok egy molekula víz belépésével cellobióz egységeket hasítanak le, folyamatosan, egyiket a másik után. Végezetül a cellobiáz, vagy más néven β-glükozidáz katalizálja a cellobióz monomerekre bontását. A β-glükozidáz, a hasítások révén keletkezett oligomerek nem redukáló végéről is glükóz egységeket távolít el.

A vízben oldhatatlan cellulózzal ellentétben, a jól oldódó glükóz - a sejt anyagcsere rendszerétől függően – az Emben-Meyerhof-Parnas-, a pentóz-foszfát- vagy az Entner Doudoroff-úton át eloxidálódhat, és energiaforrásként szolgálhat a baktérium számára. Aerob bontás esetén végezetül víz és szén-dioxid szabadul fel, míg anaerob feltételek mellett a fermentáció irányába futnak a folyamatok.

A cellulózbontás tehát nem kevés energiával szolgál, hiszen a cellulóz lánc általában 2000 – 15000, de esetenként akár 30000 glükóz egységet is tartalmazhat.

A természetben sok mikroorganizmus képes a cellulóz depolimerizálására. Közöttük mesofil és termofil szervezetek, valamint anaerob és aerob mikrobák egyaránt megtalálhatók. Anaerob hidrolizálók például a *Clostridium omelianskii*,

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

a termofil *Clostridium thermocellum,* valamint a kérődzők bendőjében található *Fibrobacter* és *Ruminococcus* fajok. Az aerob bontók közül példaként a *Cellvibrio gilvus,Cellvibrio ochraceus*, a *Cellfacicula viridis*, a *Sporophaga myxococcoides* és a *Cellulomonas* spp. baktérium fajokat, valamint az *Agaricus, Aspergillus, Fusarium, Penicillium* és *Trichoderma* gomba nemzetségeket említhetnénk.

Bakteriális és gomba eredetű celluláz enzimeket az iparban is sokhelyütt alkalmaznak. Így például az élelmiszeriparban, ahol az olivaolaj préselésétől a gyümölcslé vagy sörgyártásig számos helyen alkalmaznak cellulázos kezelést. De hasonlóképpen fontos a takarmánygyártásban is. Ezekben az esetekben a használatos β-glükanázok baktériumoktól (*Bacillus* sp.) és gombáktól is (*Trichoderma* sp., *Aspergillus* sp.) származhatnak. A textil és papíripari cellulázok azonban főként Trichoderma sp. és *Aspergillus* sp. eredetűek.

Hemicellulóz bontása

A hemicellulózok – a cellulóz mikrofibrilláikhoz hidrogén- vagy van der Waal's kötésekkel kapcsolódnak, – és a növényi sejtfalban a pektinnel együtt alkotják azt a mátrixot, melybe a cellulóz beágyazódik.

A hemicellulóz elnevezés gyűjtőfogalom, amelybe többféle poliszacharid tartozik, és amelyeket - a cellulózzal ellentétben – legtöbbször különböző monomer építőegységek és/vagy különböző kötési típusok jellemeznek. Összetevői között a glükóz mellett megjelenik az arabinóz, a galaktóz, a mannóz, a ramnóz, és a xilóz, de tartalmazhat még további komponenseket is. Az öt és hat szénatomos cukorkomponensek aránya és kapcsolódási sorrendje a hemicellulóz származásától (pl. a növényfajtól), típusától függően változik. A polimerizációs foka, a felépítő egységeinek száma azonban a cellulózénál kisebb, és termikusan is jóval instabilabbak.

A szerkezetüket tekintve igen heterogén hemicellulózok több csoportra oszthatók: ide tartoznak a vegyes kötésű glükánok, a xiloglükánok, a xilánok, és a mannánok.

A vegyes kötésű **glükánok** alapegységeiket tekintve - a cellulózhoz hasonlóan - D-glükóz monomerekből állnak, de itt a β-1-4 kötések mellett a β-1-3 kötések is megjelennek. Az 1-3 kötések nagy számából adódóan a glükán a cellulóznál nyitottabb szerkezetű és könnyebben hidrolizálható.

A **xiloglükánok** már nehezebben bonthatók. A molekula gerincét ugyan itt is D-glükóz egységek alkotják, de köztük kizárólag β-1-4-glikozidos-kötések vannak, és az alapláncglükóz egységeinek mintegy feléhez β-1-6-kötéssel xilóz molekulák kapcsolódnak. Ez utóbbiakhoz még további galaktóz és fukóz molekulák kötődhetnek, és így többszörösen elágazó szerkezetet képeznek.

A **xilánok** alkotják a hemicellulózok talán legnagyobb csoportját. Vázukat β-1-4-, az elágazásoknál pedig ß-1-3-D-xilozidos kötésekkel kapcsolódó D-xilóz molekulák alkotják. Ezzel a kizárólag D-xilóz tartalmú homopolimer formával azonban csak ritkán (pl. dohány esetében) találkozhatunk. Az alaplánchoz ugyanis legtöbbször még további egységek kapcsolódnak. Így a D-xilóz 2-es és 3-as szénatomjának hidroxil csoportjait acetilcsoportok észteresítik. Oligoszacharid oldalláncaik pedig – aszerint, hogy arabinoxilánokról, vagy metil-glükoronoxilánokról van szó - különböző összetételűek lehetnek. Így D-glükuronsavat, 4-o-metil-D-glükuronsavat, L-arabinózt, L-arabinofuranózt, D-galaktózt, D-glükózt, L-ramnózt és ferulasavat is tartalmazhatnak.

A xilán összetételének megfelelően a bontó enzimek is sokfélék. Az endo-1,4- és az endo-1,3-ß-xylanase az alapváz β-1-4-, és ß-1-3-D-xilozidos kötéseit hidrolizálja, míg az exo- β-1-4- és β-1-3-xylosidase a β-1-4- és β-1-3-xilán nem redukáló végéről hasít le D-xilóz egységeket. Az α-L-arabinofuranosidase az α-1-3- és/vagy α-1-5-kötésekkel kapcsolódó L-arabinofuranozid végeket hidrolizálja, míg az acetil-észteráz aktivitása az acetil kötések hidrolízise révén alkohol és ecetsav képződéséhez vezet.

A **mannánok** szerkezetének alapját a ß-1-4-kötésekkel kapcsolódó D-mannóz egységek alkotják, amihez néha még ß-1-6-kötésekkel is társulhatnak D-mannóz molekulák.

Ehhez az alaphoz ß-1-4 kötéssel D-glükóz és D-galaktóz, valamint ß-1-6- ill. β-1-3-kötésekkel D-xilóz és D-arabinóz kapcsolódhat. Ha a mannánhoz kb. 25%-ban D-glükóz vagy D-galaktóz kötődik, akkor a hemicellulóz molekula szerkezetet az előbbi esetben glükomannánnak, az utóbbiban galaktomannánnak nevezzük.

Ennek megfelelően a mannánokat bontó enzimek közül endo-1-4-ß-mannozidáz ß-1-4-D-mannozidos kötéseket a mannán, galaktomannán és a glükomannán belső részein hidrolizálja, míg az exo-ß-1-4-mannobiohidroláz a mannán nem redukáló végéről hasít le mannobióz egységeket. Az endo-ß-1-6-mannozidáz pedig a mannán ß-1-6-D-mannozidos kötéseit hidrolizálja.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A hemicellulózok tehát egyszerű cukrokká bonthatók, amelyek aztán jól hasznosíthatók a sejt katabolikus anyagcseréjében. A hemicellulózt bontó szervezetek közé tartoznak pl. *Bacillus subtilis, Bacillus megatherium, Aspergillus niger, Aspergillus favus,* valamint a *Trichoderma* nemzetség tagjai.

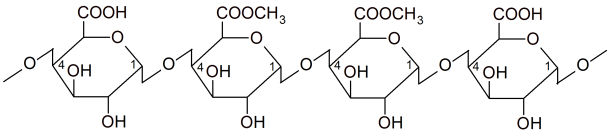
A hemicellulóz fermentálható egységekre bontása fontos kutatási területe pl. a fa-és egyéb növényi anyagok lebontásán és hasznosításán (pl. bioetanol gyártás) alapuló ipari technológiák kidolgozásának.

Pektin bontás

A növényi sejtfalban a hemicellulózok a pektinnel együtt alkotják azt a mátrixot, melybe a cellulóz beágyazódik.

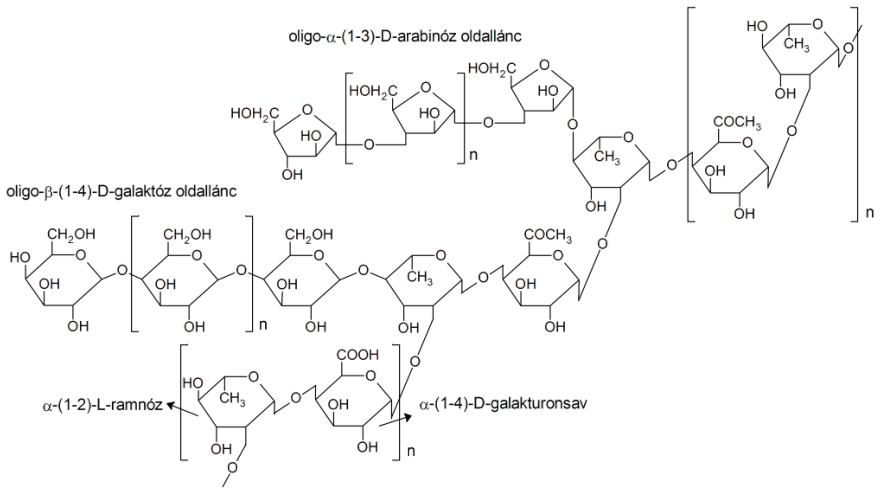
A pektin is rendkívül változatos felépítésű poliszacharid. Szerkezetük alapján a pektinben három csoportot (egységet) különböztethetünk meg

A homogalakturonát α-1,4-glikozidos kötésekkel kapcsolódó D-galakturonsav molekulák alkotta lineáris homopolimer (**7.2/8. ábra**).



7.2/8. ábra. A homogalakturonát szerkezete

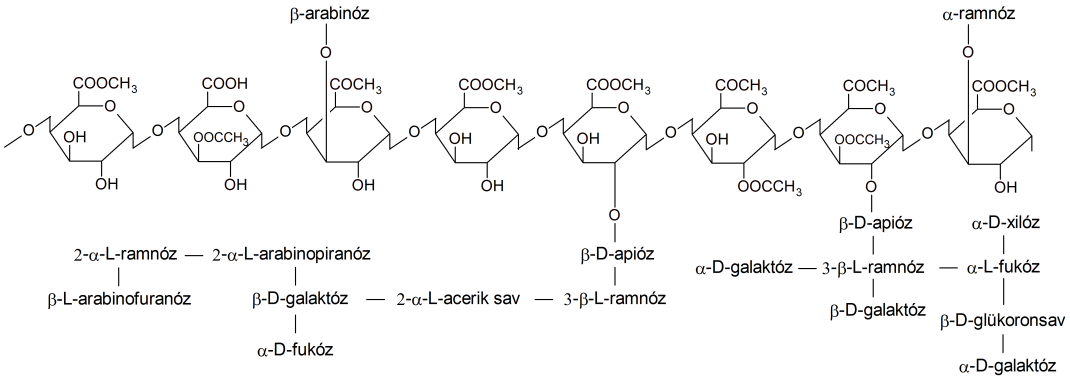
A ramnogalakturonát I. vázát a ramnóz és galakturonsav molekulák váltakozva építik fel, amihez még α-1,5-L-arabinóz és β-1,4-D-galaktóz monoszacharidok kapcsolódnak (**7.2/9. ábra**).



7.2/9. ábra. A ramnogalakturonát I. szerkezete

Ramnogalakturonát II. pedig még összetettebb felépítésű. A fő vázat itt 8-10 galakturonsav egység alkotja, amelyhez 12 különböző fajta cukor, illetve ezek homo- és hetero-oligomerjei rendkívül változatos kötésekkel kapcsolódnak (**7.2/10. ábra**).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

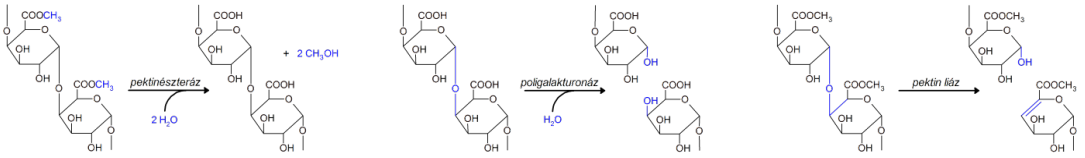


7.2/10. ábra. A ramnogalakturonát II. szerkezete

A pektinláncon belül e három forma változó arányokban lelhető. Ennek a rendkívül összetett hetero-poliszacharidnak a bontására meglehetősen sok mikróba képes. A baktériumok közül a *Bacillus subtilis, Bacillus mesentericus, Bacillus polymyxa* fajokat, míg a gombáknál az *Aspergillus, Botrytis, Penicillium* és *Rhizopus* nemzetség tagjait, emelhetnénk ki példaként. A növényi kózokozók egy csoportjának, így például az *Erwinia carotovora, Clostridium acetobutylicum és Clostridium puniceum* fajoknak fontos virulencia tényezője a pektinbontás képessége, a pektináz enzimek termelése.

A pektin bontását végző enzimek három fő csoportba – a pektinészterázok, a hidrolázok és a liázok közé - sorolhatók aszerint, hogy milyen típusú kötéseket hasítanak. A pektinészterázok a galakturonsav molekulák metilészter-csoportját random módon hasítják le. A hidrolázok a poligalakturonsav alfa-1,4-glükozidos kötéseit hasítják: az endo-poli-galakturonáz és –poli-metil-galakturonáz véletlenszerűen, míg az exo-poli-galakturonáz és exo–poli-metil-galakturonáz a láncvégeken hasít.

A liázok az alfa-1,4-glükozidos kötés hasítását katalizálják (transz-eliminációval). Ennek során a nem redukáló láncvégen levő galakturonsav, vagy galakturonsav-metilészter 4. és 5. szénatomja között egy kettős kötés képződik (**7.2/11. ábra**).



7.2/11. ábra. A pektinészteráz, poligalakturonáz és pektin liáz enzimek bontási mechanizmusa

A pektin sok mikroorganizmus számára egyedüli szén- és energiaforrásként szolgálhat. Ezek a szervezetek a D-galakturonsavat pl. D-xilózzá alakítják, ami aztán a pentóz-foszfát úton keresztül hasznosulhat és kapcsolódhat be a sejt katabolikus folyamataiba.

A pektinázok ipari felhasználása is igen széleskörű. A savas pH tartományban működő pektinbontó enzimeket a textiliparban (pamut, len, kender kikészítésénél), és a gyümölcsfeldolgozás területén, míg az alkálikus pektinázokat főképp a papíriparban, valamint kávé és tea feldolgozásánál hasznosítják.

7.2.1.1.3. Kitin bontás

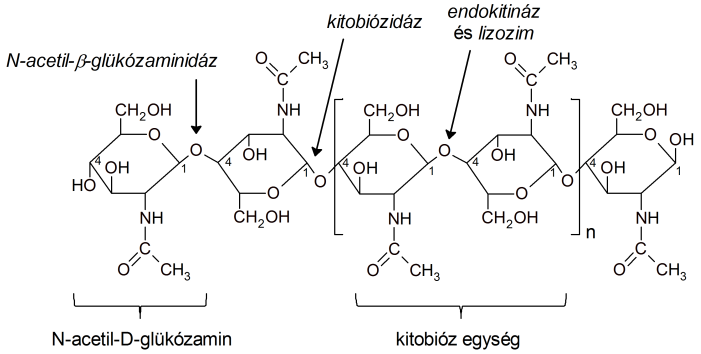
A kitin elsősorban a gombák sejtfalának és az ízeltlábúak vázának építő eleme, de megtalálható egyes *Streptomyces* fajok spórájának falában is.

Kémiai szerkezetét tekintve N-acetil-D-glükózamin molekulák β-1,4-glikozidos kötéssel felépülő lineáris polimerje (**7.2/12. ábra**).

A bontásáért, hidrolíziséért felelős kitináz rendszer mindig több, különböző méretű és specifitású enzimből tevődik össze. Hasítási tulajdonságaik alapján az enzimek endokitinázokra, β-N-acetil-hexózaminidázokra és kitobiozidázokra

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

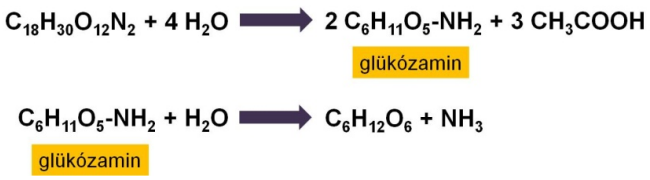
oszlanak. Az endokitinázok a lánc belsejében random módon hasítanak, aminek eredményeként kitin oligomerek keletkeznek. Az N-acetil-glükózaminidázok ezeknek a kitin oligomereknek, illetve az intakt kitinnek a nem redukáló láncvégeiről hidrolizálnak monomereket. A kitobiozidáz pedig kizárólag kitobióz dimereket hasít le a kitinszál nem redukáló végéről.



7.2/12. ábra. A kitin felépítése, valamint a kitint bontó N-acetil-glükózamidáz, kitobiozidáz és endokitináz enzimek kitin bontásának helye

A kitinlánc hidrolízise során végezetül N-acetil-D-glükózamin monomerek keletkeznek. Ez pedig kiváló szén- és nitrogénforrás lehet.

A sejtbe transzportált N-acetil-D-glükózamin egy deacetiláz hatására N-glükózaminná és acetáttá hidrolizál. Ezt követően az N-glükózamint egy transzamináz glükózzá alakítja, miközben az aminocsoport az alfa-ketuglutársavra kerül, és így L-glutaminsav képződik.



A glükóz aztán a mikrobák energiaszerző anyagcsere folyamataiba bekapcsolódva, oxidatív körülmények között akár CO_2-dá és H_2O-vá oxidálódhat, s ezzel a mineralizáció teljessé válik.

A kitinbontók közül példaként a *Bacillus*, az *Actinomyces*, *Streptomyces* valamint az *Achromobacter*, *Pseudomonas*, *Flavobacterium*, *Serratia* és a *Cytophaga* nemzetség egyes fajait említhetjük. A gombáknál pedig az *Aspergillus*, *Fusarium*, *Mucor*, *Penicillium*, valamint a gombaparazita *Gliocladium* és *Trichoderma* fajoknál tanulmányozták leginkább a kitinbontó képességet.

A szénhidrátok közül csak néhányat említettünk, de nagyon sokfélék lehetnek. Az oligo- és poliszacharidokban hihetetlenül nagy lehet a monoszacharid kombinációk száma. Az ebből adódó szerkezeti és funkcionális sokféleség pedig az enzimek és az enzimatikus bontások sokféleségét vonja maga után.

7.2.1.2. A glikolízis (Embden-Meyerhof-Parnas út)

A glikolízis – hexóz-difoszfát-, vagy felfedezőinek tiszteletére Embden–Meyerhof–Parnas (EMP) útnak nevezett reakciósor - az „egyetemes” anyagcsere folyamatok egyike. A legősibb anyagcsere utak közé tartozik. Erre utal, hogy pro- és eukarióta szervezetekben egyaránt megtalálható, valamint hogy anaerob és aerob feltételek mellett is működőképes. Koenzimigénye minimális, energiatermelése pedig szubsztrát szintű foszforilációval történik.

A glikolízis folyamatát, aminek során egy molekula glükózból 2 piroszőlősav képződik, az alábbiak szerint összesíthetjük.

$$\text{glükóz} + 2\ \text{ATP} + 2\ P_i + 2\ \text{NAD}^+ \rightarrow 2\ \text{piruvát} + 4\ \text{ATP} + 2\ \text{NAD} + \text{H}^+$$

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

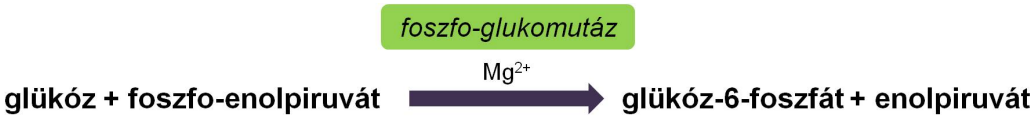
A reakciósor több szakaszra bontható: egy energia befektetést igénylő bevezető, egy oxido-redukciós és egy energiatermelő szakaszra. (**7.2/13. ábra**)

I. szakasz

Az első, energiaigényes előkészítő szakaszban történik a hexózok aktiválása, aminek eredményeképpen hexózfoszfátok és -biszfoszfátok jönnek létre:

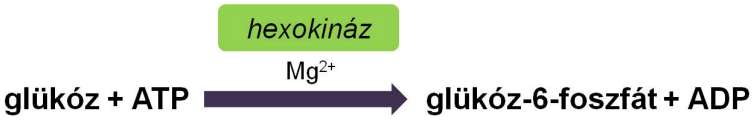
1. Ennek első lépése a glükóz foszforilációja, aminek több módja lehetséges.

1/a. Anaerob és fakultatív anaerob baktériumoknál a glükóz már a membránon való átjutáskor - a foszfotranszferáz rendszer közreműködésével történő aktív transzport során - foszforilálódik. A foszfát donor ebben az esetben a foszfo-enol-piroszőlősav, ami a glikolízis egyik intermedier vegyülete.



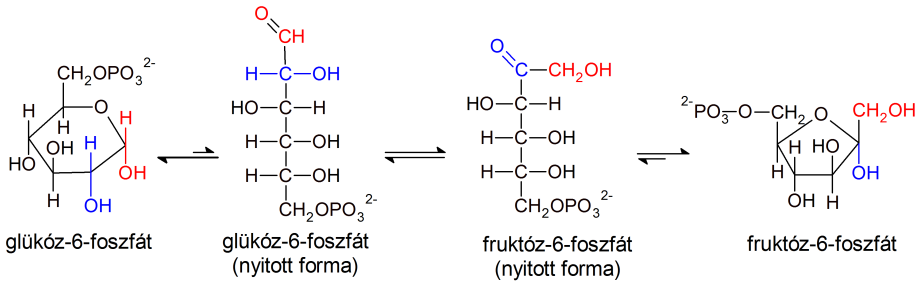
Ez jellemzi pl. anaerob *Clostridium* spp. vagy a fakultatív anaerob *Escherichia coli, Salmonella typhimurium* baktériumokat.

1/b. Aerob baktériumok valamint eukarióta sejtek esetén a glükóz a membránon foszforiláció nélkül is átjuthat. Ebben az esetben a citoplazmában található szabad glükózt az ATP foszforilálja, egy hexokináz enzim és a Mg^{2+} koenzim közreműködésével.

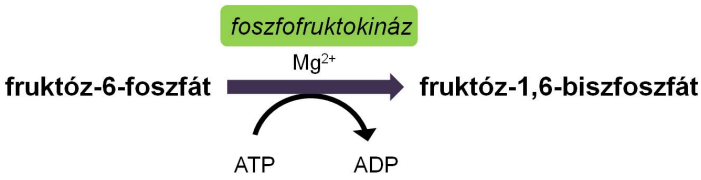


A nagy szabadenergia csökkenés (ΔG^{01} = -20,9 kJ/mol) miatt ez a reakció irreverzibilis.

2. A következő, a glulóz-6-foszfát fruktóz-6-foszfáttá való átalakulása, a kis szabadenergia változásnak (ΔG^{01}= 2,2 kJ/mol) köszönhetően már reverzibilis folyamat. A reakciót katalizáló foszfohexóz-izomeráz az aldóz - ketóz egyensúly mellett a gyűrűs forma nyitását és zárását is katalizálja.



3. A harmadik lépés, egy ATP terhére történő foszforilációval, a fruktóz-1,6-biszfoszfát képződése.



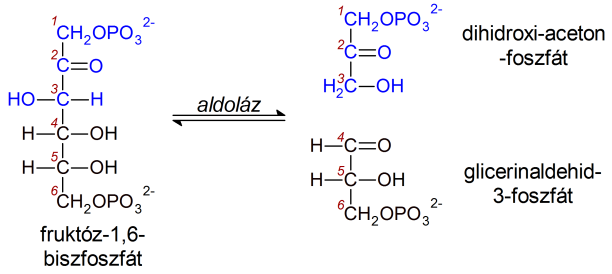
A reakció és egyben a glikolízis kulcsenzime a froszfofruktokináz, aminek fontos szerepe van a glükóz anyagcsere szabályozásban. Aktivitását több tényező az is befolyásolja. Ilyen pl. ATP – ADP arány. Az ATP ugyanis nemcsak szubsztrátja, hanem alloszterikus inhibitora is a fruktokináznak, és így inkább szénhidrát megtartó szerepe van,

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

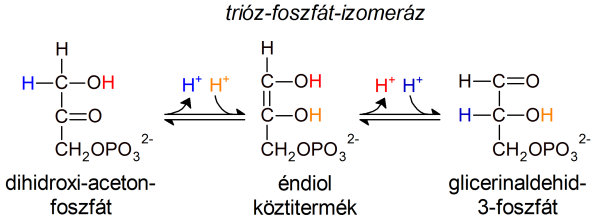
míg az ADP serkenti a működését, azaz a glikolízis irányába tolja el a folyamatot. Az ATP-hez hasonlóan a szénhidrátlebontás egyes intermedier vegyületei (mint pl. glicerinsav-foszfátok, PEP) is alloszterikusan gátolják az foszfofruktokináz működését.

4. A hat szénatomos fruktóz–1,6-biszfoszfátot aztán az aldoláz enzim a 3. és 4. szénatomok közti

kötésnél két triózfoszfáttá hasítja. A reakció a $\Delta G^{0'}$ = -22,8 kJ/mol szabadenergia változás ellenére reverzibilis. A folyamat mégis inkább a három szénatomos molekulák képződésének irányába tolódik el, mivel a triózfoszfátok azonnal tovább alakulnak.



5. Az aldoláz hatására keletkező dihidroxiaceton-foszfát és glicerinaldehid-3-foszfát között egyensúlyi állapot áll fenn, és energia befektetés nélkül egymásba alakulhatnak. A két trióz közti átrendeződési folyamatot, egy telítetlen diol intermedieren keresztül, a triózfoszfát-izomeráz katalizálja.

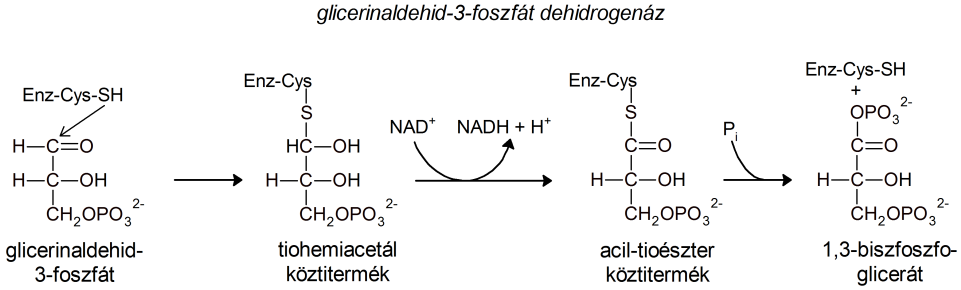


És ezzel lezárult a glikolízis bevezető, előkészítő szakasza, ami utat nyit az oxidoredukciós és az energiatermelő folyamatoknak.

II. szakasz

6. A következő lépések a glicerinaldehid-3-foszfátból indulnak ki, ami egy dehidrogenáz enzim és a NAD^+-koenzim közreműködésével glicerinsav-foszfáttá oxidálódik, miközben triózonként egy NAD^+ redukálódik. Az aldehid csoport karbonsavvá történő oxidációja során a hidrogénelvonás nagy energia felszabadulással jár. Ez pedig egy anorganikus foszfát belépésével nagy energiájú kötés szintézisére használható.

Ebben a folyamatban a glicerinaldehid-3-foszfát a dehidrogenáz aktív központjában lévő cisztein oldallánccal előbb egy tiofélacetál, majd egy nagyenergiájú acil-tioészter intermediert képez. Ez aztán egy molekula anorganikus foszfát belépésével alakul át glicerinsav-1,3-biszfoszfáttá.



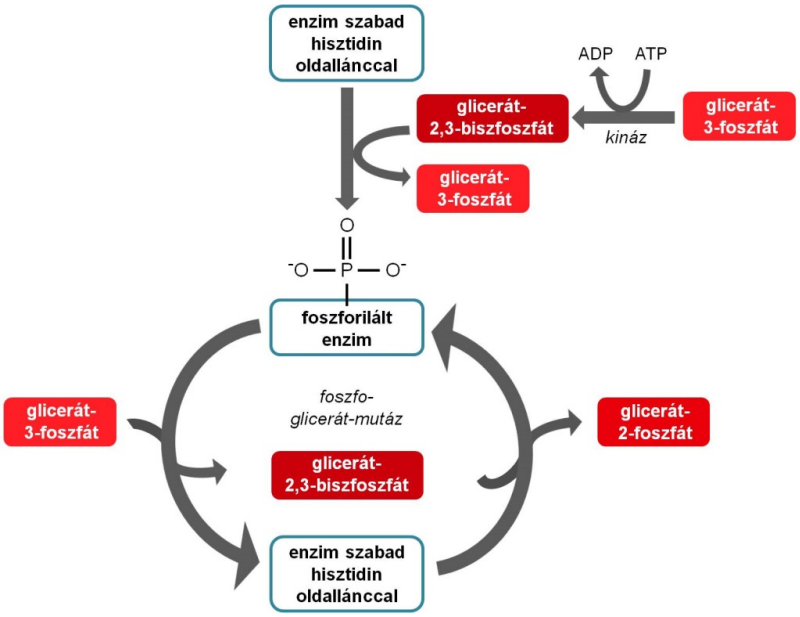
XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

III. szakasz

7. A következő lépésben a glicerinsav-1,3-biszfoszfátból glicerinsav-3-foszfát lesz, miközben a nagyenergiájú acilfoszfátjáról leváló foszfát csoport egy ADP-re tevődik át. A reakciót magnézium jelenlétében a foszfoglicerokináz katalizálja, és triózonként egy-egy ATP képződik.

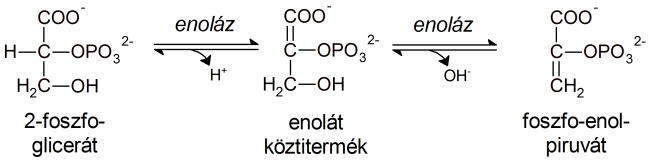
Ezzel megtörtént az első energianyerés, amikor is az előbb beépült anorganikus foszfát egy ADP-re került. Ez a glikolízis első szubsztrát szintű foszforilációja, ami a reakciósor sztöchiometriáját tekintve, egy kiindulási glükóz molekulára számítva, 2 molekula ATP képződését jelenti.

8. A glicerinsav-3-foszfát foszfátcsoportja ezt követően – egy 2,3-biszfoszfo-glicerinsav intermedier belépésével - a 3. szénatomról (ahol a foszforsav egy alkoholos csoportot észteresít) a 2. szénatom hidroxiljára kerül át. Ezt a reakciót Mg^{2+} jelenlétében a foszfoglicero-mutáz katalizálja.



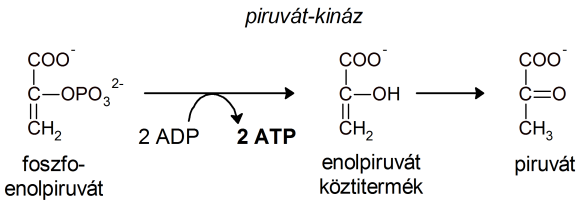
9. A foszfoenolpiruvát képződéséhez is feltétlenül szükség van Mg^{2+} ionra. Ebben az energianövelő lépésben a 2-foszfoglicerinsav foszfátcsoportja kis energiájú kötésből nagy energiájúba megy át.

Az enoláz enzim katalizise mellett egy víz kilépésével telítetlen kötés, a foszfát észterből pedig nagy energiájú enolfoszfát (enol~P) képződik.



10. A következőkben a foszfoenolpiruvát nagyenergiájú ~foszfát csoportja egy ADP-ből ATP-t képez, miközben enolpiroszőlősav keletkezik. És ezzel megtörténik a glikolízis második szusztrátszintű foszforilációja, ami triózonként egy, (1 kiindulási glükózra számolva pedig 2 ATP) szintézisét jelenti. Ezt a reakciót a piruvát kináz (+ Mg^{2+}, K^{+}) katalizálja, míg az enolpiroszőlősav, a sokkal stabilabb piroszőlősavvá már spontán, nem enzimatikus úton alakul át.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



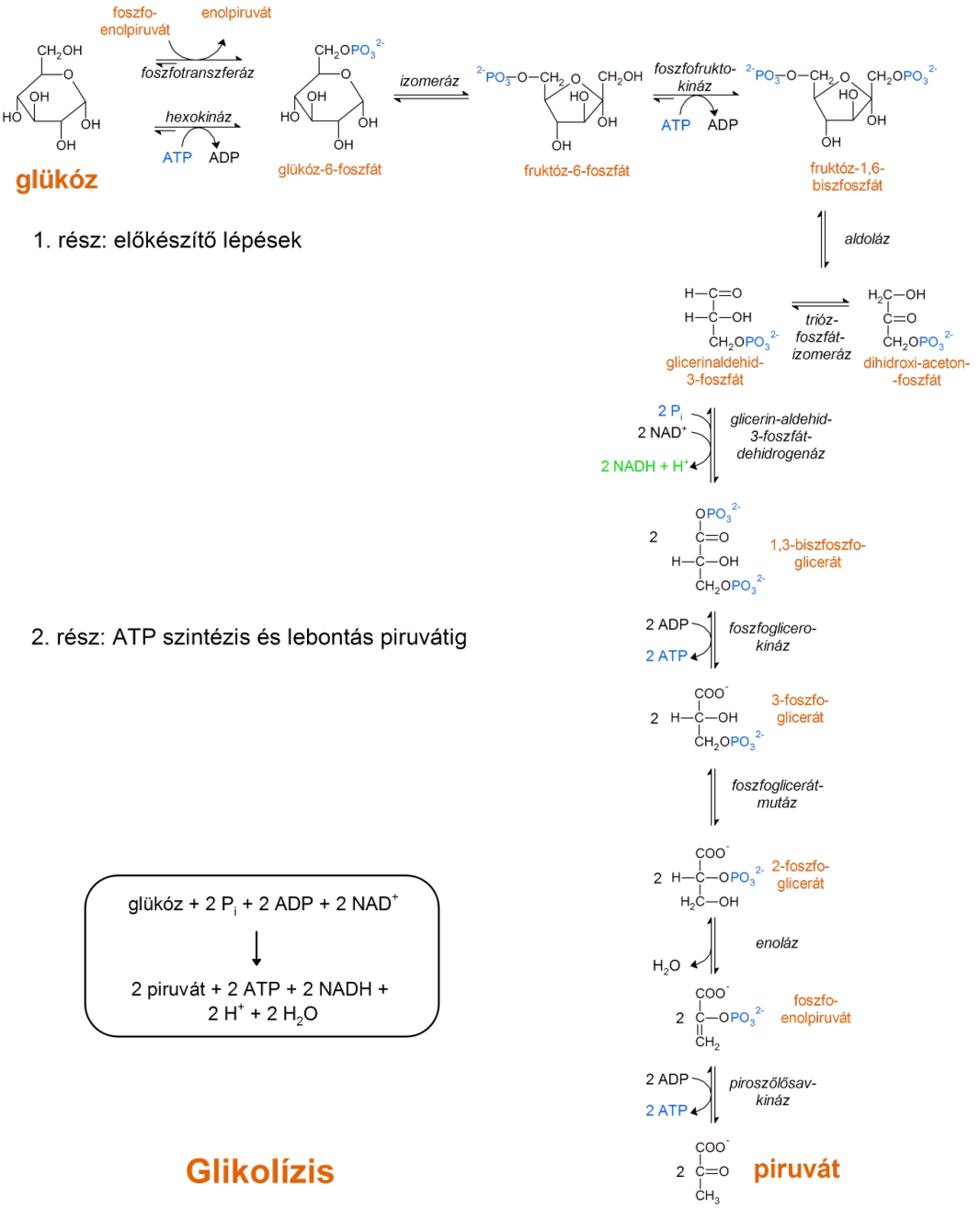
A piroszőlősav képződése a glikolízis utolsó lépése. A piroszőlősav azonban fontos elágazási pont, ahonnan a reakcióutak - a sejt anyagcsere rendszere, valamint a környezet oxigén parciális nyomásának függvényében -mind az anaerob, mind az aerob anyagcsere irányában folytatódhatnak.

Anaerob körülmények között a fermentáció irányába, amikor is a piruvát redukciója során - a glikolízis egyetlen oxidoredukciós lépésében - keletkezett NADH $+H^+$ visszaoxidálódik.

Aerob körülmények között pedig az oxidáció irányába. Ekkor a piroszőlősav acetil-CoA-vá alakul és, a citrát ciklusban oxidálódik. A redukált koenzimek pedig a légzési lánc közreműködésével oxidálódnak vissza.

Az Embden-Meyerhof-Parnas anyagcsereutat, a keletkezett ATP és NADH $+H^+$ 1 molekula glükózra vonatkoztatott mennyiségét, az egyes reakciók enzimeit és a szabadenergia változás értékét ($\Delta G^{0'}$) a **7.2/13. ábrá**n foglaltuk össze (lásd még **7.2/1. táblázat)**.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



7.2/13. ábra. A glikolízis (Embden-Meyerhof-Parnas út) folyamata

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

7.2/1. táblázat. Az Embden-Meyerhof-Parnas út során keletkezett ATP és NADH +H^+ egy molekula glükózra vonatkoztatott mennyisége,az egyes reakciók enzimei és a szabadenergia változás értéke($\Delta G^{0'}$: ΔG a reakciónkénti szabadenergia változás kJ mértékegységben, 0 az élő rendszerre utal, 25°C, pH=7, a ′ jel a standard körülményeket jelzi, 1 mólos koncentrációt, 1 atm. nyomást)

Citromsav-ciklus enzimei	NAD(P)H + H^+ /$FADH_2$	ATP	ΔG0′ (kJ/mol)
Citrát-szintáz			-31,4
Akonitáz			+ 6,3
Izocitrát-dehidrogenáz	NAD(P)H + H^+		-8,4
α-ketoglutársav-dehidrogenáz enzimkomplex	NADH + H^+		-33,5
Szukcinil-koA-szintetáz		1	-3,3
Szukcinát-dehidrogenáz	$FADH_2$		0
Fumaráz			-3,8
Malát-dehidrogenáz	NADH + H^+		+ 29,7

A glikolízis folyamata, aminek során egy molekula glükózból két piroszőlősav képződik, a sejt alapvető szükségleteit biztosítja: 1 NADH +H^+ alakjában redukáló képességet, triózfoszfát intermediereket, valamint 2 ATP-t, amiben a cukorfoszfátok átalakulása során keletkezett energia konzerválódott.

A sejtnek azonban még szüksége lehet négy-, öt- és hét-szénatomos intermedierekre, valamint további reduktív kapacitásra, amit más, hasonlóképpen a glükóz-6-foszfátból kiinduló alternatív anyagcsere utak biztosítanak. Ilyen például a pentóz-foszfát- vagy az Entner-Doudoroff-út.

Azt sem szabad elfelejteni, hogy számos baktériumban nem működik az Embden-Meyerhof-Parnas-út, s ezekben különös fontossága van egy, a glükóztól piroszőlősavig vezető alternatív útnak.

7.2.1.3. Pentóz-foszfát-út

A pentóz-foszfát útnak, – más néven hexóz-monofoszfát-söntnek - nevezett reakciósor aerob és fakultatív anaerob baktériumokban egyaránt megtalálható.

Működése esszenciális, mivel számos létfontosságú vegyület képződését teszi lehetővé.

A glükóz-6-foszfátból kiinduló, - és három-, négy-, öt-, hat- és hét-szénatomos cukorfoszfátokon keresztül zajló - folyamat összevont reakcióegyenlete a következő:

$$3 \text{ glükóz-6-foszfát} + 6 \text{ NADP}^+ \rightarrow 6 \text{ NAD(P)H} + \text{H}^+ + 3 \text{ CO}_2 + \text{glicerinaldehid 3-foszfát}$$

vagy

$$3 \text{ glükóz-6-foszfát} + 12 \text{ NADP}^+ \rightarrow 12 \text{ NAD(P)H} + \text{H}^+ + 6 \text{ CO}_2 + 5 \text{ glükóz-6-foszfát}$$

A fenti egyenletből jól látszik, hogy a teljessé vált ciklus NADPH +H^+-t és glicerinaldehid-3-foszfátot állít elő. Tehát a különböző szénatom számú intermedieren túlmenően, a pentóz-foszfát út fő funkciója NADPH +H^+ előállítása a sejtben folyó reduktív bioszintetikus folyamatok (pl. zsírsavszintézis) számára (**7.2/14. ábra**).

Másrészt az itt keletkező glicerinaldehid-3-foszfát – a glikolízis első szabályozási pontjait elkerülve – kapcsolódhat be az Embden-Meyerhof-Parnas-útba, és ezzel annak folyamatosságát biztosíthatja, vagy éppen a glükoneogenezis irányába futva ismét glükóz-6-foszfáttá alakulhat.

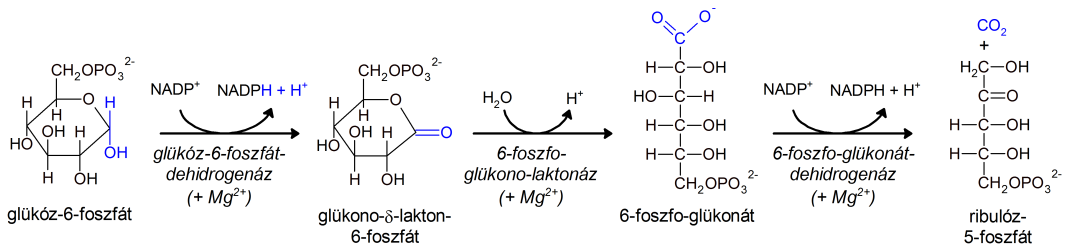
De nézzük, hogyan is zajlik a pentóz-foszfát út. A reakciósor két részre, egy oxidatív és egy nem oxidatív szakaszra bontható.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

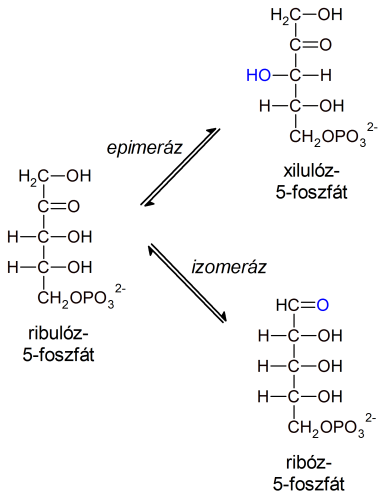
1. Az első a glükóz direkt oxidációja

Ennek során a glükóz-6-foszfátot a $NADP^+$ specifikus glükóz-6-foszfát-dehidrogenáz oxidálja, miközben egy molekula $NADP^+$ redukálódik, és 6-foszfo-glukonolakton képződik.

A lakton gyűrű hasadását a 6-foszfo-glukonsav kialakulása, majd egy dekarboxilezéssel egybekötött újabb oxidációs lépés követi. Az utóbbi, dehidrogenáz katalizálta reakcióban a 6-foszfo-glukonsav oxidálódik, és egy újabb $NADP^+$ redukálódik. Közben a szénlánc megrövidül, egy CO_2 kilép, és ribulóz-5-foszfát keletkezik

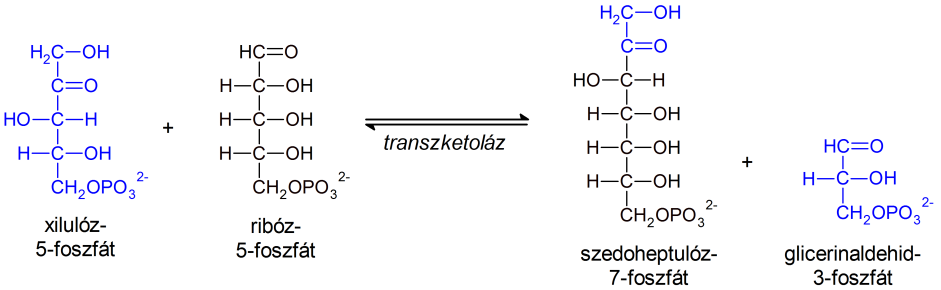


2. A pentóz-foszfát út második szakaszában - a nem oxidatív jellegű reakciók sorozata következik, amit a ribulóz-5-foszfátnak xilulóz-5-foszfáttá és ribóz-5 foszfáttá alakulása vezet be. Ez az izomerizációs folyamat a sejt számára pentóz raktárt biztosíthat.



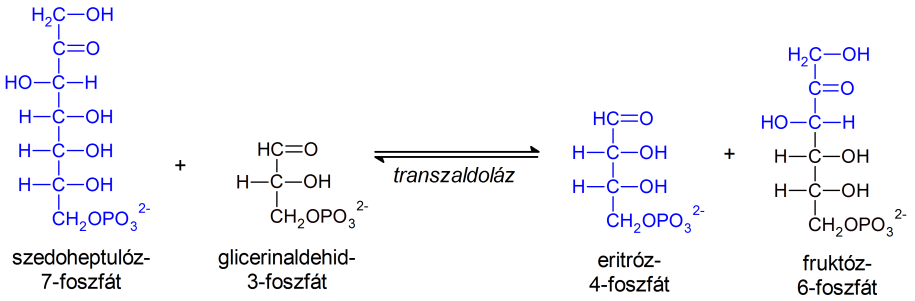
A traszketoláz és transzaldoláz reakciók sora pedig különböző szénatom számú intermedierekkel szolgál, valamint regenerálhatja a hat szénatomos cukorfoszfátokat.

Az első ilyen transzfer során a xilulóz-5-foszfát donorról egy két szénatomos egység tevődik át a ribóz-5-foszfát aldehid csoportjára: az eredmény egy glicerinaldehid-3-foszfát és egy szedoheptulóz-7-foszfát. A reakciót a transzketoláz enzim és tiamin-pirofoszfát koenzim komplex katalizálja.



XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A következő lépésben egy transzaldoláz hatására a szedoheptulóz-7-foszfátról egy három szénatomos dihidroxiaceton egység kerül a glicerinaldehid-3-foszfátra. A három szénatomos aldóz akceptor ezáltal fruktóz-6 foszfáttá, míg a szedoheptulóz-7-foszfát maradvány négy szénatomos eritróz-4-foszfáttá alakul.



Ezt követően ismét a transzketoláz enzim (+tiamin pirofoszfát koenzim) tesz át egy két szénatomos egységet aldózról ketózra, amikor is az eritróz-4-foszfátból és xilulóz-5-foszfátból, fruktóz-6-foszfát és glicerinaldehid-3-foszfát képződik.

A pentóz-foszfát utat pentóz-foszfát-cilkusnak is nevezik, mivel megfelelő körülmények között a glicerinaldehid-3-foszfát és a fruktóz-6-foszfát glükóz-6-foszfáttá alakulva regenerálhatja a kiindulási hat szénatomos cukorfoszfátokat.

A traszketoláz és transzaldoláz reakciók sorozatával történő átalakulás a szénatom számokat tekintve a következőképpen alakul.

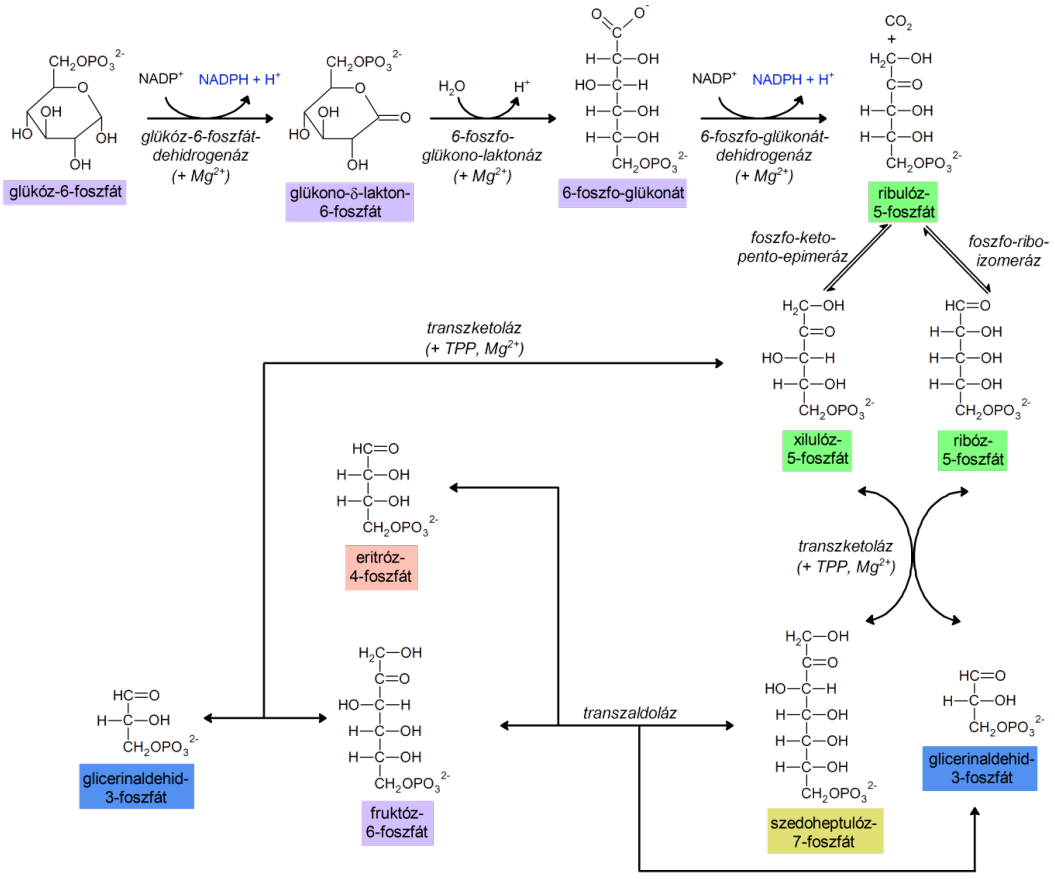
$$C_5 + C_5 \rightarrow C_3 + C_7 \text{ (transzketoláz 2C)}$$
$$C_3 + C_7 \rightarrow C_6 + C_4 \text{ (transzaldoláz 3C)}$$
$$C_4 + C_5 \rightarrow C_6 + C_3 \text{ (transzketoláz 2C)}$$

Nettó reakció

$$3\ C_5 \rightarrow 2\ C_6 + C_3$$

A C_3 aztán belép a glikolízis, vagy a glükoneogenezis folyamatába.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



7.2/14. ábra. A pentóz-foszfát-út folyamata

A pentóz-foszfát-út - az anyagcserében betöltött sokoldalú szerepéből adódóan - esszenciális a sejt számára, mivel

1. a bioszintézisekhez NADPH $+H^+$-t állít elő;

2. a folyamat során képződött eritróz-4-foszfát, enolpiroszőlősav-foszfáttal kapcsolódva, az aromás gyűrűk szintézisének kiinduló pontja;

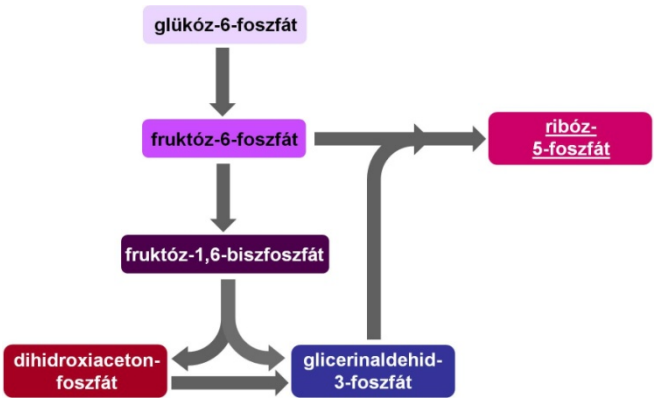
3. a ribulóz-5-foszfát autotróf mikrobákban ribulóz-1,5-biszfoszfáttá alakulva, a CO_2-fixáció fontos széndioxid akceptora;

4. a ribóz-5-foszfát pedig a nukleotidok, nukleinsavak szintézisének alapja.

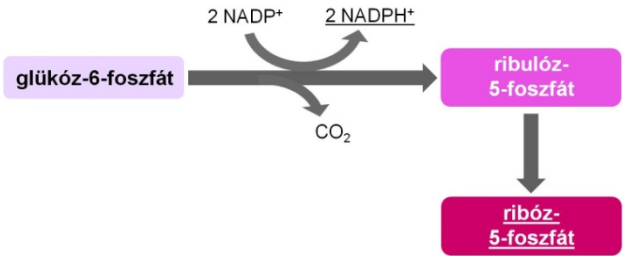
A pentóz-foszfát-út lefolyása és intenzitása mindig a sejt igényei szerint alakul. Ebben pedig a glükóz oxidációja és a NADPH $+H^+$ koncentrációja a meghatározó tényező, a fő szabályozási pont.

1. Ha a sejtnek több ribózra és kevesebb NADPH +H+-ra van szüksége, akkor a glükóz-bontás folyamata a glikolitikus útvonalon indul el, és halad glicerinaldehid-3-foszfátig, majd ezt követően transzaldoláz és -ketoláz reakciókkal ribóz-5-foszfát képződik.

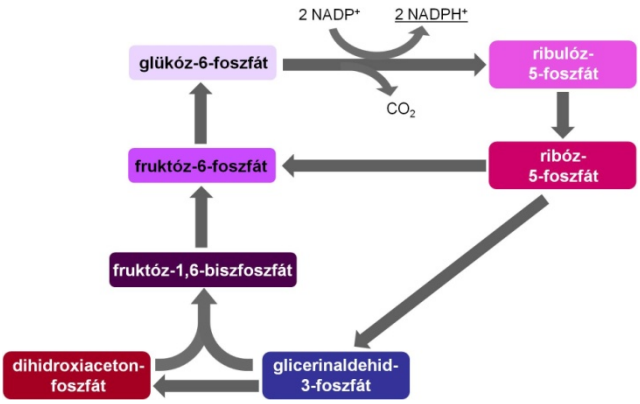
XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO Formatter, visit us at http://www.renderx.com/



2. Abban az esetben, ha ribózra és NADPH $+H^+$-ra azonos mértékben van igény, a folyamat a pentóz-foszfát-úton, a glükóz direkt oxidációjával indul, és megy ribóz-5-foszfátig.



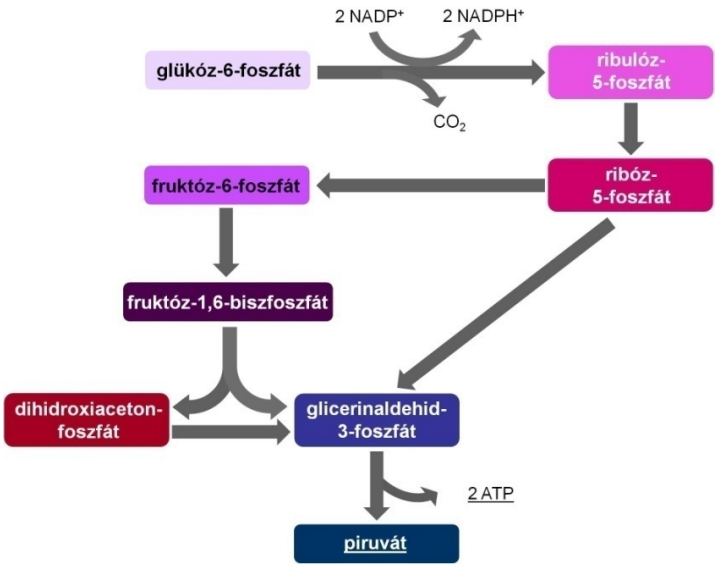
3. Máskor meg a redukáló képességre, NADPH $+H^+$-ra nagyobb szüksége van a sejtnek, mint az öt szénatomos szénvázra. A glükóz-6-foszfát bontása ekkor is a pentóz-foszfát-úton indul, de a reakciósor végén keletkező glicerinaldehid-3-foszfát az Embden-Meyerhof-útba becsatlakozva glükóz-6-foszfáttá alakul vissza.



Vannak mikroorganizmusok, melyeknél a pentóz-foszfát-út legfontosabb feladata - a fentihez hasonlóan - a NADPH + H^+ szintézise, de ez itt elsősorban is az energianyerés, az ATP szintézis céljait szolgálja. Ebben az esetben hat glükóz-foszfát molekulából egy-egy CO_2 kilépésével 6 ribulóz-5-foszfát keletkezik, majd ezek a pentózok a glükoneogenezis során öt hexóz molekulává alakulnak vissza. Hat molekula glükóz-foszfát oxidációjából kiindulva, 12 molekula NADPH + H^+-vel számolhatunk, mely a légzés során 36 molekula ATP-t szolgáltat.

Más mikroorganizmusoknál a pentóz-foszfát-út legfontosabb rendeltetése NADPH $+H^+$ és ATP szintézise. Itt a glükóz-foszfát a direkt oxidáció során pentóz-foszfáttá alakul, majd a transzketoláz és aldoláz reakciók révén létrejött glicerinaldehid-3-foszfátból a glikolízisbe belépve piroszőlősav lesz, ami az oxidatív bontása során elegendő ATP-t szolgáltat.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



Ha a mikroorganizmusok számára külső tápforrásául pentózok szolgálnak, akkor ezek a sejtben izomerizációs és foszforilációs reakciók révén ribóz-5-, ribulóz-5-, vagy xilulóz-5-foszfáttá alakulnak, amelyek aztán a pentóz-foszfát-úton fruktóz-, ill. glükóz-6-foszfáttá rendeződnek át. De a nukleotidok bontásakor keletkező pentózok átalakítása is a nagyrészt a pentóz-foszfát úton történik.

7.2.1.4. Entner–Doudoroff–út

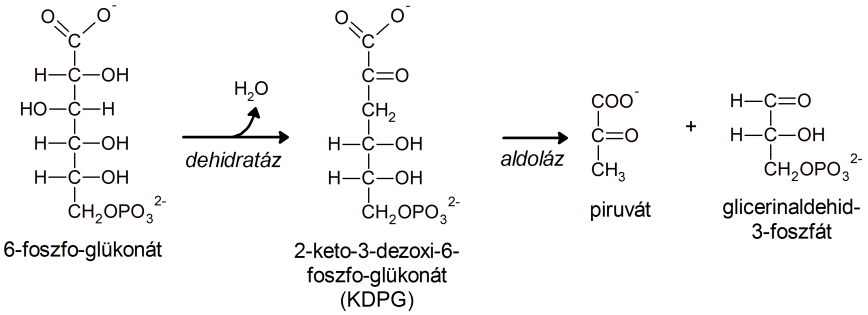
Az Entner-Doudoroff–út is a hexózok degradációját szolgálja (**7.2/15. ábra**). Ezt az archeákban és valódi baktériumokban egyaránt fellelhető reakciósort a *Pseudomonas saccharophila*-t vizsgálva fedezték fel (1951). A folyamatot, aminek során egy molekula glükózból 2 piroszőlősav képződik, az alábbiak szerint összesíthetjük.

$$\text{glükóz} + \text{ATP} + P_i + \text{NADP}^+ + \text{NAD}^+ \rightarrow 2\ \text{piruvát} + 2\ \text{ATP} + \text{NAD(P)H} + H^+ + \text{NADH} + H^+$$

Az Entner-Doudoroff–út az Embden-Meyerhof-Parnas féle glikolízis alternatív útjának tekinthető.

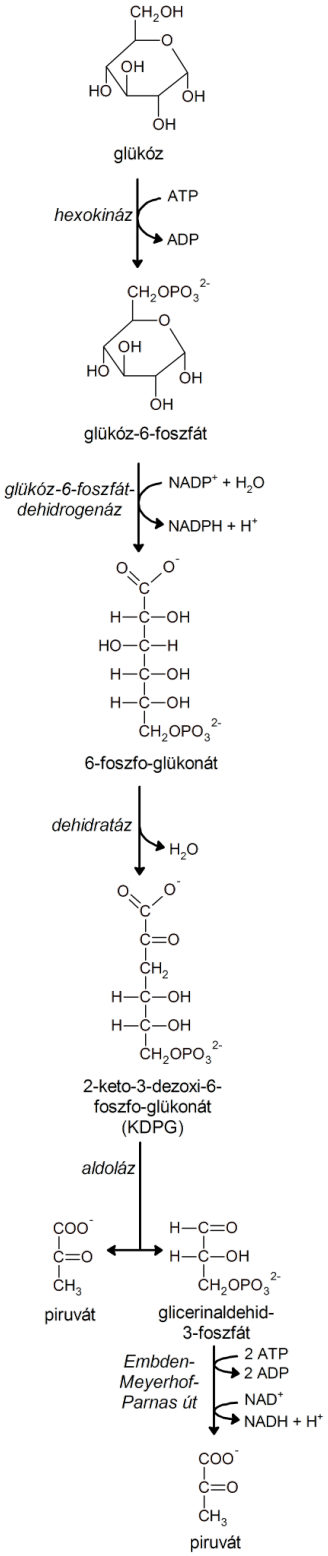
Indítása mégis a pentóz-foszfát útéval azonos, miszerint a glükóz-6-foszfátot a glükóz-6-foszfát-dehidrogenáz oxidálja, miközben egy molekula $NADP^+$ redukálódik, és előbb 6-foszfo-glukonolakton, majd 6-foszfo-glukonsav képződik.

És itt tér el az Entner-Doudoroff-út, amikor is a glükonsav-6-foszfátból - a 6-foszfo-glukonsav-dehidratáz katalizise mellett - egy molekula víz elvonásával 2-keto-3-dezoxi-6-foszfoglükonsavat hoz létre:



Ezt a hatszénatomos savat a következő lépésben egy aldoláz piroszőlősavra és glicerinaldehid-3-foszfátra hasítja. Az utóbbit aztán - az Embden-Meyerhof-Parnas-útba csatlakozva - a gikolízis enzimei piroszőlősavvá alakítják. Az Entner-Doudoroff-út ily módon a glikolízis regulációs pontjait elkerülve képes triózfoszfátok képzésére.

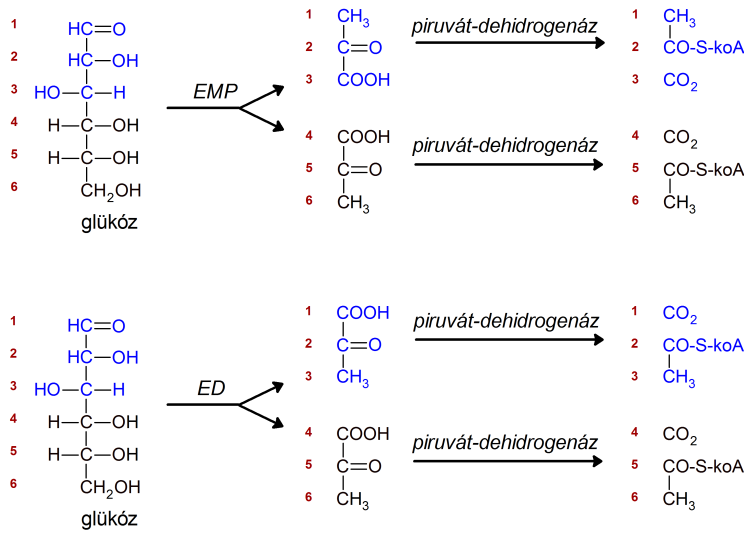
XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



7.2/15. ábra. Az Entner – Doudoroff –út folyamata

A teljessé vált ciklus ugyan mindkét esetben piroszőlősavat állít elő, mégis alapvető különbség, hogy glikolitikus úton a glükóz 3. és 4. szénatomja, míg az Entner-Doudoroff-út során a glükóz 1. és 4. szénatomja képezi a piruvuvát karboxilcsoportját (**7.2/16. ábra**).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



7.2/16. ábra. A CO_2 képződés folyamata az Embden-Meyerhof-Parnas- (EMP) és az Entner-Doudoroff-út (ED) során

További különbség, hogy a reakciósor sztöchiometriáját tekintve, egy kiindulási glükóz molekulát számítva, az Embden-Meyerhof-Parnas-útban 2 molekula ATP és 2 molekula NADH + H^+ képződik, míg az Entner-Doudoroff-út során 1 ATP, 1 NADPH +H^+ és 1 molekula NADH + H^+ a nyereség.

Az bakteriális anyagcserében az Entner-Doudoroff-út különböző módosulásaival találkozhatunk.

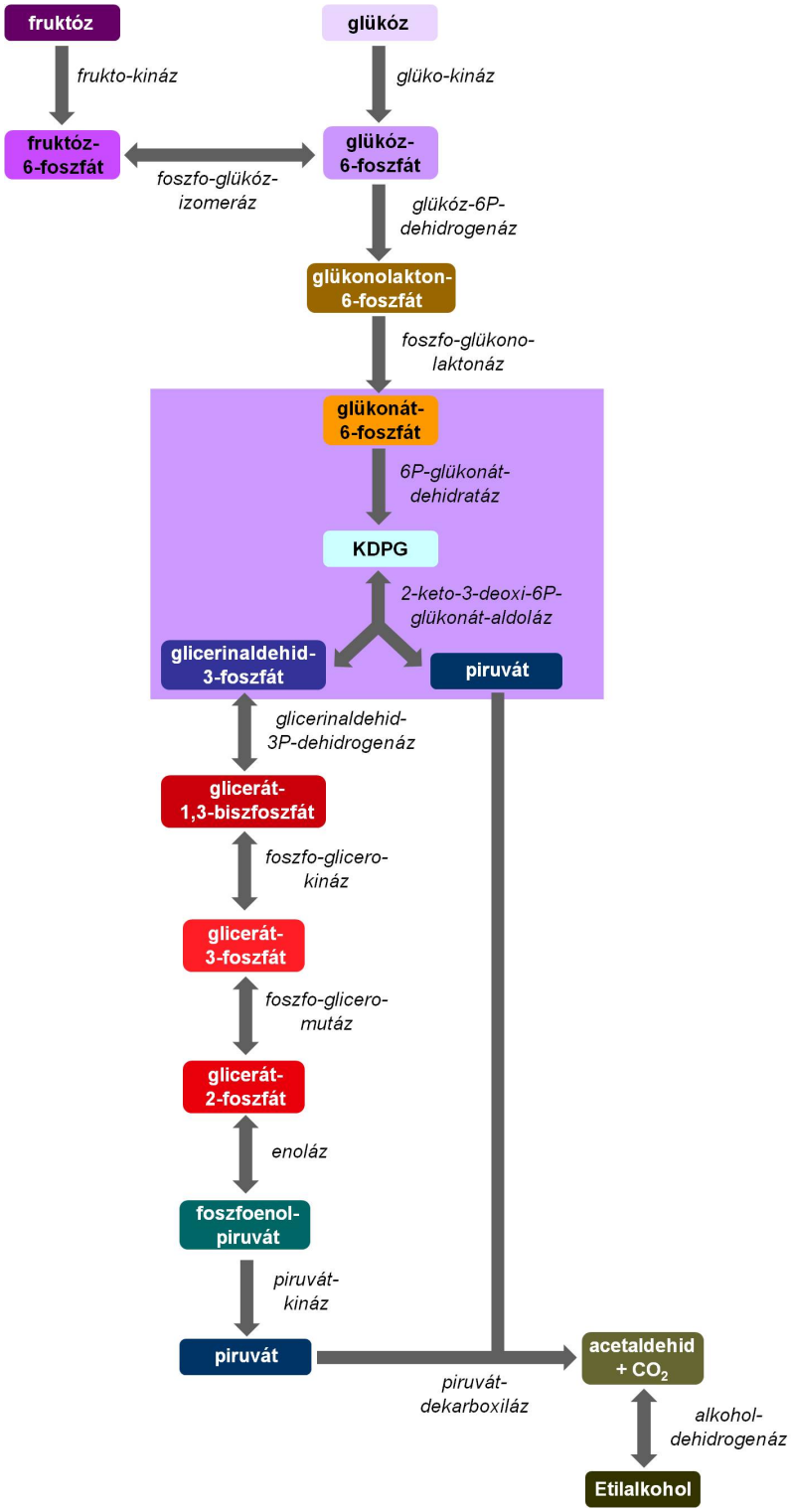
1. Konstitutív lineáris út

A *Zymomonas mobilis,* - amely a pentóz-foszfát-út kulcsenzimével, a 6-foszfoglukonsav-dehidrogenázzal nem rendelkezik - a hexózok katabolikus bontását, és így az anaerob fermentációját is kizárólag az Entner-Doudoroff-úton végzi. Ez az út biztosítja a sejt számára fontos prekurzorokat, valamint szubsztrátszintű foszforilációval az ATP-t. (**7.2/17. ábra**)

A *Zymomonas mobilis* fruktózt és glükózt is bont ezen az úton. A szénhidrátok a membrán transzport során facilitált diffúzióval jutnak a sejtbe, ahol aztán egy ATP-dependens foszforilációt követően lépnek be az Entner-Doudoroff-útba. A fruktóz-6-foszfát egy foszfogluko-izomeráz katalizálta lépésben alakul glükóz-6-foszfáttá, amiből aztán 2 piroszőlősav képződik. Anaerob feltételek mellett, az alkoholos fermentáció során pedig a piruvát dehidrogenáz hatására, a piroszőlősavból egy CO_2 kilépésével acetalhehid, majd etilalkohol keletkezik. A folyamat során 1 glükózra számítva nettó 1 ATP képződik.

A *Neisseria gonorrhoeae*nál is fellelhető az Entner-Doudoroff-útnak ez a lineáris változata. De ennél a baktériumnál már kizárólag a glükóz szolgál energiaforrásként, és a sejt az Entner-Doudoroff- (87%), valamint a pentóz-foszfát-utat kombinálja a szénhidrát bontáskor.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



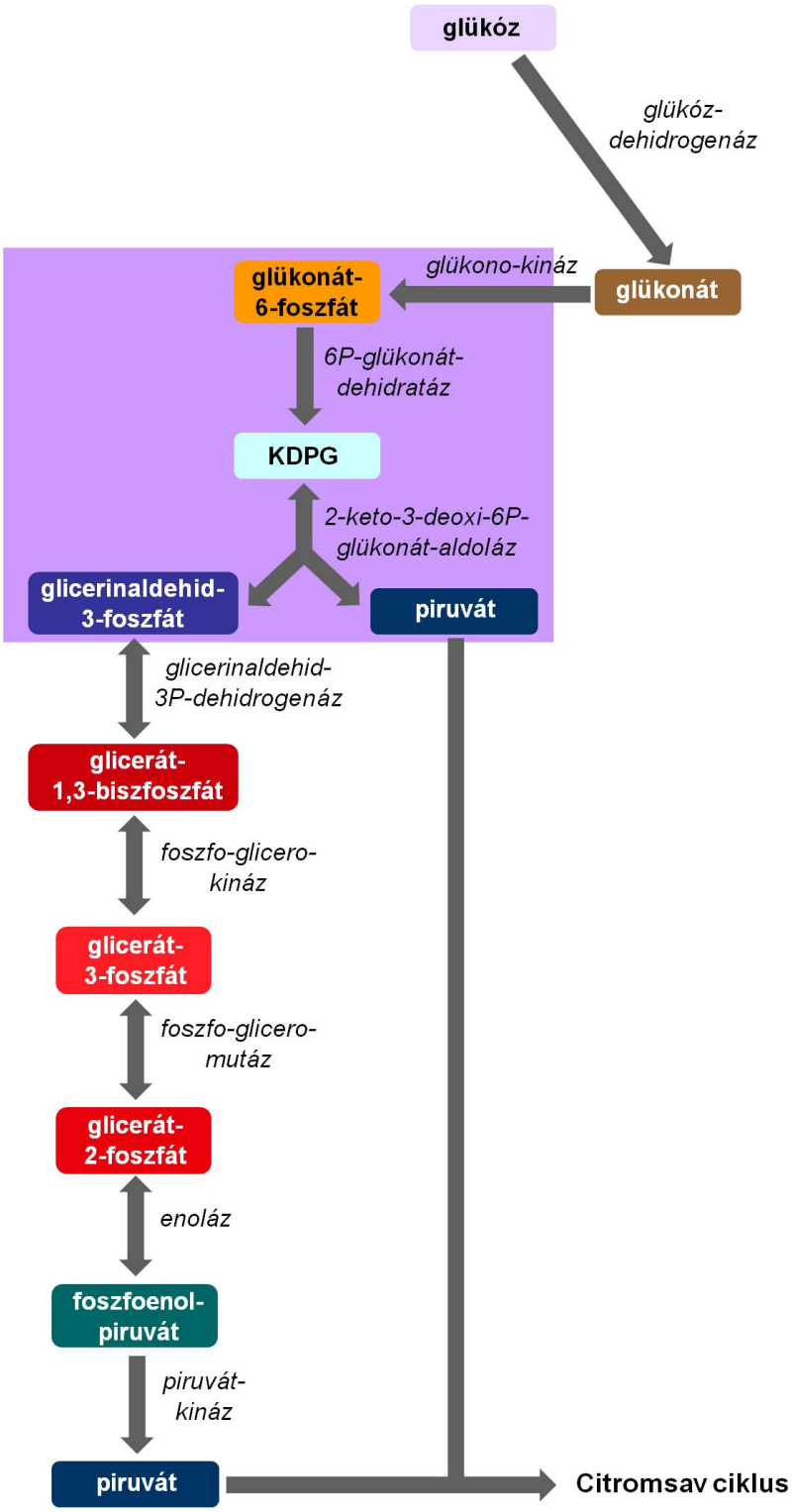
7.2/17. ábra. Az Entner-Doudoroff út 1. változata: Konstitutív lineáris út a *Zymomonas mobilis* esetén

2.Indukálható lineáris út

Az Entner-Doudoroff–út számos esetben csak perifériku szerepet játszik a központi anyagcserében. Az *Escherichia coli* pl. a glükóz bontásra az Embden-Meyerhof-Parnas-, vagy a pentóz-foszfát-utat, a glükonát asszimilációjára viszont az Entner-Doudoroff –utat használja (**7.2/18. ábra**). A glükonát aktív transzporttal (szimport, azaz két anyag irányú transzlokációjával) jut a sejtbe, ahol is a glukokináz katalizálta foszforilációt követően, mint 6-foszfo-glukonsav lép be az Entner-Doudoroff–útba. Itt aztán piroszőlősav képződik belőle, aminek a további bontása

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

mind anaerob módon a fermentáció irányában - mint azt a *Zymomonas mobilis*nál is láthattuk - mind aerob úton, a TCA-ciklusba belépve megtörténhet.(XX. ábra). A savas funkciós csoportot tartalmazó cukrok (mint pl. a glükonát) degradációját a Clostridium-ok is ezen a líneáris Entner-Doudoroff–úton keresztül végzik.



7.2/18. ábra. Az Entner-Doudoroff út 2. változata: indukálható lineáris út az *Escherichia coli* esetén

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

3.Ciklikus út

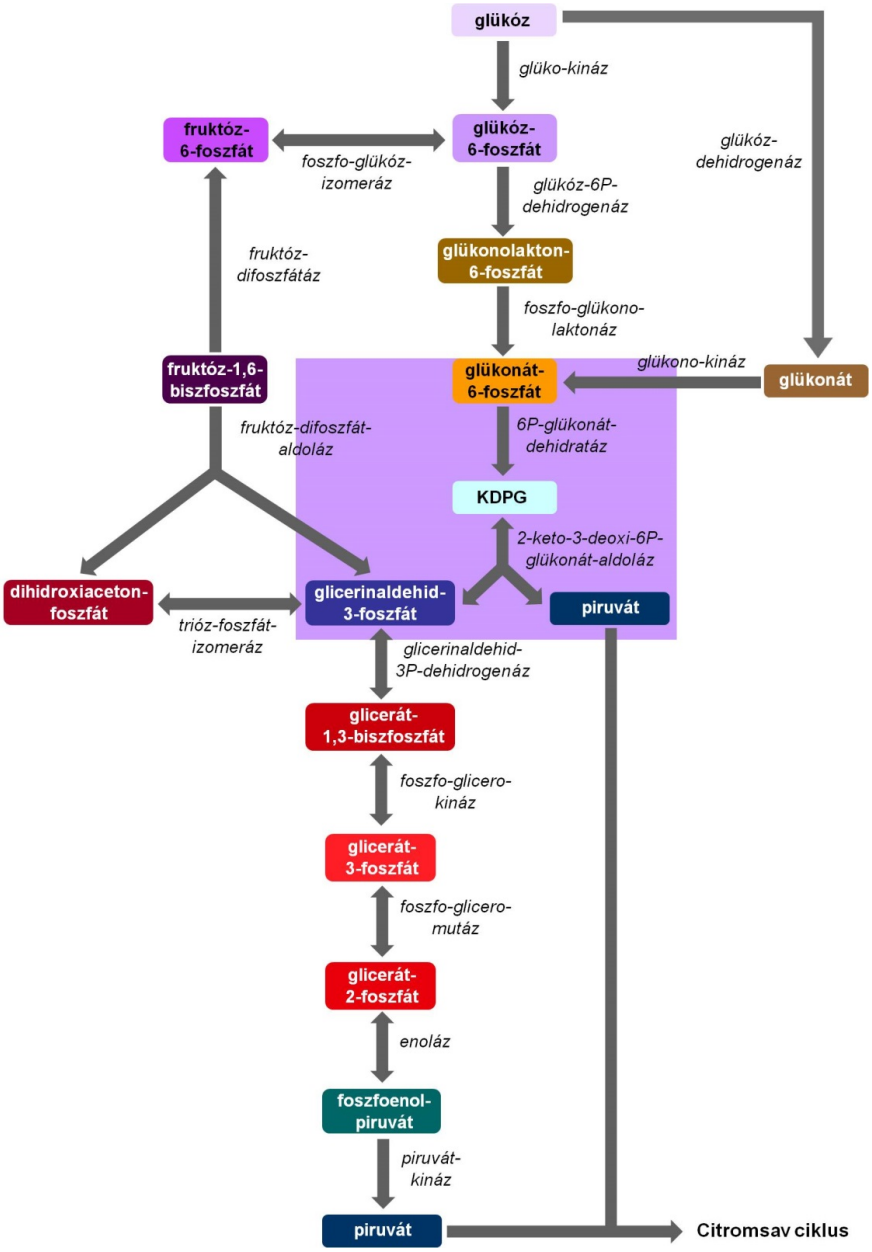
A *Pseudomonas*ok anyagcseréjében viszont központi szerepet tölt be az Entner-Doudoroff –út. Ezek a baktériumok ugyanis nem rendelkeznek a glikolízis első szakaszainak enzimeivel, mint például a fruktokinázzal, és energianyerésre így az Entner-Doudoroff–utat használják. (**7.2/19. ábra**)

A ciklikus Entner-Doudoroff–út a lineáris úttól a triózok szétválását követően tér el, amikor is a glicerinaldehid-3-foszfát átalakulása két irányban, a glikolízis és a glükoneogenezis irányában futhat.

Tehát a glicerinaldehid-3-foszfát egyrészt bekapcsolódhat az Embden-Meyerhof-Parnas-útba és ezen a lineáris reakciósoron végigfutva, egy ATP szintézise mellett piroszőlővavvá alakulhat. Másrészt ciklust alkotva, a glükoneogenezis irányába haladhat, amikor is a glicerinaldehid-3-foszfát a dihidroxiaceton-fosztáttal előbb fruktóz-1,6-difoszfáttá, majd fruktóz-6-foszfáttá és végezetül a kört bezárva, glükóz-6-fosztáttá alakul. Ez utóbbi három reakciót egy aldoláz, a fruktóz-difoszfatáz és a foszfo-glükóz-izomeráz katalizálja. Az Entner-Doudoroff-út ciklikus működésének lényege tehát, hogy a fenti enzimek katalízisével a három szénatomos cukorfoszfátokból glükóz regenerálható.

A fentieken túlmenően, a *Pseudomonas, Azotobacter* és más genuszok tagjai, a glükózt előzetes foszforiláció nélkül még glükonsavvá, majd 6-foszfo-glükonsavvá, és 2-keto-3-deoxi-6-foszfoglükonsavvá oxidálhatják.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



7.2/19. ábra. Az Entner-Doudoroff út 3. változata: indukálható ciklikus út az *Pseudomonas aeruginosa* esetén

4.Módosult Entner-Doudoroff-út

A glükóz bontásnak ezt a változatát elsőként a *Rhodobacter sphaeroides*nél írták le. (**7.2/20. ábra**)

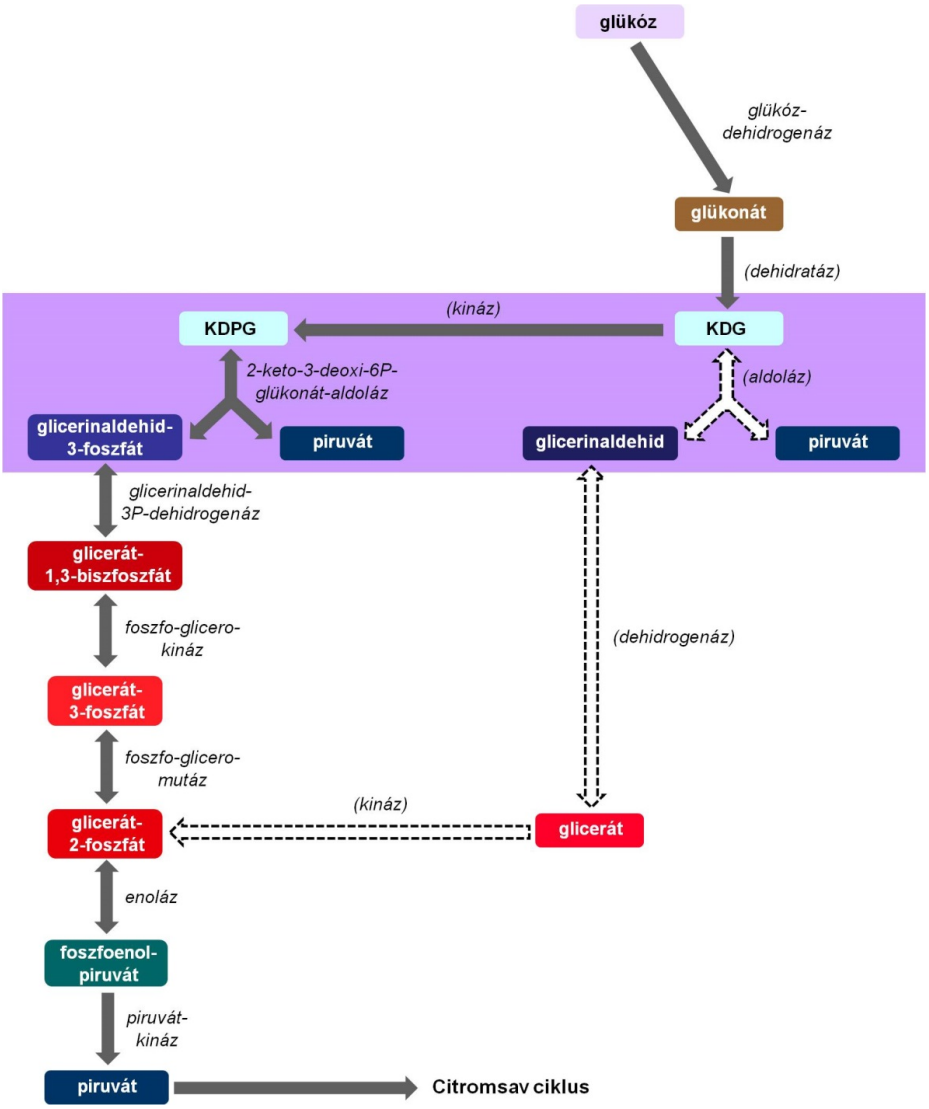
Az Entner-Doudoroff-út első lépéseként, a glükóz itt is előzetes foszforiláció nélkül alakul glükonsavvá, majd a dehidrogenáz katalizálta lépésben 2-keto-3-deoxiglukonsavvá. És innen aztán két irányban ágazhat el az út.

Az egyikben a 2-keto-3-deoxiglukonsav foszforilálódik majd az így képződött 2-keto-3-dezoxi-6-foszfo-glukonsav egy aldoláz hatására piroszőlősavvá és glicerinaldehid-3-foszfáttá alakul. A továbbiakban aztán az Embden-Meyerhof-Parnas-úthoz csatlakozva, a glicerinaldehid-3-foszfátból is piroszőlősav lesz. Ez az út néhány *Clostridium* fajra, mint például a *Clostridium aceticum*ra, valamint az *Archaea* birodalomba tartozó *Halobacterium saccharovorum*ra jellemző.

A másik változat, amikor is a 2-keto-3-deoxiglukonsavból – mindennemű foszforiláció nélkül - egy aldoláz hasításával piroszőlősav és glicerinaldehid szintetizálódik. Az utóbbi aztán egy dehidrogenáz, majd egy kináz

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

hatására előbb glicerinsavvá, majd 2-foszfo-glicerinsavvá alakul, s lép be a glikolízis folyamatába. Ez a verziót az *Archaea*k közé tartozó *Sulfolobus solfataricus* és a *Thermoplasma acidophilum* fajoknál mutatták ki.



7.2/20. ábra. Az Entner-Doudoroff út 4. változata: módosult Entner-Doudoroff út

Az Entner-Doudoroff-út tehát széles körben elterjedt a baktériumok között. Ez a katabolikus reakciósor egyrészt anyagcsere köztitermékeket (intermediereket), másrészt szubsztrát szintű foszforilációval ATP-t képez, energiát biztosít a sejt számára. Kulcsenzime a redukáló képességet biztosító dehidrogenáz, ami egyes esetekben, - mint például a *Zymomonas mobilis* és *Pseudomonas aeruginosa*nál - mind NAD^+-ot, mind $NADP^+$-t redukálhat, míg más baktériumoknál, mint pl. az *Escherichia coli*-nál szigorúan $NADP^+$ specifikus.

Az Embden-Meyerhof-Parnas-út, a pentóz-foszfát-út és az Entner-Doudoroff-út működése, jelenléte, vagy éppen hiánya, az egyes mikroorganizmusok anyagcsere rendszerének, enzimkészletének, valamint a környezeti feltételek függvényében nagyon változó lehet. Erre láthatunk néhány példát a **7.2/2. táblázat**ban.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

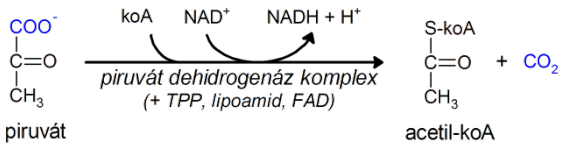
7.2/2. táblázat. Az Embden-Meyerhof-Parnas-(EMP), a pentóz-foszfát-(PF), és az Entner-Doudoroff (ED) út százalékos megoszlása 9 baktérium faj esetén (Szentirmai, 2000)

Mikroorganizmusok	Embden-Meyerhof út	Pentóz-foszfát út	Entner-Doudoroff út
Candida utilis	70-80 %	20-30 %	-
Streptomyces griseus	97%	3%	-
Penicillium chrysogenum	77%	23%	-
Escherichia coli	72%	27 %	-
Bacillus subtilis	74%	26%	-
Pseudomonas aeruginosa	-	29%	71 %
Gluconobacter oxydans	-	100 %	-
Pseudomonas saccharophila	-	-	100 %
Alcaligenes eutrophus	-	-	100 %

A fentiek jól tükrözik, hogy a különböző szénhidrátok bontási, illetve hasznosítási folyamatainak kezdeti lépéseinél számos anyagcsereút jöhet számításba. Ugyanakkor valamennyi szénhidrát bontásának eredményeként piroszőlősav képződik. Ebből aztán anaerob viszonyok között a fermentáció irányába terelődik a szénhidrátok lebontása. Aerob feltételek mellett pedig a piroszőlősav acetil-koenzimA-vá oxidálódik és ebben az alakban lép be a citrát ciklusba.

A piroszőlősav oxidációja

A prokarióta sejtekben aerob feltételek között a piroszőlősav oxidálódik, és ennek eredményeként az anyagcsere egyik legfontosabb intermedier vegyülete, acetil-koenzimA (KoASH) jön létre.



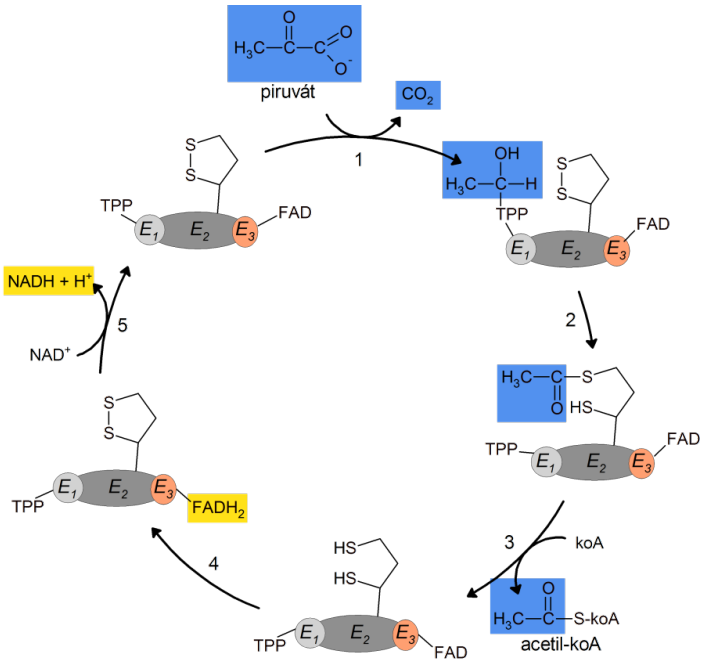
A reakciót több köztilépésen át a piruvát dehidrogenáz enzimkomplex katalizálja. A komplexet három enzim (E_1, E_2, E_3) és öt koenzim (TPP, lipoamid, KoASH, FAD, NAD) alkotja. A koenzimek közül a NAD^+ és a KoA szöchiometrikus kofaktor, míg a tiaminopirofoszfát, a liponsav és a FAD katalitikus kofaktorok. Ez utóbbiak a folyamat során regenerálódnak (**7.2/3. táblázat**).

7.2/3. táblázat. Az E. coli-ból kimutatott piruvát-dehidrogenáz enzimkomplex és az általuk katalizált reakciók

Enzim	Rövidítés	Prosztetikus csoport	Katalizált reakció
Piruvát-dehidrogenáz-enzimkomplex	E_1	TPP	piruvát oxidatív dekarboxilációja
Dihidrolipol-transzacetiláz	E_2	Lipoamid	acetil csoport szállítása a koA-hoz
Dihidrolipoil-dehidrogenáz	E_3	FAD	oxidált lipoamid formák regenerációja

A piruvát dehidrogenáz először - a tiaminpirofoszfát közreműködésével - egy CO_2 –t hasít le a piroszőlősavról. Az így létrejött dekarboxilációs termék aztán a liponsavamidra kerül, miközben egy oxidációs folyamattal két elektront veszít. Ezt követően az acetil csoport egy koenzimA-hoz kötődik, és létrejön az acetil-KoA. Az utolsó két lépés a regenerációs szakasz, amikor is a liponsavamidot a FAD, míg az így keletkezett $FADH_2$-t a NAD^+ oxidálja. (**7.2/21. ábra**)

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



7.2/21. ábra. A piruvát dehidrogenáz enzimkomplex működése

7.2.2. A zsírok és fehérjék lebontása

7.2.2.1. A zsírok lebontása

A lipidek – ezek a kémiai szerkezetüket tekintve igen változatos vegyületek - a természetben széles körben elterjedtek. A prokarióta sejtekben fontos sejtalkotók. Legyenek akár neutrális lipidek, vagy például összetett lipidek (mint a foszfolipidek, glikolipidek, szulfolipidek), amelyek nagy része pl. a membrán felépítésében alapvető fontosságú. De szénhidrátokhoz vagy fehérjékhez kapcsolódva (lipoproteinek) is fontos sejtalkotók. Mások, a raktározható és mobilizálható lipidek főként az energetikai anyagcserében töltenek be jelentős szerepet. Sok mikroba raktároz tartalék tápanyagként lipideket. A *Pseudomonas solanacearum,* vagy a *Bacillus megaterium* például poli-β-hidroxi-vajsavat. De vannak, amelyek a környezetükben található lipideket hasznosítják, hiszen a lipázok nagy része extracelluláris enzim. Ezek az anyagok biológiailag jól lebonthatók, és kiváló szubsztrátjai a mikrobák katabolikus anyagcseréjének.

A baktériumok közül példaként a *Mycobacterium*, *Pseudomonas* és az *Actinomyces* nemzetség tagjait, míg a gombáknál a *Penicillium cyclopium*, *Geotrichum candidum*, *Aspergillus niger* és a *Rhisopus* sp. fajokat említhetnénk a zsírbontó szervezetek közül.

A lipidek hidrolízise

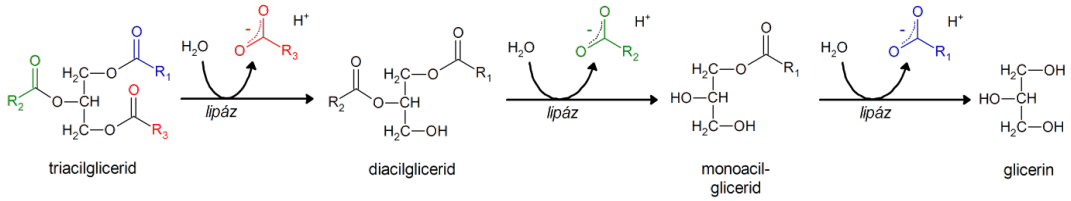
A neutrális lipidek döntő többségét a zsírsavak glicerinnel alkotott észterei képezik. A zsírsavak a glicerinhez – ehhez a háromértékű alkoholhoz – észter-, ritkábban éter-, vagy savamidkötéssel kapcsolódhatnak.

Ezeknek a kötéseknek a hidrolízisét a mikrobákban széles körben megtalálható, nagy aktivitású lipolitikus enzimek, a lipázok végzik. A lipideket tehát első körben a lipázok bontják és mobilizálják.

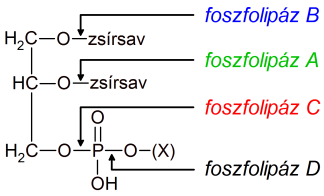
A lipázok olyan enzimek, amelyek lipideket és nagyon különböző lánchosszúságú acilésztereket hidrolizálnak (acil-hidrolázok, acil-transzferázok). A valódi lipázok szubsztrátjai *(a neutrális zsírok és olajok)* a triacil-gliceridek, melyek az enzim hatására glicerinre és zsírsavakra bomlanak. Ebben a lipáz katalizálta folyamatban a triacil-glicerid előbb egy molekula víz belépésével 1,2 diacil-glicerid, majd egy újabb víz molekula addíciójával monoacil-glicerid, és végezetül glicerinné lesz.

A lipáz aktivitás eredményeként létrejött szabad zsírsavakat és glicerint a kemoorganotróf mikroorganizmusok mind anaerob, mind aerob úton tovább bonthatják.

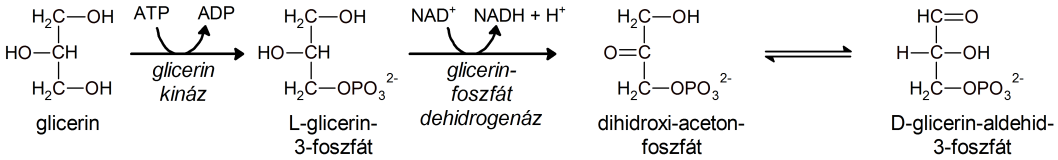
XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



A foszfolipideket speciális enzimek, a foszfolipázok bontják. Ezeket a foszfolipázokat különböző betűjelzéssel látják el aszerint, hogy melyik észterkötést hasítják. A foszfolipáz A és B - a korábban leírt lipázokhoz hasonlóan - a zsírsavak észterkötéseit hasítja. Közülük a foszfolipáz A a 2. szénatomon elhelyezkedő, a foszfolipáz B pedig az 1. szénatomon levő acillláncot hidrolizálja. A foszfolipáz C és D a foszfátészter kötéseket hasítja, s így típusában különbözik az előző két enzimtől. A foszfolipáz C a glicerinfoszfát, míg a foszfolipáz D a poláris fejcsoport és a foszforsav közti kötést hasítja. Végezetül tehát foszfolipáz aktivitás eredményeként is szabad zsírsavakat és glicerint kapunk.



A lipidek hidrolízise során képződő glicerin aztán - a glicerin kináz katalizálta folyamatban - glicerin-3-foszfáttá alakulhat, ami a glicerin-foszfát-dehidrogenáz hatására dihidroxiaceton-foszfáttá illetve glicerinaldehid-3-foszfáttá oxidálódik, miközben egy molekula NAD^+ redukálódik.

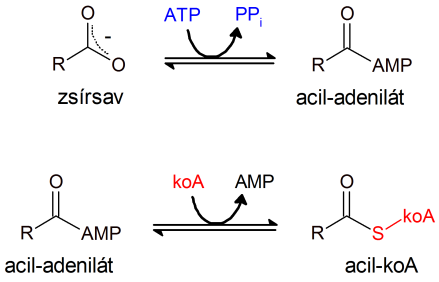


Az oxidációt követően a glicerinaldehid-3-foszfát beléphet az Embden-Meyerhof-Parnas-útba. Itt aztán - a sejt igényei szerint - a glükoneogenezis lépésein keresztül fruktóz-1,6-diszfoszfáttá, majd glükózzá alakulhat, vagy a glikolízisen át piroszőlősavvá lesz, és pl. a Szent-Györgyi-Krebs ciklusban eloxidálódhat.

A szabaddá váló zsírsavak egyrészt a szénhidrátok felépítéséhez nyújthatnak szénvázakat, másrészt energiaforrásként szolgálva, a zsírsavak β-oxidációs folyamatain keresztül bomlanak le.

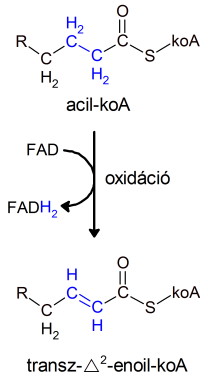
A lipidlebontás oxidatív folyamatai

A zsírsavak jelentős része a β-oxidáció lépésein keresztül bomlik le (**7.2/22. ábra**). A folyamatot a zsírsav aktiválása vezeti be. Az aktiváláshoz szükséges energiát egy ATP, a katalízisét pedig az acetil-koenzimA szintetáz biztosítja. Ennek során a zsírsav előbb egy zsírsav adenilát köztes terméket képez, ami aztán tioészter kötéssel egy koenzimA-hoz kötődik, miközben az ATP-ből AMP és pirofoszfát képződik.

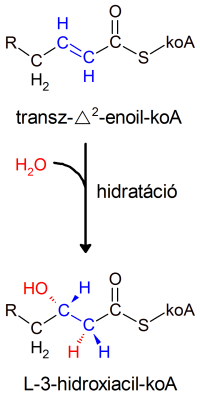


XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

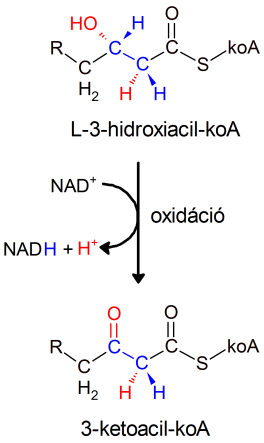
Oxidatív lebontásuk előtt tehát a zsírsavak egy koenzimA-hoz kapcsolódnak. Az acil-koenzimA első oxidációs – acil-CoA dehidrogenáz enzim és a FAD koenzim katalizálta - lépése során egy FAD redukálódik, miközben egy transz kettőskötést tartalmazó transz-Δ2-enonil-koenzimA keletkezik.



Ebből azután egy molekula víz addiciójával, és így a telítetlen kötés hidratálásával L-3-hidroxiacil-koenzimA keletkezik. Ezt az enonil-koenzimA hidratáz enzim katalizálja.

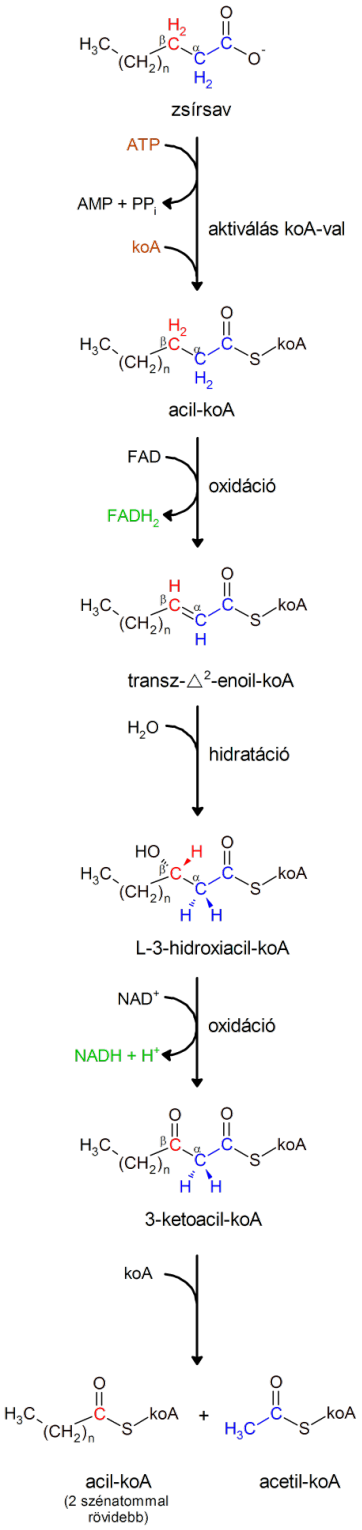


Ezután megint egy oxidációs lépés következik, amiben a NAD+ redukálódik, miközben az előbbi hidroxi származék a 3-ketoacil-koenzimA-ban keto származékká oxidálódik.



A reakciósorba aztán belép egy újabb koenzimA, míg a 3-ketoacil-koenzimA egy tioklasztikus bomláson megy keresztül, aminek során acetil-koenzimA-vá, és egy két szénatommal megrövidült zsírsav-acil-koenzimA-vá hasad.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

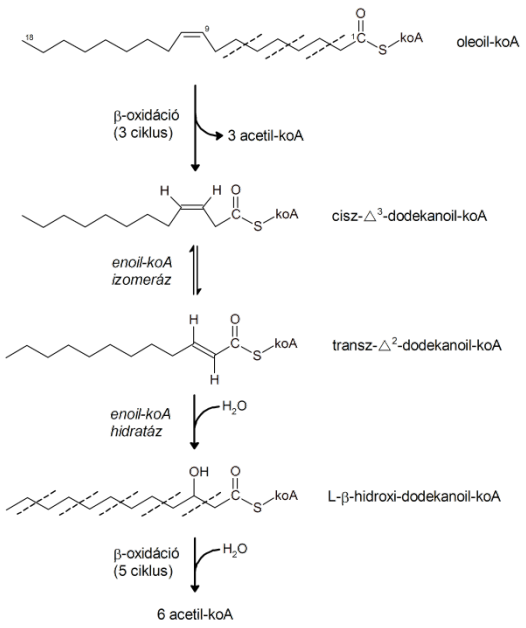


7.2/22. ábra. A zsírsavak β-oxidációs folyamata

A zsírsavak β-oxidációs folyamata során a fenti reakciók – mint az oxidáció, hidratálás, újabb oxidáció, és tiolízis – ismétlődnek, miközben egy-egy ilyen ciklus alatt a zsírsav lánc 2 - 2 szénatommal megrövidül. Ezek a C_2 fragmentumok pedig acetil-koenzimA formában kapcsolódnak be a sejt anyagcseréjébe. A végtermék is egy két szénatom számú acetil-koenzimA lesz, ami a szénlánc rövidülése során leszakadó C_2 egységekhez hasonlóan, a glioxalát-ciklusba vagy a Szent-Györgyi-Krebs-ciklusba juthat.

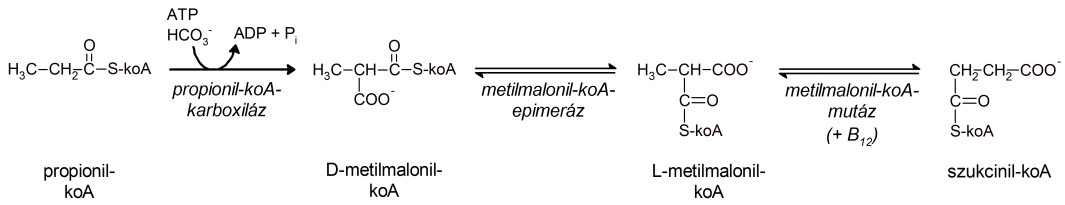
XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A telítetlen zsírsavak β-oxidációja alapjában véve megegyezik a telített zsírok fent leírt folyamataival, de a lebontási folyamat során a kettős kötéshez érve, az eonil-koenzimA izomeráz a ciszΔ^3 formációjú kettős kötést transz Δ^2 konformációba rendezi és helyezi át. Ezt követően a zsírsav oxidáció ismét a már fent leírt módon folyik tovább, és képez acetil-koenzimA-t. (**7.2/23. ábra**)



7.2/23. ábra. A telítetlen zsírsavak zsírsavak β-oxidációs folyamata

A páratlan szénatom számú zsírsavak β-oxidációja során három szénatomos propionil-koenzimA képződik. És ez aztán egy ATP dependens úton alakul át szukcinil-koenzimA-vá. Az átalakulás első lépésében a propionil-koenzimA-hoz egy karboxil kapcsolódik, és ezáltal egy négy szénatomos D-metilmalonil-koenzimA képződik. Ezt az ATP igényes reakciót a propionil-koenzimA karboxiláz enzim és a biotin koenzim katalizálja. A D-metilmalonil-koenzimA azután egy epimerizációs folyamatban L-metilmalonil-koenzimA –vá alakul, amit a metilmalonil-koenzimA mutáz egy B_{12}-függő csoport transzfer során szukcinil-koenzimA-vá alakít. A szukcinil-koenzimA azután belép a Szent-Györgyi-Krebs-ciklusba, és itt tovább oxidálódik.



A β-oxidáció energetikai vonatkozásai

A lipid bontás és ezen belül is a zsírsavak β-oxidációja alapvető szerepet játszik az energiafelszabadítás és a jól metabolizálható intermedierek, mint az acetil-koenzimA (páratlan szénatom számú zsírsavak esetén pedig a szukcinil-koenzimA) előállításában.

A zsírsav oxidáció első lépése, egy ATP terhére történő aktiválás. És itt ki kell emelnünk, hogy a zsírsavlánc hosszától függetlenül, mindössze egyetlen ATP befektetése elegendő az egész lánc lebontásához. A bontás során pedig a lánc hosszának függvényében számos C_2 fragmentumhoz jutunk, melyek – abban az esetben, ha O_2 a végső elektron akceptor - a citrát-körben tovább oxidálódva 1 acetil-koenzimA-ra számolva 12 ATP szintézisét jelentik.

De lépjünk még vissza a zsírsavlánc β-oxidációs folyamatához, amikor is a zsírsavspirális minden egyes - oxidáció, hidratálás, újabb oxidáció, és tiolízis lépéseket magába foglaló - ciklusa során egy-egy $FADH_2$ és $NADH^+ + H^+$ keletkezik. Ezek a koenzimek ugyanis újabb ATP molekulák szintézisének az alapját képezik.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A zsírsavak β-oxidációs folyamatát, példaként a páros szénatom számú, 16 szénatomos palmitinsavat kiválasztva, a **7.2/3. táblázat** szerint összesíthetjük.

$$\text{palmitinsav} + \text{ATP} + \text{koA} \rightarrow \text{palmitil-koA} + \text{AMP} + PP_i$$

$$\text{palmitil-koA} + 7\text{FAD} + 7NAD^+ + 7\text{koA} + 7H_2O \rightarrow 8\text{acetil-koA} + 7FADH_2 + 7\text{NADH} + H^+$$

7.2/4. táblázat. A 16 szénatom számú palmitinsav teljes oxidációja során képződött koenzimek és nagyenergiájú foszfátkötések (ATP) mennyiségének összesítése

Reakciót katalizáló enzim	Képződött NADH + H^+/$FADH_2$ száma	Képződött ATP száma
Acetil-KoA-szintetáz		-1
Acetil-KoA-dehidrogenáz	7 $FADH_2$	14
β-hidroxiacil-koA-dehidrogenáz	7 NADH + H^+	21
Izocitrát-dehidrogenáz	8 NADH + H^+	24
α-ketoglutársav oxidáz	8 NADH + H^+	24
Szukcinil-koA-szintetáz		8
Szukcinát -dehidrogenáz	7 $FADH_2$	16
Malát-dehidrogenáz	8 NADH + H^+	24
Összesen		**130**

Egyetlen 16 szénatom számú zsírsavlánc oxidációja során tehát 130 ATP képződik. A triglicerid (triacil-glicerid, vagy diacilglicerid) teljes oxidációjából nyerhető energia mennyiség pedig ennél még jóval magasabb. Energetikai szempontból tehát a zsírsavbontás nagyon gazdaságos folyamat.

7.2.2.2.Fehérjék bontása

A prokarioták természetesen fehérjéket is bontanak és hasznosíthatnak anyag- és energiaforrásként, legyenek azok akár a környezetükben lévő tápanyagok, akár a saját fehérjéik. Ez utóbbiak közé tartoznak például azok a rövid életidejű enzimek (mint nitrát-reduktáz), vagy szabályozó fehérjék (pl. transzkripciós faktorok), amelyek szintézise a sejt tápanyag-ellátottságától függ. Tápanyaghiány esetén a sejt saját fehérjéinek növekvő hidrolízise biztosíthatja a megfelelő aminosav mennyiséget.

A fehérjék bontásában pl. a *Pseudomonadales* és az *Eubacteriales* rend képviselői élenjárók.

A fehérjék felvétele a környezetből azonban csak komponenseikre hasításukat követően lehetséges. A fehérjék peptidkötésének hasításáért a proteázok és peptidázok felelősek. A proteázok (vagy endopeptidázok) a belső peptidkötések hasítását (proteolízis) katalizáló enzimek, míg a peptidázok (exopeptidázok) a peptidlánc végeiről egyesével hasítják le az aminosavakat. Az aminopeptidázok az N-terminálison, a karboxipeptidázok a C-terminálison bontanak. Hasítási specifitásuk alapján szerin-, cisztein-, aszpartil-és treonin-proteázokat különböztetünk meg. A metalloproteázok külön csoportba tartoznak.

Bár a peptidkötés hidrolízise exergonikus folyamat, az in vivo proteolízis mégis ATP-t igényel.

A prokarioták fehérje bontása az α- és β-alegységből álló proteoszóma enzimkomplexekben, és a proteázok segítségével történhet. Az előbbi a sejt rövid féléletidejű vagy hibás fehérjéinek bontásáért, míg az utóbbi a környezetükben található fehérjék hidrolíziséért is felelős.

Az extracelluláris térből felvett aminosavak aktív transzporttal jutnak a citoplazmába, ahol lebontásuk első lépéseit az aminosav-dekarboxilázok, a transzaminázok és az aminosav-oxidázok katalizálják.

Aminosavak bontása

1. Aminosavak dekarboxilálása

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Az aminosavak karboxilcsoportját lehasítva aminok keletkeznek. A bontásnak ezt a módját a szűk szubsztrátspcecifitású dekarboxilázok katalizálják, csoportjuk a piridoxál-foszfát.

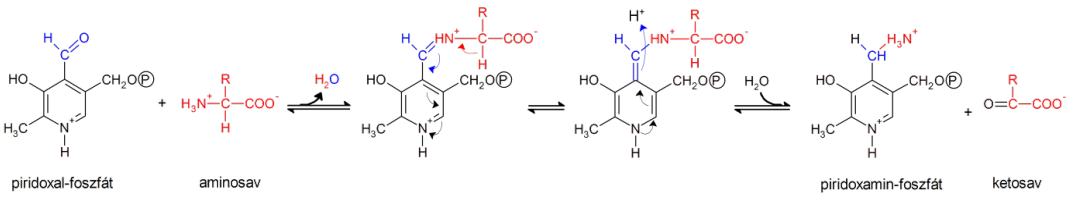


Az aminokat aztán az amin-oxidázok az alábbiak szerint bontják tovább

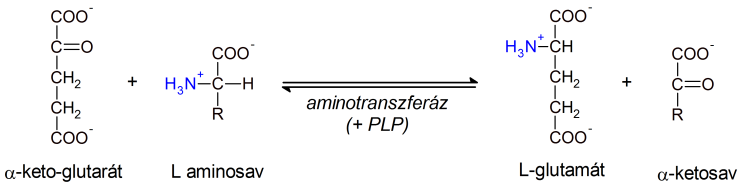
$$R\text{-}CH_2\text{-}NH_2 + O_2 \rightarrow (R\text{-}CH{=}NH) + H_2O_2$$
$$(R\text{-}CH{=}NH) + H_2O \rightarrow R\text{-}CHO + NH_3$$

2. Aminosavak transzaminálása, oxidatív dezaminálása

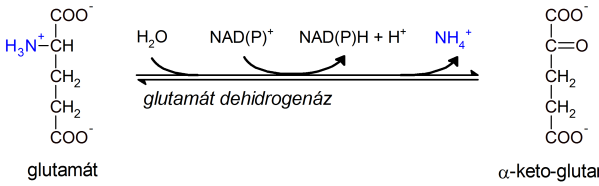
A bontási folyamat transzaminálással indul. Ennek során az aminosavak NH_2-csoportja egy α-ketosavra kerül. Az aminosavból tehát ketosav keletkezik, miközben az α-ketoglutársavra transzportálódott amino csoport a glutaminsavban akkumulálódik. A folyamatot az aminotranszferázok és prosztetikus csoportjuk, a piridoxálfoszfát (PLP) katalizálja (**7.2/24. ábra**).



7.2/24. ábra. Az aminotranszferáz és piridoxálfoszfát (PLP) katalizálta transzaminációs folyamat



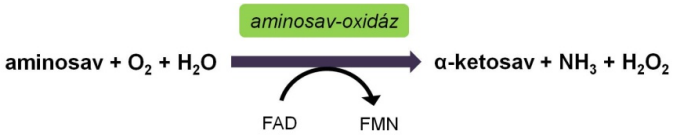
Az így keletkező glutaminsav aztán – a glutamát dehidrogenáz hatására - α-ketoglutársavvá oxidálódik. A transzaminálás során tehát az aminosavnak megfelelő α-ketosav és ammonia keletkezik.



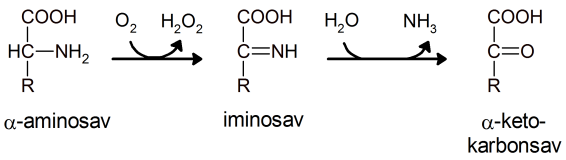
Baktériumokban NAD^+-dal és $NADP^+$-vel működő dehidrogenázokat is kimutattak. Közülük az utóbbi az ammónia asszimilációjában, míg a NAD^+-dal működő a glutamát lebontásában vesz részt.

Direkt oxidatív dezaminálás

Az aminosav oxidázok flavoproteinek. Ezeknek az enzimeknek az oxidatív dezaminálása mellett hidrogén-peroxid is keletkezik, amit a kataláz enzim bont le.

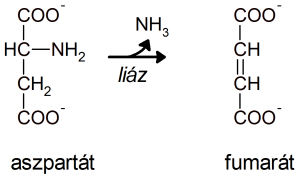


XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



Egyéb dezaminálási folyamatok

A dezaminálás más módját a liázok végzik. Az ammónia itt egy kettős kötés hátrahagyásával távozik. Ily módon például az aszpartátból fumarát és ammónia képződik.



A mikroorganizmusoknál azonban az aminosavak bontásának egyéb specifikus módjai is meglelhetők.

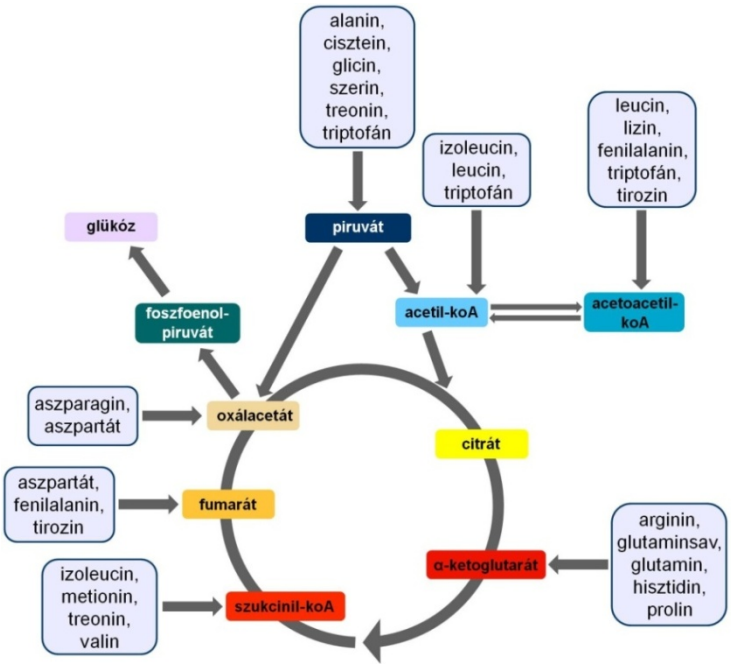
Az anaerob *Clostridium*ok bontása során pl. az ammónia keletkezése mellett lizinből butirát és acetát képződik.

$$\text{lizin} + 2\ H_2O \rightarrow \text{butirát} + \text{acetát} + 2\ NH_3$$

Az obligát anaerob *Desulfovibrio desulfuricans* pedig a ciszteint bontja acetáttá, kénhidrogénné, szén-dioxiddá és ammóniává.

$$HS\text{-}CH_2CH(NH_2)COOH + H_2O \rightarrow CH_3COCOOH + H_2S + NH_3$$
$$CH_3COCOOH + H_2O \rightarrow CH_3COOH + CO_2 + H_2$$

Az aminosavak bontása során képződött molekulák azután a piroszőlősavon, az acetil-koenzimA-n és aceto-acetil-koenzimA-n keresztül, vagy közvetlenül a Szent-Györgyi-Krebs-ciklusba – α-ketoglutársav, szukcinil-koenzimA, fumarát vagy oxálecetsav molekuláknál - becsatlakozva eloxidálódnak, és a sejt számára energiaforrást nyújtanak. (**7.2/25. ábra**)



XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

7.2/25. ábra. A fehérjék bontása során keletkező molekulák belépése a citromsav ciklusba

7.3. Intermedier anyagcsere folyamatok (Jáger Katalin)

Minden út a Szent-Györgyi – Krebs ciklushoz vezet

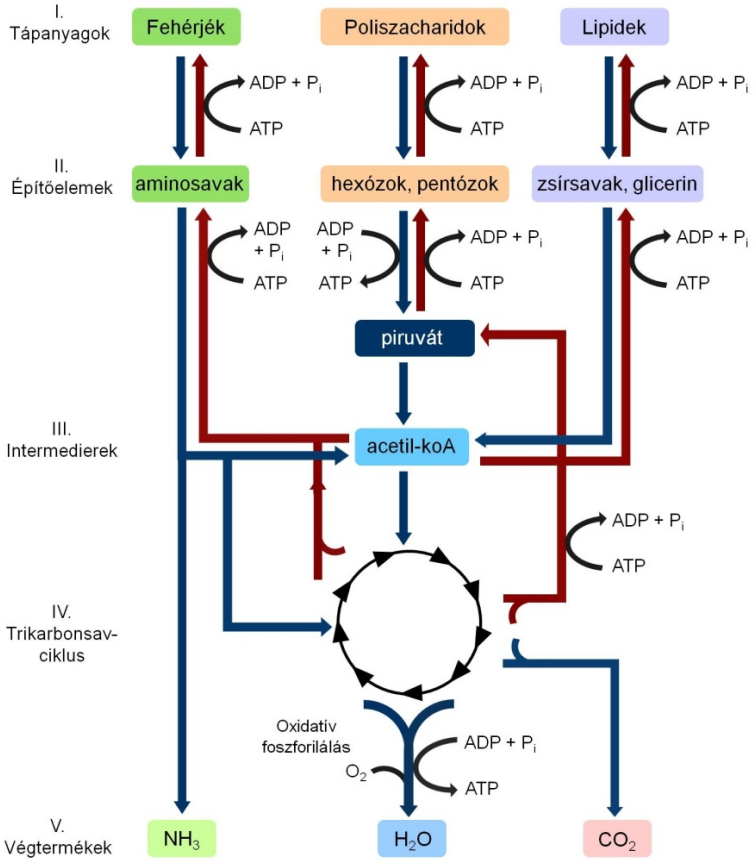
A különböző tápanyagok – mint a szénhidrátok, zsírok, fehérjék - bontási és hasznosítási folyamatainak számos, egymástól eltérő anyagcsereútja jöhet számításba. Ugyanakkor szinte valamennyi tápanyag oxidációjának végső lépései a Szent-Györgyi – Krebs ciklusba, más néven trikarbonsav- vagy citrát (citromsav) ciklusba torkollanak.

Az **7.3/1. ábrá**n látható, hogy a biopolimerek (I.) katabolikus irányban először építő elemeikre (II.) bomlanak, majd intermedierekké (III.) alakulnak. Ilyen intermedier az acetil-koenzimA, ami egyaránt keletkezhet szénhidrátok, fehérjék, valamint a lipidek zsírsav és glicerin frakciójának bontásából. De kiindulásként is szolgálhat a felépítésükhöz.

A különböző tápanyagok a citrát ciklusba (IV.) már acetil-koenzimA-vá, illetve az aminósavak ezen túlmenően még α-keto-glutársavvá, szukcinil-koenzimA-vá, fumaráttá, vagy oxálecetsavvá oxidálódva kapcsolódhatnak be.

A citromsav-ciklus - a közös IV. szint - jelenti az amfibiotikus szakaszt, ahonnan a folyamatok - az igényeknek megfelelően – akár katabolikus, akár anabolikus irányban haladhatnak.

Az V. szint irreverzibilis. Ez a végtermékek (mint pl. CO_2, NH_3 stb.) keletkezésének útja.



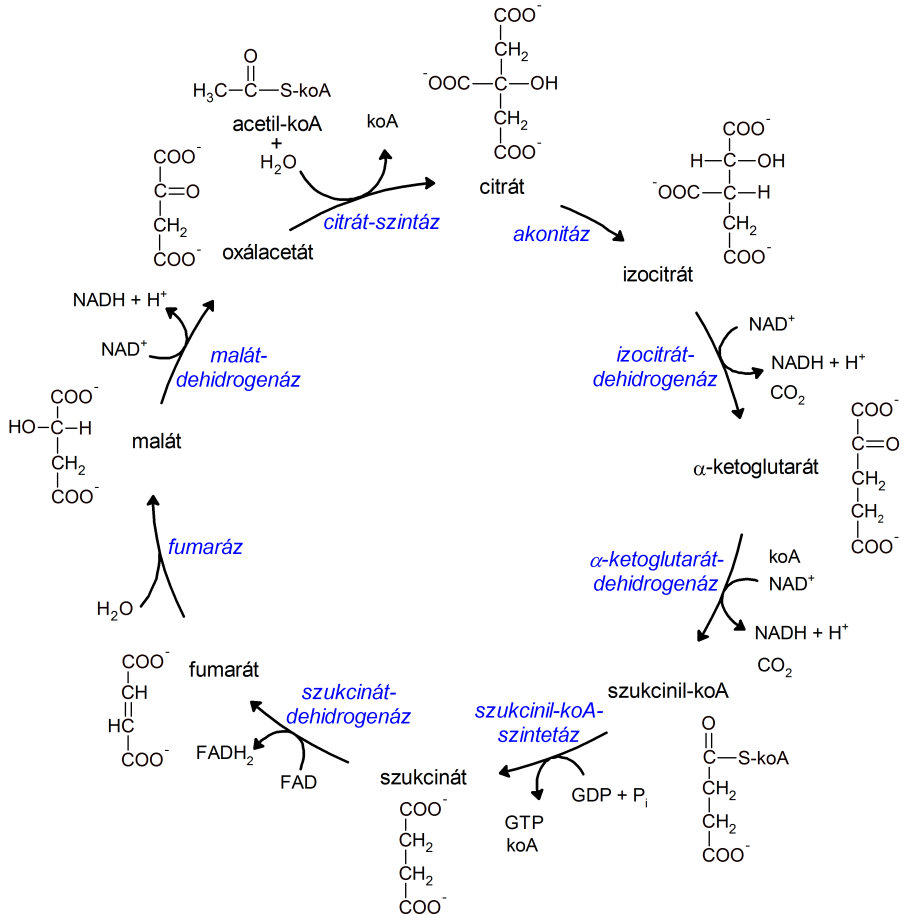
7.3/1. ábra. Az anyagáramlás útvonalai

A kék színű vonalak a katabolikus, a pirosak az anabolikus irányt jelölik.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

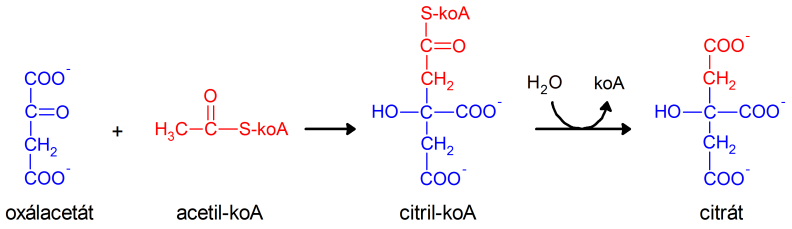
7.3.1. A Szent-Györgyi – Krebs ciklus (citromsav ciklus)

A legtöbb anyagcsereút a citrát-ciklusban (**7.3/2. ábra**) egyesül, aminek a szerepe és fontossága igen sokrétű.



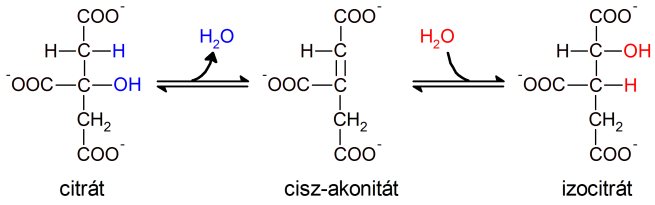
7.3/2. ábra. A Szent-Györgyi – Krebs ciklus folyamata

A ciklus első lépésében az acetil-koenzimA két szénatomos acetil csoportjának és a négy szénatomos oxálacetát kondenzációjának révén citromsavat kapunk. A folyamatot a citrát szintáz katalizálja, amihez előbb az oxálacetát, majd az ennek hatására történő konformációváltozást követően, az acetil-koenzimA kapcsolódik. Végezetül a koenzimA lehasad. A kondenzáció folyamatosságát ennek a tioészter-kötésnek a bontási energiája biztosítja.

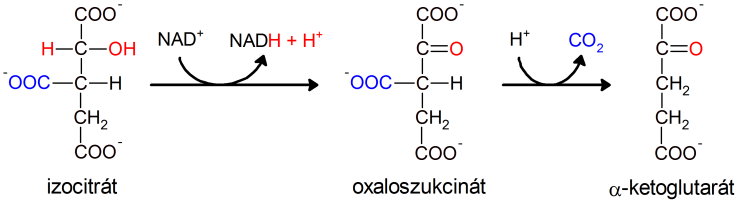


Az ezt követő izomerizációs folyamatban a citromsavból egy vízmolekula kilépésével előbb cisz- akonitsav, majd egy sztrereospecifikus vízaddícióval izocitromsav képződik. Az akonitáz aktivitásához Fe^{2+} ionok kellenek, amelyek az enzim centrumában lévő vas-kén magban találhatók.

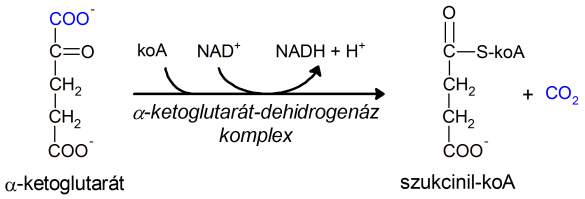
XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



Az izocitromsav oxidációja során egy $NADPH^+$ redukálódik, és előbb egy instabil oxálborostyánkősav, majd ennek dekarboxilációjával α-ketoglutársav keletkezik. A $NADP^+$-t egyes esetekben, - mint pl. az Escherichia colinál – NAD^+ helyettesíti.



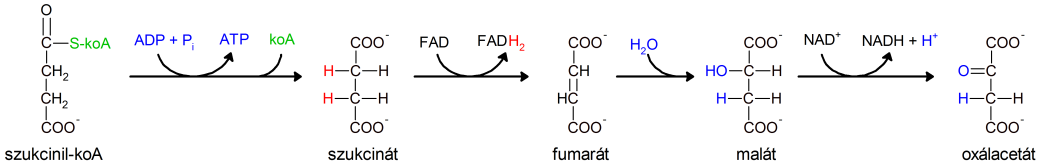
Az α-ketoglutársav → szukcinil-koenzimA átalakulás oxidatív dekarboxilációja NADH $+H^+$ képződéssel jár. A reakciót katalizáló α-ketoglutársav dehidrogenáz enzimkomplexet három enzim (α-ketoglutársav dehidrogenáz, dihidrolipoil-transzszukciniláz, dihidrolipoil-reduktáz) és öt koenzim (TPP, lipoamid, KoASH, FAD, NAD^+) alkotja. A $\Delta G^{0'}$= -33,5 kJ/mol értékű nagy szabadenergia csökkenés miatt ez a lépés gyakorlatilag megfordíthatatlan.



A citrát-körben eddigre két szénatom eloxidálódott, és ezzel két CO_2 eltávozott. Ebből adódóan a ciklus kiindulási molekuláját, az oxálecetsavat, a következő lépésekben már négy szénatomos termékből lehet regenerálni.

A C4 szakaszban a nagyenergiájú szukcinil-koenzimA tioészter kötésének hasításakor szubsztrátszintű foszforilációval egy molekula ATP szintetizálódik, miközben a koenzimA felszabadul és borostyánkősav képződik. Ezt a reverzibilis reakciót a szukcinil-koenzimA szintetáz katalizálja.

A borostyánkősav azután telítetlen fumársavvá oxidálódik a szukcinát dehidrogenáz és koenzime, a FAD^+ hatására. Elektron akceptorként itt FAD^+ szerepel, mivel a reakció szabadenergia változása nem lenne elegendő egy NAD^+ redukálásához.



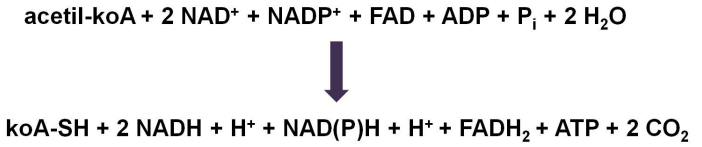
A fumársav azután egy víz molekula sztereospecifikus addíciójával előbb L-almasavvá, majd az almasav dehidrogenáz katalízise mellett egy NAD^+ redukciójával oxálecetsavvá alakul. Az utóbbi reakció a $\Delta G^{0'}$= +29,7 kJ/mol szabadenergia változás ellenére is reverzibilis. És ezáltal bezáródott a kör, mivel a ciklus első lépésében felhasznált oxálacetát újratermelődött.

7.3/1. táblázat. A citromsav ciklus enzimei, a folyamat során keletkezett ATP és redukált koenzimek mennyisége, valamint az egyes reakciók szabadenergia változás értéke ($\Delta G^{0'}$) (Voet, 2004)

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Citromsav-ciklus enzimei	NAD(P)H + H^+ /$FADH_2$	ATP	ΔG0′ (kJ/mol)
Citrát-szintáz			-31,4
Akonitáz			+6,3
Izocitrát-dehidrogenáz	NAD(P)H + H^+		-8,4
α-ketoglutársav-dehidrogenáz enzimkomplex	NADH + H^+		-33,5
Szukcinil-koA-szintetáz		1	-3,3
Szukcinát-dehidrogenáz	$FADH_2$		0
Fumaráz			-3,8
Malát-dehidrogenáz	NADH + H^+		+29,7

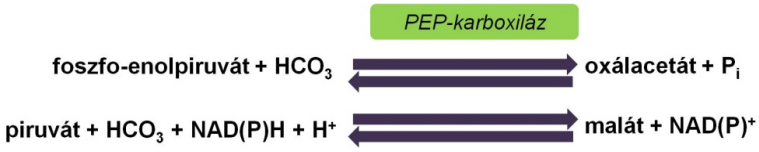
A citrát körben tehát az acetil-koenzimA acetil csoportjából 2 molekula CO_2, 2 NADH +H^+, 1 NADPH+H^+, 1 $FADH_2$, és 1 molekula ATP keletkezett.



A citromsav ciklus oxidatív reakciói révén energia a szubsztrátszintű foszforiláció mellett, elektrontranszport-foszforiláció útján is képződhet. A folyamat során képződött redukált koenzimek visszaoxidálása ugyanis az elektrontranszport láncon keresztül történhet. Aerob folyamatok esetén az oxidatív foszforiláció során itt minden egyes NAD(P)H + H^+ 3, míg a $FADH_2$ 2 ATP szintézisét jelenti. Ciklusonként tehát a citromsavtól számítva 12 ATP, míg a piroszőlősavból kiindulva 15 ATP keletkezik. Ha pedig mindezt egy molekula glükóz oxidatív bontására vonatkoztatjuk, akkor a glikolízisben 8 + a citromsav ciklusban 30, azaz összesen 38 ATP konzerválja a felszabaduló energia nagy részét.

A NADPH +H^+ pedig a fentieken túlmenően még a bioszintetikus folyamatoknak (pl. zsírsav szintézisnek) is fontos koenzime.

A Szent-Györgyi - Krebs ciklus intenzitása és ennek megfelelően a metabolitok belépése mindig a sejt energia szükséglete – az ATP - ADP rendszer „feltöltöttsége” - alapján szabályozott. A citrátkör feltöltése a foszfoenol-piruvátból vagy piroszőlősavból kiinduló anaplerotikus reakciókon keresztül történik.



De mivel ez a folyamat megfordítható, az oxálacetát is foszfo-enolpiruváttá alakulhat. A foszfo-enolpiruvát pedig a glükóz membrántranszportjának és az aromás vegyületek előállításának fontos intermediere.

Másrészt a különböző biopolimerek – mint fehérjék és zsírok - degradációs termékei, a citrát-cikluson, illetve az oxálacetáton át foszfo-enolpiruváttá alakulva, beléphetnek az Embden-Meyerhof-Parnas-útba, ahol a glükoneogenezis útján glükóz, vagy glikogén szintézishez használódhatnak fel.

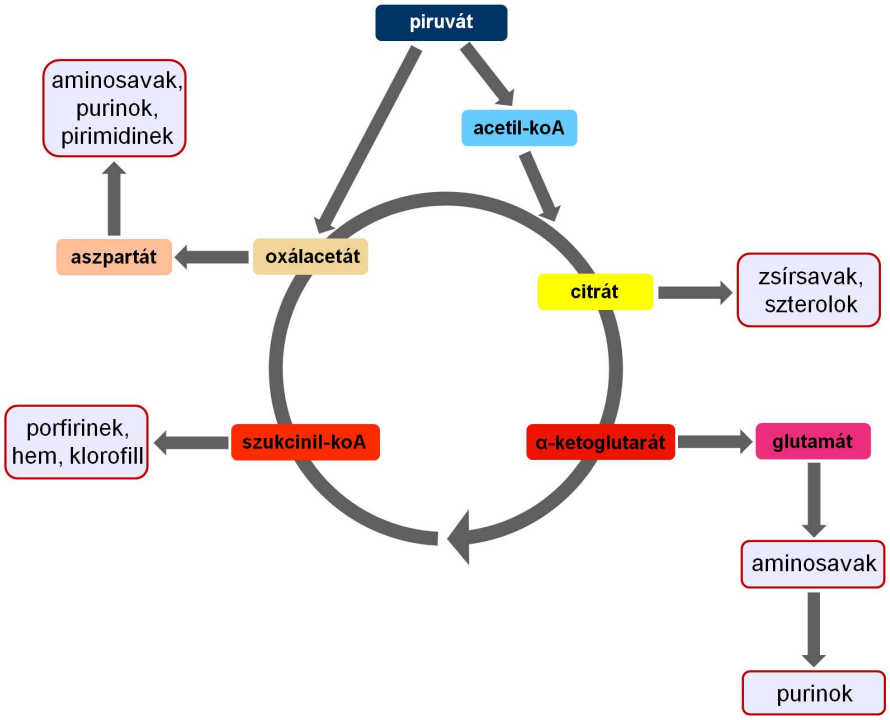
A ciklust a katabolikus és anabolikus anyagcsere áramlások folyamatossága tartja állandó mozgásban. Ennek során pedig megakadályozza a sejt anyagcsere-intermedierek felhalmozódását azáltal, hogy azok a ciklusba belépve eloxidálódnak. Ugyanakkor a ciklus saját intermedierjeinek mennyiségét az azokból kiinduló szintézisek csökkenthetik.

A citrátkör a legfontosabb forrása több esszenciális anyagcsere-prekurzornak. Ilyen például az α-keto-glutársav, ami az ammónia akceptoraként glutaminsavvá, vagy oxálaecetsav ami szintén az ammónia akceptoraként aszparaginsavvá alakulhat, és ezzel mindkettő kulcspoziciót tölt be az a nitrogén szerves kötésbe vitelében.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A szukcinil-koenzimA pedig a porfiringyűrű prekurzora, ami például a citokróm, a klorofill, a B_{12}-vitamin vagy a hem prosztetikus csoportot tartalmazó kataláz struktúrájának az alapját képezi.

A citromsav ciklus tehát a sejtben zajló bioszintetikus folyamatok számára mind prekurzorokat, mind energiát biztosít (**7.3/1. táblázat**).



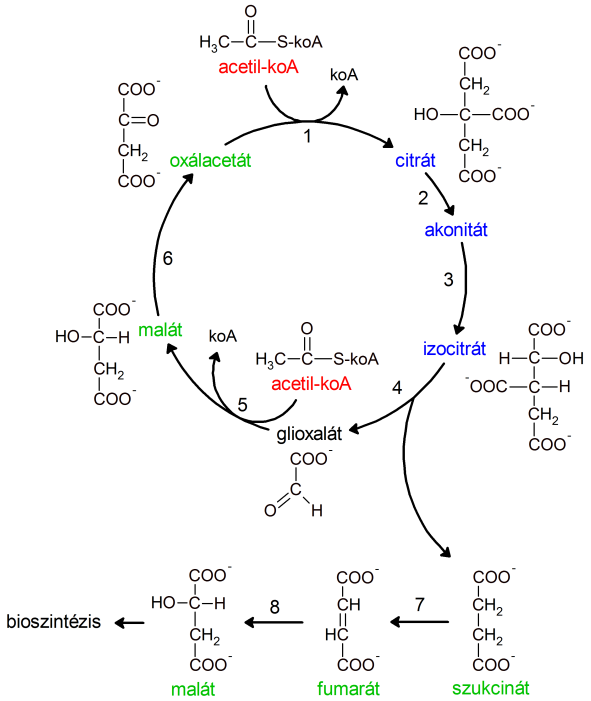
7.3/3. ábra. A citromsav ciklus anyagcsere-prekurzorai és az azokból kiinduló bioszintetikus folyamatok iránya.

A ciklus felfedezése meghatározó mérföldköve volt az anyagcsere kutatásnak. Szent-Györgyi Albert a citromsav ciklus egyes reakcióinak (és a C-vitamin) kutatásáért 1937-ben, Hans Adolf Krebs pedig a citrát-kör felfedezéséért 1953-ban kapott Nobel-díjat.

7.3.2. A glioxalát ciklus

A citromsav-ciklus energiatermelő, de szénfogyasztó mechanizmusával ellentétben, a glioxalát-ciklus szénkonzerváló, építő jellegű folyamat. A glioxalát-ciklusból ugyanis kimaradnak a citromsav-ciklus szén-dioxid vesztéssel járó lépései.

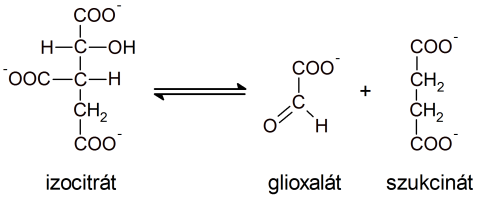
XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



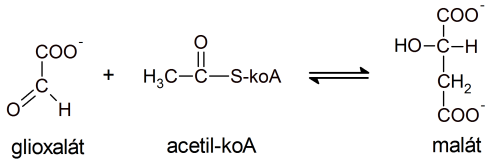
7.3/4. ábra. A glioxalát ciklus folyamata

A folyamat enzimei: 1. citrát-szintáz, 3. akonitáz, 4. izocitrát-dehidrogenáz, 5. malát-szintetáz, 6. malát-dehidrogenáz, 7. szukcinát-dehidrogenáz, 8. fumaráz.

A folyamat - a citrát-ciklushoz hasonlóan - oxálecetsav és acetil-koenzimA kondenzációjával indul, majd az így kapott citromsavból egy izomerizációs folyamat révén izocitromsav képződik. És itt válik el a két út, amikor a glioxalát-ciklusban az izocitráz-liáz (izocitritáz) katalízise mellett az izocitromsav glioxálsavra és borostyánkősavra hasad.



Ezt követően a glioxálsav egy acetil-koenzimA-val kapcsolódva - a malát szintetáz hatására - almasavat képez, ami aztán az almasav dehidrogenáz hatására oxálecetsavvá alakul, - és ezzel a kör bezárul.



Az izocitráz-liáz másik terméke, a borostyánkősav - szintén a citromsav-ciklusból ismert módon – fumársavon és almasavon át képez oxálecetsavat. De ez az oxálacetát már nem része a ciklusnak, s így szintézisekhez (pl. aminosav szintézishez), a ciklus zavartalan működése mellett felhasználható. A folyamat két kulcsenzime az izocitrát-liáz és az almasav-szintetáz. Ezeknek köszönhetően számos aerob baktérium acetáton, mint egyedüli szénforráson növekedni képes.

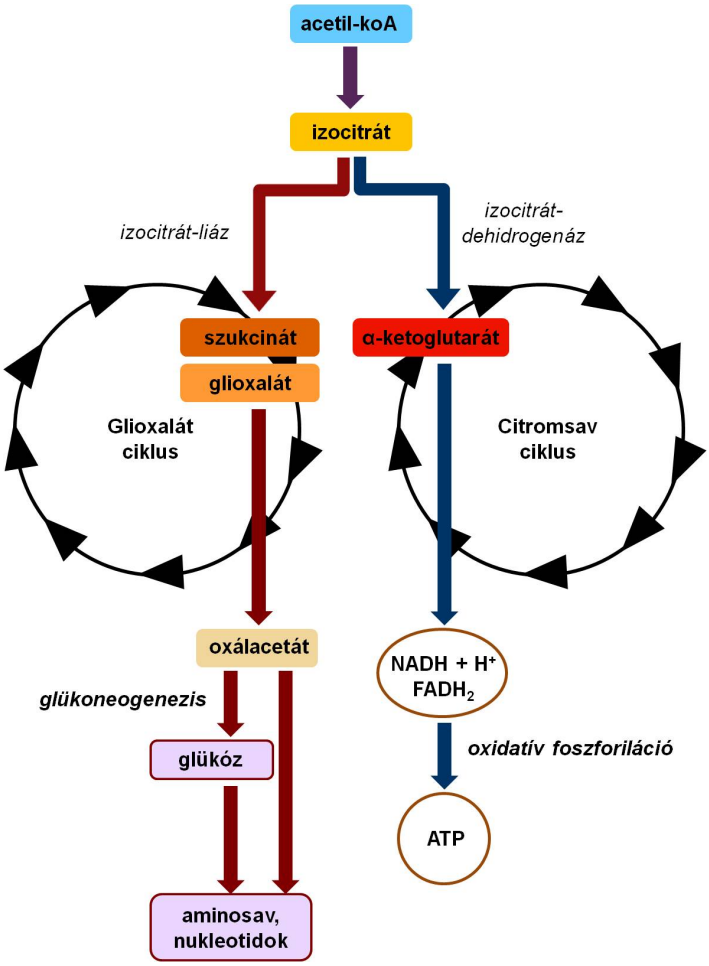
XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Tehát a glioxalát-ciklusban a citromsav ciklushoz hasonló reakciósorok futnak. De a citromsav-ciklusban az acetil-koenzimA - a katalitikus mennyiségű négy szénatomos dikarboxilsavak mellett – eloxidálódik, és szénatomjai szén-dioxid formájában távoznak. A szénatom számot tekintve itt nincs nettó szintézis.

Ezzel szemben a glioxalát-ciklusba belépő két molekula acetil-koenzimA-ból ciklusonként egy négyszénatomos dikarbonsav képződik, ami lehetőséget nyújt a citromsav-ciklus intermedierjeinek feltöltésére anélkül, hogy a sejtnek CO_2-fixációhoz kellene folyamodnia. (**7.3/5. ábra**)

$$2 \text{ acetil-KoA} + NADH^+ + 2\ H_2O \rightarrow \text{szukcinát} + 2 \text{ KoA} + NADH + 2H^+$$

Erre pedig az intenzív bioszintetikus folyamatok (pl. aminosav- és fehérjeszintézis) idején nagy szükség lehet, mivel a citromsav-ciklusból elszívott vegyületeket pótolni kell.



7.3/5. ábra. A glioxalát ciklus és a citromsav ciklus összehasonlító ábrája

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

8. fejezet - A prokarióták változatos energiatermelése

8.1. Kemoorganotróf anyagcsere

8.1.1. Erjesztési folyamatok (Jáger Katalin)

Az erjesztési folyamatokban az energia előállítása szerves anyagok anaerob bontása révén történik.

A fermentáció során csak kevés energia, kevés ATP termelődik, (ami itt nem kapcsolódik elektrontranszport lánchoz, és kevés kivétellel szubsztrát szintű foszforilációval történik). A folyamat mindenekelőtt a redukált koenzimek visszaoxidálódását biztosítja.

A különböző fermentációs folyamatokat az alábbiakban négy csoportra bontva tárgyaljuk: ezek az Entner-Doudoroff-, és az Embden-Meyerhof-Parnas-útra épülő, a hexóz-monofoszfát-sönthöz kapcsolódó, valamint a különböző speciális utakon végbemenő fermentációk.

8.1.1.1. Az Entner-Doudoroff-útra épülő fermentáció

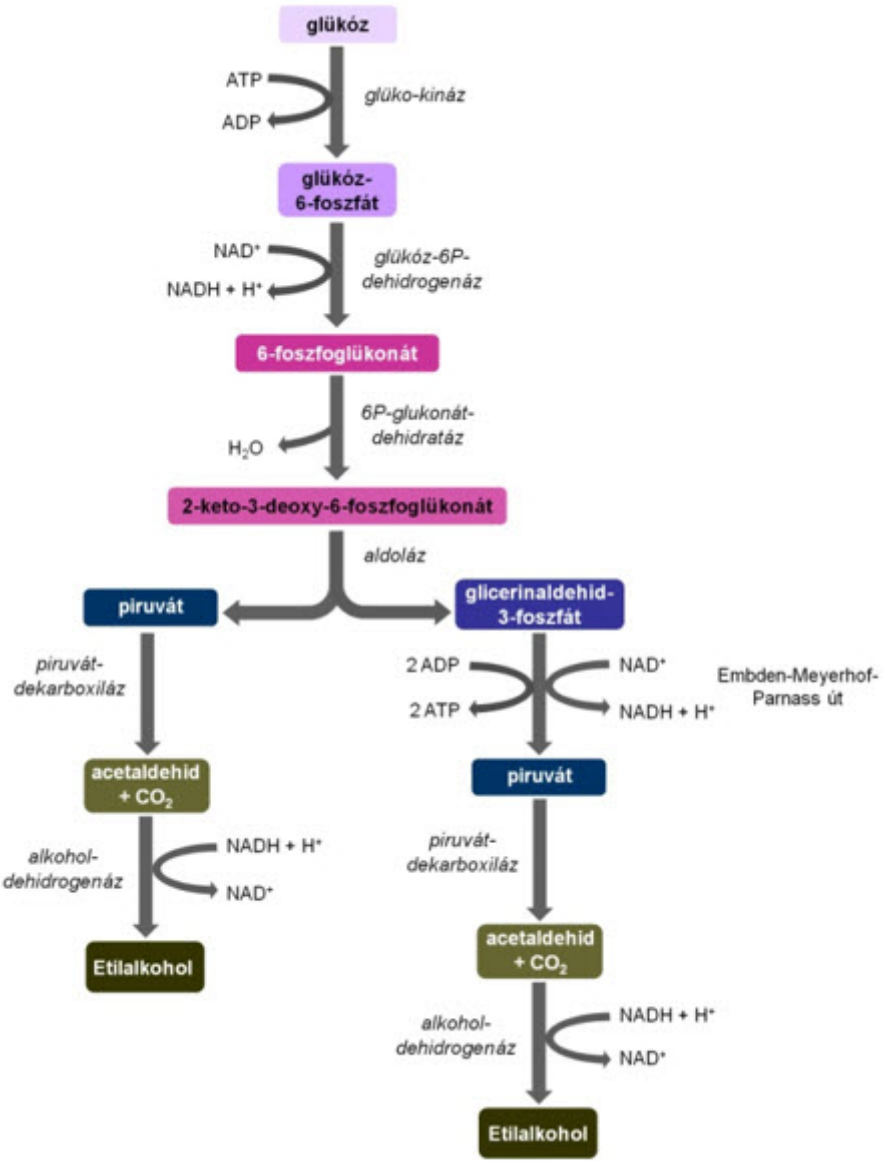
A Zymomonas alkoholos erjesztése

A *Zymomonas* genus tagjai - így pl. a *Zymomonas mobilis* subsp. *mobilis* – egy molekula glükóz (vagy fruktóz) fermentációja során két molekula etanolt és két szén-dioxidot képeznek, miközben 1 ATP keletkezik (**8.1/1. ábra**).

Az anyagcsereút első részében a glükóz-6-foszfát egy NAD^+ specifikus dehidrogenáz hatására glükonsav-6-foszfáttá oxidálódik, ami víz kilépéssel 2-keto-3-deoxi-6-foszfoglükonsavvá alakul. Ez aztán piroszőlősavra és glicerinaldehid-3-foszfátra hasad.

Ezt követően a piroszőlősav, - mely a glükóz 1-3 szénatomjait tartalmazza, - egy szén-dioxid kilépésével acetaldehiddé alakul, majd a $NADH + H^+$ és az alkohol dehidrogenáz hatására etilalkohollá redukálódik. A glicerinaldehid-3-foszfátból pedig a glikolízis reakcióútján keresztül képződik piroszőlősav, ami ugyancsak egy acetaldehiden át bomlik szén-dioxidra és etilalkoholra. A folyamat során redukálódott NAD^+ koenzimek regenerálása tehát az acetaldehid segítségével történik. A két szén-dioxid a glükóz 1. és 4. szénatomjából származik.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



8.1/1. ábra. A *Zymomonas mobilis* alkoholos erjesztése

A *Zymomonas mobilis*-t – ezt a Gram negatív fakultatív anaerob baktériumot - 10-12%-os alkohol és 40%-os cukortolerancia jellemzi. A cukrokból fermentált alkohol mennyisége, bár más úton képződik, de a *Saccharomyces cerevisiae*-éhez hasonló. Az élesztők által megvalósított glikolitikus fermentációs úton ugyanis a szén-dioxid a glükóz 3. és 4. szénatomjából származik, míg a *Zymomonas sp.* esetén az 1. és 4. szénatomokból keletkezik.

A *Zymomonas mobilis* növények, pl. a kék agavék (*Agave tequilana*) felszínén él. Mexikóban – megfelelő főzést, aprítást és cefrézést követően – ezeknek a növényeknek az alkoholos erjesztésével készül a tequila.

8.1.1.2. A glikolízishez kapcsolódó fermentációk

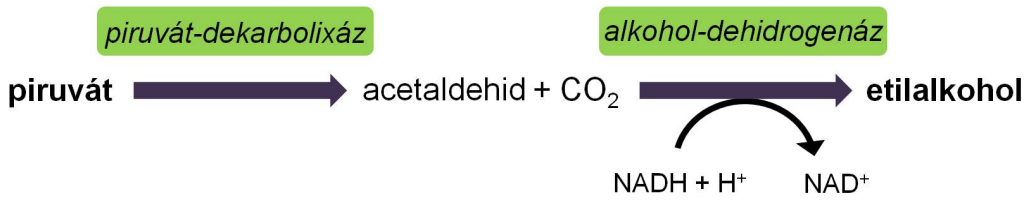
Az Embden-Meyerhof-Parnas-úthoz kapcsolódó erjesztési folyamatokban a szénhidrátok oxidációja a glikolízis reakciósorán át a piroszőlősavig halad, miközben szubsztrátszintű foszforilációval két molekula ATP keletkezik és két molekula NAD^+ redukálódik. A piruvátból kiinduló fermentációs lépés, vagy lépések során aztán a redukált NAD^+ oxidálódik, miközben elektron donorként szolgál a különböző fermentációs termékek képzéséhez.

Homofermentatív etilalkoholos erjedés

Az etilalkoholos erjedésnél, a glükózból a glikolízis útján piroszőlősav, majd ebből etanol és szén-dioxid keletkezik.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A piruvát dekarboxiláz hatására a piroszőlősavról egy CO_2 lehasad és így acetaldehiddé alakul. Ez aztán - az alkohol-dehidrogenáz katalizálta folyamatban - alkohollá redukálódik, miközben egy NADH $+H^+$ oxidálódik.



Ez az etanolos erjesztés főként a gombákra, és közülük is az élesztőgombákra, a *Saccharomyces* fajokra jellemző. A baktériumok közül a *Sarcina ventriculi* fermentál ezen az úton. A többi procariótánál az etilalkohol nem önmagában, hanem mindig valamilyen más erjesztési végtermékek társaságában jelenik meg.

Az élesztőgombák eukarióta szervezetek, melyek aerob környezeti feltételek mellett a glükózból képződött piroszőlősavból, a citromsav-cikluson és a terminális oxidáción át nagy mennyiségű energiát (38 ATP/1molekula glükóz)) nyernek és gyorsan szaporodnak. Anaerob feltételek között pedig a fermentálnak, a piroszőlősavból etilalkoholt képeznek, miközben energiát csak szubsztrátszintű foszforilációval nyernek (2 ATP/1 molekula glükóz). Ilyen szervezeteket találunk például a *Pichia*, *Hanseniaspora*, *Brettanomyces* és a *Saccharomyces* nemzetségbe tarozó fajok között.

Ezt a tulajdonságukat tapasztalati alapon évezredek óta hasznosítják. Napjainkra pedig már tudományos eredmények is megalapozzák széleskörű ipari és mezőgazdasági alkalmazásukat.

Így például a sörgyártásban, amihez malátát, vizet, komlót és élesztőt használnak. A sör erjedésénél szubsztrátként szolgáló cukrok, az árpa keményítőtartalmának enzimatikus (α-, β-amiláz, glulozidáz) bontása során képződnek. Ezeket aztán a *Saccharomyces cerevisiae* és a *S. carlsbergensis* törzsekkel erjesztik, aminek során alkohol és szén-dioxid keletkezik. A széndioxid a sörgyártás melléktermékе, amit sok helyen hasznosítanak. A komló pedig az ízanyagokon túlmenően, antibakteriális tulajdonságai révén, a nem kívánatos mikrobák szaporodását is visszaszorítja.

A borászat is ezen az erjedésen alapul. A szőlő nagy mennyiségű szénhidrátot, főként répacukrot tartalmaz, ami részben az érés, részben a feldolgozás során glükózzá és fruktózzá bomlik. Az élesztők azután e két vegyületből alkoholos fermentációval etilalkohot és szén-dioxidot képeznek. Az erjesztést a szőlőn, illetve a mustban jelen lévő *Kloeckera* és *Hanseniaspora* fajok indítják, de kis toleranciájuk miatt 3 - 5 tf% alkoholtartalomnál ezek már elpusztulnak. A fermentációt ettől kezdve *Saccharomyces* törzsek viszik tovább. A *Saccharomyces vini* legjobb törzseivel erjesztett mustból kitűnő minőségű, még 16 tf% -osnál nagyobb alkoholtartalmú borokat is nyernek.

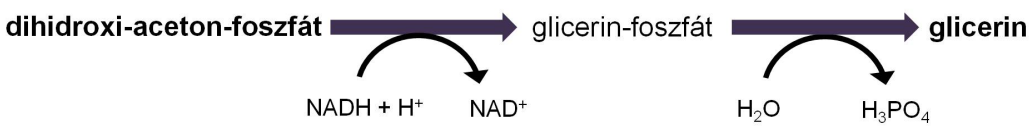
Pálinkakészítéskor pedig a kierjedt gyümölcscefre desztillálását, lepárlását követően, 40-60% alkoholtartalmú italt kapunk. A gyümölcscefréket ebben az esetben a saját törzseik erjesztik, vagy ipari méretekben borélesztőkkel oltják őket.

De a kelesztett kenyérről se feledkezzünk meg, mivel annak lágy, lyukacsos szerkezetét is az alkoholos erjesztés során képződött CO_2-nak köszönhetjük.

A nagy keményítő tartalmú kukorica és burgonya felhasználása mellett/helyett, az emberi élelmezésre nem hasznosítható nyersanyagokból (mint pl. kukoricaszár és rost, kenderpozdorja, hulladékpapír, kommunális hulladék) ipari méretekben előállított etanol pedig jó alternatíva a fosszilis üzemanyagok és a kőolaj alapú termékek kiváltására.

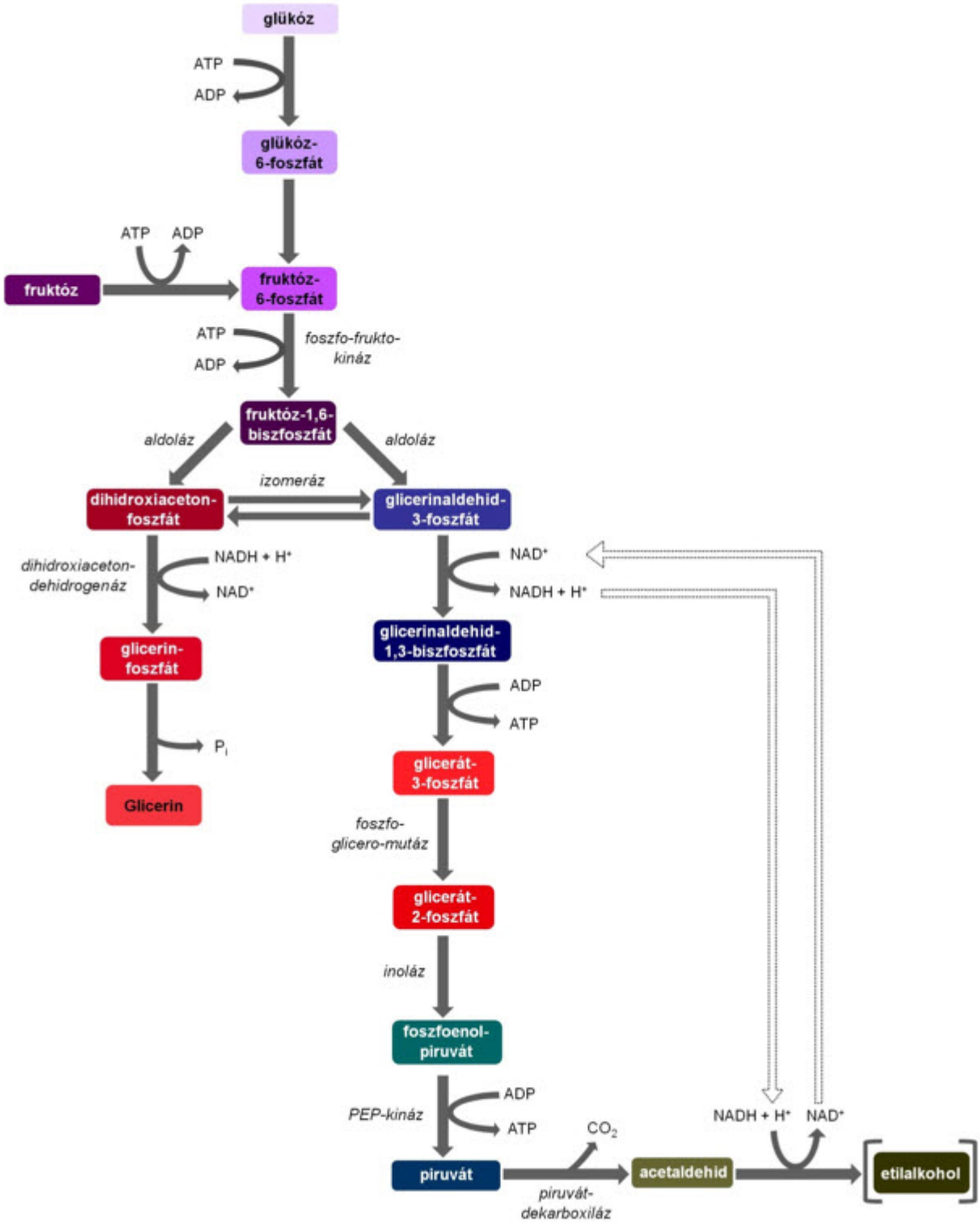
Glicerines erjedés

1. Ha a glikolízis során keletkezett NADH + H^+-t az alkohol-dehidrogenáz helyett a glicerinfoszfát-dehidrogenáz regenerálja, glicerin képződik. Ennek megfelelően, az etanolos erjedés során az etilalkohol prekurzorát, az acetaldehidet elvonva, a NADH + H^+ a dihidroxiaceton-foszfátra kerül, és az etanol helyett glicerin keletkezik. (8.1/2. ábra)



XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A glicerines erjedés és a nagy (7-24 g/l) glicerintartalom például az aszú borokra jellemző, növeli az édes érzetet és a bor testességét.



8.1/2. ábra. A glicerines erjesztés folyamata

2. Más baktériumok, (így pl. egyes *Bacillus* fajok), heterofermentatív glicerines erjesztést valósítanak meg. Végtermékeik szerint ennek több típusa ismert.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A glicerin-butándiolos fermentáció során a piroszőlősavból, pontosabban az ebből keletkező acetaldehidből acetoin, ill. butándiol képződik.

A glicerin-ecetsavas-alkoholos fermentáció eredményeként a glicerin mellett etanol és ecetsav jelenik meg, míg a glicerin-acetonos és glicerin-izopropanolos erjesztés végtermékei között aceton, illetve izopropanol szerepel.

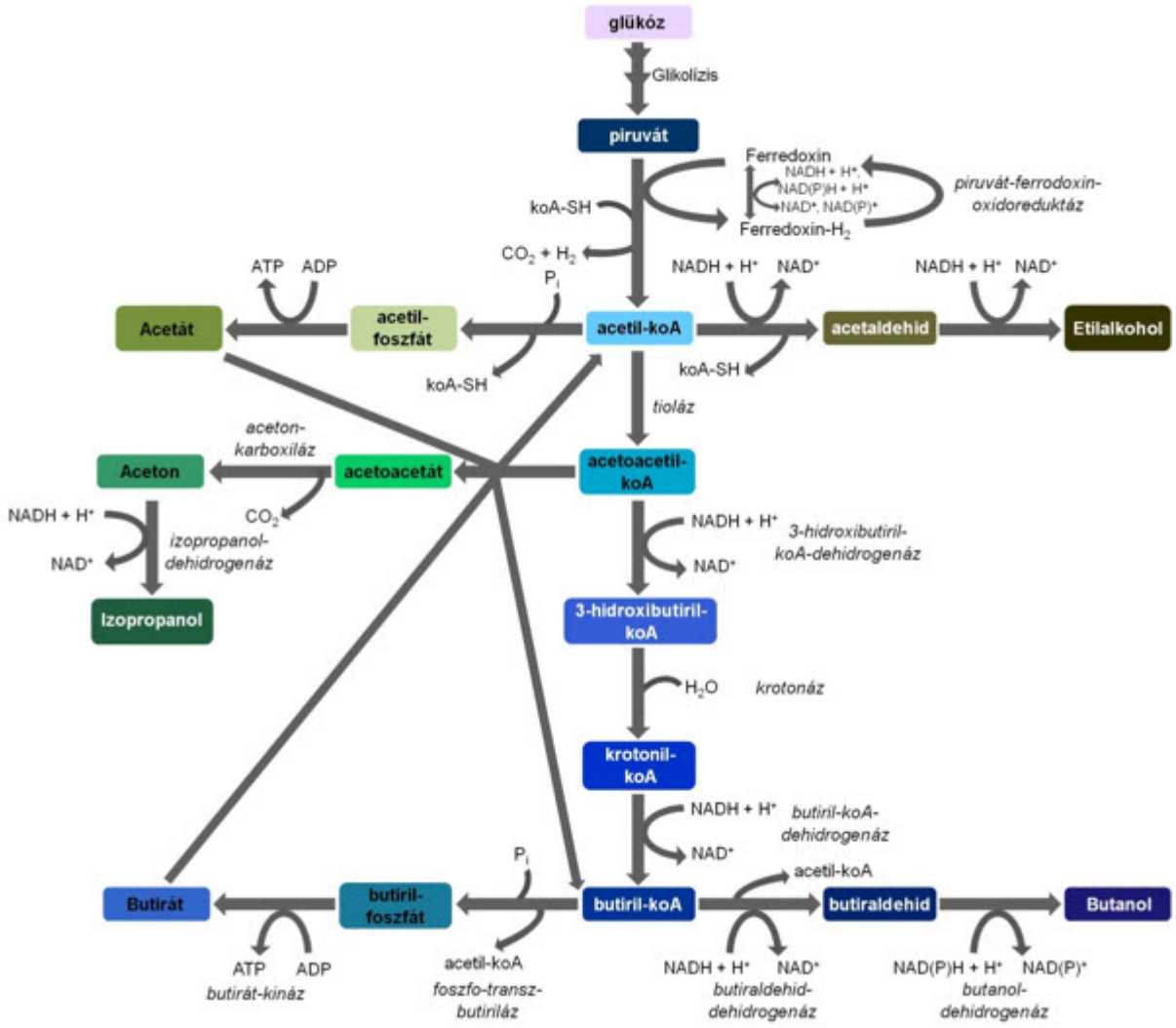
$$2\ \text{glükóz} \rightarrow 2\ \text{glicerin} + 2\ \text{acetát} + \text{etanol} + 2\ CO_2$$

$$2\ \text{glükóz} \rightarrow 2\ \text{glicerin} + 2\ \text{aceton (vagy izopropanol)} + 3\ CO_2$$

A glicerint főként a kozmetikai ipar, a glicerin-karbonátot pedig, amit oldószerként is alkalmaznak, a kozmetikai mellett a polimeripar is széles körben hasznosítja.

Butilalkoholos-vajsavas fermentáció

Butilalkoholos-vajsavas erjesztéssel a piroszőlősavból végtermékként ecetsav, vajsav, butilalkohol, aceton, izopropil-alkohol, etanol, CO_2 és H_2 képződhet. (**8.1/3. ábra**)



8.1/3. ábra. A butilalkoholos-vajsavas fermentáció folyamata

A fermentáció során a piroszőlősav először dekarboxileződik, és egy koenzimA-hoz kapcsolódik. Kis redoxpotenciál érték mellett a folyamatban résztvevő NADH + H^+ regenerálásában a ferredoxin H_2-képzéssel vesz részt.

Az igy képződött acetil-koenzimA-ból, illetve a koenzimA felszabadulása mellett, annak acetil-csoportjából pedig több irányban futhatnak tovább a fermentációs folyamatok.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Az elsőben a NADH + H^+-dehidrogenáz hatására az acetil-csoport előbb acetaldehiddé, majd etilalkohollá redukálódik.

A másodikban egy foszforsav belépésével acetil-foszfát, majd ecetsav jön létre, miközben egy ATP szintetizálódik.

Ez az ecetsav aztán az acetil-koenzimA-val reagálva aceto-acetil-koenzimA-t hoz létre, ami újabb két irányt szab a folyamatnak. Egyrészt egy hidrolizist és dekarboxilezést követően – a koenzimA felszabadul - és aceton, illetve ebből egy hidrogénfelvétellel izopropilalkoholt lesz.

Másrészt az aceto-acetil-koenzimA NADH + H^+ függő redukciójával, 3-hidroxi-butiril-koenzimA-n és krotonil-koenzimA-n át egy újabb redukciós lépést követően butiril-koenzimA képződik. Ebből aztán egy anorganikus foszfát belépésével butiril-foszfát, majd vajsav jön létre, miközben ATP szintetizálódik. És ez a fermentációs folyamatok fő iránya, míg a másik alternatív úton a butiril-koenzimA butilalkohollá redukálódhat. (**8.1/3. ábra**)

Az erjesztési folyamatok során az egyes termékek egymáshoz viszonyított aránya változik. Az első szakaszban – a sejtek exponenciális szaporodásának idején - a pH csökken, (kb. pH=5,2-re), amit a szerves savak, az ecetsav és főként a vajsav képződése okoz. Ennek hatására a sejtek gyors szaporodása és a savképzés csökken. A stacioner növekedési fázisba kerülő sejtek ekkor már egyre inkább acetont és butanolt állítanak elő. A folyamat előrehaladtával a pH is emelkedik. Elegendő NADH + H^+ jelenlétében a sejtek újra felveszik a megtermelt butirátot és butanollá redukálják. A butanol termelés kb.1,3%-os koncentráció felett áll le. Az acetont csak kevés mikróba (pl. *Clostridium aurantibutyricum, Clostridium butyricum, C. beijerinckii* törzsei) redukálja izopropanollá.

A fermentációs termékek minőségi megoszlását a faji, ill. törzsi identitás mellett a tenyész- illetve a fermentációs körülmények, mint például a hőmérséklet, pH, stb. is befolyásolják.

Butilalkoholos-vajsavas fermentációra számos mikroorganizmus képes: *Butyribacterium, Zymosarcina, Neisseria, Clostridium* (*C. acetobutylicum, C. butyricum, C. pasteurianum*).

Ipari fermentációkhoz a Gram pozitív, endospóra képző *Clostridium*, és ezen belül is főként a *Clostridium acetobutylicum* és a *Clostridium butylicum* törzseket használják.

A baktériumok butanol termelését Pasteur már 1861-ben leírta, Chaim Weizmann pedig 1912-ben kitenyésztette a fermentációja során acetont, etanolt és butanolt képző *Clostridium acetobutylicum*t. És ettől kezdve a fermentáció szinte minden termékét hasznosították. Az első világháború előtti időkben a szintetikus gumi gyártásához használt butadién, a háború alatt a TNT (trinitrotoluol) robbanóanyaghoz szükséges aceton, míg 1918 után a cellulóz-nitrát előállításához felhasznált butanol volt a főtermék. Ma már a petróleum alapú termékek nagyrészt helyettesítik, de mégsem szorították ki teljesen a fermentációs termékeket. A *Clostridium acetobutylicum* törzsekkel pl. kukoricakeményítőből, melaszból és szacharózból állítanak elő butanolt, acetont, izopropanolt és etanolt.

A tejiparban azonban a nemkívánatos erjedési formák, és így a *Clostidium butyricum* is a nemkívánatos baktériumok közé tartozik, mivel a sajtok másodlagos vajsavas erjedését és puffadását okozza.

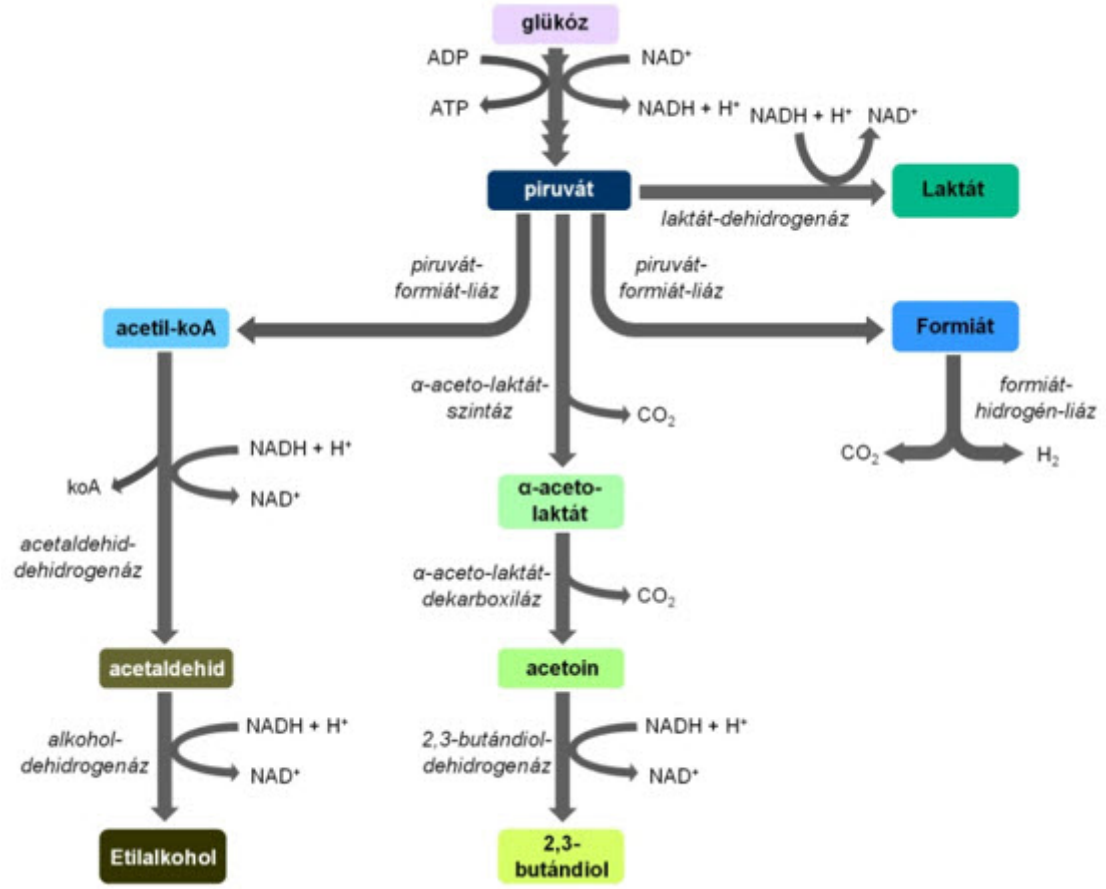
Butilén-glikolos fermentáció

Butilén-glikolos fermentációra számos mikroorganizmus képes. Így például az *Enterobacter*, *Klebsiella (Klebsiella pneumoniae)*, *Serratia*, *Pseudomonas*, *Aeromonas* és *Bacillus* (*Bacillus polymyxa*) genusz tagjai, a melyek piroszőlősavból 2,3-butilén-glikolt, etanolt, tejsavat, hangyasavat, szén-dioxidot és hidrogént állítanak elő.

A folyamat során az α-acetolaktát-szintáz hatására két piroszőlősav kondenzációja, és dekarboxileződése révén előbb α-acetolaktát, majd acetoin keletkezik, aminek a 2,3-butándiol-dehidrogenáz katalizálta redukciója hozza létre a 2,3-butándiolt.

A piroszőlősavból még tejsav, a piruvát-formiát-liáz hatására hangyasav, illetve ebből szén-dioxid és hidrogén keletkezik. Egy további alternatív úton pedig két dehidrogenáz katalizálta redukciós lépéssel acetil-koenzimA-n és acetaldehiden át etanol a végtermék. (**8.1/4. ábra**)

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



8.1/4. ábra. A butilén-glikolos erjesztés folyamata

Vegyes savas fermentáció

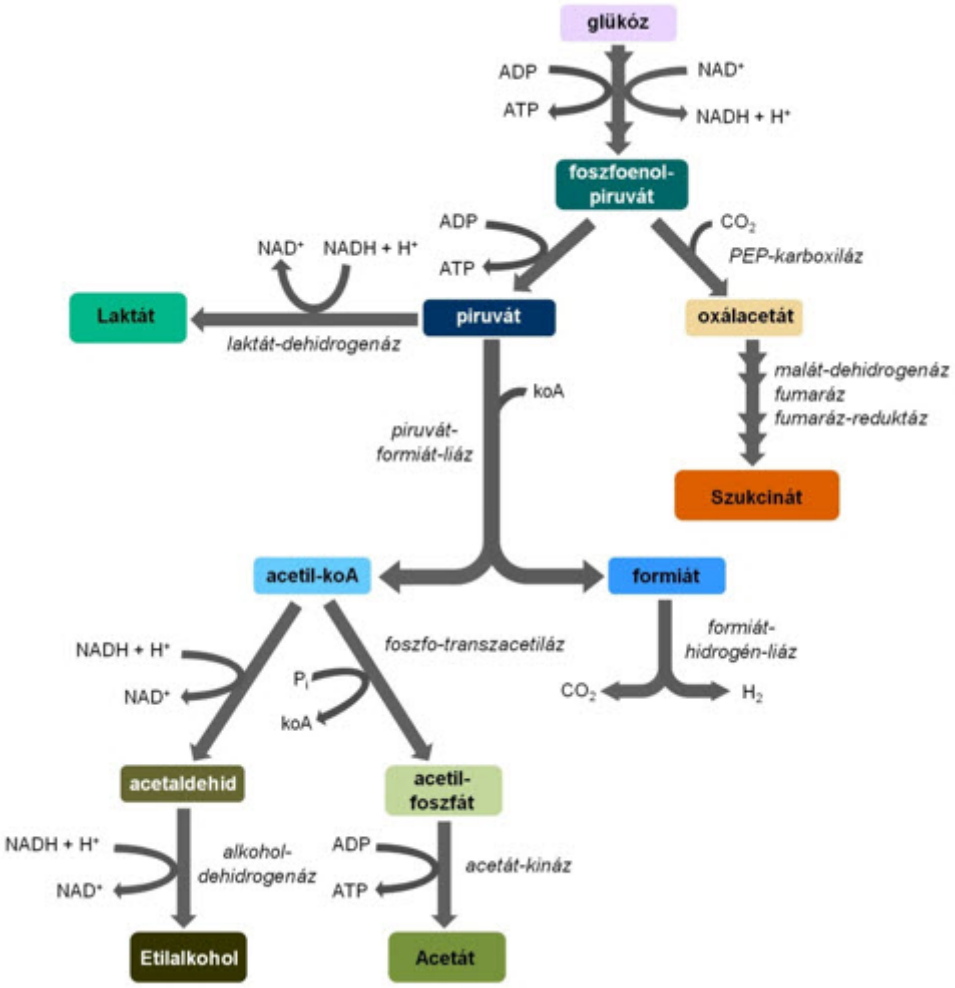
Az *Escherichia*, *Salmonella*, *Shigella*, és *Proteus* genuszok tagjait az un. vegyes savas erjesztés jellemzi, aminek során tejsav, etanol, ecetsav, hangyasav, borostyánkősav, szén-dioxid és hidrogén termelődik. (**8.1/5. ábra**)

Az erjesztés során a piroszőlősavból egyrészt a laktát-dehidrogenáz hatására tejsav képződik, másrészt a piruvát-formiát-liázzal acetil-koenzimA-ra és hangyasavra bomlik. Az utóbbi esetleges bomlása CO_2 és H_2 gázokat eredményez.

Az acetil-koenzimA acetilcsoportjából pedig a dehidrogenázok hatására acetaldehiden át etilalkohol képződik, a foszfotranszacetiláz és egy kináz katalízisével meg acetil-koenzimA-n keresztül ecetsav keletkezik.

Egy másik úton, a foszfo-enol-piruvátból egy szén-dioxid felvételével oxálecetsav, majd ennek redukálásával almasavon és fumársavon keresztül borostyánkősav képződik.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



8.1/5. ábra. A vegyes savas erjesztés folyamata

A butilén-glikolos és vegyes savas fermentáció egyaránt a jellemző az enterobaktériumokra. Diagnosztikájukban ezek megléte vagy hiánya, fontos határozó bélyeg.

Propionsavas erjedés

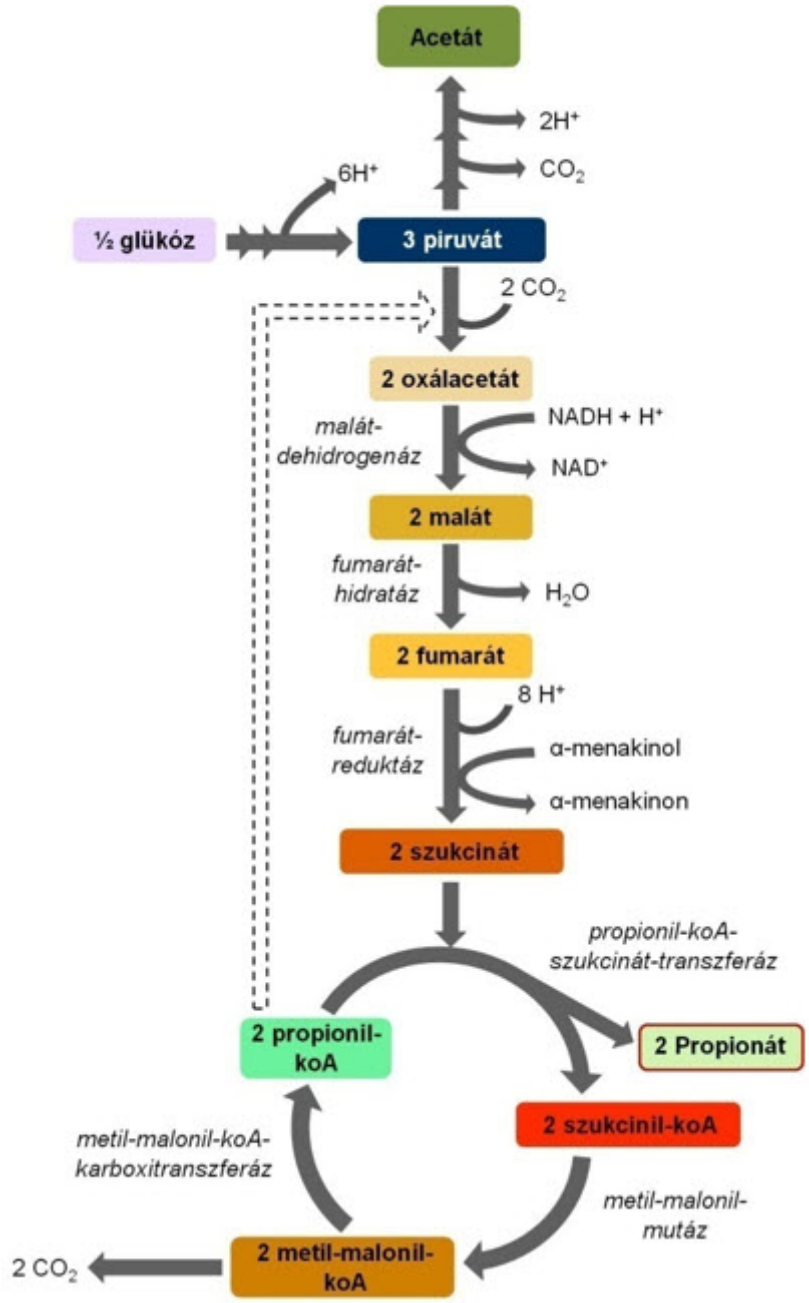
Fermentációja során számos mikroorganizmus, így pl. a *Bacteriodes*, *Clostridium*, *Corynebacterium*, *Micromonospora*, *Neisseria*, *Pelobacter* és *Propionibacterium, Veillonella,* nemzetségek tagjai képesek propionsavat előállítani. A propionsavas fermentáció két fő típusát különböztethetjük meg.

1.A *Clostridium propionicum* az alanin erjesztése során nyert piroszőlősavból, illetve az ebből képződött tejsavból képez propionsavat. De ezt az utat a speciális fermentációs utaknál tárgyaljuk, mivel nem az Embden-Meyerhof-Parnas útra épül.

2.A *Propionibacterium*ok más úton, a Wood-Werkman-ciklus során állítanak elő piroszőlősavból propionsavat, szén-dioxidot és ecetsavat (2:1:1 arányban).

A fermentáció során a piroszőlősav egy részéből szén-dioxid és ecetsav keletkezik. Más piroszőlősav molekulák egy szén-dioxid felvételével oxálecetsavvá, a malát-dehidrogenáz hatására almasavvá, majd fumársavon át borostyánkősavvá alakulnak. Az ebből létrejövő szukcinil-KoA-ból a metil-malonil-koenzimA-mutáz és epimeráz hatására metil-malonil-koenzimA képződik, ami aztán dekarboxilálódik. Az így kapott propionil-koenzimA-ról pedig propionsav szabadul fel. **(8.1/6. ábra)**

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

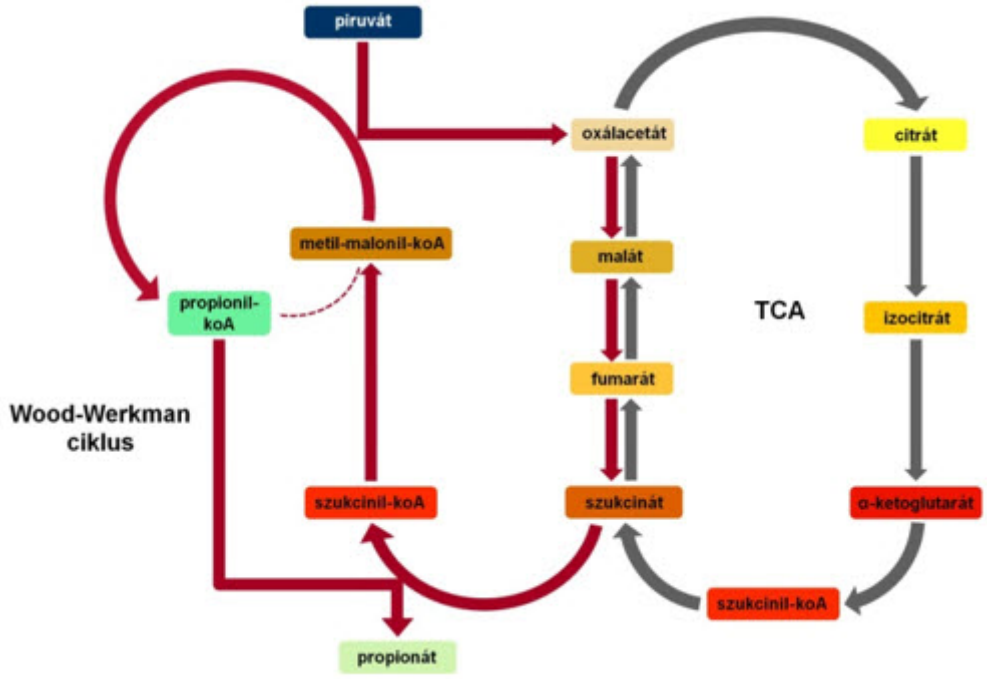


8.1/6. ábra. A propionsavas erjedés reakcióútja

A *Propionobacterium*ok Gram pozitív, nagy GC tartalmú, aerotoleráns szervezetek. Porfirineket (pl.citokrómot) tartalmaznak.

Az anaerob és microaerofil környezetben egyaránt aktív *Propionibacterium freudenreichii* így az anaerob fermentáció és a respiráció valamennyi enzimének szintéziséhez szükséges gént hordozza. (**8.1/7. ábra**)

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



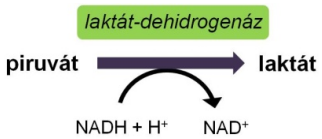
8.1/7. ábra. A piroszőlősav Wood-Werkman úton történő (piros vonallal jelölt) anaerob fermentatív, valamint a Szent-Györgyi-Krebs cikluson át futó (szürke színnel jelölt) oxidatív bontása – a *Propionibacterium freudenreichii* esetén

A *Propionobacterium*ok az emberi bőr normál biotájának tagjai, bár a *Propionibacterium acne* gyulladásos folyamatokat is okozhat. Legnagyobb számban a kérődzők gyomrában, béltraktusában találhatók, ahol a *Propionibacterium*ok és a *Veilonella* fajok részben a növényi szénhidrátok bontásából nyert piruvát, részben a citrátkör intermedierjeinek, valamint a glicerin átalakításával képeznek propionsavat.

Bár a tejben nem találhatók, fontos szerepük van a sajtkészítésben. *Propionibakterium* (pl. *Propionibacterium freudenreichii*) kultúrákat használnak a sajtok (pl. Greuyer, Emmentál, Pannónia) érleléséhez. Ez adja a svájci sajtok jellegzetes aromáját, csípős ízét.

Homofermentatív tejsavas erjedés

A homofermentatív tejsavas erjesztők a laktát-dehidrogenáz katalízise mellett, piroszőlősavból tejsavat képeznek, miközben egy molekula $HADH^+ + H^+$ oxidálódik.



Ily módon például a *Lactobacillus helveticus* vagy a *Lactobacillus delbruckii* subsp. *bulgaricus* egy molekula glükózból, a glikolízis útján két piroszőlősavat képez, ami azután két molekula tejsavvá redukálódik. A redukció 2 ATP képzését és a NAD^+ regenerálódását eredményezi.

A tejsavbaktériumok (*Lactobacillaceae*) a *Firmicutes* osztályba tartozó Gram-pozitív, pálca alakú, obligát fermentáló szervezetek. Energiát kizárólag tejsavas erjedéssel nyernek. Porfirineket (citokróm, kataláz) és ezzel együtt légzési láncot sem tartalmaznak. Oxigén jelenlétében is fermentálnak, és ilyenkor flavoprotein-oxidáz, illetve nikotinamid-dinukleotid peroxidáz aktivitásuk révén hidrogén-peroxidot képeznek. Még pH 4,4-es értéknél is növekednek. A fermentációs folyamatot általában a tejsav 2%-os koncentrációja állítja le.

A táptalajok összetételével szemben igényesek, növekedésükhöz fehérjéket és vitaminokat is igényelnek. Bár számukra is a glükóz a legkönnyebben asszimilálható szénforrás, többségük a laktózt is bontja. A laktóz

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

membrántranszportja a *Lactobacillus deldrueckii* subsp. *bulgaricus* és *Lactobacillus helvetius* esetén a laktóz-permeáz-β-galaktozidáz úton, míg a *Lactobacillus lactis* és *Lactobacillus casei* fajoknál a foszfo-enolpiruvát-foszfotranszferáz és foszfo- β-galaktozidáz rendszeren át történik.

A *Lactobacillus amylophilus* és *Lactobacillus amylovorus* pedig a keményítő hidrolízisére és homofermentatív tejsavas erjesztésére is képes.

A *Lactobacillus*-ok a hüvely és a bélcsatorna normál biotájának tagjai, és ez utóbbi első kolonizálói közé tartoznak. Megtalálhatók tejben és tejtermékekben, ahol főként a *Lactobacillus acidophilus*, *Lactobacillus lactis* subsp. *lactis és* subsp. *cremoris*, valamint a *Lactobacillus delbrueckii* subsp. *bulgaricus* tölt be fontos szerepet az aludttej és túró keletkezésénél. A fermentált húskészítményekben (mint pl. a kolbász, szalámi) a *Lactobacillus sakei*, *Lactobacillus curvatus* stb. tejsavas fermentációja biztosítja a húsfélék eltarthatóságát. Az autolizáló növényi szövetekben pedig főként a *Lactobacillus plantarum*nak van meghatározó szerepe: a káposzta savanyításánál, a siló stb. előállításánál.

Az élelmiszeripar az évezredes tapasztalatokat a legújabb kutatási eredményekkel ötvözve hasznosítja a tejsavbaktériumokat. A tejsavas erjesztés gyakorlati alapjait a tejtartósítás és sajtkészítés során rakták le, amit aztán a zöldségek, és a húsok tartósítása követett. A XIX. századtól pedig már elérkezett az ipari méretű fermentációs módszerek kidolgozásának ideje.

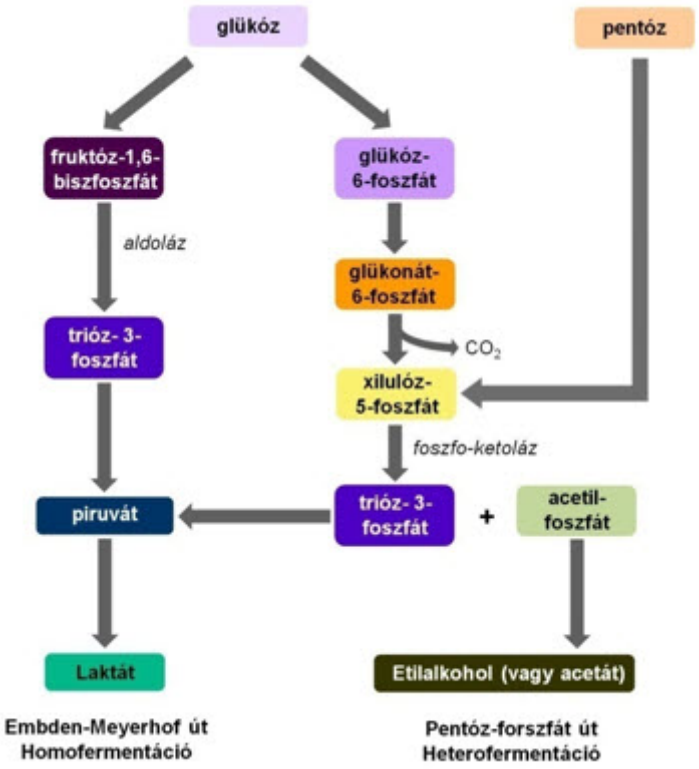
De a fermentációs alapú tejsavat az ipar más területein, mint például a műanyagiparban is hasznosítják: dehidratált formája az akrilsav polimer alapanyaga. A politejsav - a tejsav lineáris poliésztere, (nem meghatározott lánchosszal) – pedig a biodegradálható műanyagok gyártásának prekurzora. (Mai tudásunk szerint a legtöbb politejsav bontó mikroorganizmus a *Pseudonocardiaceae* családba tartozik.)

A homofermentatív módon erjesztők magas tejsavhozama - ami 2-4 nap alatt a rendelkezésükre álló szénforrás akár több mint 90%-nak tejsavvá alakítását jelenti - az alapja a hatékony és iparilag versenyképes bakteriális tejsavtermelésnek.

Tejsavképzésük alapján obligát homofermentatív, valamint fakultatív és obligát heterofermentatív fajokat különböztethetünk meg.

Az obligát homofermentatívak a cukrokat a glikolízis útján bontják, és fő végtermékük a tejsav. A heterofermentatív tejsavas erjedést végzők (pl. *Lactobacillus reuteri*), a tejsavon kívül ecetsavat vagy etanolt és szén-dioxidot is termelnek - de ez már a penzóz-monofoszfát-söntre alapuló fermentáció. A fakultatív törzsek pedig a környezet változása (pl. a szénhidrát típusa és koncentrációja) szerint módosítják anyagcsere útjukat és válthatnak homofermentatívról heterofermentatív bontásra: így a hexózokat a glikolízisen keresztül, míg a pentózokat a pentóz-monofoszfát úton hasznosíthatják (**8.1/8. ábra**). Ilyen pl. a *Lactobacillus casei* subsp. *casei*, *Lactobacillus sakei*, *Lactobacillus plantarum*, *Lactobacillus rhamnosus*, *Lactobacillus paracasei* subsp. *paracasei*.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



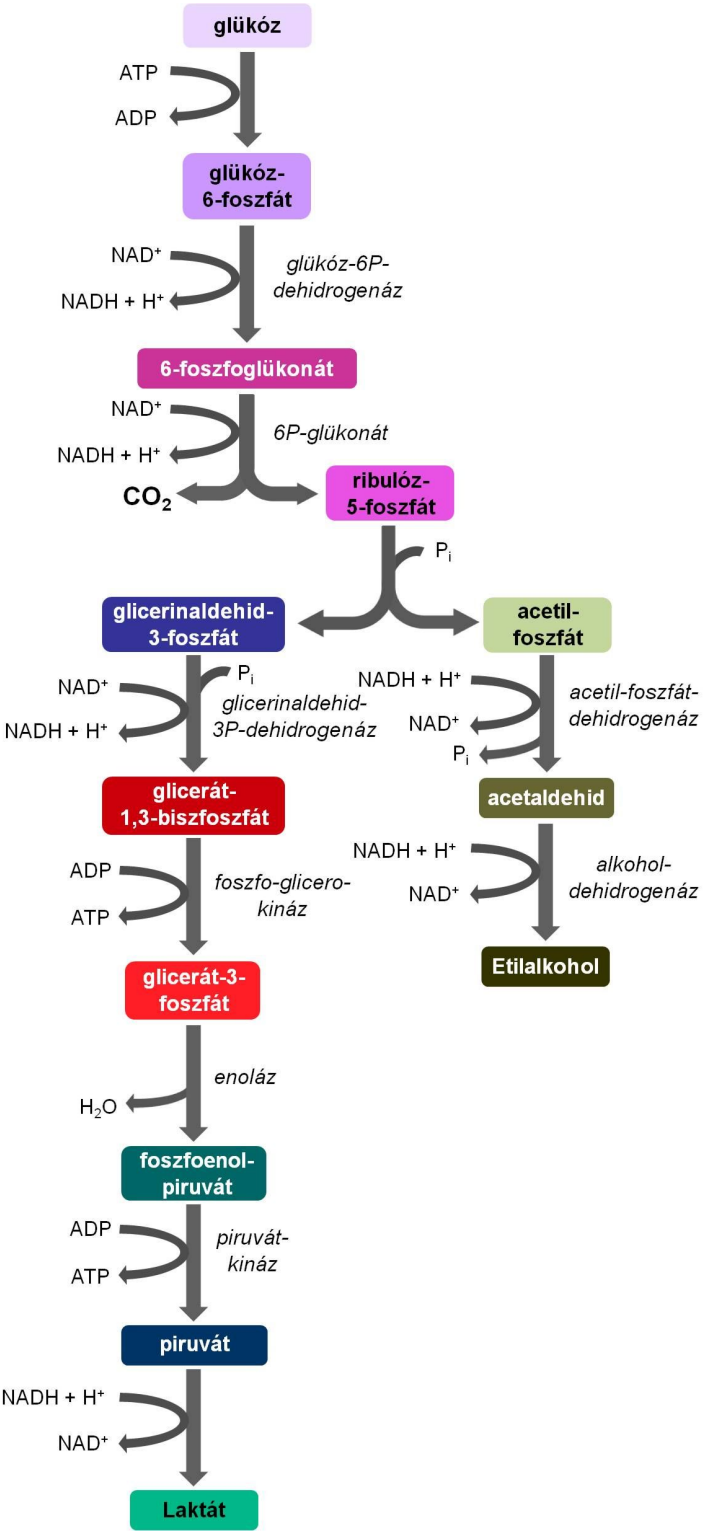
8.1/8. ábra. Az Embden-Meyerhof-Parnas úthoz kapcsolódó homofermentatív és a pentóz-foszfát úthoz kapcsolódó heterofermentatív tejsavas erjedés összehasonlítása

8.1.1.3. A pentóz-foszfát-útra épülő fermentációk

Heterofermentatív tejsavas erjedés

A heterofermentatív tejsavas erjesztők, - így pl. a *Leutonostoc* genusz tagjai, vagy a *Lactobacillus reuteri*, *Lactobacillus buchneri*, *Lactobacillus fermentum*, *Lactobacillus brevis*, és *Lactobacillus kefir* fajok - a szénhidrátok fermentációja során ekvimolekuláris mennyiségben tejsavat, szén-dioxidot és etanolt termelnek, miközben egy molekula ATP képződik. Mivel a folyamat anaerob feltételek mellett zajlik, a redukálódott NAD^+ itt is valamely fermentációs köztitermékkel oxidálódik, regenerálódik (**8.1/9. ábra**).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



8.1/9. ábra. A heterofermentatív tejsavas erjesztés folyamata

A reakciósor első lépései megegyeznek a pentóz-foszfát útéval. Egyetlen különbség, hogy itt NAD^+ és nem $NADP^+$ szerepel hidrogénszállítóként.

A folyamat során a glükóz-6-foszfátot a NAD^+ specifikus glükóz-6-foszfát-dehidrogenáz oxidálja, miközben egy molekula NAD^+ redukálódik, és 6-foszfo-glukonsav képződik. Ez aztán egy újabb NAD^+ redukciójával 3-keto-foszfo-glülonsavvá alakul. A következő, dekarboxilációs lépésben a szénlánc megrövidül, egy CO_2 kilép, és ribulóz-5-foszfát keletkezik. A ribulóz-5-foszfát a foszfoketoláz hatására xilulóz-5-foszfáttá alakul, majd egy anorganikus

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

foszfát belépésével glicerinaldehid-3-foszfát és acetil-foszfát molekulákra hasad. Ezt követően a glicerinaldehid-3-foszfát a glikolízis reakcióútján haladva piroszőlősavon át tejsavvá fermentálódik, miközben egy ATP képződik, és egy NAD^+ regenerálódik. Az acetil-foszfát pedig acetaldehiden át etanolt képez, miközben két, a korábbi lépésekben képződött NADH $+H^+$ oxidálódik.

Míg a fermentációs alapú ipari tejsavgyártásnál a szénforrás hasznosítás szempontjából előnyösebb (ciklusonként 2 ATP-t képző) homofermentatív módon erjesztő törzseket részesítik előnyben, a heterofermentatív bontást végzők (és csak az 1 ATP-t szintetizálók), főként az élelmiszerek előállításánál meghatározók.

Így pl. a *Lactobacillus kefir* a tej alvasztásában, a kefír készítésében, a *Leuconostoc mesenteroides* a zöld olajbogyó erjesztésénél és a káposzta savanyításánál játszik meghatározó szerepet. A *Lactobacillus reuteri* törzseket pedig – az élelmiszeripari technológiában és a gyógyászatban - probiotikumként alkalmazzák.

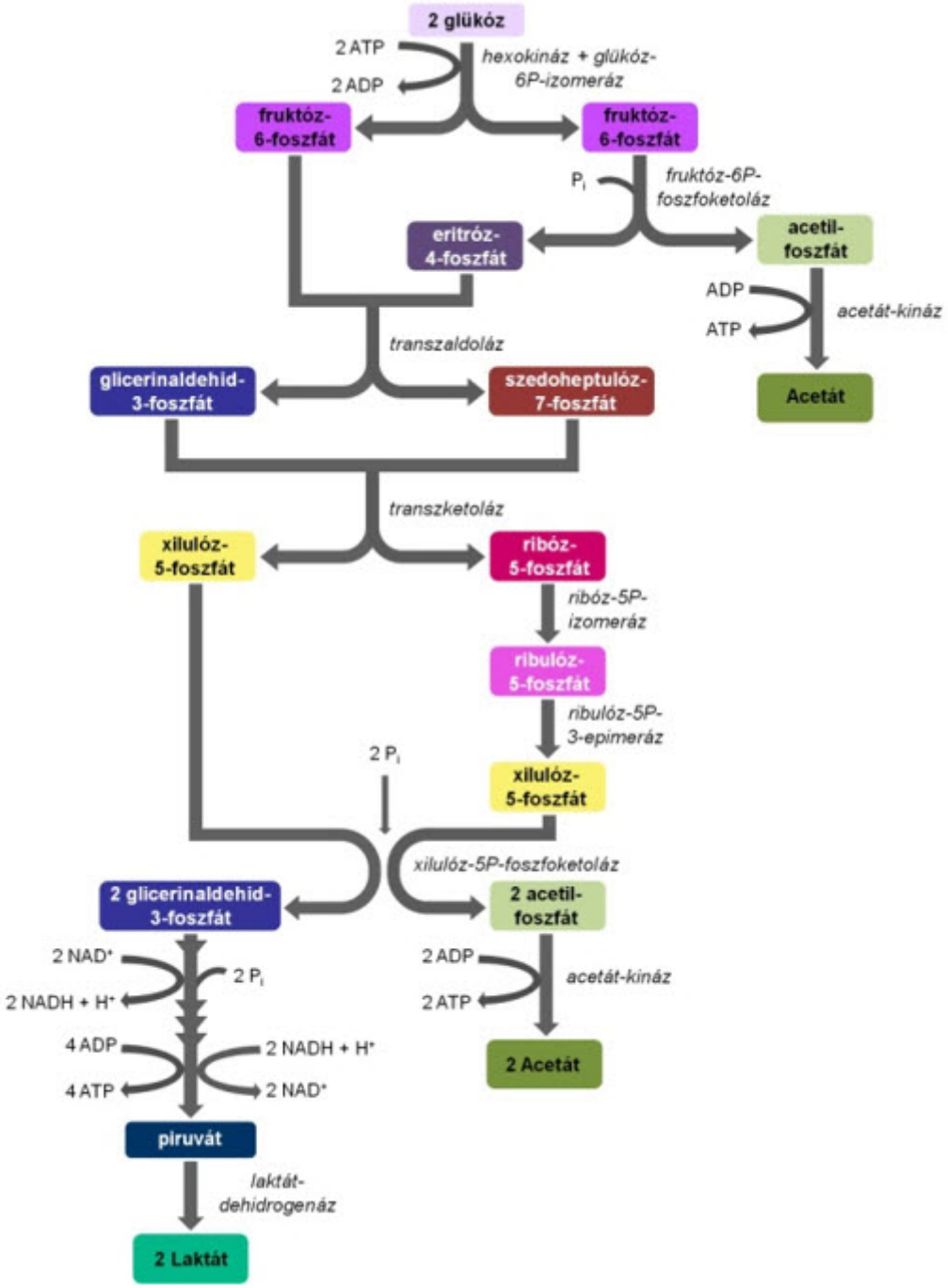
A homo- és heterofermentatív tejsavas erjesztés együttesén, ill. ezek egymásra épülésén alapul savanyú káposzta készítése, amit a növény saját baktériumközössége biztosít. Az anaerob környezetet a levegő kiszorítása („taposás”) mellett az *Enterobacteriaceae* család tagjai biztosítják. Ezek a fakultatív anaerob szervezetek ugyanis az oldott oxigént felhasználva, lecsökkentik a lé redoxpotenciálját, s így utat nyitnak a heterofermentatív tejsavas erjedést végzők, s így döntően a *Leuconostoc mesenteroides* számára. A folyamat során csökkenő pH és növekvő savtartalom pedig kedvező feltételeket teremt a homofermentatív módon erjesztő *Lactobacillus brevis* és *Lactobacillus plantarum* szaporodásához, dominanciájához.

8.1.1.4. Különböző speciális utakon végbemenő fermentációk

Bifidobaktériumok tejsavas-ecetsavas erjesztése

A *Bifidobacterium*-ok tejsavas-ecetsavas erjesztése során 2 molekula glükóz ATP dependens foszforilációja révén előbb 2 fruktóz-6-foszfát keletkezik, majd a cukorfoszfátok további átalakítása során egyrészt három molekula acetil-foszfát és ezekből egy-egy ecetsav, másrészt két molekula glicerinaldehid-3-foszfát jön létre. Ez utóbbiakból a glikolízisből már ismert reakcióúton két piroszőlősav, majd abból két molekula tejsav keletkezik. A folyamat energiahozamát tekintve, két glükóz molekulára számítva nettó öt ATP szintetizálódik (**8.1/10. ábra**).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



8.1/10. ábra. *Bifidobaktérium*ok tejsavas-ecetsavas erjesztése

(2 glükóz molekulánként nettó 5 ATP)

A *Bifidobacterium*ok a csecsemők bélbiótájának domináns tagjai. Az egészséges, anyatejjel táplált csecsemők székletének ez adja a jellegzetes szagát.

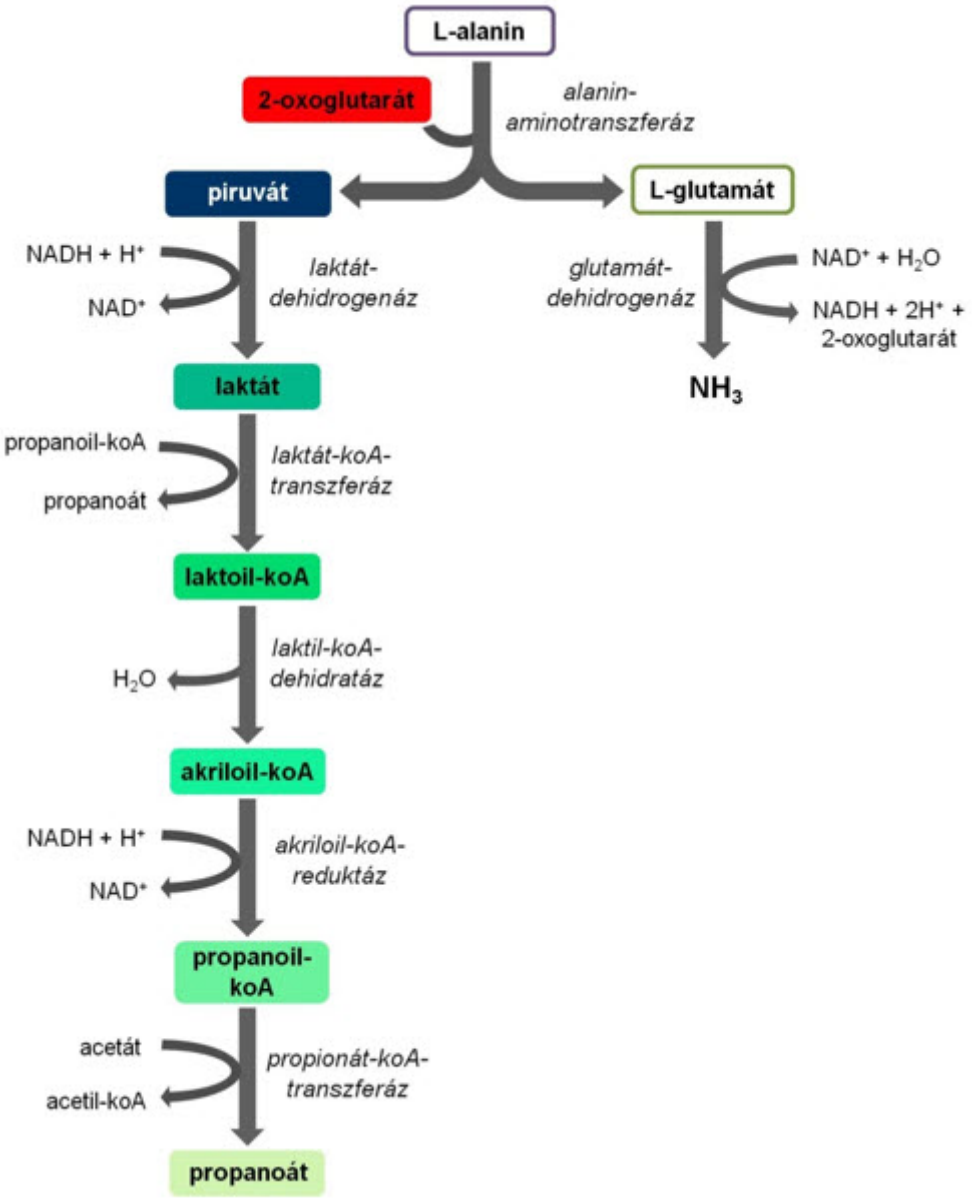
Azok az anaerob prokarióták, amelyek nem rendelkeznek Embden-Meyerhof-Parnas-úttal, energianyerésre nem szénhidrátokat, hanem különböző aminósavakat, purin- és pirimidinbázisokat stb. hasznosítanak. Ilyen pl. a glicin, a glutaminsav, a hisztidin, a lizin és a purinok, melyek degradációjakor nagyenergiájú foszfátkötést tartalmazó intermedierek jöhetnek létre.

Vannak olyan reakciók, melynek egyedüli szubsztrája egy aminósav, pl. az alanin, míg más fermentációs folyamatok aminosav párok bevonásával mennek végbe.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A Clostridium propionicum propoinsavas fermentációja

A *Clostridium propionicum*nál az alaninból – egy alanin aminotranszferáz hatására – glutaminsav és piroszőlősav képződik. Az előbbinél egy ammónia kilép, s közben egy NAD^+ redukálódik. A piroszőlősavból pedig egy NADH + H^+ oxidációja mellett tejsav képződik. A tejsavból laktoil-koenzimA, majd egy dehidratáz hatására akriloil-koenzimA intermedier képződik. Ez aztán propanoil-koenzimA-vá redukálódik, miközben egy NADH + H^+ oxidálódik. Végezetül a koenzimA lehasad, és propionsav keletkezik. (**8.1/11. ábra**)



8.1/11. ábra. A *Clostridium propionicum* propoinsavas fermentációja

Stickland-reakció

A *Clostridium*oknál ismert Stickland-reakciónál a fermentáció aminosav párok bevonásával történik, ahol az egyik aminosav (mint pl. az alanin, leucin, valin) oxidálódik, míg a másik (pl. a glicin, prolin) redukálódik, s eközben nagyenergiájú foszfátkötések szintetizálódnak. E folyamatok során a ketosavak mellett ammónia keletkezik.

Példaként a *Clostridium tetani*t véve (**8.1/12. ábra**), a Stickland-reakció első lépésében az alaninból egy molekula víz belépése és egy NAD^+ redukálódása mellett piroszőlősav és ammónia keletkezik. Ezt követően a ketosav NAD^+-dal oxidálódik, és egy szén-dioxid távozik. A redukálódó aminósav a glicin.

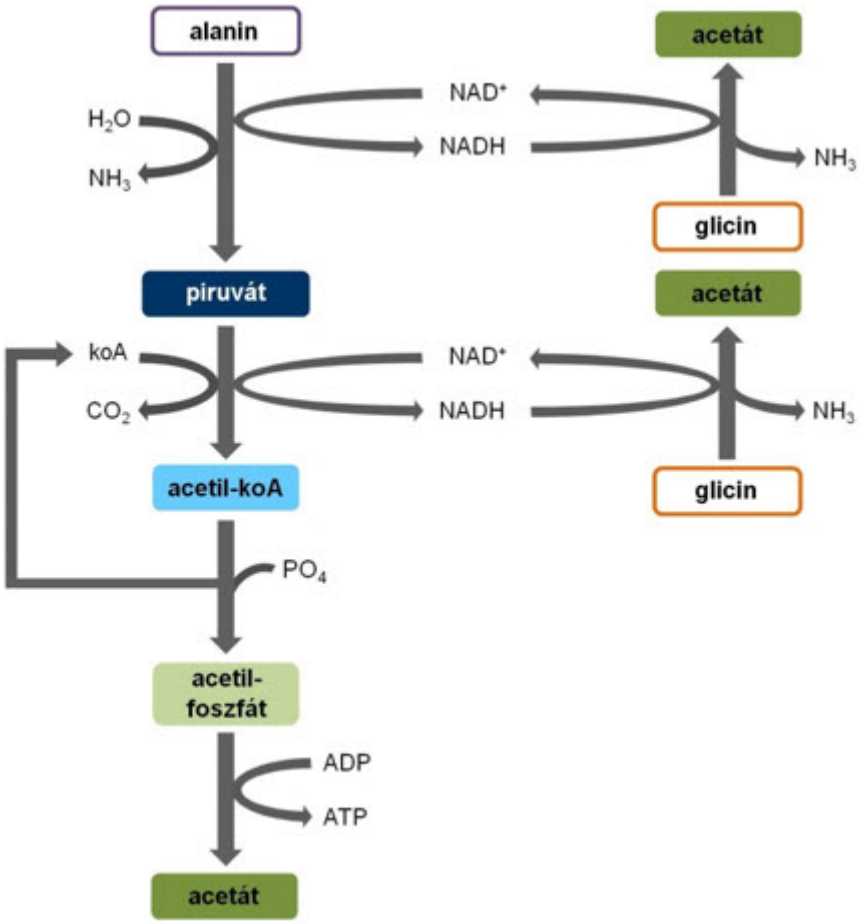
XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A nagy energiájú foszfátok előállítása pedig a NADH + H^+-ról a glicinre irányuló elektron-, ill. hidrogénátvitellel során történik.

A folyamatot összegezve, egy alaninból és két glicin molekulából kiindulva, három ATP a nyereség.

$$\text{alanin} + 2\ \text{glicin} + H_2O + 3\ H_3PO_4 + 3\ \text{ADP} \rightarrow 3\ \text{acetát} + 3\ NH_3 + 3\ \text{ATP} + CO_2$$

A *Clostridium* fajok között sok kórokozó. A *Clostridium tetani* és *Clostridium perfringens* például kifejezetten szúrt sebekben, zúzott sérülésekben okoz gondot, ahol gyorsan szaporodnak és anyagcseretermékeik, toxintermelésük révén károsítják a gazdaszervezetet.



8.1/12. ábra. A Stickland-reakció reakció lépései alanin és glicin aminosav pár bevonásával

Aminosavakban gazdag környezetekben szintróf baktériumok – mint pl. a *Clostridium sporogenes* vagy a *Caloramator proteoclasticus* – is fermentálnak a Stickland reakcióval. Az így keletkező szubsztrátumokat aztán a metanogén baktériumok (pl. *Methanobacterium thermoautotrophium*) hasznosítják.

A fentebb tárgyalt fermentációs folyamatoknál az energiaszerzés, az ATP szintézis szubsztrátszintű foszforilációval történt. Akad azonban néhány olyan szubsztrát, amely nem rendelkeznek ehhez elegendő energiával, és így a fermentáció szubsztrátszintű foszforiláció nélkül történik.

Fermentáció szubsztrátszintű foszforiláció nélkül

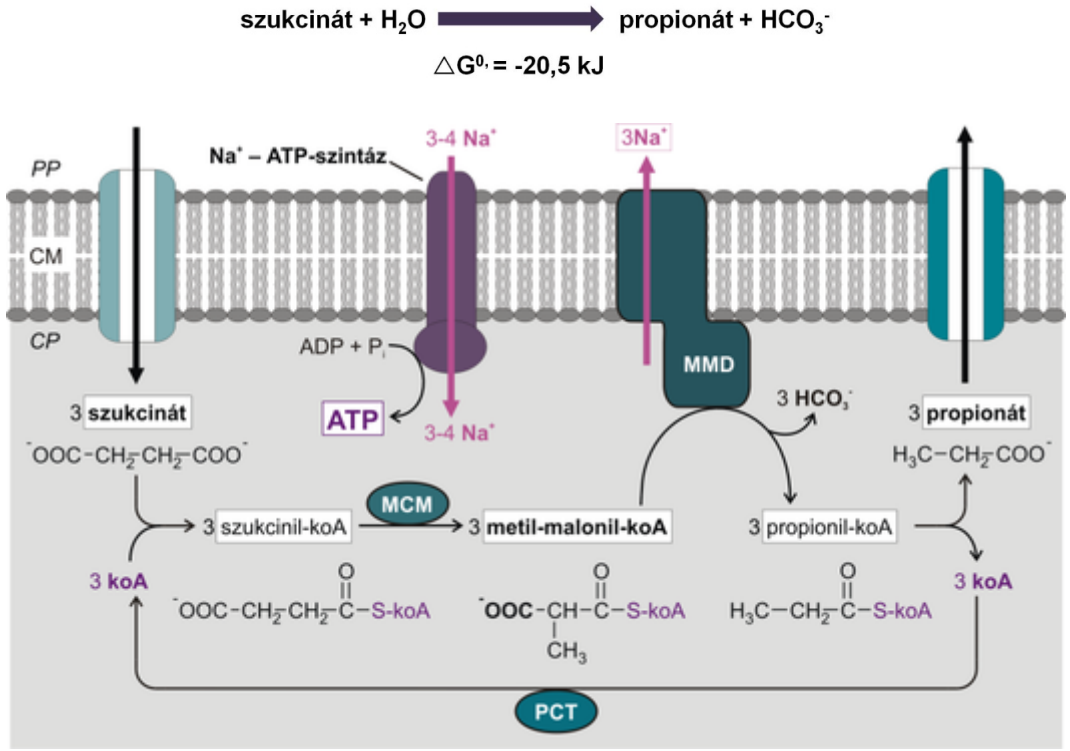
A *Propionigenium modestum* és az *Oxalobacter formiges* esetén a dikarbonsavak fermentációjához szükséges energiát membránhoz kapcsolt ion pumpa, proton vagy nátrium-gradiens biztosítja.

A *Propionigenium modestum* esetében a szukcinát előbb szukcinil–koenzimA-vá, majd - a metil malonil-koenzimA-mutáz (MCM) katalízisével - melil-malonil-koenzimA-vá alakul. Ebből aztán egy dekarboxiláz (MMD) hatására

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

lesz propionil-koA. Ez utóbbi, Na^+ kiszállítással egybekötött dekarboxiláció révén, a citoplazmamembránon keresztül Na^+ ionok kerülnek a periplazmatikus térbe, amelyeknek a citoplazmába való újbóli transzlokációja során egy Na^+-ATP-szintáz ATP-t képez. (**8.1/13. ábra**)

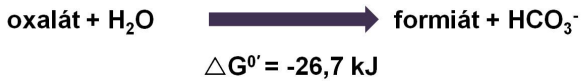
*A Propionigenium modestum*ot ez ideig üledékekből és szájüregből izolálták.



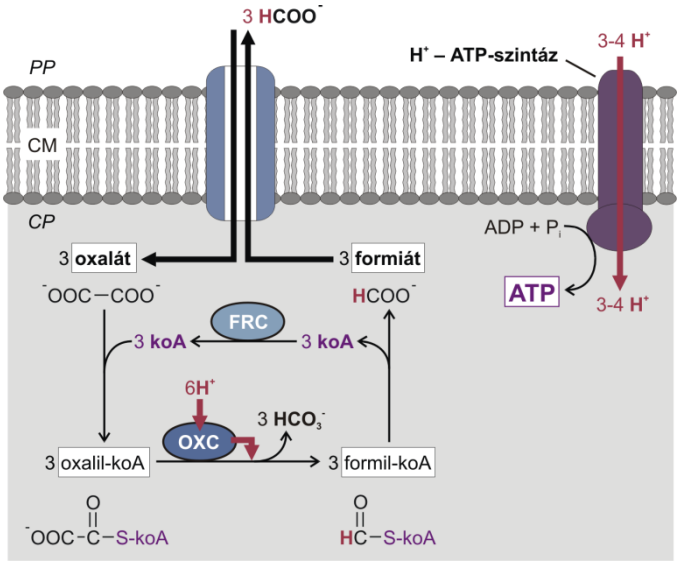
8.1/13. ábra. A *Propionigenium modestum* – szukcinát/propionátos – szubsztrátszintű foszforiláció nélküli foszforilációja (MCM, metilmalonil-mutáz; MMD, metilmalonil-dekarboxiláz)

Az *Oxalobacter formigenes* a normál bélbióta tagja. Ennél a baktérium fajnál az oxalát – oxalil- és formil-koenzimA köztilépésekkel - formiáttá történő fermentációja a formiát/oxalát antiport rendszeren alapul. (**8.1/14. ábra**)

A membrán két oldala között proton koncentráció gradiens alakul ki, ami ATP szintézisre ad lehetőséget. A H^+ mozgatóerőn alapuló ATP szintézis a H^+-ATP-szintáz rendszeren keresztül történik.



XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



8.1/14. ábra. Az *Oxalobacter formigenes* - formiát/oxalátos - szubsztrátszintű foszforiláció nélküli foszforilációja

8.1.1.5. Szintrófia

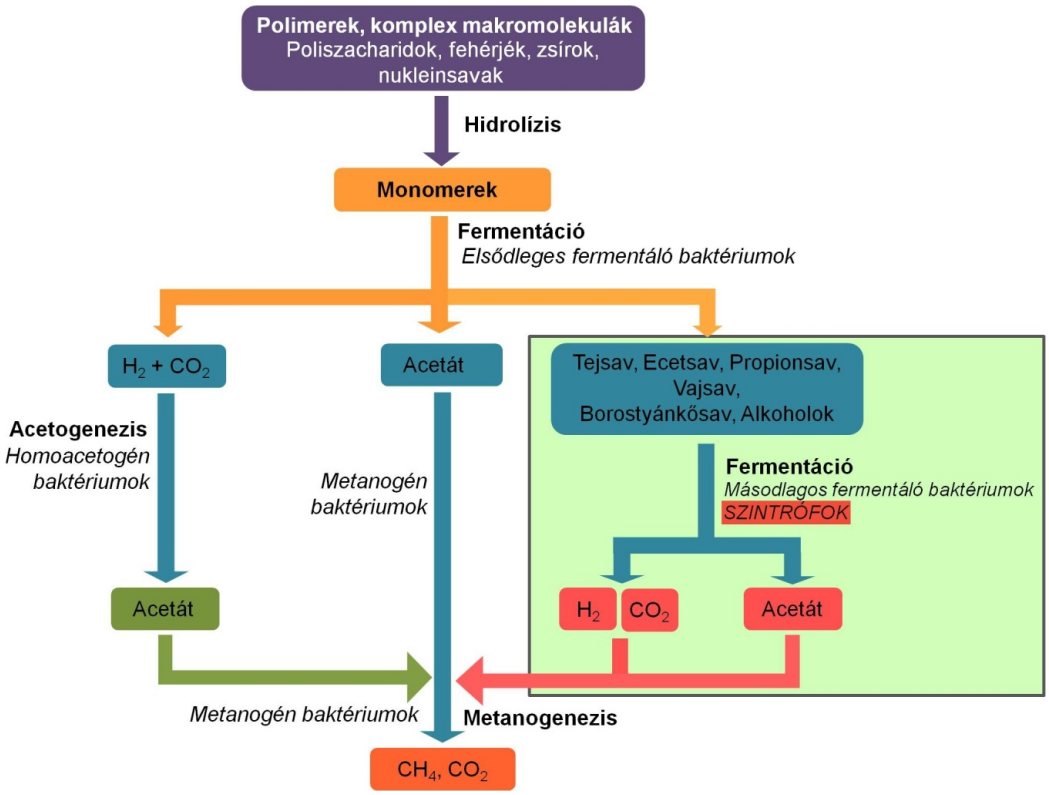
Szerves vegyületeink bontásához a prokarioták nagy anyagcsere diverzitással rendelkeznek. A közösségeket alkotó fajok azonban ennek a kollektív anyagcsere aktivitásnak csak egy részével, és néha igen szűk tartományával bírnak. Így az anyagok bontásának, átalakításának, a közösségi anyag és energiaáramlásnak a folyamata ezek egymásra épülésén és igen szerteágazó komplex kapcsolatrendszerén nyugszik.

A mikrobák a természetes környezetekben kevert tenyészetekben élnek, melyek a résztvevő fajok anyagcsere képességeinek egyszerű összeillesztésénél több, és olykor jóval összetettebb tulajdonságokkal jellemezhetők.

Ezen belül a szintrofikus kapcsolatok alatt olyan bontási folyamatokat értünk, amelyekben - a köztes anyagcsere termékek átalakítása - két vagy több mikroba faj együttműködésén alapul, és amelyet külön-külön, még a részreakciókat tekintve sem tudnak a partnerek végrehajtani. Ez a kölcsönös függőség abból következik, hogy a folyamatban részt vevő partnerek nem csak az adott szubsztrát bontásának anyagcseretermékeitől, hanem a részfolyamatok energetikai viszonyaitól is függenek.

De először is nézzük meg, hogy a szerves anyagok bontási folyamataiban hol is helyezkednek el ezek a szintróf szervezetek. (**8.1/15. ábra**)

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



8.1/15. ábra. A szerves anyagok anaerob bontásának folyamata

Anaerob környezetekben a bontás részben fermentációt, részben anaerob légzést folytató (pl. nitráttal, szulfáttal, vagy szén-dioxiddal, mint terminális elektronakceptorral légző) mikrobák részvételével folyik.

A szerves polimerek, vagy nagyobb molekulaméretű komplex szerves molekulák (mint poliszacharidok, zsírok, fehérjék, nukleinsavak) bontását az elsődleges fermentálók (pl. *Clostridium*ok) kezdik meg. Ezek a polimereket alkotóelemeikre bontják, majd az így kapott monomereket fermentálják. Az egyes prokariota szervezetek eltérő anyagcsere folyamataitól függően, mind a fermentációs utak, mind ezek végtermékei nagyon különbözők lehetnek. Találunk köztük pl. egyszerű szerves savakat, alkoholokat, de képződhet CO_2 és molekuláris hidrogén is. Ezek az elsődleges fermentációs termékek a későbbiekben aztán elektron donorként szolgálhatnak a másodlagos fermentáló vagy az anaerob légzést folytató (mint pl. a szulfátredukáló, vagy a metanogén) baktériumok számára. A szulfátredukálók ezeknek az elsődleges fermentációs termékeknek igen széles skáláját hasznosítják. A metanogének azonban sokkal szűkebb körben képesek erre. Ők ugyanis elektron donorként az ecetsavon kívül csak néhány C1-es vegyületet (pl. hangyasavat, metilalkoholt, stb) és hidrogént használnak. Az ecetsavból, széndioxidból és hidrogénből kiinduló metanogenezis mégis fontos szerepet játszik a szerves anyagok végső lebontásában. Ez pedig csak úgy lehetséges, ha az elsődleges fermentációs termékeket a metanogének számára is hasznosítható vegyületekké alakítják. És ezt a feladatot látják el a szintróf baktériumok (mint pl. a *Syntrophus*, a *Syntrophobacter*, *Syntrophomonas* nemzetségek tagjai), melyek az elsődleges fermentációs termékeket tovább fermentálva ecetsavat, szén-dioxidot és hidrogént hoznak létre.

A szintrófikus folyamatokban azonban a szintrófoknak és a metanogéneknek, illetve a szintrófok szubsztrát képzésének, és ezen anyagok metanogének általi továbbalakításának egyaránt meghatározó szerepe van. A metanogének folyamatos aktivitása eredményezi ugyanis a szintóf anyagcsere végtermékeinek a környezetben való alacsony koncentrációját és teszi lehetővé, hogy a másodlagos fermentálók anyagcsere folyamata energia felszabadulás mellett mehessen végbe.

De hogyan határozhatjuk meg ennek a mértékét?

A baktériumok energiát elektron átvitellel állítanak elő, miközben az egyik komponens oxidálódik, a másik redukálódik. Ezek egymáshoz viszonyított mértéket az oxidációs-redukciós (O/R) potenciál fejezi ki.

Standard oxidációs-redukciós potenciált, (E^0) 1 atm. nyomás, 1 mol anyag, és 25^{o}C esetén mérünk.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

$$E^0c = E^0_{red} + E^0_{ox}$$

De ha ezektől a standard értékektől bármelyik paraméter is eltér, akkor már aktuálpotenciálról (E) beszélünk, aminek a kiszámításához a Nernst egyenletet használjuk.

A Nernst egyenlet írja le, hogy a potenciál mennyiben változik annak hatására, ha a reakcióban résztvevő anyagoknak nincs mindegyike standard állapotban.

$$E=E^0 - (RT/nF)\ln Q$$

(Az egyenletben E^0 a reakció standard potenciálja, R az egyetemes gázállandó (8.314 J/mol), T a hőmérséklet Kelvin fokban, n a reakcióban átvitelre kerülő elektronok mol-ban számolt mennyisége, F a Faraday állandó (95,484 C/mol), Q a reakcióállandó.)

Az egyenletben szereplő **Q** reakcióállandó (vagy hányados), a keletkezett anyagok koncentrációjának, illetve parciális nyomásának szorzata, elosztva a kiindulási anyagok koncentrációjának illetve parciális nyomásának szorzatával.

Ha a kiindulási anyagokat A és B-vel, a keletkezőket pedig C és D-vel jelöljük, akkor

$$Q = [C]^c \times [D]^d / [A]^a \times [B]^b$$

vagyis a potenciál a koncentrációk arányának egyértelmű függvénye.

A fenti két egyenletet összevetve jól látható, hogy ha az egyik végterméket – a mi esetünkben például a hidrogént - folyamatosan eltávolítjuk, s így a nyomását illetve koncentrációját folyamatosan a standard állapot alatt tartjuk, akkor - feltéve hogy minden más standard állapotban van - a Q értéke kisebb lesz, mint egy ($Q<1$). Ebből adódóan Q negatív, a potenciál pedig pozitív irányba tolódik el, ami egy energetikailag kedvezőbb, exergonikus folyamatra utal.

A standard potenciál (aminek a mértékegysége V) és a Gibbs féle szabadenergia (mértékegysége kJ) közötti összefüggést a

$$\Delta G = -nFE$$
$$\Delta G^0 = -nFE^0$$

egyenletek írják le.

Példaként nézzük meg a szintróf reakciók talán leggyakoribb formáját, a fajok közti hidrogén átvitelt.

Anaerob körülmények között a szénhidrátok bontása során redukálódott NAD^+ a fermentációs termékek, (pl etilalkohol, butirát, propionát stb.) képződésekor oxidálódik. Egyes baktériumok azonban a NAD^+ regenerálását hidrogéntermeléssel biztosítják, ami energetikailag kedvezőbb, de csak rendkívül alacsony (általában 10^{-6} atm. alatti) parciális hidrogénnyomás, így pl. a metanogén (vagy más hidrogénhasznosító) baktériumok gyors hidrogén felhasználása mellett lehetséges.

Az etanolból való ecetsav és hidrogénképzés önmagában energetikailag kedvezőtlen ($\Delta G^{01} = +19{,}4$ kJ/reakció). Ugyanakkor a molekuláris hidrogénnel, mint elektron donorral történő metanogenezissel összekapcsolva, tehát szintrofikus formában a folyamat exergonikus, s így a folyamatossága biztosított és mindkét baktérium számára előnyös.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Etanol fermentációja

$2\ CH_3CH_2OH + 2\ H_2O \rightarrow 4\ H_2 + 2\ CH_3COO^- + 2\ H^+$

$\triangle G^{0'} = +19{,}4$ kJ/reakció

Metántermelés

$4\ H_2 + CO_2 \rightarrow CH_4 + 2\ H_2O$

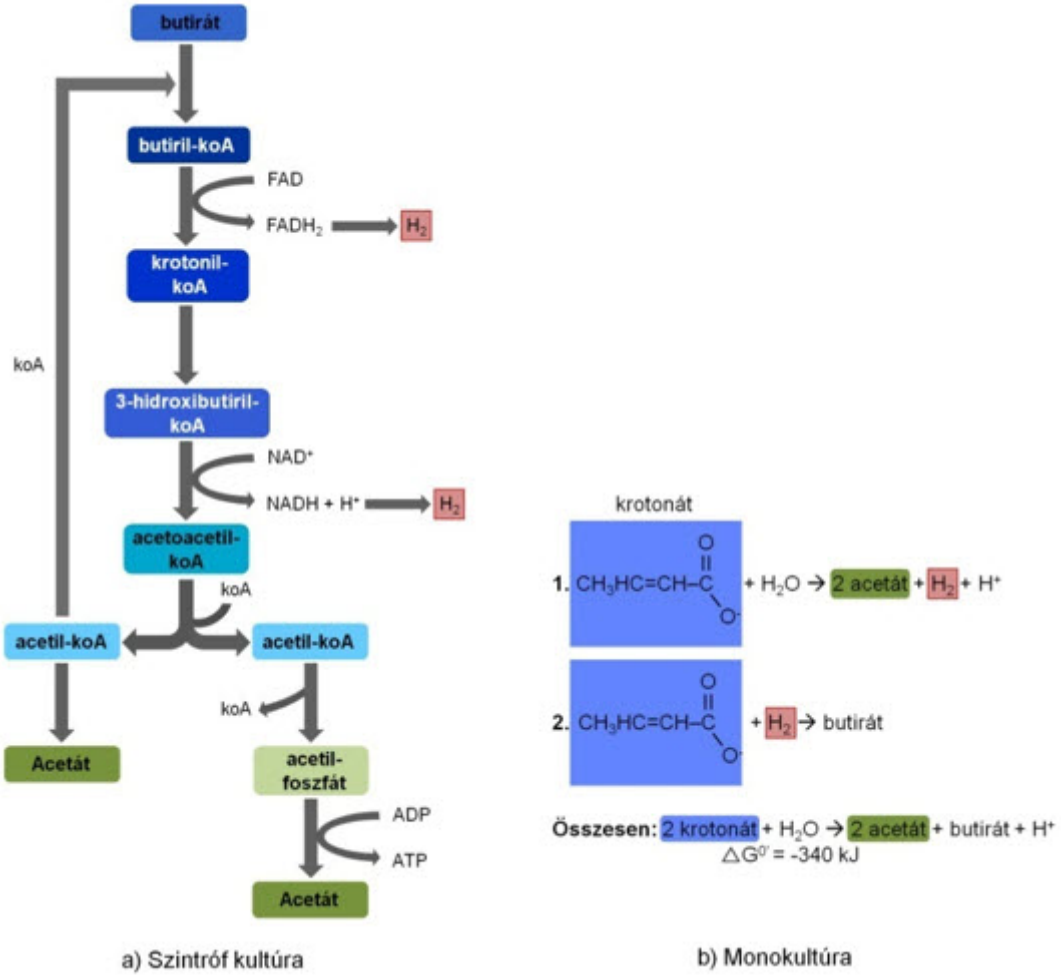
$\triangle G^{0'} = -130{,}7$ kJ/reakció

Összekapcsolt reakció

$2\ CH_3CH_2OH + CO_2 \rightarrow CH_4 + 2\ CH_3COO^- + 2\ H^+$

$\triangle G^{0'} = -111{,}3$ kJ/reakció

Hasonlóképpen, a butirát oxidációjának reakciónkénti $\Delta\ G^{0'} = +48{,}2$ kJ szabadenergia változás értéke mellett a *Syntrophomonas wolfei* monokultúrában nem növekszik ezen az anyagon, de ugyanez a butirát a metanogénekkel szintofikus kapcsolatban kiváló energiaforrás számára. (**8.1/16. ábra**)



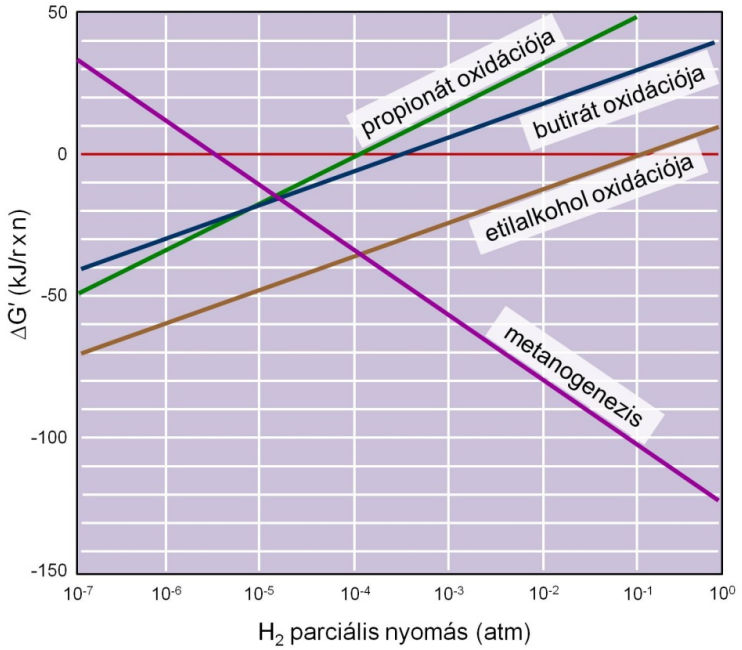
8.1/16. ábra. Az butirát bontás szintrofikus és nem szintrofikus útjának összehasonlítása

A másodlagos fermentálók és a metanogének anaerob viszonyok között lejátszódó szervesanyag bontó reakcióit és a hozzájuk tartozó szabadenergia változásokat ($G0^{0'}$) a **8.1/1. táblázat** foglalja össze, míg ugyanezen folyamatoknál $\Delta\ G0^{0'}$ (kJ/rxn) értékét a parciális H_2 nyomás függvényében a **8.1/17. ábra** mutatja.

8.1/1. táblázat. Másodlagos fermentáló és metanogén baktériumok szintróf szerves anyag (etilalkohol, butirát, propionát) bontásának reakciói

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Szerves anyagok (etilalkohol, butirát és propionát) anaerob bontása			Szabadenergia változás (kJ/reakció)	
Szubsztrát	**Mikroorganizmus**	**Reakciók**	**$\Delta G^{0'}$/ kJ/rxn**	**$\Delta G^{0'}$/ kJ/molCH_4**
Etilalkohol	*Pelobacter venetianus*	2 etilalkohol + 2 H_2O → 2 acetát + 2 H^+ + 4 H_2	+19,3	
	metanogén	4 H_2 + HCO_3^- + H^+ → CH_4 + 3 H_2O	-135,6	
		2 etilalkohol + HCO_3^- → 2 acetát + H^+ + 4 H_2O + CH_4	-116,3	--116,3
Butirát	*Syntrophomonas wolfei*	2 butirát + 4 H_2O → 4 acetát + H^+ + 4 H_2	+96,2	
	metanogén	4 H_2 + HCO_3^- + H^+ → CH_4 + 3 H_2O	-135,6	
		2 butirát + HCO_3^- + H_2O → 4 acetát + H^+ + CH_4	-39,4	--39,4
Propionát	*Syntrophobacter wolinii*	4 propionát + 12 H_2O → 4 acetát + 4 HCO_3^- + 4 H^+ + 12 H_2	-304,6	
	metanogén	12 H_2 + 3 HCO_3^- + 3 H^+ → 3 CH_4 + 9 H_2O	-406,6	
		4 propionát + 3 H_2O → 4 acetát + HCO_3^- + H^+ + 3 CH_4	-102,0	-34



8.1/17. ábra. A szabadenergia változás (ΔG′) értéke a H_2 parciális nyomásának függvényében – az etilalkohol, butirát és propionát metanogenezissel összekötött oxidációja során

(10 mM etilalkohol, butirát, propionát és acetát koncentráció esetén)

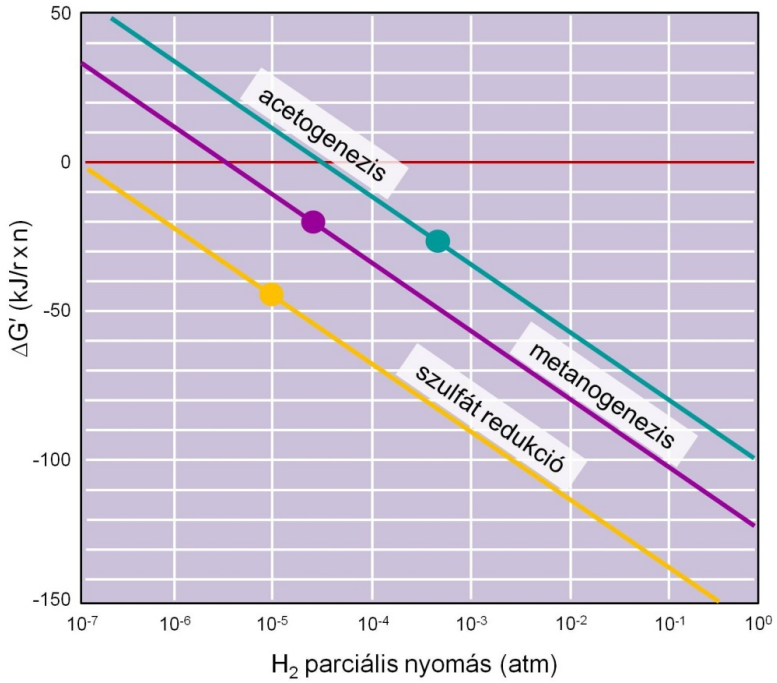
A szintrofikus folyamatokba más hidrogénhasznosító szervezetek is beléphetnek. A metanogének kompetítorai lehetnek például egyes szulfátredukálók (pl. *Desulfobacter*, *Desulfobacterium* genus képviselői) és a homoacetogén baktériumok (pl. az *Acetobacterium*, *Acetogenium* nemzetség tagjai) – melyek katabolikus anyagcseréje hidrogénből és szén-dioxidból kiinduló acetát szintézisen alapul. (**8.1/2. táblázat**).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A kinetikai állandók alapján, a szintrofikus hidrogénhasznosítás versenyében a szulfátredukáló > metanogén > homoacetogén baktérium sorrend állítható fel. A hidrogén parciális nyomását a szulfátredukálók tartják a legalacsonyabb értéken, amit a metanogén, majd végül a homoacetogén baktériumok követnek, melyek katabolikus anyagcseréje hidrogénből és szén-dioxidból kiinduló acetát szintézisen alapul. (**8.1/18. ábra**). Azt azonban, hogy a különböző környezetekben melyik csoport válik dominánssá, több tényező (pl. pH, szulfát és acetát koncentráció) is befolyásolhatja. A nagy szulfáttartalmú tengeri üledékekben például a szulfátredukció dominál, míg a kis szulfáttartalommal jellemezhető édesvízi környezetekben a metanogenezis a meghatározó.

8.1/2. táblázat. A szintrofikus folyamatokban résztvevő acetogén, metanogén és szulfátredukáló szervezetek hidrogénhasznosító reakciói és azok szabadenergia változásának mértéke (kJ/mol H_2)

Mikroorganizmusok típusa	Reakciók	$\Delta G^{0'}$/ (kJ/mol H_2)|
Acetogén	$4\ H_2 + 2\ HCO_3^- + H^+ \rightarrow CH_3COO^- + 4\ H_2O$	-26,1
Metanagén	$4\ H_2 + HCO_3^- + H^+ \rightarrow CH_4 + 3\ H_2O$	-33.3
Szulfátredukáló	$4\ H_2 + SO_4^{2-} + H^+ \rightarrow HS^- + 4\ H_2O$	-38,0

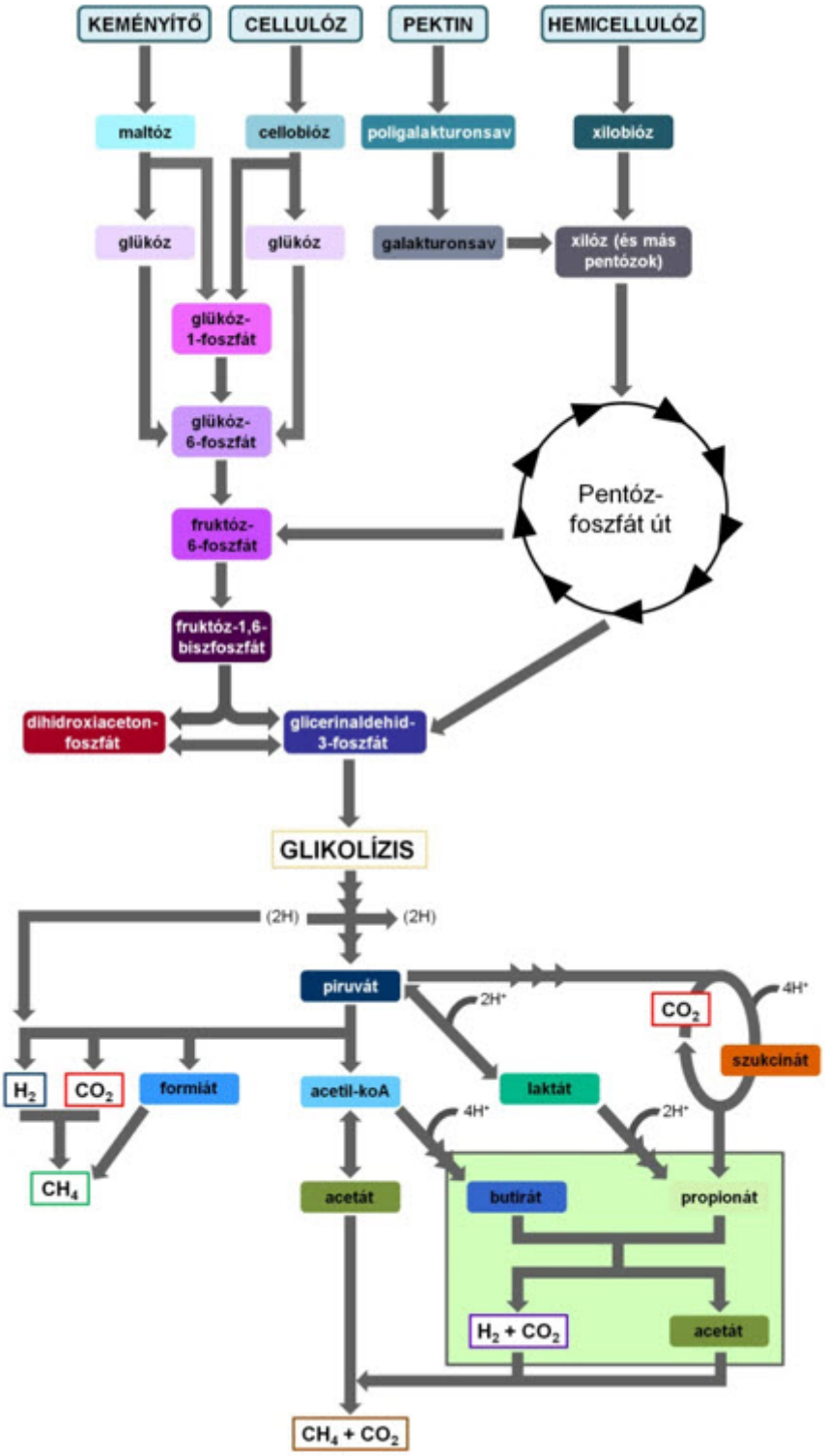


8.1/18. ábra. A szabadenergia változás (ΔG′) mértéke a H_2 parciális nyomásának függvényében szulfátredukció, metanogenezis és acetogenezis esetén

A termeszek emésztőrendszerében - a metanogének mellett - homoacetogén baktériumok találhatók nagy számban.

A kérődzők bendőjében azonban a metanogenezis az uralkodó. A bendő komplex mikroba közösségének tápanyagbontását vizsgálva láthatjuk, hogy növényi anyagokkal bekerülő cellulózt pl. elsősorban a nagy celluláz aktivitást mutató *Fibrobacter succinogenes* és *Ruminococcus albus*, a keményítőt főként a *Succinomonas amylotica* és a *Ruminobacter amylophilus*, a pektint meg a *Lachnospira multiparus* bontja építő egységeire, amelyeket aztán tovább fermentálnak. A másodlagos fermentálók, a szintófok pedig ezekből a metabolikus termékekből képeznek CO_2-t, H_2-t és acetátot, amit a metanogén baktériumok (pl. *Methanobacterium omelianskii*) igen gyorsan metánná alakítanak. (**8.1/19. ábra**)

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



8.1/19. ábra. A poliszacharidok bontásának folyamata a bendőben

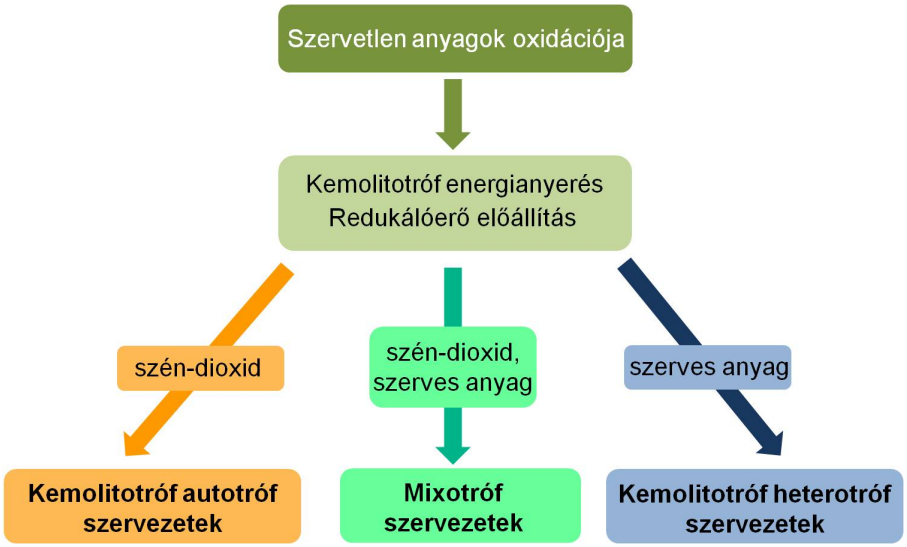
A prokarióták közti szintrofizmus széles körben elterjedt anyagcsere folyamat. A fentieken túlmenően találkozhatunk még szintróf szervesanyag bontáson alapuló metanogenezissel pl. talajokban, mocsarakban vagy édesvízi tavak üledékében. De a szennyvíziszap anaerob rothasztási folyamataiban és a biogáztermelésben is meghatározó szerepük van a szintróf, a szulfátredukáló és a metanogén baktériumoknak, ahol ez utóbiak egymáshoz viszonyított aránya, illetve az acetátért folytatott versenye a bontási folyamatok irányának meghatározó tényezője.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

8.2. Kemolitotróf anyagcsere (Borsodi Andrea)

A baktériumok kemolitotróf anyagcsere képességére utaló első feljegyzés Szergej Vinogradszkijtól származik 1887-ből. Az orosz származású mikrobiológus svájci kénes források vizében elsőként figyelte meg fehér színű és jellegzetes fonalas szerveződésű baktériumok tömeges előfordulását ott, ahol a forrásvíz nagy mennyiségben tartalmazott kénhidrogént. Észrevette, hogy a forrástól távolodva a víz kénhidrogén tartalmának csökkenésével párhuzamosan a fonalas baktériumok előfordulása egyre ritkább volt. Ebből arra következtetett, hogy a baktériumok mennyisége összefüggésbe hozható a víz kénhidrogén tartalmával. Fénymikroszkópos megfigyelései alkalmával részletes rajzokat is készített ezekről a kénszemcséket felhalmozó, nagyméretű fonalas baktériumokról. Laboratóriumi kísérletekkel kimutatta, hogy a baktériumfonalakból éhezés hatására eltűnt a sejtjeikben felhalmozott kén szemcse, de kénhidrogén hozzáadására újra képződött. Vizsgálatai során megállapította, hogy a kén szemcsék eltűnésekor a tápközegben szulfát jelent meg. Vinogradszkij szerint mindez arra utalt, hogy a források vizében élő fonalas baktériumok a kénhidrogénnek kénné, majd szulfáttá oxidálásával, vagyis kizárólag redukált szervetlen vegyületek átalakításával, kemolitotróf módon képesek energiát előállítani.

A kemolitotrófia fogalma a kezdetektől fogva összekapcsolódott az autotróf szén-dioxid fixáció fogalmával. A Wilhelm Pfeffer által 1897-ben megalkotott „kemoszintézis" kifejezés hosszú ideig annak a kizárólagosnak vélt bakteriális anyagcsere típusnak a leírására szolgált, melyben szervetlen vegyületek oxidációja biztosítja a szén-dioxid asszimiláció energiaszükségletét. Ma már tudjuk, hogy a kemolitotróf anyagcsere nagy változatosságban nyilvánulhat meg (**8.2/1. ábra**), és nem kötődik szorosan az autotróf szén-dioxid fixációhoz.



8.2/1. ábra. A kemolitotróf energiaszerzés módjai

Az obligát kemolitotróf anyagcseréjű szervezetek mellett léteznek fakultatív kemolitotróf mikroorganizmusok (szerves anyagok hasznosítására is képes heterotrófok), továbbá mixotrófok (melyek energia vagy szén szükségletüket szervetlen és szerves forrásokból is képesek biztosítani) és kemolito-heterotrófok (melyek energiaforrásként szervetlen, míg szénforrásként szerves vegyületeket hasznosítanak). A kemolitotrófia napjainkban tehát annak a mikrobiális energiaszerző folyamatnak a megjelölésére szolgál, melynek során a sejt bioszintéziséhez és fenntartásához szükséges energia redukált szervetlen anyagok oxidációjából származik. A kemolitotrófia ily módon tehát nem néhány különleges öko-fiziológiailag specializálódott baktériumra korlátozódó anyagcsere típus, hanem sokkal inkább számos heterotróf szervezet azon képessége, melynek révén előnyt szerezhet a kevésbé változatos anyagcserére képes szervezetekkel folytatott kompetíció során a korlátozott tápanyag-ellátottsággal jellemezhető természetes környezetekben.

A kemolitotróf anyagcsere típus már az élő rendszerek evolúciójának korai szakaszában megjelenhetett. Az élővilág filogenetikai rokonságát szemléltető 16S illetve 18S rRNS gén bázissorrendjének elemzésén alapuló törzsfa legmélyebb leágazásaiban mindkét prokarióta doménben termofil, illetve hipertermofil, kemolitotróf anyagcserét folytató mikroorganizmusok találhatók, ami ennek az anyagcsere típusnak az ősiségére utal. Feltételezhető ugyanakkor, hogy az evolúció során a kemolitotrófia előbb jelent meg, mint az autotrófia, vagyis az első kemolitotróf

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

energiaszerző mechanizmussal rendelkező szervezetek heterotrófok voltak, és abiotikus úton szintetizálódott szerves szénvegyületeket hasznosítottak.

Az elsőként megjelent autotróf CO_2-fixációs folyamatok a ma élő szulfát- és kén-redukáló szervezetekben, illetve az ősbaktériumokban megfigyelhető autotróf mechanizmusokhoz hasonlíthattak. A napjainkban széles körben elterjedt Calvin-ciklus (reduktív pentóz-foszfát ciklus) az evolúció során feltehetően később, a szénhidrát-bontó anyagcsere folyamatokból fejlődhetett ki. Ennek bizonyítéka, hogy a Calvin-ciklus sem az ősbaktériumokban, sem pedig a hipertermofil hidrogén- vagy kén-oxidáló baktériumokban nem működőképes. Említésre érdemes ugyanakkor, hogy a ribulóz-biszfoszfát-karboxiláz enzim génje megtalálható például a *Pyrococcus* nemzetségben és más ősbaktériumokban, de eredete, hogy esetleg későbbi laterális géntranszferrel került-e ezekbe a szervezetbe, még nem tisztázott. Ha azonban ezek a gének nem laterális gén transzfer eredményei, akkor a Calvin-ciklus sokkal ősibb, mint azt korábban gondolták, és feltehetően azokban a kemolito-heterotróf mikroorganizmusokban alakulhatott ki, melyekben az egyszerű cukrok hasznosításának képessége kifejlődött. A szén-monoxid-dehidrogenáz (acetil-koenzimA) útvonalnak az evolúció során történt későbbi kialakulásával kapcsolatos érvek között szerepel, hogy ebben az esetben a két szénatomos egységek mellett a bioszintetikus folyamatokhoz további kiegészítő CO_2-fixációra is szükség van. Így tehát valószínűsíthető, hogy az elsőként létrejött autotróf CO_2-fixációs folyamat a reduktív citrát-ciklus előfutára lehetett, ami napjainkban például a zöld-kénbaktériumokban, a hipertermofil hidrogénoxidáló baktériumokban és bizonyos ősbaktériumokban található meg.

A *Chromatium*, az *Archeoglobus* és a *Desulfovibrio* nemzetségekből származó disszimilatórikus szulfit-reduktáz és adenozin-foszfoszulfát-reduktáz (APS) gének filogenetikai elemzése azt mutatta, hogy ezekben a reduktáz génekben olyan nagymértékű a DNS bázissorrendjének egyezése, ami azok közös ősi eredetére utal. Mindezek alapján feltételezhető, hogy az ősi reduktáz gének már a három domén (Bacteria, Archaea és Eukarya) szétválása előtt jelen voltak az egykori ősi szervezetekben, melyek szervetlen kénvegyületek disszimilatórikus redukcióján alapuló anaerob kemolitotróf energiaszerző mechanizmust folytattak.

A modern aerob vagy fakultatív anaerob kemolitotróf szervezetek megjelenése az evolúció egy jóval későbbi szakaszára, az oxigént termelő fotoszintetizáló szervezetek elterjedését követő időszakra tehető. Az ammónia és feltehetően a nitrit oxidáció is a sokkal ősibb metán-oxidációból fejlődhetett ki. Ezt támasztja alá az ammóniaoxidáló szervezetek metánoxidálásra való képessége és az is, hogy az ammónia- és a metán-monooxigenáz gének nagyfokú DNS bázissorrend egyezést mutatnak. Érdekes megjegyezni ugyanakkor, hogy egyes ma élő termofil és hipertermofil szervezetek (például a *Hydrogenobacter acidophilus*, optimum hőmérséklet 65°C, optimum pH 3–4; vagy a *Pyrobaculum aerophilum,* optimum hőmérséklet 100°C) képesek a hidrogént oxigén és nitrát segítségével is eloxidálni. A szokatlan kemolitotróf anyagcsere kombinációk kivitelezésére képes mikroorganizmusok között szerepelnek még a *Sulfolobus* és az *Acidianus* nemzetségek (hőmérsékleti optimumuk elérheti a 100°C-ot), melyek egyaránt képesek a kén aerob oxidációjára és a hidrogén anaerob oxidációjára kén redukálása révén.

A modern kemolitotróf anyagcserét folytató szervezetek sikeressége kétféle fiziológiai tulajdonságon alapul. A kemolitotrófok egy része specialista, a kén-oxidálókhoz hasonlóan obligát kemolitotróf anyagcserét folytat, és olyan a legtöbb heterotróf számára nem értékesíthető szervetlen anyagot hasznosít, ami kizárja közöttük a szubsztrát kompetíciót. Mások fakultatív kemolitotróf anyagcserére képesek, vagyis szerves anyagokban gazdag környezetben képesek átállni kemoorganotróf heterotróf anyagcserére a kemolitotróf autotróf anyagcsere helyett. A mixotróf és a kemolito-heterotróf anyagcserére való képesség előnye természetes környezetekben abban nyilvánul meg, hogy az ilyen anyagcserére képes szervezetek az egymástól eltérő szén- és energiaforrásokért egyszerre képesek versenyezni. Az olyan meglehetősen szélsőséges környezetekben, mint amilyenek a savas, forró vagy fémekben gazdag élőhelyek, melyekhez leginkább a hévforrásokban élő termofil kén-oxidáló, vagy a savanyú bányavíz elfolyókban előforduló acidofil vasoxidáló kemolitotrófok alkalmazkodtak, a mixotróf anyagcsere képesség szelektív előnyt biztosíthat, ezért itt az obligát heterotróf anyagcserét folytató szervezetek előfordulása nem is jellemző.

Egy kemolitotróf szervezet anyagcseréje során elvileg bármilyen redukált szervetlen vegyület exergonikus oxidációs reakciója végbemehet, feltéve, hogy a sejtmembránhoz kötött elektrontranszport során végbemegy proton transzlokáció, és így a reakció elegendő energiát biztosít az ATP szintézis számára, továbbá, hogy az élővilág evolúciója során kialakultak a kérdéses anyag átalakítására alkalmas enzimrendszerekkel rendelkező mikroorganizmusok. Az utóbbi feltétel azonban nem mindig teljesül, ugyanis néhány a mikroorganizmusoknál elvileg lehetséges kemolitotróf energiaszerző mechanizmusra még nem bukkantak rá a kutatók. Ennek például az lehet az oka, hogy a különféle természetes környezetekben a reakciókban résztvevő vegyületek nagyon kis

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

koncentrációban vannak jelen vagy nem hozzáférhetők a baktériumok számára, és nincs olyan szelektív nyomás vagy előny, ami valamely szervezet túlélését ilyen oxidációs lépésekkel biztosítaná.

A bizonyítottan létező kemolitotróf energiaszerző folyamatok a hidrogén, az ammónia, a nitrit, a kén és redukált formái, a vas(II)-, esetleg a réz(I)-ionok oxidációján alapulnak. A kemolitotrófok számára elektrondonorként szolgáló vegyületek geológiai és biológiai forrásokból, illetve emberi tevékenységből is származhatnak. A kénvegyületek legjelentősebb forrását a vulkáni működések képezik, de a biológiai szulfátredukció következtében keletkező kénhidrogén sem elhanyagolható. Szervetlen elektrondonorok kerülhetnek a környezetbe a mezőgazdasági termeléssel és a bányaműveléssel csakúgy, mint a fosszilis tüzelőanyagok elégetésével vagy az ipari eredetű szennyvizekkel.

A szakirodalomban is említett kemolitotróf reakciók között elsősorban a különböző oxidációs állapotokban előforduló fémek (például az antimon, a szelén és az urán) bakteriális oxidációja valószínűsíthető.

$$Sb_2O_3 + O_2 \rightarrow Sb_2O_5$$
$$Se^0 + O_2 + H_2O \rightarrow H_2SeO_3$$
$$H_2Se + ½O_2 \rightarrow Se^0 + H_2O$$
$$HSe^- + ½O_2 + H^+ \rightarrow Se^0 + H_2O$$
$$UO_2 + ½O_2 \rightarrow UO_3$$
$$UO_2 + ½O_2 + H_2SO_4 \rightarrow UO_2SO_4 + H_2O$$

További energiaszerzéssel járó bakteriális oxidáció alapulhat még a tellúr, a molibdén, a vanádium és például a foszfin számos köztiterméken keresztül ortofoszfáttá történő átalakításán.

$$PH_3 + 2O_2 \rightarrow H_3PO_4$$

Az elméletileg energiaszerzésre fordítható mikrobiális kemolitotróf anyagcsere folyamatok egy része feltehetően sem a földtörténeti múltban, sem pedig a jelenben nem alakult ki, mivel a reakcióhoz szükséges szubsztrátumok sohasem fordultak elő olyan mennyiségben a Földön, hogy kifejlődhessen a mikroba túlélését az adott kemolitotróf reakció révén biztosító enzimrendszer.

A szervetlen vegyületek oxidációjából származó kemolitotróf energianyerés hatékonyságára irányuló becslések termodinamikai számításokból és a mikroorganizmusok növekedésének és szén-dioxid asszimilációjának a méréséből származnak. A redoxpotenciál értékek figyelembevételével kiszámítható, hogy számos különböző szervetlen vegyület oxidációja elegendő energiát biztosíthat az ATP szintéziséhez, ha oxigén a végső elektron akceptor. A H^+/H_2 redox-pár és az $½O_2/H_2O$ redox-pár közti redoxpotenciál különbség például -1,23 V, ami -237,2 kJ/mol szabadenergia nyereséggel egyenértékű. Ha azonban a H^+/H_2 redox-pár és a NO_3^-/NO_2^- redox-pár közti -0,84 V redoxpotenciál különbséget nézzük, akkor a szabadenergia nyereség is kisebb -163 kJ/mol, ami azonban még mindig elegendő ATP szintézisre (az ATP nagyenergiájú foszfát kötéseinek energiája megközelítőleg -31,8 kJ/mol). Hasonló számításokkal igazolható, hogy például a kénhidrogénnek szén-dioxiddal, mint végső elektronakceptorral történő oxidációja nem biztosít elegendő energiát ATP szintézishez.

A nitrifikáló (ammónia- és nitritoxidáló), a kén-, a hidrogén- és a vasoxidáló baktériumok esetében ismert az oxidatív foszforilációval keletkező becsült ATP mennyiség, a P/O arány általában 1,0 körüli. Kivételt képeznek ez alól a hidrogénoxidálók, melyekben energia előállítás során általában a teljes elektrontranszportlánc működik, ezért ott a P/O arány 3,0. (A P/O, vagyis foszfát/oxigén arány annak az ATP mennyiségnek a kifejezésére szolgál, ami 2 elektronnak az elektrontranszportláncon keresztül az elektrondonortól az oxigénig történő vándorlása közben keletkezik.) Az aerob hidrogénoxidáció kivételével, ahol a H^+/H_2 pár redoxpotenciálja negatívabb, mint a $NAD^+/NADH + H^+$ pár redoxpotenciálja, a redukált szervetlen vegyületek oxidációja általában a citokróm rendszerhez kapcsolódik, és ezért a $NADH + H^+$előállítása energiaigényes, reverz elektrontranszport révén történik. A kemolitotróf szervezetek gyors növekedését gátolja, hogy energetikai anyagcseréjük nagymértékben függ a $NADH + H^+$előállításának módjától, vagyis a nem hidrogénoxidálók esetében a szervetlen vegyületek oxidációjából kevés energia fordítható közvetlenül a bioszintézisre. A legtöbb ismert aerob kemolitotróf baktérium a Calvin-ciklust használja szén-dioxid fixációs mechanizmusként. A nem hidrogénoxidálók teljes energia készletüknek akár több mint 80%-át a szén-dioxidnak szénhidráttá történő redukálására fordíthatják.

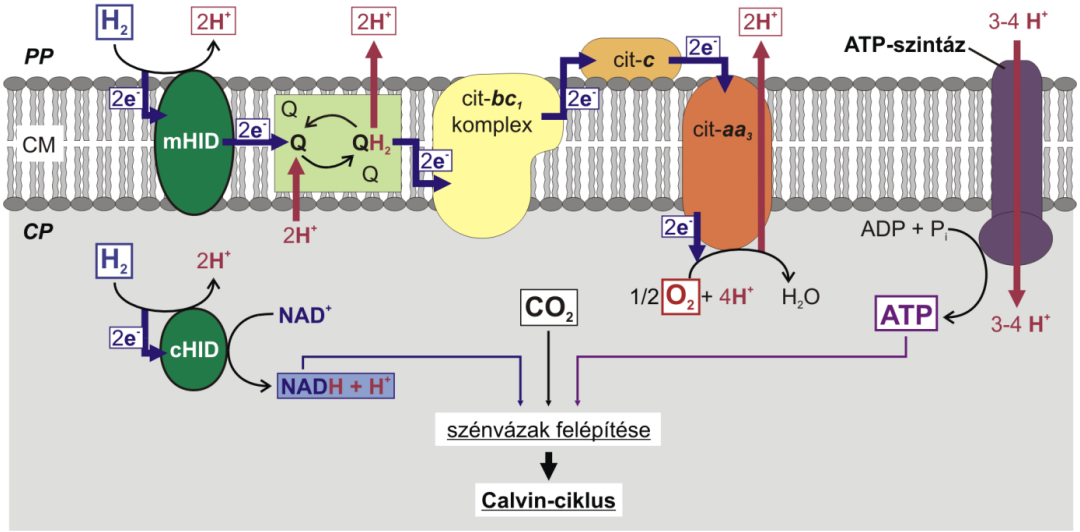
XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

8.2.1. Aerob hidrogénoxidáció

A főként anaerob baktériumok anyagcsere végtermékeként keletkező hidrogén számos kemolitotróf szervezet számára szolgál elektrondonorként. A hidrogénoxidáló mikroorganizmusok szintén lehetnek anaerobok, melyek anyagcseréjükhöz különféle elektronakceptorokat (pl. nitrátot, szulfátot, ferri-iont, szén-dioxidot) hasznosítanak. Az aerob hidrogénoxidáló más néven „durranógáz” baktériumok a hidrogént oxigén segítségével víz képződése közben oxidálják.

$$H_2 + ½O_2 \rightarrow H_2O$$
$$\Delta G^{0\prime} = -237 \text{ kJ mol}^{-1}$$

A hidrogénoxidáló baktériumok legalább egy, de akár több hidrogenáz enzimmel is rendelkezhetnek, melyeket egyrészt ATP szintézishez, másrészt az autotróf növekedéshez szükséges redukáló erő előállításához használnak. Az aerob anyagcserét folytató *Ralstonia eutropha* baktériumnak például kettő, egy membránkötött és egy citoplazmatikus hidrogenáza van (**8.2/2. ábra**). Közülük a citoplazmamembránban lokalizált hidrogenáz enzim az elektrontranszportlánchoz kapcsolódva az energia előállító folyamatban vesz részt, míg a citoplazmában elhelyezkedő hidrogenáz a Calvin-ciklus számára szükséges NADH + H^+-t szolgáltatja. A csak egyféle membránkötött hidrogenáz enzimmel rendelkező baktériumok a redukáló erőt a kinonoktól a NAD^+ felé irányuló reverz elektrontranszport segítségével állítják elő. Autotróf növekedésük során az aerob hidrogénoxidáló baktériumok a szén-dioxidot Calvin-ciklus segítségével fixálják.



8.2/2. ábra. Az aerob hidrogénoxidáló baktériumok elektrontranszportlánca

(PP, periplazmatikus tér; CM, citoplazmamembrán; CP, citoplazma; mHID, membránkötött hidrogenáz; cHID, citoplazmatikus hidrogenáz)

A legtöbb hidrogénoxidáló baktérium kemoorganotróf növekedésre is képes, így tehát fakultatív kemolitotrófnak tekinthetők. Természetes környezetekben a mikrobiológiai folyamatok (pl. a fermentáció) során termelt hidrogén legnagyobb része anoxikus körülmények között keletkezik, és ott is hasznosul, ezért az oxikus környezetekben legfeljebb átmenetileg vagy kis koncentrációban fordul elő. Az aerob hidrogénoxidáló szervezetek ezért szigorúan szabályozott anyagcserét folytatnak. Ha környezetükben könnyen hasznosítható szerves vegyület (pl. glükóz) található, akkor a kemolitotróf anyagcserét lehetővé tevő hidrogenáz enzim és a Calvin-ciklus enzimeinek szintézise represszálódik. Kemolitotróf anyagcserét általában az oxikus-anoxikus határrétegekben folytatnak, olyan mikrokörnyezetekben, ahol a fermentálók anyagcsere tevékenységéből származó hidrogén és a légköri oxigén egyaránt jelen van.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

8.2.2. Kénvegyületek és az elemi kén oxidációja

A bakterioklorofillt és egyéb fotoszintetikus pigmentet nem tartalmazó, ún. színtelen kénbaktériumok számos redukált kénvegyületet (pl. a kénhidrogént [H_2S], a tioszulfátot [$S_2O_3^{2-}$]) és az elemi ként [S^0] is képesek elektrondonorként hasznosítani. Az oxidációs folyamatok eredményeképpen leggyakrabban szulfát, ritkábban elemi kén keletkezik.

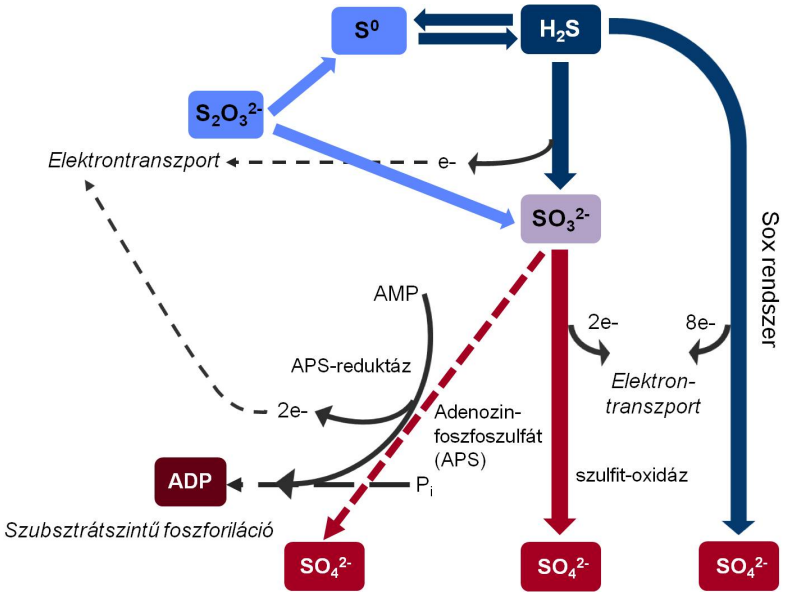
$$H_2S + 2O_2 \rightarrow SO_4^{2-} + 2\ H^+$$
$$\Delta G^{0\prime} = -798{,}2\ \text{kJ/reakció}\ (-99{,}75\ \text{kJ/e}^-)$$

$$H_2S + ½O_2 + H^+ \rightarrow S^0 + H_2O$$
$$\Delta G^{0\prime} = -209{,}4\ \text{kJ/reakció}\ (-104{,}7\ \text{kJ/e}^-)$$

$$S^0 + H_2O + 1½O_2 \rightarrow SO_4^{2-} + 2\ H^+$$
$$\Delta G^{0\prime} = -587{,}1\ \text{kJ/reakció}\ (-97{,}85\ \text{kJ/e}^-)$$

$$S_2O_3^{2-} + H_2O + 2O_2 \rightarrow 2SO_4^{2-} + 2\ H^+$$
$$\Delta G^{0\prime} = -818{,}3\ \text{kJ/reakció}\ (-102\ \text{kJ/e}^-)$$

A szulfid oxidációja rendszerint szakaszosan történik (**8.2/3. ábra**). A folyamat során köztitermékként keletkezhet elemi kén, amit egyes szulfidoxidáló baktériumok (pl. a *Beggiatoa* fajok) sejtjeikben energiaraktárként felhalmozhatnak. A külső forrásból származó elemi kén hasznosítására képes baktériumok általában a kénszemcsék felületéhez rögzülnek. Erre azért van szükség, mert az elemi kén rossz oldhatósága miatt a baktériumsejtek a ként membránkötött vagy periplazmatikus enzimeik segítségével oldják, majd először redukálják. A sejtfelszíni reakció során keletkező tiolcsoport (HS^-) ezt követően bekerül a baktériumsejtbe, ahol szulfáttá oxidálódik. Az elektrondonorként kénhidrogént hasznosító baktériumok anyagcseréjük egyik végtermékeként környezetükben protont halmoznak fel, ami annak savasodását (pl. laboratóriumi körülmények között a tenyésztéshez alkalmazott tápközeg pH-jának csökkenését) eredményezi. A legtöbb színtelen kénbaktérium ezért vagy acidotoleráns vagy acidofil szervezet. Az *Acidithiobacillus thiooxidans* baktérium szaporodásának optimuma például pH <3.



8.2/3. ábra. A redukált kénvegyületek és az elemi kén bakteriális oxidációja

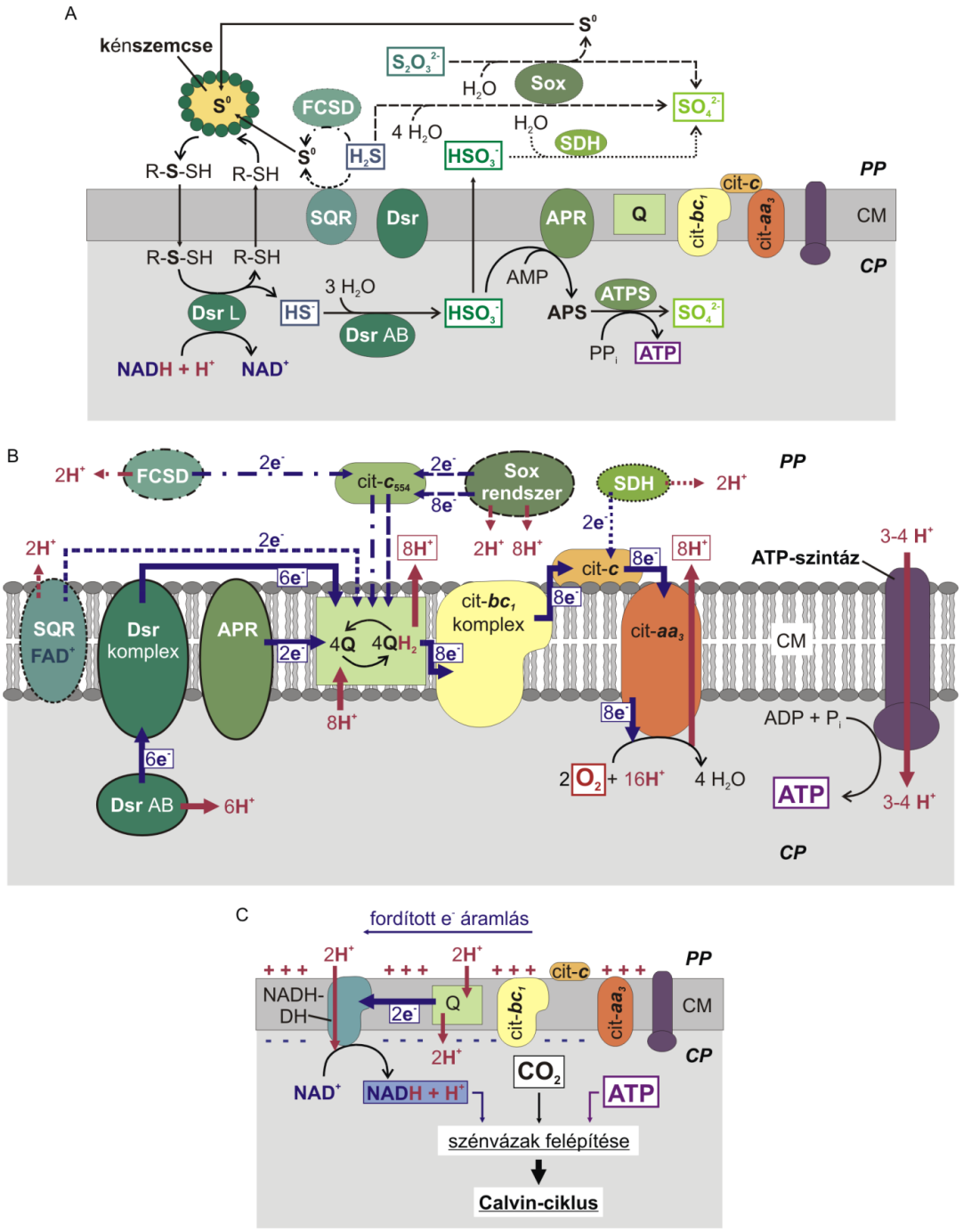
A redukált kénvegyületek oxidációjának három útvonala ismert (**8.2/3. ábra**). Közülük kettő a rendszerint 6 elektron leadásával járó és szulfit (SO_3^{2-}) képződéséhez vezető reakcióval kezdődik. A keletkező szulfit azonban már eltérő úton oxidálódhat tovább szulfáttá (SO_4^{2-}). A legtöbb esetben egy szulfit-oxidáz enzim segítségével az elektronok közvetlenül az elektrontranszportláncban lévő citokróm-*c*-re kerülnek. Ebben az esetben ATP az elektrontranszport

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

során képződő protonmozgató erő terhére jön létre. Bizonyos színtelen kénbaktériumok az (egyébként a szulfátredukáló baktériumokra jellemző) adenozin-foszfoszulfát-reduktáz enzim reverz aktivitását használják a szulfitnak szulfáttá történő oxidációjához. Ebben a fordított enzimreakcióban szubsztrátszintű foszforiláció révén is lehetőség nyílik energiatermelésre. A tioszulfát hasznosítása a molekula elemi kénné és szulfit-ionná történő hasítását követően megy végbe, melynek eredményeképpen mindkét kénatom szulfáttá oxidálódik. A *Paracoccus pantotrophus* és számos más foto- és kemolitotróf baktérium a szulfid és a tioszulfát oxidációjára az ún. Sox-rendszert használja. Ez a közvetlen oxidációs folyamat szulfit köztitermék keletkezése nélkül vezet a szulfát képződéséhez.

A redukált kénvegyületekről származó elektronok az elektrondonorok redoxpotenciál értékétől függően az elektrontranszportlánc különböző elektronszállítóihoz (FAD, citokróm-*c*) kerülhetnek (**8.2/4A-B. ábrák**). Innen az elektronszállítókon keresztül a végső elektronfelvevőként szolgáló oxigénre jutnak, miközben a citoplazmamembrán két oldala között protonmozgató erő jön létre, ami az ATP-szintáz segítségével ATP szintézisére fordítódik. Bár a legtöbb kénbaktérium aerob szervezet, egyesek fakultatív anaerob anyagcserére is képesek (pl. a *Thiobacillus denitrificans* disszimilatórikus nitrát redukcióra).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



8.2/4A-C. ábra. A színtelen kénbaktériumok elektrontranszportlánca

(PP, periplazmatikus tér; CM, citoplazmamembrán; CP, citoplazma; FCSD, flavocitokróm-c-szulfid-dehidrogenáz; SQR, szulfid-kinon-reduktáz; Dsr, disszimilatórikus szulfid-reduktáz; Q, kinon; SDH, szulfit-dehidrogenáz; APR, adenozin-foszfoszulfát-reduktáz; ATPS, ATP-szulfuriláz; NADH-DH, NADH-dehidrogenáz)

A színtelen kénbaktériumok az autotróf növekedéshez szükséges redukáló erőt (NADH + H^+-t) reverz elektrontranszporttal állítják elő, és a szén-dioxidot általában a Calvin-ciklus révén kötik meg (**8.2/4C. ábra**).

8.2.3. A vas oxidációja

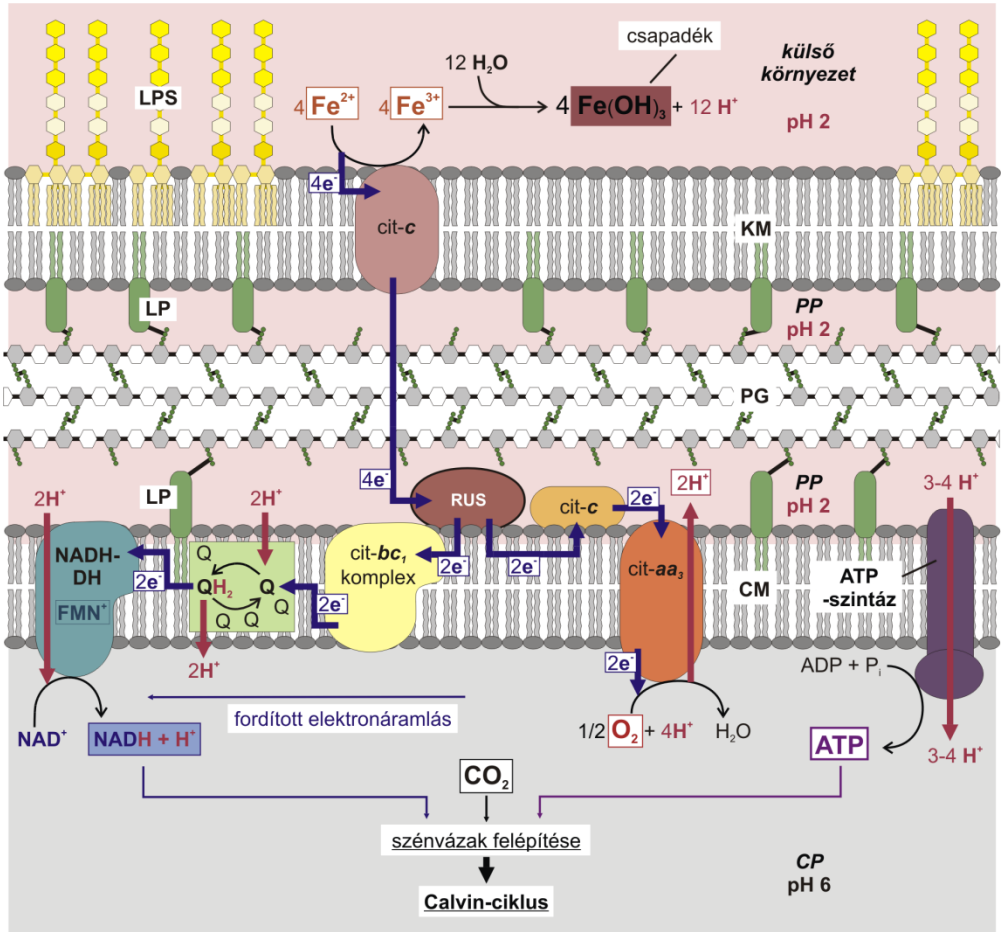
A legismertebb vasoxidáló baktériumok, az *Acidithiobacillus ferrooxidans* és a *Leptospirillum ferrooxidans* mindegyike képes a redukált ferro-ion ferri-ionná történő oxidációja révén kemolitotróf anyagcserére. Mindkét

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

baktérium obligát acidofil, növekedési optimumuk pH 2-3 között van (de akár pH<1 értéken is tudnak szaporodni). Az anyagcseréjük során keletkező Fe(III)-ion általában vas-hidroxid [$Fe(OH)_3$] formájában kicsapódik. Mivel azonban a Fe(III)-ion savasan hidrolizál, ez elősegíti a baktériumok környezetében a savas pH fennmaradását. A vasoxidáló baktériumok gyakran bányákhoz közeli szennyezett vízfolyásokban (pl. savas bányavíz elfolyókban) fordulnak elő, ahol az anyagcseréjük nyomán keletkező oldhatatlan vas-sók vörösesbarnára színezik a vizet. A ferro-ion oxidálására egyes ősbaktériumok is képesek, a *Ferroplasma* extrém acidofil szervezet, növekedési optimuma pH ~1 értéken van.

Semleges pH értéken a Fe(II)-ion akár spontán kémiai oxidáció során is Fe(III)-ionná alakul, ezért neutrális környezetekben a vasoxidáló baktériumok megtelepedésére többnyire csak az anoxikus-oxikus határfelületeken van lehetőség. Ilyen vasfelhalmozódásokat tartalmazó mikrokörnyezetek például a redukált Fe(II)-iont tartalmazó felszínalatti vizek felszínre bukkanásánál alakulhatnak ki, ahol a vasbaktériumok (pl. a *Gallionella ferruginea*, a *Sphaerotilus natans* és a *Leptothrix discophora*) a Fe(II)-iont még a spontán kémiai oxidáció előtt képesek oxidálni.

Az *Acidithiobacillus ferrooxidans* és más acidofil vasoxidáló baktériumok energetikai anyagcseréje igen figyelemre méltó (**8.2/5. ábra**). A Fe^{3+}/Fe^{2+} redox-pár meglehetősen pozitív (pH 2 értéken $E_0' = +0{,}77$ V) redoxpotenciál értéke miatt az elektronok útja az elektrondonortól a végső elektronakceptorként szolgáló oxigénig ($½O_2/H_2O$ $E_0' = +0{,}82$ V) igen rövid. A Fe(II)-ion oxidációja a külső membránban megy végbe, ahol a baktériumsejtek közvetlenül kapcsolatba léphetnek a környezetükben lévő Fe(II)-ionokkal, vagy a ferro-iont tartalmazó ásványokkal. A Fe(II)-ionok oxidációjából származó elektronok a külső membránban lévő specifikus citokróm-*c* közvetítésével először a ruszticianinra ($E_0' = +0{,}68$ V), egy periplazmatikus réztartalmú fehérjére kerülnek. Ennek a termodinamikailag kedvezőtlen reakciónak a véghezvitelét segíti, hogy az oxidáció során keletkező Fe(III)-ionok általában csapadékot képeznek. Az elektronok a ruszticianinról ezt követően először egy szintén periplazmatikus citokróm-*c*-re, majd onnan a citokróm-aa_3-ra és végül az oxigénre kerülnek.



8.2/5. ábra. A vasoxidáló baktériumok elektrontranszportlánca

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

(LPS, lipopoliszacharid; KM, külső membrán; PG, peptidoglikán; PP, periplazmatikus tér; LP, lipoprotein; CM, citoplazmamembrán; CP, citoplazma; RUS, rusztícianin; NADH-DH, NADH-dehidrogenáz)

Az ATP szintézis az acidofil vasoxidáló baktériumokban is protonmozgató erő terhére történik a citoplazmamembránban lévő ATP-szintáz enzim segítségével (**8.2/5. ábra**). A folyamat érdekessége, hogy az erősen savas környezetben élő baktériumok citoplazmamembránjának két oldala között a külső savas (pH 2-3) és a citoplazmában lévő neutrálishoz közeli (pH 5,5-6) értékek miatt eleve proton koncentráció gradiens alakul ki. Úgy tűnhet, hogy ez a különleges állapot („természetes PME") közvetlenül is lehetőséget biztosít számukra az ATP szintézisre. A vasoxidáló baktériumok azonban külső elektrondonor és elektronakceptor hasznosítása nélkül mégsem képesek energia előállításra. Ez azért van így, mert az ATP-szintázon keresztül a citoplazmába érkező protonokat fel kell használni ahhoz, hogy a citoplazmában a semleges körüli pH-t fenn lehessen tartani. A citoplazmába lépő protonok pedig a légzési elektrontranszportláncban lévő végső elektronakceptornak, az oxigénnek vízzé történő redukciója során hasznosulnak.

Az acidofil vasoxidáló baktériumokban a szén-dioxid fixáció Calvin-ciklus révén történik, melyhez energiaigényes, reverz elektrontranszport révén állítják elő a szükséges redukálóerőt (**8.2/5. ábra**). Mivel a Fe(II)-ion biológiai oxidációja savas körülmények között igen csekély mértékű energiatermelésre ad lehetőséget, ezért a vasoxidáló baktériumoknak relatíve nagy mennyiségű vasat kell eloxidálniuk ahhoz, hogy a növekedésükhöz szükséges mennyiségű energiára szert tegyenek.

A Fe(II)-ion anoxikus körülmények között végbemenő oxidációjára a kemolitotróf baktériumokon kívül egyes anoxikus fotoszintetizáló zöld és bíbor baktériumok is képesek. A Fe^{3+}/Fe^{2+} redoxpotenciál értéke pH 7 értéken, ahol ezek a baktériumok élnek +0,2 V, így a Fe(II)-ionról származó elektronok a citokróm-*c* közvetítésével lépnek be az elektrontranszportláncba. Kemolitotrófokban a végső elektronakceptor rendszerint a nitrát (NO_3^-), ami nitritté (NO_2^-) vagy elemi nitrogénné (N_2) redukálódik. Az anoxikus fotoszintetizáló baktériumok a Fe(II)-iont vagy a FeS-t használják elektrondonorként, utóbbi esetben a ferro-iont és a szulfid-iont is oxidálhatják.

8.2.4. Nitrifikáció

A nitrifikáció teljes folyamata az ammóniának aerob körülmények között nitrátig történő oxidációját foglalja magába (**9.2/1. ábra**). A folyamatban egymást követő lépések során az ammónia először hidroxil-aminon keresztül nitritté, majd ezt követően a nitrit nitráttá oxidálódik. A talajokban és vizekben széles körben elterjedt, kemolitotróf anyagcserét folytató nitrifikáló baktériumok közül az ammóniaoxidáló baktériumok (AOB; pl. a *Nitrosomas* fajok) az ammóniát, míg a nitritoxidáló baktériumok (NOB; pl. a *Nitrobacter* fajok) a nitritet használják növekedésükhöz energiaforrásként és elektrondonorként. A nitrifikáló baktériumok által használt elektrondonorok redoxpotenciálja relatíve nagy (NO_2^-/NH_3 $E_0' = +0{,}34$ V, NO_3^-/NO_2^- $E_0' = +0{,}43$ V), így csak az ezeknél még pozitívabb redoxpotenciálú elektronakceptor használata teszi lehetővé számukra az energiatermelést. Az ammónia vagy a nitrit oxidációjából származó elektronok ezért az elektrontranszportlánc közvetítésével az oxigénre, mint végső elektronakceptorra kerülnek. Az elektrontranszport során a membrán két oldala között protonmozgató erő jön létre, ami ATP-szintáz enzim segítségével ATP képződését biztosítja. A nitrifikáló baktériumok a szén-dioxidot nagyrészt Calvin-ciklus segítségével, kisebb mértékben foszfoenolpiruvát-karboxiláz enzim segítségével fixálják. Az ammónia vagy a nitrit oxidációja azonban közvetlenül nem teszi lehetővé az anabolikus folyamatokhoz szükséges redukáló erő létrehozását, ezért a nitrifikáló baktériumok a $NAD(P)H + H^+$-t reverz elektrontranszport révén állítják elő.

Rendes körülmények között általában az ammóniaoxidáció sebessége korlátozza a nitrifikáció folyamatát, az ammóniából keletkező nitrit már gyorsan továbboxidálódik.

Az ammónia oxidációja komplex folyamat, számos enzim és fehérje közreműködésével zajlik. A folyamat során először hidroxil-amin (NH_2OH) keletkezik. A hidroxil-amin képződését egy réz tartalmú integráns membránfehérje, az ammónia-monooxigenáz (AMO) enzim katalizálja, mely az oxigén molekulából egy oxigén atom beépülését segíti az ammónia molekulába (**8.2/6. ábra**). Eközben a másik oxigén atom az elektrontranszportláncban lévő kinon molekuláktól származó 2 elektron és 2 H^+ segítségével vízzé redukálódik.

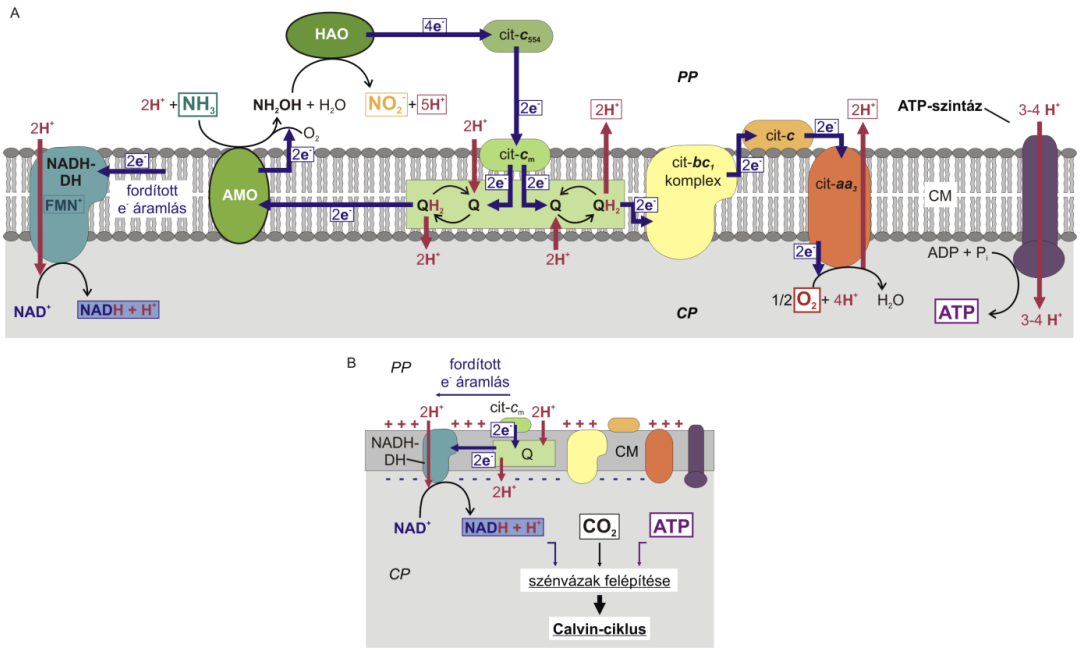
$$NH_3 + O_2 + 2H^+ + 2e^- \rightarrow NH_2OH + H_2O$$
$$\Delta G^{0\prime} = -120 \text{ kJ mol}^{-1}$$

A hidroxil-amin ezt követően a periplazmatikus hidroxil-amin-oxidoreduktáz (HAO) enzim segítségével nitritté oxidálódik.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

$$NH_2OH + ½O_2 \rightarrow HNO_2 + 2e^- + 2H^+$$
$$\Delta G^{0\prime} = -114 \text{ kJ mol}^{-1}$$

Az oxidáció során keletkező 4 elektronból 2 egy újabb ammónia molekula hidroxil-aminná történő átalakulására használódik fel, így csak 2 elektron lép be a légzési elektrontranszportláncba (**8.2/6A. ábra**), és vesz részt az energia előállító folyamatokban. A hidroxil-amin oxidációjából származó elektronok egy periplazmatikus, majd pedig egy membránhoz rögzült c-típusú citokrómról a kinon-citokróm-*bc1* komplexre kerülnek. Ezt követően jutnak a periplazmatikus citokróm-*c*-re, majd az *aa3* típusú citokróm végoxidázra és végül az oxigénre. Az elektronok áramlása során a citoplazmamembrán két oldala között protonmozgató erő jön létre, ami a membránban lévő ATP-áz enzim közreműködésével ATP szintézisét teszi lehetővé.



8.2/6A-B. ábra. Az ammóniaoxidáló baktériumok elektrontranszportlánca

(PP, periplazmatikus tér; CM, citoplazmamembrán; CP, citoplazma; AMO, ammónia-monooxigenáz; HAO, hidroxilamin-oxidoreduktáz; NADH-DH, NADH-dehidrogenáz)

Valamennyi ammóniaoxidáló baktériumban az AMO enzimet kódoló *amoCAB* gének egy klaszterbe szerveződtek, míg egy másik génklaszter, a *hao-orf2-cycAB* kódolja a HAO enzimet és a két *c*-típusú citokrómot. Mindkét génklaszter (*amo* és *hao*) átíródását az ammónia indukálja.

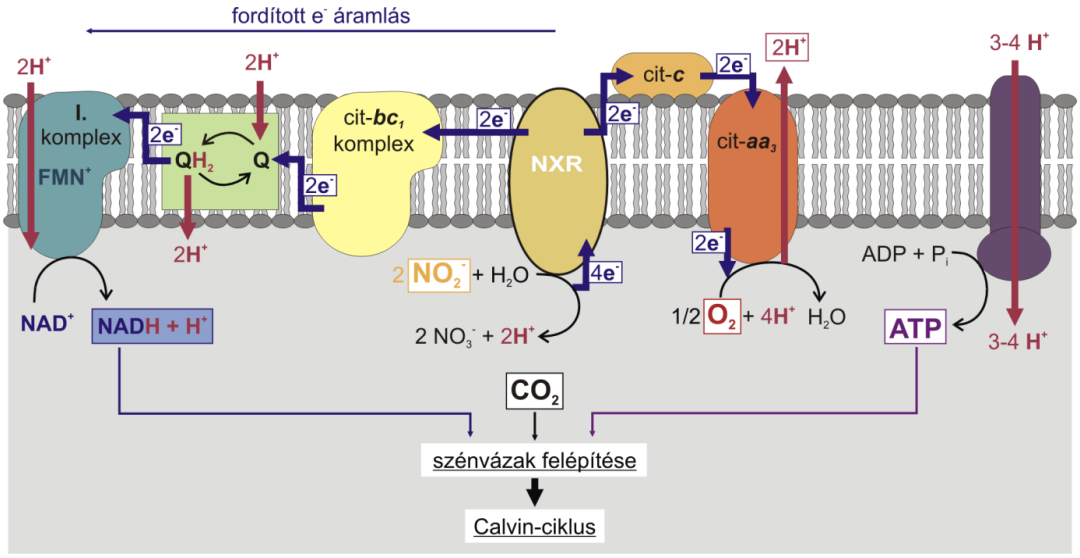
A nitrit oxidációja nitráttá a nitrit-oxidoreduktáz (NXR) enzim közreműködésével egyetlen reakciólépésben végbemegy.

$$NO_2^- + ½O_2 \rightarrow NO_3^-$$
$$\Delta G^{0\prime} = -54 \text{ kJ mol}^{-1}$$

Az oxidáció során keletkező 2 elektron a citokróm-*c* szintjén kapcsolódik be a légzési elektrontranszportláncba (**8.2/7. ábra**), és energiaszerzés céljára hasznosul.

A nitrifikáló baktériumok az autotróf növekedéshez szükséges redukáló erőt (NADH + H^+-t) reverz elektrontranszporttal állítják elő. A szén-dioxidot általában a Calvin-ciklus révén kötik meg (**8.2/6B. és 8.2/7. ábrák**).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



8.2/7. ábra. A nitritoxidáló baktériumok elektrontranszportlánca

(NXR, nitrit-oxidoreduktáz)

A litotróf nitrifikáló szervezeteken kívül különféle heterotróf baktériumok (pl. a *Pseudomonas denitrificans*), gombák (pl. az *Aspergillus flavus*), sőt egyes algák is képesek az ammónia nitritté történő oxidációjára, de ez a heterotróf nitrifikációnak nevezett folyamat rendszerint nem jár együtt energiatermeléssel. Heterotróf nitrifikáció során, anoxikus körülmények között egy nem hem típusú HAO enzim a hidroxil-aminnak 2 elektron leadással együtt járó oxidációját katalizálja nitrit helyett nitroxil gyökké, ami dimerizációval dinitrogén-oxiddá (N_2O) alakul. Aerob körülmények között a hidroxil-aminból képződő nitroxilból oxigén segítségével nitrit keletkezik. Mivel ez a folyamat csak 2 elektron leadásával jár együtt, ez nem teszi lehetővé ezen baktériumok számára az autotróf növekedést. A heterotróf nitrifikáció ezért nem az energiatermelést, hanem a redox egyensúly fenntartását szolgálja a baktériumsejtekben.

A metán-oxidáló metanotróf baktériumok például az ammónia nitritté történő ko-oxidációjára az ammóniaoxidáló baktériumokban jelenlévő AMO enzimmel homológ, membrán-kötött metán-monooxigenáz és egy egyedülálló hidroxil-amin-oxidoreduktáz enzim segítségével képesek. A metanotróf baktériumok az ammónia oxidációja révén hatékony részesei lehetnek például a rizsnövények rizoszférájában zajló nitrifikációs folyamatoknak. Fordítva, az ammóniaoxidáló baktériumok is képesek lehetnek a metánnak metanollá történő átalakítására, de arra nézve nincs bizonyíték, hogy az ammóniaoxidáló baktériumok természetes környezetekben jelentős mértékben hozzájárulnának a légköri metán oxidációjához.

A nitrit a nitrifikáció és a denitrifikáció folyamata során egyaránt keletkező intermedier, ami felveti a lehetőségét annak, hogy az ammónia nitritté történő oxidációja a nitrit denitrifikációjával (nitrifikáló denitrifikáció) folytatódjon tovább. Ezt az a tény is alátámasztja, hogy egyes *Nitrosomas* fajok tartalmaznak *nirK* és *norCB* gének által kódolt réztartalmú nitrit reduktáz (NIR) és nitrogén-oxid-reduktáz (NOR) enzimeket is. Ezekkel a denitrifikációban résztvevő enzimekkel a nitrifikáló baktériumok a nitrit és a nitrogén-oxid detoxifikációját végezhetik, de kis oxigén szint mellett a NIR és NOR enzimek által katalizált reakciók lehetőséget biztosítanak protonmozgató erő létrehozására is.

8.2.5. Anaerob ammóniaoxidáció

Az anaerob ammóniaoxidációban résztvevő eddig megismert (*Brocardia*, *Kuenenia*, *Anammoxoglobus, Jettenia* és *Scalindua*) „candidatus” fajok mindegyike a Planctomycetales rendbe tartozó obligát anaerob baktérium. Az anaerob ammóniaoxidáció során, vagyis az „anammox”-nak is nevezett folyamatban az ammónia oxidációja a nitrit redukciójával kapcsolódva elemi nitrogén képződését eredményezi. Ily módon a folyamat nitrifikációs (ammónia oxidáció) és denitrifikációs (nitrit redukciója elemi nitrogénné) lépéseket is magába foglal.

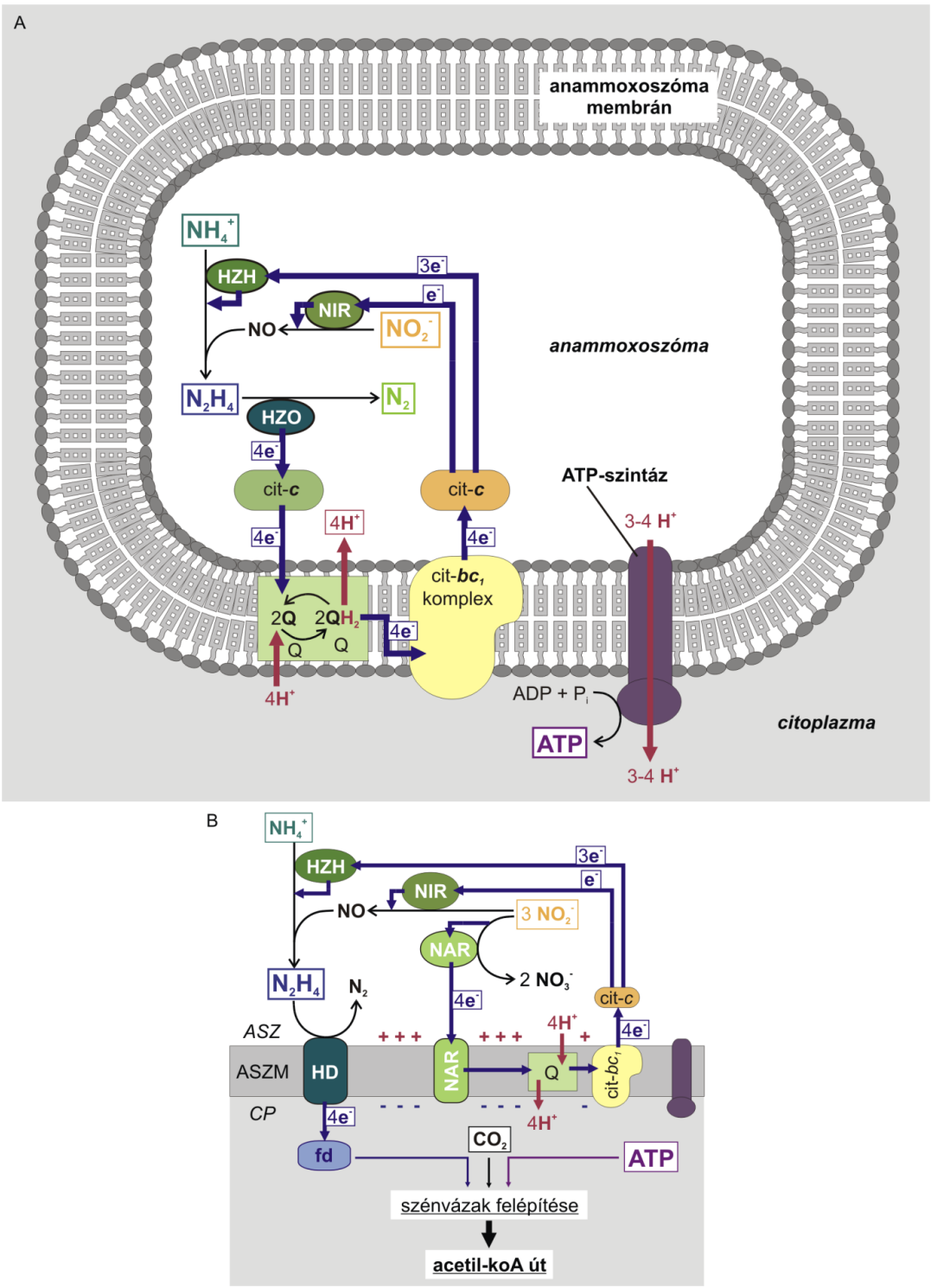
$$NH_4^+ + NO_2^- \rightarrow N_2 + 2H_2O$$

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

$$\Delta G^{0\prime} = -357 \text{ kJ mol}^{-1}$$

Az anaerob ammóniaoxidáció folyamatában először egy az anammoxoszómában található nitrit-reduktáz enzim (NIR) a nitritet nitrogén-monoxiddá (NO) redukálja. Ezt követően egy a HAO enzimhez hasonló, és ugyancsak az anammoxoszómában lévő hidrazin-hidroláz enzim (HZH) a nitrogén-monoxidot ammónia segítségével hidrazinná (N_2H_4) alakítja, míg végül a hidrazinból a hidrazin-oxidáló enzim (HZO) közreműködésével elemi nitrogén keletkezik (**8.2/8A. ábra**). A hidrazin oxidációjából származó 4 elektron az anammoxoszóma membránjában lévő kinon-citokróm *bc* komplexre kerül. Eközben a citoplazmából származó protonok felhasználásával az anammoxoszóma membrán két oldala között protonmozgató erő alakul ki, ami az ATP-szintáz révén ATP szintézisére fordítódik. A kinon-citokróm-*bc* komplexről az elektronok citokróm-*c* közvetítésével a NIR és a HZH enzimek által katalizált reakciókban használódnak fel.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



8.2/8A-B. ábra. Az anaerob ammóniaoxidáló baktériumok elektrontranszportlánca

(HZH, hidrazin-hidroláz; NIR, nitrit-reduktáz; HZO, hidrazin-oxidáló enzim; NAR, nitrát-reduktáz; ASZ, anammoxoszóma; ASZM, anammoxoszóma membrán; CP, citoplazma; fd, ferredoxin; Q, kinon)

A nitrifikáló baktériumokhoz hasonlóan az anaerob ammóniaoxidáló baktériumok is autotróf szervezetek, és a nitritnek, mint elektrondonornak a jelenlétében egyedüli szénforrásként a szén-dioxidból képesek felépíteni saját szerves anyagaikat.

$$CO_2 + 2\ NO_2^- + H_2O \rightarrow CH_2O + 2\ NO_3^-$$

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Az anaerob ammóniaoxidáló baktériumok szén-dioxid fixációs mechanizmusként a nitrifikáló baktériumokban található Calvin-ciklustól eltérően, az obligát anaerob anyagcserét folytató baktériumokban széles körben elterjedt acetil-koenzimA reakcióutat használják (**8.2/8B. ábra**). A rendelkezésükre álló nitrit azonban közvetlenül nem képes a szén-dioxid redukciójában részt venni, mivel a NO_2^-/NO_3^- redoxpár potenciálja meglehetősen pozitív (+0,42 V) ahhoz, hogy az acetil-koenzimA reakcióúton résztvevő ferredoxinnak (-0,4 V) elektronokat adjon át. Így a ferredoxin redukciója az anaerob ammónia oxidáció egyik szabad köztitermékének, a hidrazinnak (-0,5 V) a segítségével történik.

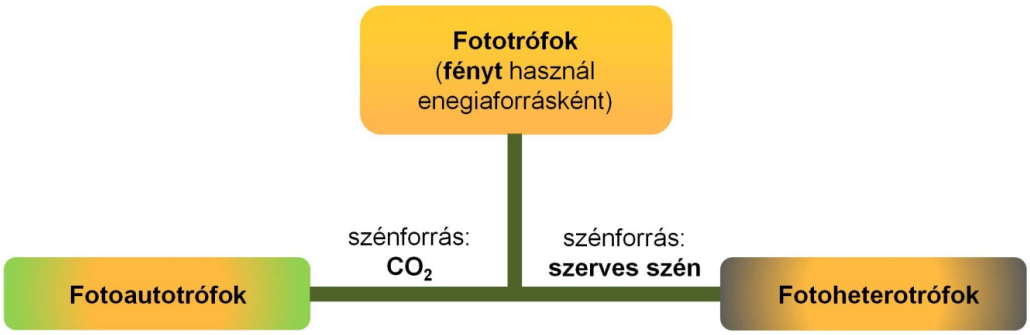
8.3. Fototróf anyagcsere (Makk Judit)

A fototróf anyagcseréről általánosságban

A fotoszintézis az egyik legfontosabb biológiai folyamat a Földön, amikor is az élőlények a Napból származó fényenergiát hasznosítják energiaforrásként az életműködésükhöz és szervetlen C-forrás redukciójával (CO_2 fixálás) szerves anyagokat állítanak elő. A fotoszintézis az evolúció fontos "találmánya", megoldás a Napból fény formájában érkező, korlátlanul rendelkezésre álló energia hasznosítására. Közvetve a fotoszintézis teszi lehetővé a legtöbb heterotróf élőlény létezését is (a kemolitotrófok kivételével).

A fotoszintézisre való képesség mind az eukarióta, mind a prokaróta szervezetek között ismert. Az eukarioták között nemcsak evolúcionárisan újabb (növények), hanem régebben kifejlődött szervezetek, mint az egysejtű algák és a többsejtű zöld-, barna- és vörös moszatok is képesek fotoszintézisre. A prokariótákat fényenergia hasznosító képességük alapján két csoportba sorolhatjuk. Az egyik csoportba a klorofill alapú fototróf anyagcserére képes baktériumok tartoznak. Ezek a 16S rRNS gén alapú törzsfa 5 leszármazási ágában találhatók: a Chloroflexi, a Chlorobi, a Proteobacteria, a Cyanobacteria filogenetikai törzsekbe és a Firmicutesen belül a Heliobacteriaceae családba. A Chloroflexi és Proteobacteria törzsekhez nem fototrof szervezetek is tartoznak, főleg utóbbihoz igen nagy számban. Az oxigéntermelő Cyanobacteria törzs képviselőinek kivételével a fototróf baktériumokra az anoxikus fényhasznosítás jellemző, vízbontásra nem képesek és így O_2-t sem állítanak elő. A másik csoport a rodopszin alapú fényhasznosító baktériumok köre, ezek a szervezetek egyedülálló módon heterotróf életmódjuk mellett fény hajtotta protonpumpát működtetve képesek ATP-t szintetizálni. A legismertebb rodopszin alapú fényhasznosító szervezetek az Euryarchaeotakhoz tartozó *Halobacterium* nemzetségbe sorolt fajok, de proteorodopszin géneket kimutattak már ezidáig nem tenyésztett baktériumok környezeti DNS mintáiból (pl. Alphaproteobacteria, Actinobacteria és Euryarchaeota genomok) és az Alpha-, Beta-, Gammaproteobacteria, Actinobacteria és a Flavobacteria csoportba tartozó tenyészthető baktériumokból (lásd 8.3.3. alfejezet).

A fotoszintézisre képes szervezeteket fototrófoknak is szoktuk nevezni. Fototrófoknak nevezzük mindazokat a szervezeteket, melyek fényenergiát képesek hasznosítani ATP termelésre. A legtöbb fototróf szervezet egyben autotróf is, tehát szervetlen C-forrást, a szén-dioxidot használja egyedüli szénforrásként. A fotoautotróf szervezetekre jellemző, hogy a fény energia felhasználásával a szén-dioxidot szerves vegyületekké redukálják. Azokat a fototróf szervezeteket, amelyek nem szervetlen C - t hasznosítanak C-forrásként, hanem szerves vegyületeket, fotoheterotrófoknak nevezzük (**8.3/1. ábra**). A prokarióták között fotoheterotróf és fotoautróf szervezeteket egyaránt találunk. Vannak közöttük olyanok is, amelyek mindkét életmódra képesek.



8.3/1. ábra. Fototróf baktériumok csoportosítása szénforrás hasznosításuk alapján

A Föld atmoszféráját évente 56 x 10^{23} J energia éri el a napból. Ennek körülbelül fele visszaverődik (pl. víz molekulákról, porszemcsékről), illetve elnyelődik (pl. vízpára, O_2, O_3, CO_2 által) az atmoszférában, másik fele a

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Föld felszínére jut. A felszínre érkező sugárzásnak szintén körülbelül fele esik olyan hullámhossztartományba (vagyis 360-1060 nm), amely a fototróf anyagcsere folyamatokban hasznosulhat (ez kb. 15 x 10^{23} J/év). Becslések szerint a felszínt elérő napenergia kb. 0,16%-a alakul kémiai energiává.

A fényhasznosítók számára különböző élőhelyeken a fény különböző hullámhosszúságú komponensei állnak rendelkezésre. Magaslati környezetekben a fototrófok UV és a kék sugarakban gazdag fénysugárzásnak vannak kitéve. A vizes élőhelyeken is a fototrófok életfeltételeit a fényviszonyok erősen befolyásolják. A fénysugárzás a vízbe jutva abszorbeálódik, a mélységgel exponenciálisan csökken a mennyisége. Az átlátszó, tiszta víz erősen abszorbeálja az UV, a vörös, illetve infravörös tartományba (750-960 nm) eső fénysugarakat. Ennek az a következménye, hogy a tiszta vizek a felszínhez képest 10 méteres mélységenként a kék színű fényben gazdagodnak. Néhány méterrel a vizek felszíne alatt a víz zöld színű fénysugarakban, az üledékréteg felső néhány milliméter vastagságú fotikus zónájába jutó fénysugarak viszont infravörösben gazdagok. Terresztriális eredetű sárga színű komponenseket tartalmazó tavakban a fény UV és kék komponensei abszorbeálódnak. A humuszban gazdag disztrófikus tavakban a humusz anyagok fényabszorpciója révén a vörös színű fénysugarak válnak uralkodóvá, ami kedvező feltételeket biztosít a zöld színű zöld kénbaktériumok számára a barna színű társaikkal, illetve bíbor kénbaktériumokkal szemben. A bentikus és szárazföldi környezetek fényviszonyai alapvetően különböznek a nyílt vízi környezetektől. A fénysugárzást erősen lecsökkentik az ásványi és a biológiai eredetű szemcsés anyagok. Homokos üledékben a fényvisszaverő homokszemcsék miatt a kis fényintenzitású, kék fény válik uralkodóvá. De vastartalmú ásványok jelenlétében viszont a fénysugarak az UV és a kék tartományba eső fénysugarakban ritkulnak. Az üledékszemcsék optikai tulajdonságai következtében általában a spektrum vörös és infravörös komponensei jutnak az üledékek legmélyebb régióiba.

A fotoszintézis során teljes primer produkcióként mintegy 1,72 x 10^{11} tonna száraz anyag keletkezik évente, ami 3 x 10^{21} J energiának felel meg. Napjainkban a fotoszintézissel az eukarióta zöld növények (így az algák is) és a prokarióta cianobaktériumok termelik a Földön évenként előállított szerves anyagok csaknem teljes tömegét. A szárazföldi növények biomasszája hatalmas. A tengerekben az elsődleges producensek biomasszája viszont nagyon kicsi, a globális biomassza 0,2%-át adják. Azonban a tengeri fotoszintetizáló mikroorganizmusok biomassza képzése 700 x gyorsabb, mint a szárazföldi növényeké. Így a tengeri fotoszintetizáló mikrobák jelentős mértékben hozzájárulnak a globális primer produkcióhoz (55 x 10^{9} tonna száraz anyag/év, a globális primer produkció 44 %-át adják). Az óceánokban a prokarióta cianobaktériumok (főként *Prochlorococcus* és *Synechococcus* fajok) biomasszája jelentős, a tengeri plankton biomassza 67 %-át is képezik. A prokarióták (főként cianobaktériumok) fotoszintetikus aktivitása egyedülálló és fontos egyes speciális élőhelyeken is, mint például hideg és meleg sivatagos helyeken és hipertróf tavakban.

Ma már az anoxikus fototróf zöld kén és bíbor baktériumoknak elenyésző szerepük van a globális CO_2 fixációban, de valamikor, mint producens szervezetek nagyban hozzájárultak ahhoz, hogy a szerves anyagok mennyisége a Földön növekedésnek indult. A baktériumok fotoszintézisének anaerob jellege mai szemmel nézve ellentmondásos, hiszen a fotoszintetizáló szervezetek is a fényben gazdag helyek felé törekednek, ahol az oxigén általában nagy koncentrációban van jelen, ami viszont gátolja az anoxikus fotoszintézist. Az ellentmondás feloldására fel kell tételezni, hogy az anoxikus fotoszintézis még a reduktív légkörben, a prekambrium primitív baktériumai között jött létre. Ekkor azonban a metanogének mellett csak ők voltak a producens szervezetek. Ezek az ősi fotoszintetizálók a sekély vizek parti régióiban, a felszínhez viszonylag közel és relatíve még jól megvilágított helyeken, az alámerült köveken, sziklákon szövedéket, bevonatot alkotó közösségekben éltek. Ez a kedvező állapot számukra mindaddig tartott, amíg a modern cianobaktériumok ősei meg nem jelentek. Ez viszont mintegy 3,2 milliárd éve lehetett. A cianobaktériumok feltehetően mutációk hosszú sorozatán át fejlődtek és oxigéntermelésükkel megváltoztatták a reduktív légkör összetételét, a vizekben egyre mélyebbre szorították a fényigényes anoxikus fototróf zöld kén és bíbor baktériumokat. A Föld eredeti reduktív légkörét a cianobaktériumok ősei alakították át oxidatív légkörré mintegy 2,2-2,4 milliárd évvel ezelőtt kezdődően. A napfényes víz alatti felületeken, sziklákon élő bevonatközösségek aerobbá váló felső régióit aztán az ősi cianobaktériumok foglalhatták el. Az anaerobok a bevonatok mélyebben fekvő belső régióihoz adaptáltak, ahová jóval kevesebb fény jut, ugyanakkor a számukra mérgező hatású oxigén is. A legtöbb anaerob módon fotoszintetizáló baktérium ma is ilyen élőhelyeken él. Az anoxikus fototróf zöld kén és bíbor baktériumok a természetben nagyobb mennyiségben tavi és árapályos üledékes környezetekben mutathatók ki, de fontos CO_2 fixálók a kénes hőforrásokban is. A fototróf kénbaktériumok tavi környezetekben a primer produkció akár 28%-át is képezhetik, de globális szinten primer produkciójuk csak 4% körüli.

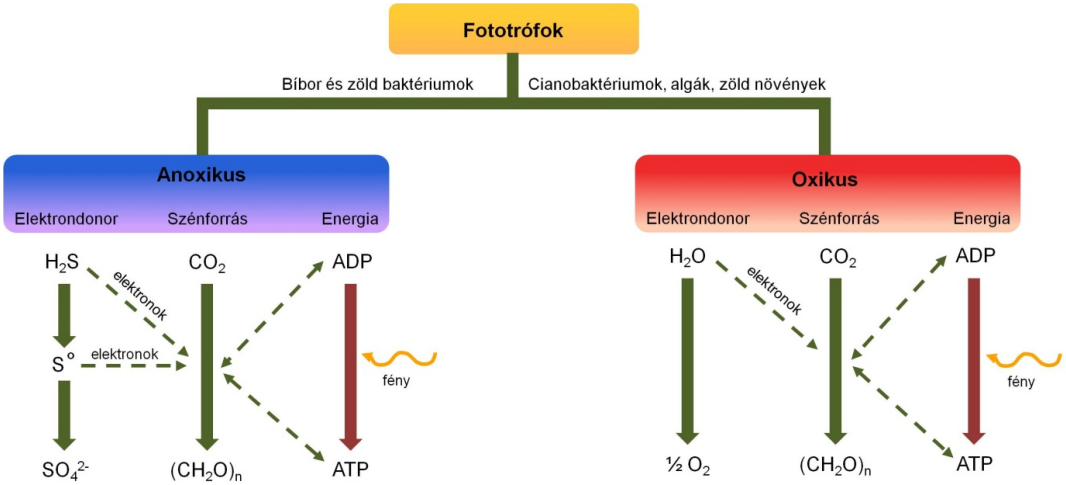
Bár a különböző szervezetekben a klorofill alapú fotoszintézis reakció útjai eltérőek lehetnek, ha általánosan akarjuk a fotoszintézis lényegét megfogalmazni, akkor azt kell szem előtt tartanunk, hogy a fotoszintézis bonyolult

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

redoxi reakciókból álló folyamatok sorozata, amelynek során valamilyen elektrondonorról úgy jut át az elektron egy akceptorra, hogy az ahhoz szükséges energiát végső soron a fényenergia szolgáltatja. Ennek működéséhez olyan anyagokra van szükség, amely képes elnyelni a fénykvantumokat, az elnyelt energiát más molekuláknak átadni, majd visszatérni az alapállapotba, hogy újabb fotonokat nyelhessen el. Ezt a bonyolult feladatot speciálisan szerveződött pigment-fehérje rendszerek látják el. A fototróf szervezetben megtalálható pigmentek a klorofill molekulák, amelyek mellett járulékos pigmentek is előfordulnak, mint a karotinoidok és egyes szervezetekben a fikobilinek.

A klorofill alapú fotoszintézis folyamata fény-, és a sötét szakaszra tagolható. A fényszakaszban történik a fényenergia átalakítása kémiai energiává. A pigmentek feladata a fényenergia megkötése. Fény hatására a gerjesztett klorofillok által leadott elektronok energiája egy fény által hajtott elektrontranszportlánchoz kapcsolódó fotofoszforilációs mechanizmus által alakul át kémiai energiájává (ATP-vé), illetve az elektronok részben a redukáló képesség [$NAD(P)H_2$] létrehozására is szolgálnak. Tehát a fotomembránban található pigmentek és enzimek együttműködésének eredményeként ATP és redukált koenzimek képződnek párhuzamosan zajló folyamatok révén. A koenzimek redukciójához szükséges elektronok viszont különböző elektrondonorokból származnak. Az oxikus (oxigént termelő) fotoszintetizáló szervezetek - növények, algák, cianobaktériumok, prokloronok - a vizet használja fel elektrondonorként és vízbontásuk révén oxigént szabadítanak fel. Míg az anoxikus fototróf baktériumok - zöld kén és bíbor baktériumok - esetén nem a víz tölti be az elektrondonor szerepét, emiatt ezek a szervezetek fotoszintézise során oxigén nem termelődik. Ezek a szervezetek kén-hidrogént, elemi ként, molekuláris hidrogént, vagy különböző szerves vegyületeket használnak elektrondonorként (**8.3/2. ábra**).

A sötétszakasz fényt nem igényel, ebben a szakaszban történik a szén-dioxid megkötése és átalakítása szerves anyagokká a fényszakaszban előállított redukált koenzimek [$NAD(P)H_2$] és ATP felhasználásával. A sötétszakasz energetikai feltételei tehát a fényszakaszban teremtődnek meg.



8.3/2. ábra. Elektrondonorok, valamint szerves anyag és ATP előállítás az anoxikus és oxigéntermelő (oxikus) fototszintetizáló mikrobáknál

A ~ 3,2 milliárd évvel ezelőtt az oxigént termelő fotoszintézisre képes cianobaktériumok megjelenésének köszönhetjük, hogy a sejtek fotoszintézise során kibocsátott oxigén az ősi oxigénben szegény Föld légkörét megváltoztatta. A felhalmozódó oxigén megteremtette a lehetőséget az oxigénigényes élőlények evolúciójára. A légkörben felhalmozódó oxigénből (O_2) a Napból érkező UV sugárzás hatására a sztratoszférában ózon (O_3) képződik napjainkban is, amely a Föld felszínén élő szervezeteket védi az UV sugárzás káros hatásaitól.

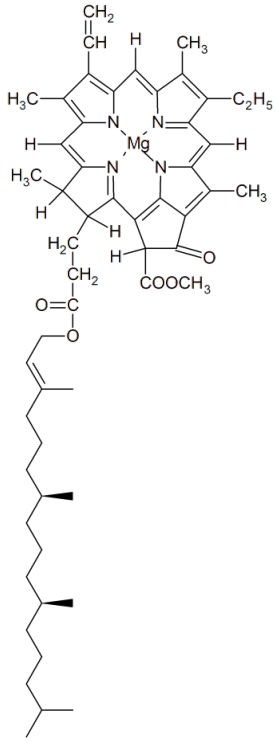
Fotoszintetikus pigmentek

Klorofillok és bakterioklorofillok

A klorofill-*a* és *b* a növények színanyagai. Porfirinvázas vegyületek. Négy ciklusos pirrolgyűrűt tartalmaznak, amelyek egymással kapcsolódva porfirinvázat hoznak létre. A porfiringyűrű közepén Mg-atom helyezkedik el. A négy pirrolgyűrű mellett egy öttagú ciklopentanon gyűrű is található a molekulában. A IV. pirrolgyűrűben a 7. számú szénatomhoz kapcsolódó propionsavat egy 20 C-atomos alkohol, a fitol észteresíti. A klorofill-*a* és *b* szerkezete között csak annyi a különbség, hogy az utóbbinál a II. pirrolgyűrűben a 3. számú C-atomhoz nem metil-

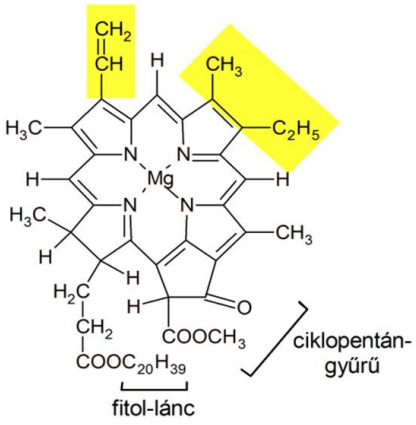
XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

, hanem formil-csoport kapcsolódik. A fényabszorpcióért a klorofill molekula porfirinváza a felelős a váltakozó egyes és kettes kötései révén. A fényabszorpciós tulajdonságaikat kémiai szerkezetük és körülöttük lévő szomszédos molekulák befolyásolják. Míg a hosszú szénhidrogén oldalláncuk [20 C-atomos fitol, ($C_{20}H_{39}O$-)] a fotoszintetikus membránba való beágyazódásáért felelős (**8.3/3. ábra**).



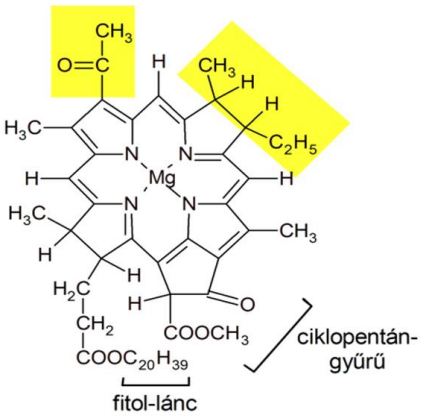
8.3/3. ábra. Klorofill-*a* molekula fitol lánccal

A zöld színű fotoszintetikus klorofill pigmentek a látható fény fotonjaival kölcsönhatásba lépnek. Ha különböző hullámhosszú fénnyel megvilágított pigment fényelnyelését vizsgáljuk, akkor megkapjuk a pigment abszorpciós spektrumát. A klorofillok az ibolya, a kék, a narancs és a vörös színű fény elnyelésénél mutatnak fényabszorpciós csúcsot, míg az 500-600 nm közötti zöld és sárgászöld színű fényt nem nyelik el. Ennek köszönthetik a zöld színüket. A klorofill-*a* pigmentet tartalmazó sejtek legerősebben abszorbeálják a vörös (abszorpciós maximum 680 nm-nél) és kék sugarakat (maximum 430 nm-nél) (**8.3/4A és C. ábra**).

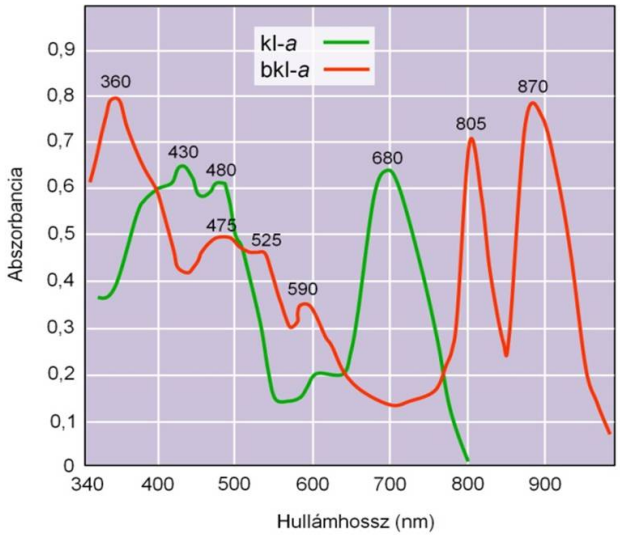


A. Klorofill-*a*

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



B. Bakterioklorofill-*a*



C. Klorofill-*a* és bakterioklorofill-*a* abszorpciós spektruma

8.3/4A-C. ábra. Klorofill-*a* (A) és bakterioklorofill-*a* (B) szerkezete és abszorpciós spektruma (C)

A klorofill-*a* és bakterioklorofill-*a* szerkezetében a különbségek jól láthatók a kisárgított mezőben (**A** és **B**). A *Chlamydomonas* zöld alga sejtjeinek zöld színű görbével jelzett abszorpciós spektruma (680 és 430 nm-nél az abszorpciós csúcsok a klorofill-*a*, 480 nm-nél a karotinoid pigment tartalomnak köszönhető), a piros színű görbével a *Rhodopseudomonas palustris* bíbor baktérium abszorpciós spektruma látszik (870, 805, 590 és 360 nm-nél az abszorpciós csúcsok a bakterioklorofill-*a*, 525 és 475 nm-nél a karotinoid pigment tartalomnak köszönhető) (**C**).

A klorofill-*a* az edényes növények és zöldalgák fő fotoszintetikus pigmentje, a sejtjeikben kisebb mennyiségben jelenlévő klorofill-*b*-vel együtt. A barna- és kovaalgákban a klorofill-*a* mellett nem klorofill-*b* található, hanem klorofill-c_1 és klorofill-c_2. A vörösalgákban a klorofill-*a*-t klorofill-*d* kíséri. A cianobaktériumokban klorofill-*a* fordul elő, a klorofill-*b* nem, míg kivételként a cianobaktériumokoz tartozó prokloronokban a növényekhez hasonlóan mindkettő, az *Acharyochloris* fajokban a klorofill-*d* a domináns pigment, és a nemrégiben felfedezett klorofill-*f*-et sztromatolitokból izolált cianobaktériumokból sikerült kimutatni (lásd 10.15.6. alfejezetben részletesen).

Az oxigént nem termelő fototróf baktériumok klorofillokhoz hasonló felépítésű pigmentjeit bakterioklorofilloknak nevezik. Kémiai szerkezetüket tekintve vannak különbségek és ennek következményeként más fényabszorpciós tulajdonsággal rendelkeznek, mint a klorofill vegyületek (**8.3/4B-C. ábra**). A bakterioklorofillok abban is eltérnek a klorofilloktól, hogy a IV. pirrolgyűrűben a 7. számú szénatomhoz kapcsolódó propionsavat nem csak 20 C-atomos alkohol, a fitol észteresíti, hanem farnezol ($C_{15}H_{25}O$-), geranil-geraniol ($C_{10}H_{17}O$-), vagy sztearil-alkohol ($C_{18}H_{37}O$-) tartalmú oldalláncok is kapcsolódhatnak.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A bakterioklorofillok számos típusa létezik, amelyeket *a*-tól *g*-ig kisbetűkkel jelölnek. A bakterioklorofill-*a* megtalálható a legtöbb bíbor baktériumban, amelynek abszorpciós maximuma 800 és 945 nm között van, de ez függ a baktériumfajtól is. A bakterioklorofill-*a*-t tartalmazó sejtek abszorpciós maximumait erősen befolyásolja, hogy különböző fajokban a pigmentekhez kötődő fehérjék nem azonosak, valamint az, hogy a fotomembrán reakciócentrumában a pigment-fehérje komplexek hogyan helyezkednek el. Egyéb mikrobiális bakterioklorofilleknek az abszorpciós maximumaik a látható és infravörös tartományba esnek. *In vivo* a baktrioklorofill-*a* tartalmúaknál (pl. bíbor baktériumokban) 805 nm-nél és 830-890 nm között; a bakterioklorofill-*b* tartalmúaknál (pl. bíbor baktériumokban) 835-850 nm és 1020-1040 nm között; a bakterioklorofill-*c* tartalmúaknál (pl. zöld kénbaktériumokban) 745-755 nm között; a bakterioklorofill-c_s tartalmúaknál (pl. zöld nem kénbaktériumokban) 740 nm-nél; a bakterioklorofill-*d* tartalmúaknál (pl. zöld kénbaktériumokban) 705-740 nm között; a bakterioklorofill-*e* tartalmúaknál (pl. zöld kénbaktériumokban) 719-726 nm között és a bakterioklorofill-*g* tartalmúaknál (pl. heliobaktériumoknál) 670 és 788 nm-nél van az abszorpciós maximumuk.

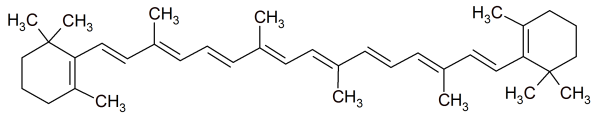
A természetben nagy jelentősége van annak, hogy a különböző szerkezetű klorofillokat, illetve bakterioklorofillokat tartalmazó fototróf szervezetek fényabszorpciós maximumai különböző hullámhosszúságú fénysugaraknál található. Így lehetséges, hogy a fototróf szervezetek közössége az elektronmágneses sugárzás széles spektrumát tudja hasznosítani. Különböző abszorpciós tulajdonságú pigmenteket tartalmazó fototróf szervezetek élnek együtt azonos élőhelyen és egyes élőlények olyan hullámhosszúságú fénysugarakat tudnak hasznosítani, amit mások nem. Egyes nem oxigéntermelő baktériumokban található bakterioklorofillok abszorpciós maximumai az infravörös tartomány (900-1100 nm) felé tolódnak el, ami lehetővé teszi számukra, hogy olyan víz alatti fényviszonyokhoz is tudnak alkalmazkodni, ahol leginkább infravörös fénysugarak uralkodnak.

Karotinoidok

A karotinoidok a fototróf szervezetekben megtalálható kísérő, vagy más néven járulékos pigmentek. Főként 40 C-atomos konjugált kettős kötéseket tartalmazó poliizoprén származékok. A baktériumokban elemtartalmuk alapján két csoportjuk található: a karotin és a xantofill származékok. A karotinok C és H atomokból felépülő szénhidrogének, a xantofillok viszont a karotinok oxigént is tartalmazó származékai (**8.3/5. ábra**). Egyedülállóan a heliobaktériumokban, vagy pl. az aerob anoxikus fototróf *Roseococcus thiosulfatophilus* sejtjeiben 30 C-atomos karotinoidokat is kimutattak (lásd 10.13. és 10.14. alfejezetek).

A karotinoidok, mint hidrofób tulajdonságú fénygyűjtő vegyületek a fotomembránokba ágyazottan találhatók. Sárga, vörös, barna, vagy zöld színűek, mert a kék-zöld spektrális régióban a 400-550 nm közötti fénysugarakat abszorbeálják. A természetben az anoxikus fototróf szervezetek jellegzetes bíbor, lila, zöld, barna, vagy vörös színüket karotinoid tartalmuknak köszönhetik, miután e vegyületek elfedik a bakterioklorofillok színét.

A karotinoidok szoros kapcsolatban vannak a klorofill és bakterioklorofill molekulákkal és fontos szerepük az elnyelt fényenergiának a reakciócentrumok felé történő továbbításban. Továbbá védik a fotoszintetikus apparátust fotooxidatív hatásoktól, ami túlzottan erős fény hatására jöhet létre. Ha ugyanis a fény által gerjesztett klorofill nem tud gyorsan visszajutni az alapállapotba, akkor az oxigénnel reagál és rendkívül toxikus szinglet oxigén ($^1O_2$) szabadul fel. A szinglet oxigén a fotoszintetikus apparátust oxidálva károsítja. A karotinoidok csökkentik a toxikus oxigén formák képződését a káros fénysugarak abszorpciójával és megvédik a sejteket fotooxidáció okozta károsodásoktól.



8.3/5. ábra. Egy tipikus karotinoid, a β-karotin szerkezete

Fikobilinek

A fikobilineket tartalmazó fikobiliproteinek a cianobaktériumok fő fénygyűjtő pigmentjei, de néhány algában (Rhodophyta, Cryptophyta és Picobiliphyta csoportoknál) is kimutathatók. A fikobiliproteinekben alapvetően négy fikobilin fordul elő: a kék színű fikocianobilin (PCB), a vörös színű fikoeritrobilin (PEB), a sárga színű fikourobilin (PUB) és a bíbor színű fikobiliviolin (PVB, másik rövidítése CV). A fikobilinekre jellemző, hogy négy pirrolgyűrűt tartalmaznak, de ezek nem alkotnak porfirinvázat és fématomot sem tartalmaznak. A fikobilinek különböző kombinációkban kovalens kötéssel fehérjéhez kapcsolódnak, így a fikobiliproteinek többféle típusa is ismert: az

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

allofikocianin (APC, 650-655 nm közötti abszorpciós maximummal), a fikocianin (PC, 615-640 nm közötti abszorpciós maximummal), a fikoeritrocianin (PEC, 575 nm abszorpciós maximummal) és a fikoeritrin (PE, 495-575 nm körüli abszorpciós maximummal).

Fotomembránok és kloroplasztisz

A klorofill pigmenteket és egyéb fénygyűjtő apparátus részeit fotomembránokhoz kötötten találjuk a sejtekben. A fotomembrán elhelyezkedése különbözik a prokarióta és eukarióta szervezeteknél. Fototróf eukarióták esetén a sejtekben intracellulárisan elhelyezkedő sejtorganellumok, a kloroplasztiszok (szintestek) a fotoszintézis helyszínei. A kloroplasztiszokat kettős membrán határolja, amelyen belül a teret a sztróma tölti ki, ahol a fotoszintézis sötét szakasza zajlik. A sztrómában ágyazva helyezkedik el a kloroplasztisz belső membránrendszere, amelyet tilakoidmembránok alkotnak. Ezek nagy felületűek és nagymennyiségű pigment-rendszert tartalmaznak. A hatékonyabb térkitöltés érdekében a tilakoid lapos zsákszerű képződményeket alkot a sztrómában, lapos membránkorongokra, gránumokra tagolódva oszlopokba rendeződve. A gránumtilakoidokat a sztrómatilakoidok kötik össze egymással. A gránumok felszínén a fotoszintézis fényszakasza, a lumenében pedig - többek között - a fotolízis zajlik.

A prokarióta szervezetek nem tartalmaznak kloroplasztiszokat. A baktériumokban a fényhasznosításban szerepet játszó pigmentek különböző membránszerkezetekhez kötötten találhatók. A bíbor baktériumok fotomembrán rendszerei a citoplazmamembrán dús betüremkedése által képződnek, és lap-, cső- vagy szemcsealakúak. A heliobaktériumok (pl. *Heliothrix*), néhány bíbor nem kénbaktérium (pl. *Rhodocyclus tenuis*) és egy cianobaktérium (*Gloeobacter violaceus*) esetén a citoplazmamembrán hordozza a fototróf anyagcseréhez szükséges apparátust. A zöld kénbaktériumoknál (pl. *Chromatium*) és zöld fonalas baktériumoknál (pl. *Chloroflexus*) speciális felépítésű, a citoplazmamembránhoz kapcsolódó, de nem unit membránnal határolt kloroszómák tartalmazzák a fénygyűjtő antenna komplexeket, míg cianobaktériumoknál, *Prochloron*oknál és *Prochlorococcus*oknál tilakoidmembránok szolgálnak fotoszintetikus membránként.

Reakciócentrumok és antenna pigmentek

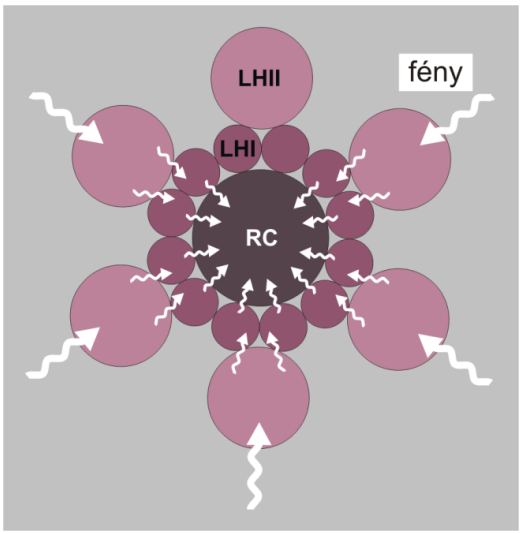
Az 50-300 molekulából álló fotokémiai rendszerek a fotomembránokban találhatók, reakciócentrumokból (RC) és azt körülvevő fénygyűjtő antenna régiókból (light harvesting complexes, LHC) állnak.

A fototrófikus reakciócentrumok (RC) membránba beágyazott pigment-fehérje-komplexek. Szerepük tulajdonképpen a fényenergia kémiai energiává alakítása, az ATP szintézis. A reakciócentrumok (teljes klorofilltartalomnak csak kis hányadát tartalmazzák) az antenna pigmentektől elkülönülten, bakterioklorofillt és karotinoidok mellett bakteriofeofitint és különböző elektronszállítókat (pl. ubikinont, vas-kén fehérjéket) tartalmaznak.

Ahhoz, hogy a klorofill molekula fotoszenzibilizált elektrontranszferben vegyen részt az szükséges, hogy közvetlen kapcsolatban legyen, mind az elektrondonor, mind az elektronakceptor molekulával. Ez a feltétel azonban a klorofillmolekulák többségénél nem teljesül, mert a fototrófikus apparátus membránrendszerében olyan molekuláris környezetben helyezkednek el, ami nem ad lehetőséget a fotokémiai reakcióban való részvételre. A fotokémiai reakció csak a reakciócentrumban megy végbe, ahol a molekuláris elrendeződés olyan, hogy a fény által hajtott elektrontranszportban részt vevő tagok között megtörténhet a fotoszenzibilizált elektrontranszfer.

A reakciócentrumok körül elhelyezkedő pigment molekulák fénygyűjtő antennákat képeznek. Az antennák több száz bakterioklorofill molekula fehérjékkel alkotott komplexe fotomembránhoz kötötten. Az antenna komplexek különböző hullámhosszú fénysugarak energiáinak összegyűjtésében játszanak szerepet. Változó mennyiségű járulékos pigmentet (pl. karotinoidok) is tartalmaznak. Az antenna komplexet alkotó klorofill molekulák fény általi gerjesztés után rezonancia energia transzferrel adják át az energiát a szomszéd molekuláknak. Az antenna pigmentek a begyűjtött fényenergiát néhány ps alatt továbbítják a reakciócentrumok bakterioklorofilljaihoz. Olyan felépítésűek is lehetnek a fénygyűjtő antenna rendszerek, hogy a kis fényintenzitású időszakokban is - ami igen gyakori a természetben - továbbítani tudják az gerjesztési energiát a reakciócentrumba (**8.3/6. ábra**).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



8.3/6. ábra. A fénygyűjtő antenna komplexek és reakciócentrumok elhelyezkedése a fotomembránban. A fényenergiát a fénygyűjtő molekulák (LH I és LH II) abszorbeálják és továbbítják a reakciócentrum (RC) felé

Bíbor kén és bíbor nemkén baktériumok fénygyűjtő antenna komplexeinek felépítése

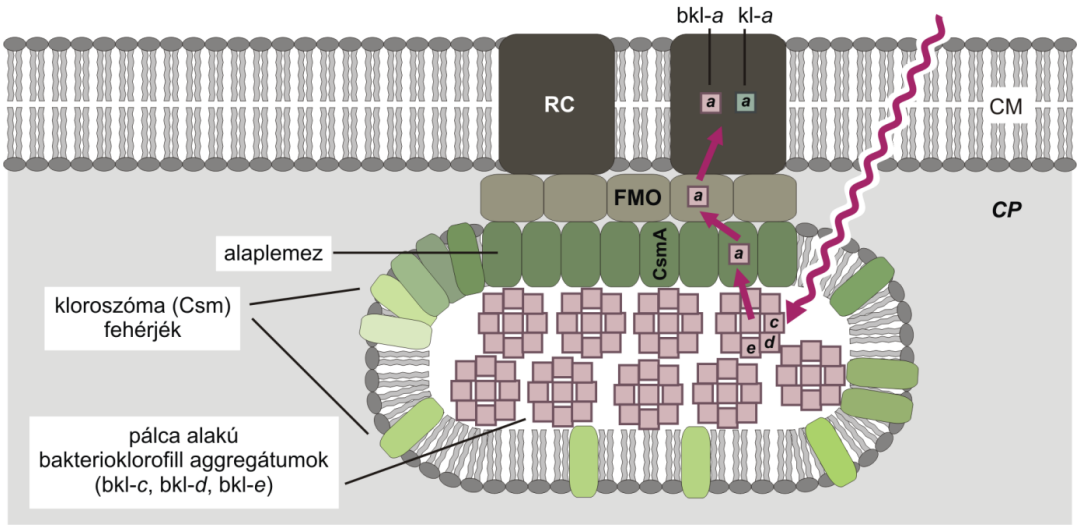
A bíbor kén (pl. *Chromatium*) és bíbor nemkén baktériumok (pl. *Rhodospirillum*) fénygyűjtő antenna komplexeik két membrán kötődésű, α- és β-polipeptid láncból, és ezekhez nem kovalens kötéssel kapcsolódó bakterioklorofill-*a*-kból és *b*-kből, illetve karotinoidokból állnak. A feltekeredett polipeptid monomerek az atomerő mikroszkópos felvételeken gyűrű alakú struktúrákként látszanak a fotomembránon: egyes fénygyűjtő rendszer (LH I, mag (core) antenna rendszer) és kettes fénygyűjtő rendszer (LH II, perifériku antenna rendszer) egységeket alkotva. Az LH I egységek veszik körbe a reakciócentrumot (RC), az LH II egységek pedig az LH I-es egységek körül helyezkednek el (**8.3/6. ábra**). A kettes fénygyűjtő rendszer (LH II) feladata a fény elnyelése, és a gerjesztett állapot átadása az egyes fénygyűjtő rendszer (LH I) és a RC alkotta komplex számára (lásd 10.12. alfejezetben). A reakciócentrumot körül vevő LH I rendszer feladata is hasonló, a fényenergia gyűjtése, illetve az LH II által átadott gerjesztett állapot továbbítása a RC bakterioklorofill dimerje fele.

A zöld kénbaktériumok kloroszómái

A zöld kénbaktériumoknál (pl. *Chromatium*oknál) és zöld nemkén baktériumoknál (pl. *Chloroflexus*oknál) a fénygyűjtő pigmentek a citoplazmamembrán belső oldalához simuló, jellegzetes felépítésű hólyagocskákban, a kloroszómákban találhatók. A kloroszómák olyan speciális antenna rendszerek, amelyek nem hasonlítanak más fototróf szervezetek antenna rendszereihez. Lényeges eltérés még a többi fototróftól, hogy a kloroszómákban a bakterioklorofillek nem kapcsolódnak fehérjékhez. Az antenna pigmentek (bakterioklorofill-*c*, *d*, vagy *e*) pálcika-szerű alakzatba rendeződve sorakoznak a kloroszóma hossztengelye mentén. Ezek a pigmentek a begyűjtött fényenergiát a citoplazmamembránba ágyazott reakciócentrumban lévő bakterioklorofill-*a*-nak továbbítják. Ez a folyamat a Fenna-Matthews-Olson (FMO) fehérje-pigment komplexeken keresztül valósul meg. Az alaplemez fehérjék pedig a kloroszóma és a citoplazmamembrán közötti kapcsolatot biztosítják (**8.3/7. ábra**).

A kloroszómákban a pigmentek elrendeződése lehetővé teszi, hogy kis fényintenzitás esetén is a baktériumok hatékonyan tudják a fényt abszorbeálni. Ezért a zöld baktériumok a többi fototróf mikrobához képest a kis fényintenzitású élőhelyekhez is képesek alkalmazkodni.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



8.3/7. ábra. A kloroszóma felépítése a *Chlorobaculum tepidum* zöld kénbaktériumnál

(CP, citoplazma; CM, citoplazmamembrán; RC, reakciócentrum; FMO, Fenna-Matthews-Olson fehérje-pigment komplex; bkl-*a*, bakterioklorofilll-*a*; kl-*a*, klorofill-*a*)

A cianobaktériumok fikobiliszómái és tilakoid membránrendszerük

A cianobaktériumok különleges fénygyűjtő komplexszekkel rendelkeznek, a tilakoidok felszínén elhelyezkedő fikobiliszómákkal. Kivételként a *Gloeobacter violaceus* fajnál viszont a fikobiliszómák a citoplazmamembránon találhatók. A tilakoidmembránok külső felszínén sorba rendezetten helyezkednek el a félgömb, vagy félkorong alakú, 20-70 nm átmérőjű fikobiliszómák, amelyek a járulékos pigmenteket tartalmazzák. A fikobiliszómák egy háromszög alakú magból és a belőle „kiágazó" rúdszerű képletből állnak. A háromszög alakú magot 10-12 nm átmérőjű és három allofikocianinból (APC) álló dupla „korong" alkotja. A magnak a tilakoidokhoz való rögzítését egy kötő (linking) fehérje végzi. A „rudak" alkotásában az allofikocianin felőli oldalon, a kék színű fikocianin (PC) molekulák, illetve a külső részen a fikoeritrin (PE), vagy fikoeritrocianin (PEC) (abban az esetben, ha az adott törzs tartalmaz fikoeritrint, vagy fikoeritrocianint), valamint az őket összekötő fehérjék vesznek részt. A multiprotein-komplexként felfogható fikobiliszómák a fent említett pigmenteken kívül még különböző karotinoidokat tartalmaznak (pl. mixoxantin, β-karotin, zeaxantin, nostoxantin, ekinenon és kaloxantin). Az antennaként funkcionáló fikobiliproteinek nagy hatásfokkal képesek begyűjteni és továbbítani a fényenergiát a PS II. fotoszintetikus reakciócentrumok számára. A fényt főként a rúdszerű képletekbe rendeződött fikoeritrinek (abszorpciós maximumuk 495-575 nm), vagy fikoeritrocianinok (575 nm) abszorbeálják és továbbítják a fikocianinoknak (615-640 nm). Utóbbiaktól pedig allofikocianinokon (650-655 nm) keresztül jut az energia a reakciócentrum felé (**8.3/12. ábra**).

A cianobaktériumok többsége nem képes az összes fikobiliproteint előállítani. A zöldes-kék színűekre jellemző az allofikocianin (APC) és fikocianin (PC) tartalom. Sok heteroci(sz)tás cianobaktérium az allofikocianin (APC) és fikocianin (PC) mellett fikoeritrocianint (PEC) tartalmaz, de ezekből a szervezetekből soha nem mutatható ki fikoeritrin (PE). Sok sötét színű bentikus faj nagy mennyiségben fikocianint (PC) és fikoeritrint (PE) hordoz. A nagy mennyiségben fikoeritrint (PE) és kis mennyiségben fikocianint (PC) szintetizáló vörös színű cianobaktériumok tipikus élőhelyei a mély tavak és tengerek. A nyílt vizű óceánokban tipikusan előforduló cianobaktériumok, mint a *Synechococcus* és *Trichodesmium* fajok viszont nagy mennyiségben tartalmaznak fikourobilinben gazdag fikoeritrint (PUB-rich PE) 495-500 nm közötti abszorpciós maximummal.

Néhány cianobaktérium képes arra, hogy fikobiliprotein összetételét a víz alatti fényviszonyok függvényében megváltoztassa, ezt kromatikus adaptációnak nevezik. A tengeri *Synechococcus* törzsek pigment összetétele ezzel szemben genetikailag rögzített, nem változik meg a fény spektrális összetételének módosulásával sem.

A klorofill-*a*-t és klorofill-*b*-t egyaránt tartalmazó *Prochloron*ok fotoszintetikus apparátusa a növényekéhez hasonló morfológiájú belső tilakoid rendszeren található. Azonban a különböző fajok pigment tartalma eltérő. A *Prochlorothrix hollandica* például a PS I fotorendszeréhez klorofill-*a* és β-karotin, a PS II fotorendszeréhez klorofill-*a*, *b* és zeaxantin kapcsolódik. A *Prochlorococcus marinus*ra viszont a divinil-klorofill-*a* és divinil-klorofill-*b* tartalom jellemző. A PS II fotorendszerrel kapcsolatban álló klorofill-*b*-t és zeaxantin-t tartalmazók

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

leginkább a 450-500 nm közötti fénysugarakat abszorbeálják, ennek köszönhető, hogy oligotróf óceánok mélyebb eufotikus rétegei jelentik a számukra kedvező környezet. A klorofill-*b* a fotoszintetikus pigmentek kisebb frakcióját képezik. A *Prochloron* fajokban a klorofill-*a*/klorofill-*b* arány 2,6 és 12 között van, és ez még nagyobb a *Prochlorothrix* fajokban (10-18). A *Prochlorothrix hollandica* sejtjei kis fényintenzitásnál a legkisebb klorofill-*a*/klorofill-*b* arányokat mutatják.

Nagyon érdekes példa a pigment tartalom variációra az *Acaryochloris marina*. Egyedülállóan a klorofill-*d* a fő fénygyűjtő pigmentje (száraz súlyának 2%-a, míg a klorofill-*a* csak 0,1%) mind a két fotorendszernél. Az *Acaryochloris marina* tartalmaz még nyomokban klorofill-*c*-szerű pigmenteket is, továbbá tipikusan cianobaktériumokra jellemző karotinoidokat (α-karotin, ami jellemző a *Prochlorococcus*okra és zeaxantin, ami megtalálható sok cianobaktériumban) és fikobiliproteineket (APC és PC).

8.3.1. Az anoxikus fototróf anyagcsere

Az anoxikus fototróf életmód jellemző a zöld kénbaktériumokra, a bíbor baktériumokra, a zöld fonalas baktériumokra, a heliobaktériumokra és olyan aerob heterotróf baktériumokra, amelyek bakterioklorofillt tartalmaznak (lásd 10.14. alfejezet). Az anoxikus fototrófoknál a fényenergia hasznosítási folyamataik lényegesen egyszerűbbek, mint a cianobaktériumoké, algáké, vagy zöld növényeké. Az anaerob körülmények között megvalósuló fototróf anyagcseréjük egy fotokémiai rendszerrel (benne a fénygyűjtő antenna (LH) és a reakciócentrum (RC) fehérje-pigment komplexek) működik. A növények, algák és cianobaktériumok lineáris, részben ciklikus elektrontranszportláncával szemben az anoxikus fototrófoké egyetlen ciklusból áll. Fototróf anyagcsere során csak ciklikus elektrontranszporttal, vagy másik megnevezéssel, ciklikus fotofoszforilációval képesek ATP-t előállítani. A fotociklusuk során fényenergia hatására a reakciócentrum elektrondonor molekulájáról az akceptorra átkerült elektron egy oxido-redukciós enzimláncolaton keresztül a kiinduló donormolekulára kerül vissza, miközben kemiozmózisos mechanizmussal proton hajtóerő jön létre és ATP termelődik.

Az anoxikus fotoszintetikus baktériumok CO_2 fixálásra képesek, ami a bíbor baktériumoknál Calvin-ciklussal, zöld kénbaktériumoknál fordított citrátkörrel, illetve a zöld fonalas baktériumoknál hidroxi-propionát úttal valósul meg.

Fényreakció a bíbor baktériumokban

A bíbor baktériumoknál a fototróf apparátus különböző morfológiát mutató, a citoplazma felé mélyen befűződő intracitoplazmatikus membránba ágyazottan helyezkedik el. Az elektronmikroszkópos ultravékony metszetes felvételeken a betüremkedett intracitoplazmatikus membránok lehetnek vezikulumokhoz hasonlóak (kromatoforáknak is hívják), vagy zsákszerű képződmények, illetve csőves, valamint csőköteges elrendezésűek.

Az egy fotocentrumos anoxikus fototróf bíbor baktériumok fotokémiai rendszere a növények és cianobaktériumok PS II fotokémiai rendszerével mutat nagymértékű hasonlóságot, kinon-típusúnak is nevezik.

A fototróf apparátus 4 membránkötődésű pigment-fehérje komplexből és ATP-szintáz rendszerből áll. Ezekből 3 (kétféle antenna komplex [LH I és LH II] és reakciócentrum) specifikusan csak a fényhasznosító folyamatban fontos, míg a negyedik, a citokróm-bc_1 komplex egyaránt szerepel a légzési és a fény által hajtott elektrontranszportlánc részeként.

A reakciócentrumokat körülvevő fénygyűjtő antenna pigmentek főleg bakterioklorofill-*a*-ból és karotinoidokból állnak, és a mikroba teljes pigment mennyiségének kb. 99,5%-át adják. A fénygyűjtő pigmentek fehérjékhez kapcsolódva membránhoz kötött képletek.

A bíbor baktériumok reakciócentruma 3 polipeptidet tartalmaz, amelyeket molekulatömegük alapján (light, middle, heavy) L, M és H betűkkel jelölnek. Ezek a fehérjék a pigmentekkel és az elektrontranszport komponenseivel együtt beágyazódva találhatók a fotomembránban. A polipeptidekhez kapcsolódó komponensek a következők: 4 bakterioklorofill-*a* molekula (bkl), további két molekula bakteriofeofitin (bfeo, a bakterioklorofill egyik alakja, melyben a magnézium-iont két hidrogén-ion helyettesíti), kinonok és karotinoid pigment. A négy bakterioklorofill-*a* molekula közül kettő dimert alkot, és mint elsődleges elektrondonor vesz részt a redox folyamatokban, a másik kettő pedig monomerként helyezkedik el az elektrontranszportláncban. Az elektrondonorként viselkedő bakterioklorofill-*a* dimert fényabszorpciós tulajdonságaik miatt P870-nek is nevezik. A reakciócentrumban az összes komponens úgy helyezkedik el, hogy egymással együttműködve nagyon gyors elektrontranszportot tesznek lehetővé.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Alapállapotban a reakciócentrumban a bakterioklorofill-*a* dimer (P870) redoxpotenciája + 0,5 V. Fénysugárzás hatására a fotociklus során a foton energiája közvetlenül, vagy sokkal gyakrabban egyik antenna pigmentről a másikra adódva eljut a reakciócentrumban lévő bakterioklorofill-*a* dimerre. Ekkor a bakterioklorofill-*a* dimer gerjesztett állapotba kerül, redoxpotenciálja lecsökken (E_0' = - 1 V) és erős elektrondonorrá alakul (P870*). Gerjesztett elektronját nálánál pozitívabb redoxpotenciálú elektronszállítónak, a bakteriofeofitinnek továbbítja. Ezután az elektron a membránban elhelyezkedő elektron- és hidrogénszállításra is képes kinonokra (elsődleges kinon akceptor Q_A; másodlagos kinon akceptor Q_B; kinon-rendszer [Q pool]) kerül. A Q_A és Q_B redox- es kötési tulajdonságai jelentősen eltérnek. Ennek oka a fehérje környezetük különbözősége. A Q_A fehérje erősen hidrofób környezetben található, normál körülmények között egy elektronnal redukálható, a RC-hoz erősen kötődik, és onnan csak nehezen választható le. A Q_A fiziológiás körülmények között egyszeresen redukálható, kétszeresen redukált formája csak extrém nagy fényintenzitás és erősen redukáló körülmények között figyelhető meg. A Q_B környezetében sok a vízmolekula, illetve protonálható aminosavak gyűrűként veszik körbe. Redukciójához két elektron szükséges (citoplazmatikus oldalról két H^+ felvétele mellett), majd az így képződött dihidro-kinol (QH_2) a RC-ről leválik, helyébe újabb (oxidált) kinon kerül a membrán kinon-rendszeréből. A redukált kinonról a 2 elektron továbbítódik a vas-kén fehérjék és citokrómok (citokróm-bc_1, -c_2) irányába, miközben átfordul a membránon és a protonokat juttat a periplazmatikus térbe. A citokróm-c_2 periplazmatikus citokróm, és elektronszállító a membránkötődésű bc_1 komplex és a terminális elektronakceptor között. A végső terminális elektronakceptor a reakciócentrum bakterioklorofill-*a* dimerje (e miatt ciklikus a folyamat, **8.3/8. ábra**), ami végül redukálódva alap állapotba kerül vissza (E_0' = + 0,5 V). A reakciócentrum ismét energia abszorpcióra képes és ismétlődhet a ciklus újra.

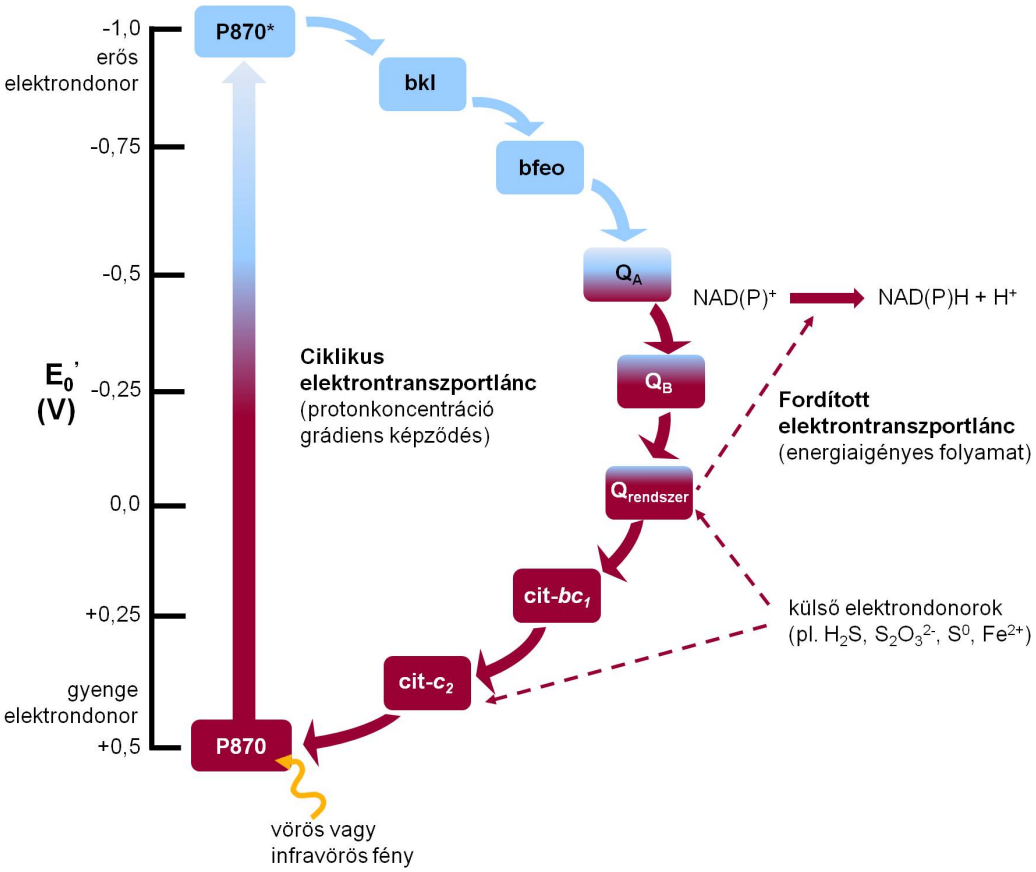
A fotociklus alatt fényhajtotta elektrontranszport által protonkoncentráció grádiens alakul ki a membránok két oldala között. A protonok visszaáramlásával ATP-szintáz segítségével energia előállítás történik. Mivel az ATP-szintáz működéséhez szükséges protonokat a fényenergia ciklikus elektrontranszport során pumpálja ki, ezért ciklikus fotofoszforilációnak nevezik a folyamatot.

A bíbor baktériumok fototróf anyagcseréje során lezajló elektrontranszfert és a protonkoncentráció grádiens előállítást a membrán két oldalán a **8.3/8.** és **8.3/9. ábrák** mutatják be.

A bíbor baktériumok CO_2 fixációs mechanizmusához az ATP mellett nagy mennyiségben redukáló képesség ($NADH_2$/$NADPH_2$) is szükséges. Ha az elektronok egy része a szintézisekhez szükséges koenzimek redukálására használódik, pótlásuk külső elektrondonorból történik. A bíbor baktériumok külső elektrondonorként leggyakrabban kén-hidrogént (H_2S) használnak, de lehet még egyes fajoknál az elemi kén (S^0), tioszulfát ($S_2O_3^{2-}$), szulfit (SO_3^{2-}), a ferro-ion (Fe^{2+}), a nitrit-ion (NO_2^-), a molekuláris hidrogén (H_2), arzenit-ion (AsO_3^{2-}) vagy éppen szerves anyagok (pl. piruvát, acetát) is (lásd. 10.12. alfejezet). Ha H_2S az elektrondonor, akkor a bíbor baktériumok többségénél jellemző, hogy az oxidáció során keletkező elemi kén (S^0) sejten belül kéngranulumok formájában felhalmozódik.

A fototróf anyagcser során a redukált koenzimek előállítása a bíbor baktériumoknál csak energia befektetéssel lehetséges. A redukált szubsztrátokat, vagyis külső elektrondonorokat a fotomembránban lévő kinonok, vagy citokróm-c_2-k fogják oxidálni a redoxpotenciálok függvényében. Azonban a kinonok redoxpotenciálja (kb. E_0' = 0 V) nem eléggé negatív ahhoz, hogy elektronokat tudjon átadni a NAD^+/$NADP^+$-nak (- 0,32 V). Ezért redukáló képesség előállítás ($NADH_2$/$NADPH_2$) energia befektetést igénylő fordított (reverz) elektrontranszportlánccal lehetséges csak (**8.3/8. és 8.3/9A-B. ábrák**).

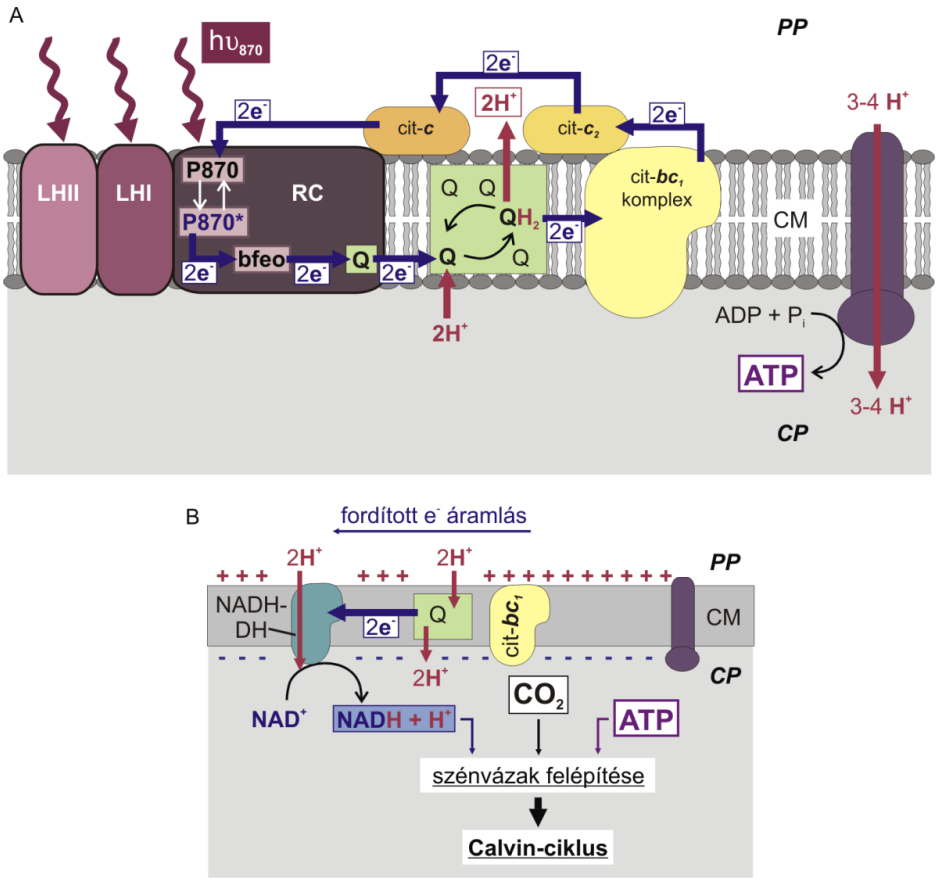
XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



8.3/8. ábra. Az elektrontranszportlánc általános sémája bíbor baktériumoknál

(P, reakciócentrum; bkl, bakterioklorofill; bfeo, bakteriofeofitin; Q_A, elsődleges kinon akceptor; Q_B, másodlagos kinon akceptor; $Q_{rendszer}$, kinon-rendszer; cit, citokróm)

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



8.3/9A-B. ábra. A fotomembrán fehérje komplexeinek elrendeződése bíbor baktériumoknál

(PP, periplazmatikus tér; CM, citoplazmamembrán; CP, citoplazma; RC, reakciócentrum; Q, kinon; LH I és LH II, fénygyűjtő komplexek; bfeo, bakteriofeofitin; cit, citokróm; NADH-DH, NADH-dehidrogenáz) *Fototróf anyagcsere mechanizmus más anoxikus fototrófoknál*

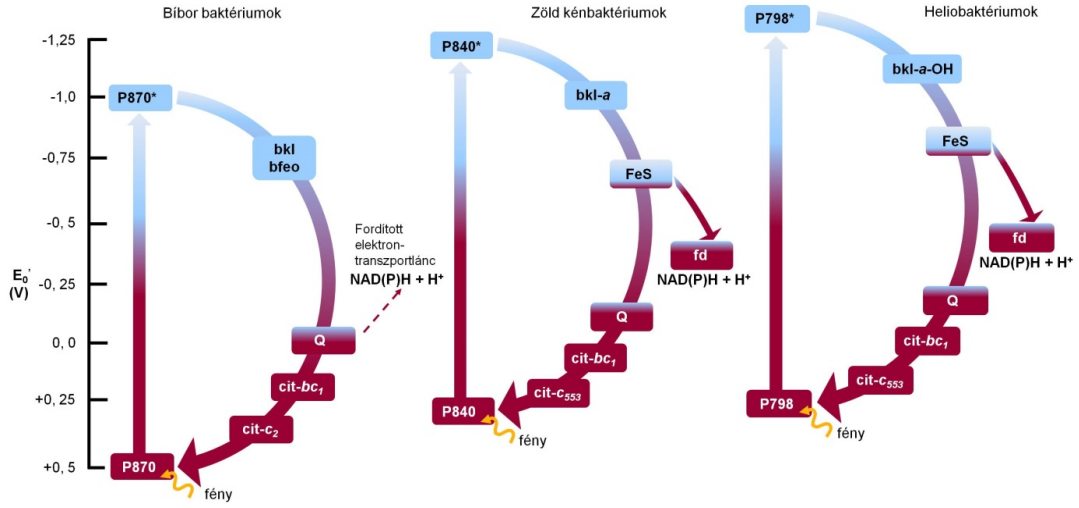
Egyéb anoxikus fototróf baktériumban hasonló membrán komponensek vesznek részt a fotofoszforilációban, mint a bíbor baktériumokban. Azonban lényeges különbségek mutatkoznak a redukáló erő előállításában és egyeseknél a reakciócentrumok felépítésében, működésében.

A zöld kénbaktériumok fotociklusa során amikor a gerjesztett P840 redoxpotenciálja erősen lecsökken [E_0'(P840/P840*) ≈ - 1200 mV], a gerjesztett elektronját nálánál pozitívabb redoxpotenciálú elektronszállítónak továbbítja. Az elektron klorofill-*a* izomer ($BChl_{663}$), menakinon 7 és három FeS centrum (F_X, F_A, F_B) irányában adódik át. Miután az F_A és F_B redoxpotenciálja kicsi (E_0'≈ - 540 mV), így az elektron átadódik direkt módon a szolubilis ferredoxinnak (E_0'≈ - 410 mV). A ferredoxin elektrondonorként is szolgál a fordított citrátkörben megvalósuló CO_2 fixációs mechanizmushoz. Továbbá a NAD^+ direkt módon redukálódhat a ferredoxin segítségével. Ezért a zöld kénbaktériumok $NADH_2$ képzéséhez nem szükséges fordított elektrontranszportlánc (**8.3/10. ábra**). A bíbor baktériumokra jellemző ubikinonok helyett a zöld kénbaktériumokban menakinonok találhatók. A nem ciklikus elektrontranszfer során az elektronok a külső elektrondonorokról (pl. S^{2-}, H_2, lásd még 10.11. alfejezet) pótlódnak, menakinonon, vagy szolubilis citokróm-c_{553}-on és a membrán periplazmatikus oldalán memránhoz kötött citokrom-c_{551}-en keresztül. A ciklikus fotofoszforiláció a zöld kénbaktériumoknál hasonló módon játszódik le, mint a Chromatiaceaenél.

A zöld nemkén baktériumok hasonló reakciócentrummal rendelkeznek, mint a bíbor baktériumok, ugyanakkor a zöld kénbaktériumokhoz is hasonlítanak abban, hogy kloroszómákat használnak fénygyűjtő antennaként. A zöld kénbaktériumok és a heliobaktériumok reakciócentruma viszont jelentősen különbözik a bíbor baktériumokétól. A zöld kénbaktériumokban és a heliobaktériumokban a reakciócentrumokban lévő bakterioklorofillok redoxpotenciálja negatívabb, mint a bíbor baktériumoké és heliobaktériumoknál eltérő szerkezetű klorofill-*a* van a reakciócentrumban, amit hidroxi-klorofill-*a*-nak neveznek. A heliobaktériumok abban is különlegesek, hogy nem tartalmaznak antenna rendszert, így a fénybegyűjtést a reakciócentrumokban található bakterioklorofillek és

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

karotinoidok végzik. Lényeges különbség még a bíbor baktériumokhoz képest, hogy heliobaktériumoknál a zöld kénbaktériumokhoz hasonlóan a fotociklus során az elsődleges elektronakceptorok nem a kinon molekulák, hanem vas-kén fehérjék. Ezek redoxpotenciálja negatívabb, mint a NAD^+/$NADP^+$-ké. Így a redukáló erő előállításához náluk sem szükséges fordított elektrontranszportlánc, hanem a FeS fehérjék ferredoxinon keresztül közvetlenül elektronokat jutatnak a $NAD(P)^+$-ra (**8.3/10. ábra**).



8.3/10. ábra. Az elektrontranszportlánc általános sémáinak összehasonlítása bíbor baktériumok, zöld kénbaktériumok és heliobaktériumok esetén

(P, reakciócentrum; bkl, bakterioklotofill; bfeo, bakteriofeofitin; bk, klorofill; Q, kinon; cit, citokróm; FeS, nem hem vas-kén fehérje; fd, ferredoxin).

8.3.2. Az oxigéntermelő fototróf anyagcsere

Lényeges különbség az anoxikus fototrófokhoz képest, hogy az oxigéntermelő fotoszintetizálóknak két fotocentrumuk van. A két fotorendszert a reakciócentrumban lévő klorofill-*a* pigmentek gerjesztési hullámhossz alapján P700-nak (I. fotorendszer), illetve P680-nak (II. fotorendszer) is nevezik. Fényenergia hasznosításuk során egyaránt keletkezik ATP és redukáló képesség és elektrondonorként vizet bontanak, miközben környeztükbe O_2-t szabadítanak fel.

A cianobaktériumok fototróf apparátusa nagyon hasonló az eukarióta fotoszintetizáló szervezetekéhez, de lényeges különbségek vannak az antenna rendszerben. A klorofill és karotinoid molekulákat tartalmazó növényekre, algákra jellemző fénygyűjtő komplex helyett a cianobaktériumok többségénél a fikobilineket tartalmazó, rúdalakú protein komplexek, az ún. fikobiliszómák szolgálnak antennaként. A sejtjeikben a fikobiliszómák összetétele (pigment tartalma), nagysága és a fotokémiai rendszerekhez való kötődése változhat a fényviszonyokhoz való alkalmazkodás során.

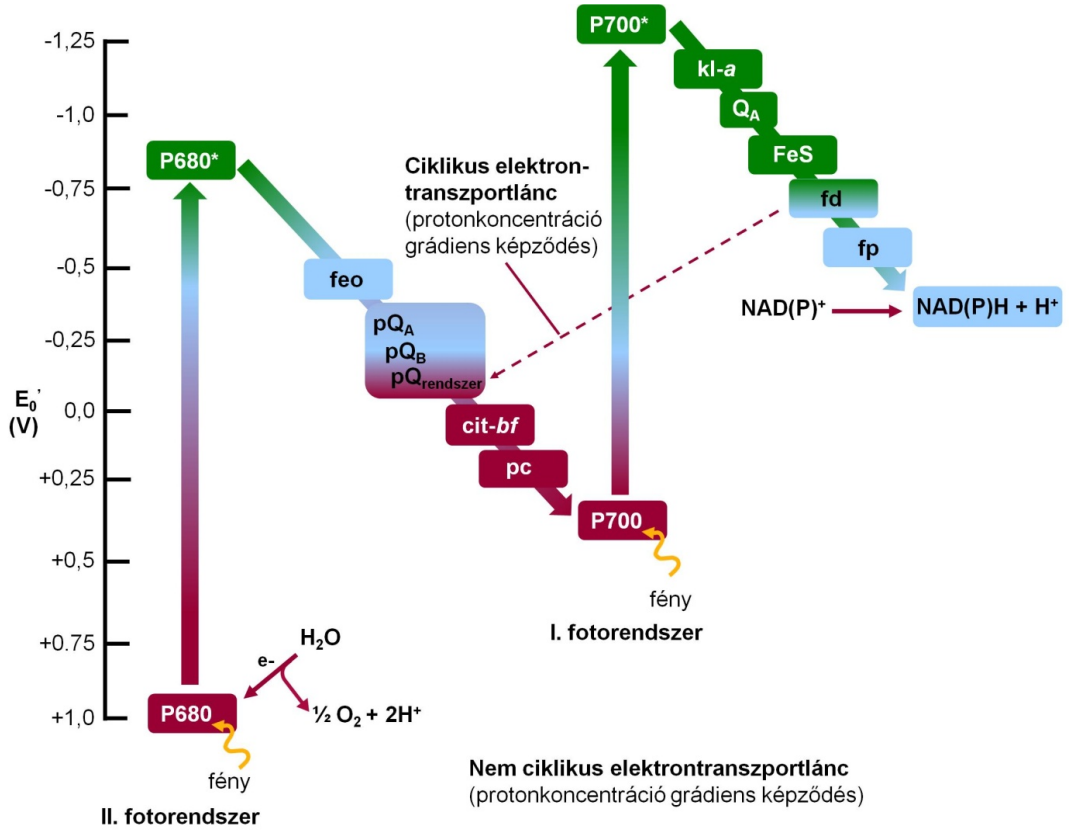
Az elmúlt évtizedekben olyan oxigéntermelő baktériumokat is felfedeztek, amelyek fikobiliszómák helyett klorofill-*a*/*b*-t tartalmazó fénygyűjtő komplexekkel rendelkeznek. A fotoszintetikus pigmentek tilakoidokban találhatók, amelyek szabadon helyezkednek el a citoplazmában, de gyakran kettesével, többedmagukkal összekapcsolódva. Ezeket a szervezeteket a *Prochloron*ok közé sorolták. Felfedezésük után elterjedt volt az a hipotézis, hogy ezek képviselik a cianobaktériumok és a kloroplasztisszal rendelkező egysejtű algák közötti evolúciós láncszemet. Kiderült azonban, hogy a *Prochloron*ok fénygyűjtő proteinjeik nem mutatnak számottevő homológiát a növényi fénygyűjtő komplexeikkel (LHC). Ehelyett a cianobaktériumokban megtalálható klorofill-*a*-t kötő proteinekkel állnak rokonságban, amik akkor szintetizálódnak, amikor a fikobiliszómák képződése vashiány miatt gátolt. Ma már úgy vélik, hogy a *Prochloron*ok a cianobaktériumok egyik nemzetségét képviselik.

A cianobaktériumokban a fotokémiai reakciók, az elektrontranszportlánc, a fotofoszforiláció és a CO_2 fixálás folyamata nagyon hasonló a növényi kloroplasztiszokban végbemenő folyamatokhoz. Az ún. endoszimbiotikus elmélet szerint az eukarióta sejtek kloroplasztisza úgy alakult ki, hogy fotoszintézisre nem képes sejtek cianobaktériumokat kebeleztek be.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Elektrontranszport az oxigéntermelő fototrófoknál

Az oxigéntermelő fototrófoknál a redoxpotenciál fototróf anyagcsere alatti változását bemutató, az elektrontranszportlánc folyamatát feltüntető ábrát a fotoszintézis Z sémájának nevezik (**8.3/11. ábra**).



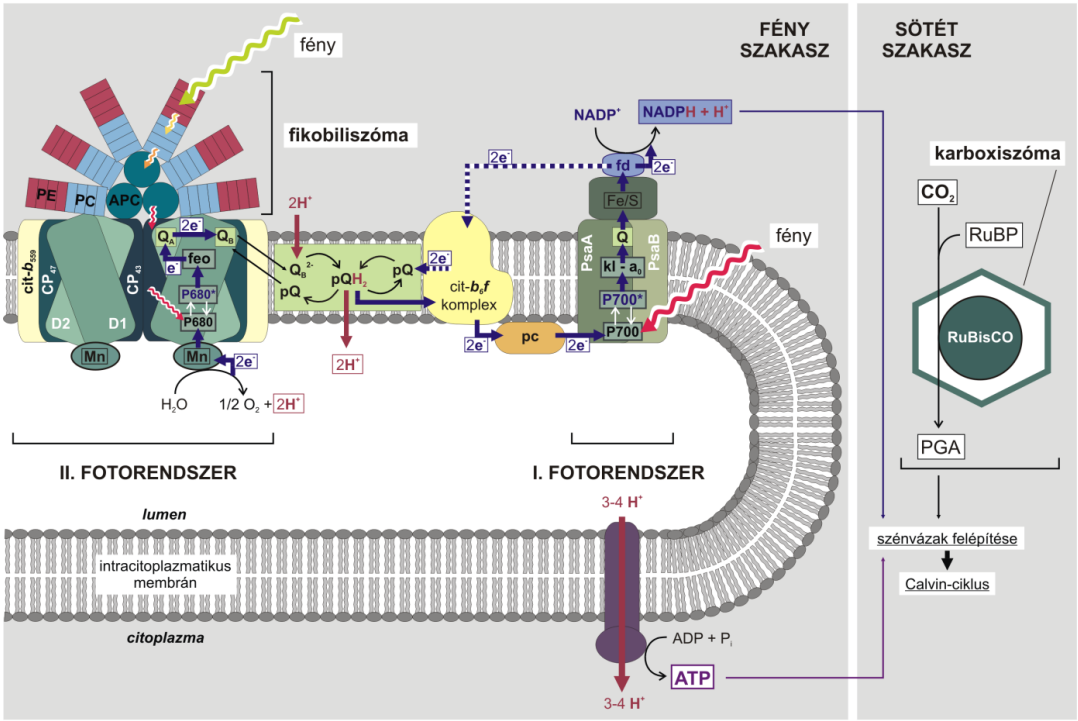
8.3/11. ábra. Az elektrontranszportlánc általános Z sémája oxigéntermelő fototróf szervezeteknél

(P, reakciócentrum; kl, klorofill; feo, feofitin; pQ_A, elsődleges plasztokinon akceptor; pQ_B, másodlagos plasztokinon akceptor; $pQ_{rendszer}$, plasztokinon-rendszer; pc, plasztocianin; cit, citokróm; FeS, nem hem vas-kén fehérje; fd, ferredoxin; fd, flavoprotein)

A P680-as klorofill-*a* molekula redoxpotenciálja a II. fotorendszerben meglehetősen pozitív, és pozitívabb, mint az O_2/H_2O rendszernek. Ez teszi lehetővé az elektrontranszportlánc első lépését, amikor is vízbontás során oxigén (O_2), elektronok és protonok szabadulnak fel. A P680-as fotocentrumban lévő klorofill-*a* molekula az antenna pigmentek által összegyűjtött energia hatására gerjesztődik és erős elektrondonorként lead elektront a ~ -0,5 V-os redoxpotenciálú feofitinnek. A P680 aztán visszatér alapállapotba és hiányzó elektronját végső soron a víz bontásából pótolja. A feofitinről az elektronok azután átadódnak a membránban redoxpotenciálnak megfelelő sorrendben elhelyezkedő elektronszállítóknak (plasztokinonok, citokrómok, réz tartalmú fehérje, melynek neve plasztocianin), miközben eljutnak az I. fotorendszer reakciócentrumába (P700). Az I. fotocentrumban a P700 klorofillja fényt nyel el és erős elektrondonorként (redoxpotenciálja lecsökken) leadott elektronja az elektronszállítókon (FeS, ferredoxin, flavoprotein) keresztül végső soron a $NAD(P)^+$-ra kerül és $NAD(P)H_2$ keletkezik.

A fikobiliszómák helyzetét és felépítését, valamint a fotoszintetikus membrán fehérje komplexeinek elrendeződése *Synechococcus* cianobaktérium esetén **8.3/12. ábra** mutatja.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



8.3/12. ábra. A fikobiliszómák helyzete és felépítése, valamint a fototróf folyamatok áttekintő ábrája *Synechococcus*ok esetében

(P, reakciócentrum; APC, allofikocianin; PC, fikocianin; PE, fikoeritrin; fd, ferredoxin; Q, kinon; feo, feofitin; Mn, oxigénfejlesztő enzimkomplex; D1 és D2, a reakciócentrum központi fehérjéi; CP_{43} és CD_{47}, klorofill-*a* kötő fehérjék; cit, citokróm; pQ, plasztokinon; pc, plasztocianin; kl, klorofill; FeS, nem hem vas-kén fehérje; RuBisCO, ribulóz-biszfoszfát-karboxiláz-oxigenáz; $P_{sa}A$ és $P_{sa}B$ klorofill kötő fehérjék; RuBP, ribulóz-1,5-biszfoszfát; PGA, glicerinsav-3-foszfát).

Az ATP szintézis oxigéntermelő fototrófoknál

A fényhajtotta elektrontranszport során közben a membránban protonok áthelyeződése miatt töltéskülönbség jön létre a membrán két oldala között (protonkoncentráció grádiens), ami az energiatermelés hajtóereje. A nem ciklusos fotofoszforiláció folyamán nemcsak ATP képződik, hanem $NAD(P)H_2$ is. Ilyenkor az I. fotorendszer pigmentjének elektronja nem kerül vissza a II. fotorendszerbe, hanem a $NAD(P)^+$-t redukálja $NAD(P)H_2$-vé. Ha viszont a mikrobának elegendő redukáló képessége van, akkor ciklikus fotofoszforiláció során az I. fotorendszer ciklusos üzemmódban való működtetésével csak ATP képződik. A I. fotorendszer gerjesztett elektronja nem a $NAD(P)^+$ redukciójára fordítódik, hanem a ferredoxinon keresztül a citokrom-*bf* komplexre kerül vissza, és onnan pedig ismét az I. fotorendszerre. Az elektron ezen körbejárásának az a végeredménye, hogy protonkoncentráció grádiens épül ki a citokróm-*bf* komplex segítségével, ami ATP szintézist eredményez. Ezeknél a szervezeteknél a ciklikus és nem ciklikus fotofoszforiláció arányainak változtatásával a $NAD(P)H_2$ és ATP termelés aránya befolyásolható.

Anoxikus fototróf anyagcsere az oxigéntermelő fototrófokban és a fototróf életmód evolúciója

Az oxigéntermelő fototróf szervezetekben normál esetben az I. és II. fotorendszer párhuzamosan működik. De olyan esetekben, amikor a II. fotorendszernek a működése gátolt, akkor csak ciklikus fotofoszforiláció zajlik a sejtekben. Tulajdonképpen ilyenkor az anoxikus fototrófokhoz hasonlóan működnek a szervezetek.

Sok cianobaktérium kén-hidrogént (H_2S) képes elektrondonorként hasznosítani anoxikus fotoszintézise során, míg sok zöldalga a molekuláris hidrogént (H_2). Amikor a H_2S szolgál elektrondonorként, az oxidációja során képződő elemi kén (S^0) hasonlóan, mint a zöld kénbaktériumoknál sejten kívül halmozódik fel kén granulumok formájában. Ezek a cianobaktériumok, mint pl. az *Oscillatoria limnetica* szulfidokban gazdag, sós tavakban fordulnak elő és anoxikus módon fotoszintetizálnak zöld és bíbor baktériumokkal együtt, miközben elemi ként állítanak elő, mint a kén-hidrogén oxidációs termékét. Tenyésztéses vizsgálatok alapján kimutatták, hogy az *Oscillatoria limnetica* II. fotorendszerének működését a H_2S erősen gátolja. Az anoxikus fotoszintézisre váltás túlélést jelent a mikrobának.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Evolúciós szempontból nézve, a ciklikus fotofoszforiláció egyaránt előfordul az anoxikus és oxigéntermelő fototrófoknál is, az egyik lehetséges bizonyíték, hogy közeli rokonságban vannak. Az oxigéntermelő *Oscillatoria limnetica* tartalmaz PS II-t és vízbontásra is képes. De bizonyos feltételek mellett csak a PS I-et működteti, mint az anoxikus fototróf szervezetek.

További evolúciós rokonságot bizonyít a fototrófok között, hogy a bíbor baktériumok és a zöld nemkén baktériumok reakciócentruma hasonló a PS II-höz, és a zöld kénbaktériumok és a heliobaktériumok reakciócentruma pedig a PS I-hez.

Sok bizonyíték szól az mellett is, hogy az anoxikus fototróf anyagcserére képes bíbor és zöld baktériumok ősei megelőzve a cianobaktériumokat lehetettek a legelső fototróf baktériumok a Földön. A cianobaktériumok később jelentek meg. Ezekben már összekapcsolódva működik a kétféle típusú korábban az anoxikusokra jellemző reakciócentrumok és náluk jelent meg legelőször, hogy képessé váltak a fotoszintézisükhöz a vizet elektrondonorként hasznosítani.

8.3.3. A halofil ősbaktériumok fényhasznosítása

A *Halobacterium salinarium* és más Archaeak doménjébe tartozó halobaktériumok sajátos módon képesek a fényenergia hasznosítására. Klorofillt, vagy bakterioklorofillt nem tartalmaznak. Nagy só koncentrációjú, tápanyagokban és oxigénben gazdag környezetekben a halobaktériumokra respiratórikus anyagcsere (aerob légzés) jellemző. A sejtmembránjaikban található légzési elektrontranszport lánc elemei által főként különböző aminosavakat és szerves savakat, ritkábban szénhidrátokat kemoorganoheterotróf módon hasznosítanak. Ha azonban a környezetben nincs elegendő megfelelő tápanyag, illetve korlátozott az oxigén mennyisége, akkor a baktériumok a szemben található rodopszin (látóbíbor) nevű molekulához nagyon hasonló fehérjéket, a bakteriorodopszinokat (bR) szintetizálva a fényenergia hasznosítására térnek át, fény hajtotta proton-pumpát működtetnek.

Aerob környezetekben a halobaktériumok színe a nagyméretű karotinoid pigment, az 50 szénatomos bakterioruberin tartalmuk következtében narancsos-vöröses árnyalatú. Oxigénhiányos környezetben színűk jellegzetesen bíborrá változik, mert membránjukban bakteriorodopszinok szintézise révén bíborvörös foltok képződnek, akár a sejt teljes felületének 50%-át is elfoglalva. A fehérje bíbor színét a hozzá kapcsolódó kromofór, a retinál (az A vitamin aldehidje) adja. A bakteriorodopszin tartalmú membrándarabokat színük alapján bíbormembránoknak is nevezik.

A bakteriorodopszin molekulák a sejtek bíbormembránjában szigorú rendben épülnek be. Röntgen- és elektrondiffrakciós vizsgálatokkal kimutatták, hogy a bakteriorodopszin molekulák szabályos kétdimenziós kristályt alkotnak a membránban, oly módon, hogy a hexagonális rácspontok körül három bakteriorodopszin helyezkedik el.

A bakteriorodopszin fehérje hét α-hélixből (A, B, C, D, E, F, G betűkkel jelölik), amelyek mindegyike átéri a membránt és körülbelül 250 aminosavból áll. Prosztetikus csoportja a retinál. A hét transzmembrán α-hélix egy belső csatornát képez és ebbe nyúlik be a retinál. Alapállapotban a retinál a G hélixen lévő 216-os számú lizin aminosav oldalláncához kapcsolódik protonált Schiff-bázison keresztül. Ez lényegében a retinál aldehidcsoportja (-COH) és a protein egy aminocsoportja ($-NH_2$) között létrejövő kötés.

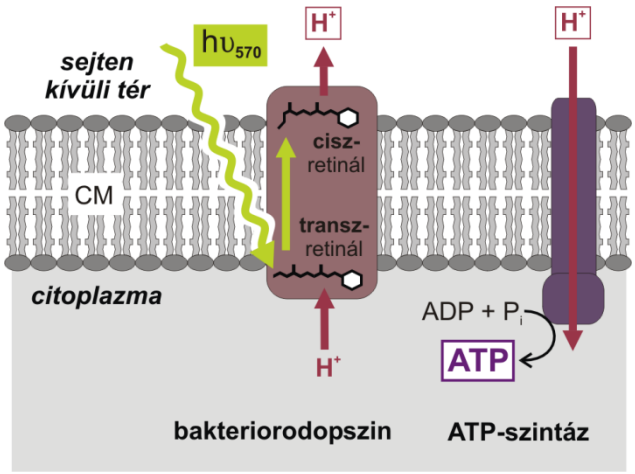
Fény hatására a bakteriorodopszinban bonyolult fotociklus zajlik. A bakteriorodopszin főként a zöld fénysugarakat képes abszorbeálni (500-600 nm-s hullámhossz körül; abszorpciós maximuma ~ 570 nm-nél). A foton abszorpcióját követően a bakteriorodopszin konformációs változásokon esik át (transz-cisz izomerizáció, **8.3/13. ábra**), amelynek során a cisz-forma protonokat juttat át a membránon keresztül az extracelluláris térbe és a ciklus végén a membrán belseje felől reprotonálódva visszatér az eredeti transz alapállapotába, készen egy újabb ciklusra. A fény hatására a bakteriorodopszinben zajló folyamatok során a protonok leadódnak a membrán külső oldalára és felvevődnek a belső oldalról miközben protonkoncentráció különbség alakul ki a membrán két oldala között, amelynek energiája aztán az ATP-termelésben hasznosul.

A halobaktériumok fényenergia átalakító folyamataikban jelentős mértékben különböznek a klorofill alapú fototrófokhoz képest. Bár a napfény energiája alakul át ezekben a szervezetekben is kémiai energiává, de a halobaktériumokban a fényenergia átalakítást bakteriorodopszinok végzik, és a gerjesztést követően elektrontranszport nélkül jön létre az ATP szintézis energetikai feltételét jelentő transzmembrán protonkoncentráció grádiens.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Az utóbbi években a tenger felszín pikoplanktonjának tenyésztéstől független metagenomikai vizsgálatai alapján kiderült, hogy a génjeik egy része bakteriorodopszinhoz nagyon hasonló fotopigmentek előállítását kódolja, amit proteorodopszinnak (pR) neveztek el. A részletesebb vizsgálatok alapján megállapították, hogy a bakteriorodopszinokhoz hasonlóan működő proteorodopszinoknak is a napfény energiájának hasznosításában van szerepük, de eltérő hullámhosszúságú fénysugarak abszorpciója révén. A proterorodopszin tartalmú baktériumok a felszíni vizekben a zöld, nagyobb mélységekben a kék hullámhosszú fénysugarak abszorpcióját teszik lehetővé. Ma már ismert, hogy a proteorodopszinokat kódoló géneket hordozó baktériumok igen nagy mennyiségben kimutathatók valamennyi tengerben és óceánban, ami azt is jelenti, hogy a földi napfényenergia hasznosításában sokkal nagyobb a rodopszinok szerepe, mint azt korábban gondolták. Proteorodopszin típusú fehérjékkel történő fényhasznosítás előnyös tulajdonság a tengeri baktériumoknál, hisz a nyílt óceánok szerves anyag koncentrációja igen kicsi, így a szigorúan kemoorganotróf életmód hátrányt jelent.

Proteorodopszin géneket hordozó baktériumokat kimutattak már brakkvízi és édesvízi környezetekből is, nem tenyészthető baktériumok környezeti DNS mintáiból (Alphaproteobacteria, Actinobacteria és Euryarchaeota genomok) és az Alpha-, Beta-, Gammaproteobacteria, Actinobacteria és a Flavobacteria csoportba tartozó tenyészthető baktériumokból egyaránt.



8.3/13. ábra. Bakteriorodopszín működésének modell rajza

Fény hatására a fotociklus során a bakteriorodopszin főként a zöld fénysugarakat (abszorpciós maximum ~ 570 nm-nél) abszorbeálva konformációs változásokon esik át (transz-cisz izomerizáció). A cisz-forma protonokat juttat át a membránon keresztül a sejten kívüli térbe és a ciklus végén a membrán belseje felől reprotonálódva visszatér az eredeti transz alapállapotába, miközben protonkoncentráció különbség alakul ki a membrán két oldala között, és lehetővé válik az ATP szintézis (CM, citoplazmamembrán).

8.3.4. A fényhasznosítás különleges esetei

Az aerob anoxikus fototróf baktériumok (aerobic anoxygenic phototrophic bacteria [AAPB]) képesek oxigén jelenlétében ATP-t előállítani kemoorganotróf anyagcseréjük mellett fényenergia anoxikus módon történő hasznosításával. A fototróf bíbor baktériumokhoz hasonlóan tartalmaznak bakterioklorofill-*a*-t és karotinoidokat, valamint egyesek citoplazmájukban belső membránrendszereket. De valójában ezek a szervezetek nem a klasszikus csak anaerob körülmények között fototróf anyagcserére képes bíbor baktériumok. Jellemző rájuk, hogy csak aerob környezetekben képesek anoxikus módon fototróf életmódra. Bakterioklorofill tartalmuk azonban jóval kisebb, mint a bíbor baktériumoké. Bár az aerob anoxikus fototróf baktériumok és a fototróf bíbor baktériumok fényhasznosító apparátusa, az elektronszállítók, a reakciócentrumuk és a fénygyűjtő rendszer (LH) I. polipeptidjeinek aminosav sorrendje hasonló, de az aerob fototrófok csak aerob körülmények között képesek fényenergia hasznosításra. Fényben és anoxikus környezetekben nem képesek növekedni és fototróf életmódhoz pigmenteket, fényhasznosító apparátust előállítani.

Autotróf életmódra képtelenek, számukra a CO_2 nem C-forrás. Respiratórikus energia előállításuk erősen függ az O_2, illetve egyes fajok (pl. *Roseobacter denitrificans*) esetén alternatív elektronakceptorok jelenlététől. Ezeknek a fotoheterotróf szervezeteknek kedvez a fényben és oxigénben gazdag vízi környezet. Számos tanulmány mutatja,

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

hogy az aerob anoxikus fototrófok tengeri planktonikus környezetekben élnek, főként parthoz közeli régiókban, de megtalálhatók a nyílt óceánok mikrobiális közösségeiben.

Nagy számban találhatók tenyészthető és nem tenyészthető Alphaproteobacteria és Betaproteobacteria osztályok tagjaiként. Valószínűleg az anoxikus bíbor nemkén baktériumok leszármazottai, de alkalmazkodtak az oxikus környezetekhez. Gyakoriak édesvízi (pl. *Sandaracinobacter*, *Erythromonas*, *Erythromicrobium*, *Roseococcus*, *Porphyrobacter*, *Acidiphilium,Roseateles* nemzetségek tagjai), tengeri környezetekben (pl. *Erythrobacter*, *Roseobacter*, *Citromicrobium*, *Rubrimonas*, *Roseovarius, Roseivivax* tagok), meromitikus tavakban, hideg- és melegvizű forrásokban (pl. *Porphyrobacter tepidarius*), savas csatornavizekben (pl. *Acidiphilium* spp.), de izolálhatók talajokból (*Craurococcus roseus* és *Paracraurococcus ruber*) és óceánok mélyén fekete füstölők környezetéből (*Citromicrobium bathyomarinum*) is (lásd 10.14 alfejezetben részletesen).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

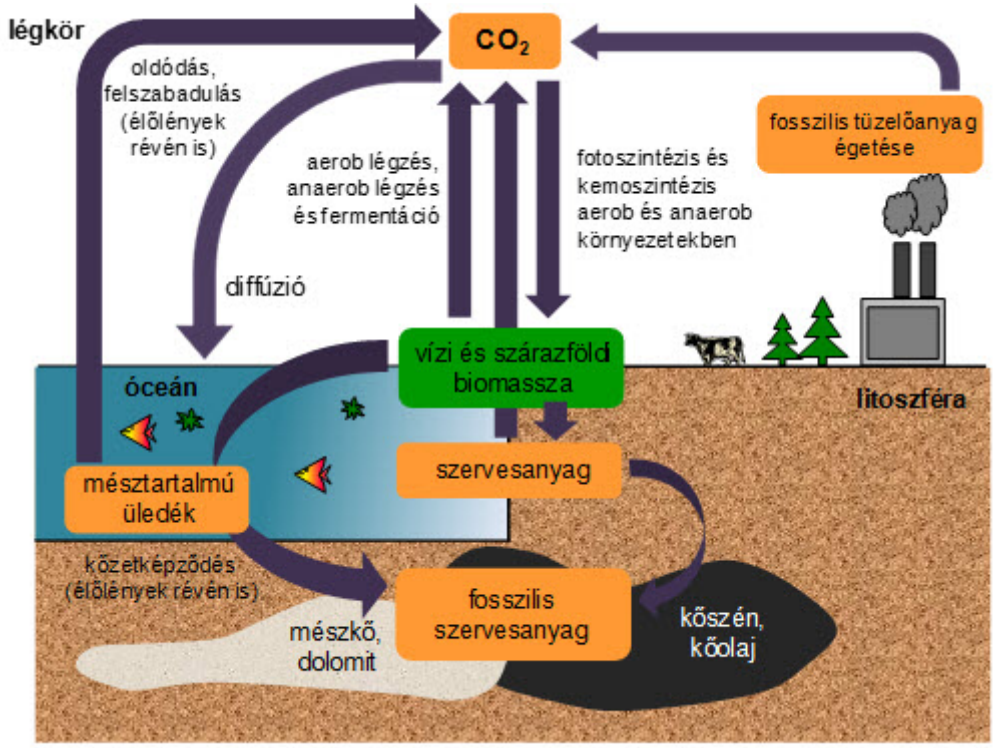
9. fejezet - Az elemek biogeokémiai körforgalma

9.1. A szén körforgalma (Tóth Erika)

9.1.1. A szén előfordulása a Földön

A szén a 12. tömegszámú, egyik leggyakoribb elem a Földön: része a légkörnek (atmoszféra), a biogén kőzeteknek (litoszféra) és az élő szervezeteknek (bioszféra) is legfontosabb alkotó eleme. A bioszféra élőanyagában a 2. leggyakoribb elemnek számít (az oxigénnel együtt). 4 vegyértékű elem, nála pozitívabb és negatívabb elektronegativitású elemekhez is kötődhet. Allotróp módosulatai a grafit (jellegzetes rétegrács, a rétegsíkokat van der Waals erők tartják össze), a gyémánt (a legkeményebb természetben előforduló, szabályos rendszerben kristályosodó ásvány és drágakő) valamint a fullerén (elemi szén mesterségesen előállított módosulata).

A szén körforgása igen összetett, számos folyamatból áll, hiszen a szén valamennyi élő szervezetben jelen van, ugyanakkor a nem élő környezetekben is jelentős mennyiségben megtalálható, pl. karbonátos kőzetekben, fosszilis tüzelő anyagokban, szén-dioxid formájában, illetve az elhalt szerves anyagban vagy a hidroszféra CO_3^{2-} és HCO_3^- ionjai formájában. A szénkörforgalom számos ponton összefügg egyéb elemek ciklusával. A szén általános biogeokémiai ciklusát a **9.1/1. ábra** mutatja be.



9.1/1. ábra. A szén általános biogeokémiai körforgalma

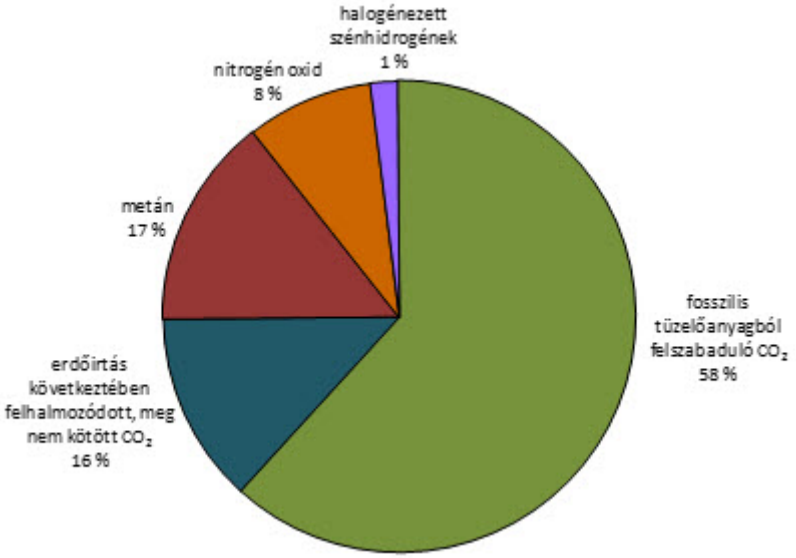
9.1.1.1. A szén és szénvegyületek előfordulása a légkörben

A szén az atmoszférában leginkább szén-dioxid formájában található meg, mellette metán és szén-monoxid fordul elő nagyobb mennyiségben, nyomokban tartalmazhat egyéb karbónium tartalmú vgyületeket (pl. terpének, izoprének stb.) is. A Föld légkörének jelenlegi szén-dioxid tartalma kisebb, mint más „közeli” bolygóké (Vénusz, Mars), mert csak a „földi rendszerek” voltak képesek a szén-dioxid megkötésére. A fosszilis tüzelőanyagok elégetésének

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

növekedése, valamint a növényi biomassza és a talaj szerves szénvegyületeinek oxidációja következtében a légkörben a szén-dioxid koncentrációja növekedő tendenciát mutat.

Az atmoszférában található szén-dioxid intenzív infravörös abszorpciót mutat.Bár a metán jóval kisebb mennyiségben fordul elő a légkörben, hővisszatartó képessége a szén-dioxidénál nagyobb, ezáltal ezen gázok a Föld hőenergia mérlegének kialakításában jelentős szerepet játszanak. A légkörben előforduló üvegházhatású gázok százalékos megoszlását a 9.1/2. ábra mutatja.



9.1/2. ábra. Kibocsátott üvegházhatású gázok %-os megoszlása a légkörben

(IPCC, 2007)

A szén-dioxid koncentrációjának légkörben való emelkedése számos antropogén tényezőre vezethető vissza: fosszilis energiahordozók elégetése, ipari és mezőgazdasági aeroszolok kibocsátása stb. Emellett nem szabad elfeledkezni az erdőtüzekhez és termőföldhasználathoz kapcsolódó emisszióról sem. Az elmúlt 50 évben az atmoszféra szén-dioxid tartalmának emelkedését legalább 20%-ban emberi tevékenység eredményezte.

Atmoszférikus metánforrások a szárazföldön és tengerekben egyaránt megtalálhatóak, első sorban biológiai folyamatok eredményeképpen (metanogén baktériumok aktivitásának eredményeként). A metán légkörbe jutásának ugyanakkor abiotikus forrásai lehetnek a metán hidrátok, földgáz kitörések, ipari kibocsátások, vulkán kitörések vagy a szénbányászat. A metán elnyelése pedig részben a sztratoszféra fotooxidációs folyamatainak, a hidroxil gyökök oxidációs hatásának részben a metanotróf baktériumok aktivitásának köszönhető. Ismertek endoszimbionta, anaerob metán oxidáló szervezetek is, amelyek részt vesznek a metán oxidálásában.

A levegőben található szén-monoxid fő forrása főleg a metán hidroxil gyökök által kiváltott oxidációja. Emellett származhat szén-monoxid pl. a biomassza égetéséből, növényi anyagok bomlásábó, stb.

9.1.1.2. A szén és szénvegyületek előfordulása a hidroszférában

A hidroszférában a szén előfordulhat oldott szerves, oldott szervetlen, kolloid szerves formában és az élővilágba épülten. A vízben oldódó szén-dioxid (szénsav) hidrolizálásának mértéke függ a környezet pH értékétől is: pH < 4 szén-dioxidként fordul elő, pH 7-10 között a HCO_3^- forma a domináns, míg erősen alkalikus pH értéken a CO_3^{2-} válik dominánssá. Az óceánok mélyén metán hidrát (lásd később) is megtalálható.

9.1.1.3. A szén és szénvegyületek előfordulása a szárazföldön

A szárazföldi szén előfordulási formáit és rezervoárjait tekintve nagyfokú változatosságot mutat. A litoszférában pl. kőzetekben (agyagpalák, metamorf kőzetek) előforduló szén mennyisége nagyságrendekkel meghaladja a többi

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

rezervoárét, ráadásul ott a tartózkodási ideje is lényegesen hosszabb. A földkéreg szén tartalmának legjelentősebb része karbonátok formájában van jelen, a kalcit és az aragonit mennyisége meghatározó.

Itt kell megemlítenünk a metánnak azt a formáját, amikor nagy nyomás és kis hőmérséklet hatására e vegyület metán-hidrát formájában csapdázódik (pl. a folyamatosan fagyott Arktikus régiók alatt). Ezen lerakódások akár a pár száz méter vastagságot is elérhetik, becslések szerint akár 700-10 000 petagram (1 petagram=10^{15} gram) metánt is tartalmazhatnak. Ezt hívják klatrátnak (latin szóból eredendően, jelentése: „ketrecbe zárt”), amikor a jégkristályok ejtik csapdába a metán molekulákat. Ilyen klatrátok gyakoriak tengerfenékbe ágyazottan (pl. Fekete-tenger), az anyagot a felette található vastag víztömeg nyomása és a hideg tartja stabilan szilárd halmazállapotban. A metán hidrátok mennyisége egyébként elég dinamikusan változhat a nyomás és hőmérséklet függvényében.

9.1.1.4. A szén és szénvegyületek előfordulása a bioszférában

A szén és vegyületeinek bioszférában betöltött szerepét külön fejezetekben tárgyaljuk (7., 8. és 9. fejezetek). Tény ugyanakkor, hogy nagy mennyiségű szén található az élőlények, elsősorban a növények biomasszájában. Ismert ugyanakkor, hogy még ennél is nagyobb mennyiségben található szén az elhalt szerves anyagokban: a humuszképződés során a szerves anyag aerob lebontása viszonylag gyors időskálán zajlik. Maga a humusz gyakran nehezen degradálható komponenseket tartalmaz. Szénülés során ugyanez a szerves anyag egy időben lassú, főleg anaerob körülményeket igénylő folyamat során alakul át (lásd később).

Az anyagtranszport az egyes rezervoárok között biotikus és abiotikus úton is történhet. A kémiai mállás folyamatok során megvalósulhat a szén és a szénvegyületek oxidációja, s így pl. szén-dioxid jut az atmoszférába, bár a folyamat globálisan lassú. A vulkánok (a Föld egész területére vonatkoztatva) ma is mintegy évi 0,003-0,006 mg/cm^2 szén-dioxidot szállítanak az atmoszférába. A széndioxid vizes közegekben a földfelszíni és víz alatti mállás egyik legfontosabb tényezője. A bioszféra autotróf szervezetei által a légkörből kivont szén-dioxid egy része később az óceánokban biogén üledékek formájában halmozódik fel (pl. mészkő, kőszén, szénhidrogének).

A Föld fő szén rezervoárjait a **9.1./1. táblázat** tartalmazza, a szén a Föld tömegének mintegy 0,034%-át teszi ki.

9.1/1. táblázat. A Föld fő szén rezervoárjai

Rezervoár	Százalékos megoszlás az összmennyiség vonatkozásában (%) *
Litoszféra (kőzetek és üledékek)	99,5
Óceánok	0,05
Metán hidrátok	0,014
Fosszilis tüzelőanyagok	0,006
Szárazföldi bioszféra	0,003
Vízi bioszféra	0,000002

* Teljes szén mennyiség kb. 76 x 10^{15} tonna

9.1.2. A fosszilizáció folyamata

Amikor a szerves anyag lebontása hiányos, lassú (pl. lápokban a savas közeg akadályozza a bomlást vagy bizonyos mélytengeri, anaerob körülmények hatására csapdázódik a szerves anyag) holt szerves anyag felhalmozódás indulhat meg és megfelelő körülmények esetén a szén a körforgalomból kivonódik, fosszilizálódik. A folyamatra, bármely végtermék is keletkezzen, jellemző, hogy a szerves anyag víztartalma csökken, a szén mennyisége feldúsul, az O_2, nitrogén és kéntartalom csökken, valamint mindig szerepet játszanak benne egyéb geokémiai folyamatok is (konjugált hő és rétegterhelés hatása).

9.1.2.1. A geokémiai szénülés folyamata

A kőszén szerves eredetű üledékes kőzet, tengerparti vagy szárazföldi, dús vegetációjú lápokban felhalmozott, reduktív környezetben eltemetett növényi maradványokból jön létre. Ilyen körülmények között a szerves anyag

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

mikrobák általi lebontása korlátozott, lassú, a betemetett növényi anyag tőzeggé alakul. A tőzegesedés folyamatában mind aerob, mind anaerob mikroorganizmusok részt vesznek. A tőzeg víztartalma még viszonylag nagy. A tőzeg kőszénné való továbbalakulásához az szükséges, hogy az adott terület lassú süllyedéssel a mélybe kerüljön, rajta különböző üledékek rakódjanak le (ezzel növelve a rétegnyomást), így a tőzeg tömörül és nagymennyiségű vízvesztésen esik át. A biokémiai szénülés folyamatában a fehérjék, a lignin, cellulóz és hemicellulóz egyaránt átalakulnak (igen lassú folyamat), mikroorganizmusok is részt vesznek benne. Ebben az állapotában a növényi maradványok még jól felismerhetőek. Ezt a geokémiai szénülés követi, amelyhez a rétegnyomás emelkedése járul, a hőt pedig a Föld belső hője szolgáltatja. A szénülés következő lépéseként a huminsavak is teljesen elbomlanak, metán felszabadulás következik be és kialakul a fekete kőszén illetve az antracit (ez kb. 100-400°C környékén). Ha a hőmérséklet és a rétegnyomás tovább emelkedik, az antracit grafittá alakul, majd a legvégső állapotban gyémánt képződik.

9.1.2.2. A kőolaj és földgáz képződése

A kőolaj és a földgáz a biopolimerek bomlástermékeiből kialakult geopolimernek (a kerogénnek) az üledékes kőzetekben történő érése során képződött terméke. A kerogén szó „olajképző” anyagot jelent - vízben nem oldódik, szerves oldószerekben oldódó részét bitumennek hívják. Csoportosításuk elemi összetételük, H:C és O:C arányuk alapján történik. A kerogénben bakteriális sejtalkotók évmilliók után is kimutathatóak, ez alapján a kőolajképződés ideje behatárolható: a Prekambrium eredetű (kb. 2 md éve) kőolajak szterán vegyületeket és pentaciklusos triterpént nem tartalmaznak (triterpén: eukarióta autotróf szervezetek domináns biomassza frakciója). A Kambriumban képződött kerogénekben (kb. 580 millió éve) megjelenik a szterán, de triterpén még nincs. Az Ordovícium (kb. 520 millió éve) korabeli kőolajban a triterpén is megjelenik, ami már a zöldalgákhoz hasonló szervezetek előfordulását valószínűsíti. A Szilur/Devon (kb. 420 millió éve) határán képződött kőolajakban a szteránvázas vegyületek és a triterpének koncentrációja nő, ami többek között mutatja, hogy ekkor történt a növényvilág áttérése víziről szárazföldire.

A kőolajgenezis előfeltétele az oxigén hiányos környezet, a szerves anyag bomlásának alacsony intenzitása valamint az egymásra halmozódó üledékrétegek nyomása. A kerogén képződése és átalakulása kőolajjá és földgázzá több szakaszban valósul meg. A diagenezisnek nevezett folyamatban, közvetlenül az üledék lerakódása után elsősorban kémiai és biokémiai folyamatok zajlanak, amelyben a mikroorganizmusoknak erőteljes szerep jut. A későbbiekben főleg hőmérsékletindukált folyamatok zajlanak, oxigén-tartalmú vegyületek képződnek (pl. szén-dioxid, víz, fulvosav, huminsav, stb). A katagenezis során a kerogén termikusan bomlik, csökken a hidrogén tartalma. Végül a nagy mélységben, nagy hőmérsékleten zajló metagenezist a maradék kerogén szerkezeti átrendeződése jellemzi. Maga a kőolaj nagyon különböző szénhidrogéneket tartalmaz: alifás (pl. normál alkánok), aliciklikus valamint aromás és poliaromás szénhidrogéneket is. A kőolaj oldhatatlan frakcióját aszfalténnak nevezik, amely kémiailag nem, vagy nehezen definiálható, egymásra rétegződő aromás gyűrűk rendszere.

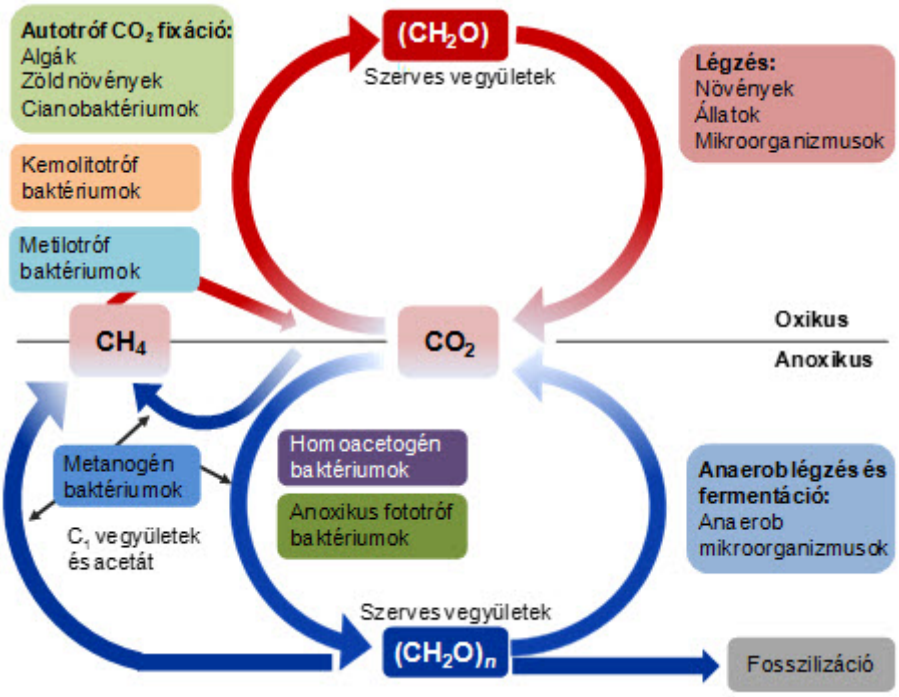
A szénhidrogének közül a metanogén baktériumok aktivitásának köszönhetően metán keletkezik.

Egy szénhidrogén mező kialakulásának ideje akár évmilliókban mérhető, a ráhalmozódó üledékréteg vastagsága elérheti a 600-700 métert. Ahhoz, hogy kőolaj tudjon felhalmozódni egy megfelelő geológiai környezet is szükséges, amely kőolajcsapdát hoz létre: nagy áteresztő képességű kőzetet (pl. homokkő, mészkő, „kovaföld”) nem áteresztő réteg határol. A csapdázott olaj alatt általában vizet, míg felette általában gázt tartalmazó réteget lehet találni.

9.1.3. A szén és szerepe a bioszférában

A szén körforgalma a termelő szervezetek szén-dioxid fixációja és szerves anyag előállítása, valamint a lebontó szervezetek szerves anyag fogyasztása és szén-dioxid kibocsátása köré szerveződik (**9.1/3. ábra**). A megtermelt biomassza kb. fele a táplálkozási láncokba jut.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



9.1/3. ábra. A szén körforgalom bioszférához kötött lépései

9.1.3.1. Szerves anyag előállítása, szén-dioxid fixáció

Évente kb. 137 x 10^9 tonna (137 Gt) légköri szén kötődik meg a foto- és kemoautotróf szervezetek tevékenysége során: aerob fotoszintetizáló cianobaktériumok, algák és növények, anaerob fotoszintetizáló baktériumok és kemolitotróf autotróf baktériumok által. A primer produkció nagy részét a fototróf szervezetek adják, a kemolitotróf szervezetek termelése globális szinten elhanyagolható. (Meg kell azonban említeni, hogy bizonyos környezetekben ezen szervezetek produkciójára teljes táplálék láncok, hálózatok alapozódhatnak). Ez az elsődleges produkció becslések szerint meghaladja a légzés és lebontás mértékét, így évente a szerves anyag egy része fosszilizálódás során kivonódhat a körforgalomból (9.1.2. fejezet). A szén-dioxid fixáció különböző, prokariótáknál ismert lehetséges útvonalait a 7.1. fejezet tartalmazza.

9.1.3.2.Szerves anyagok lebontása

Az egyszerű szerves anyagok teljes lebontási folyamatait (pl. glikolízis, pentóz-foszfát útvonal, fermentációk stb.) korábban (8.1. fejezet) már tárgyaltuk. Aerob és anaerob körülmények között is működhetnek légzési folyamatok, ehhez az organotróf szervezetek szerves anyagokat használnak elektron donorként. Aerob szervezeteknél (és eukariótákra ez jellemző, valamint nagyon sok prokarióta szervezet is képes rá) a légzés végső elektron akceptora az oxigén, amely azonos szubsztrátra vonatkoztatva mindig nagyobb energia felszabadulással jár, mint ha a végső elektron akceptor más, oxidált vegyület (anaerob légzés). Oxigén hiányában a lebontás részben anaerob légzési folyamatokban zajlik, valamint beindulhat a fermentáció, ami szintén főleg prokariótákra jellemző tulajdonság (8.1. fejezet).

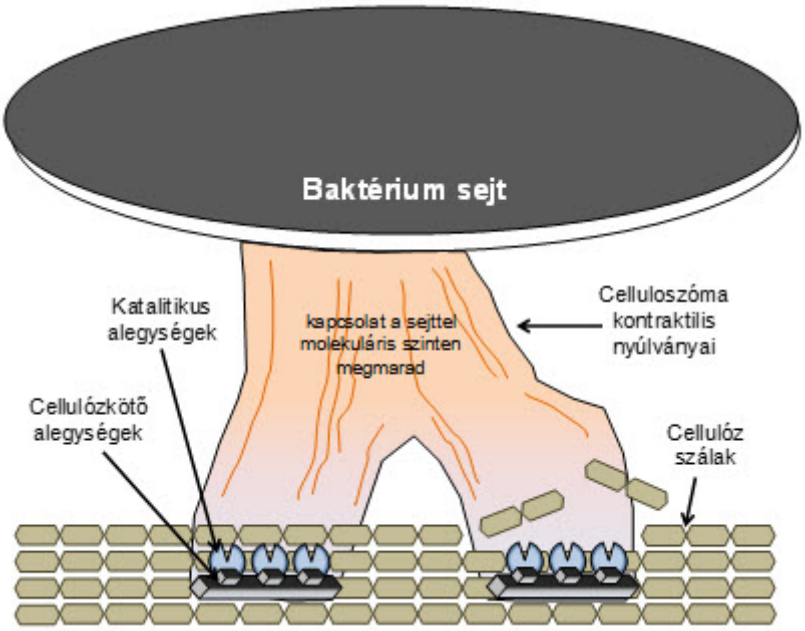
Jelen fejezetben a biopolimerek deagradációjára és ennek a szénkörfogalomban való elhelyezésére helyezzük a hangsúlyt. A szerves kötésben lévő elemek felszabadulását, szervetlen/ásványi formákká történő alakítását mineralizációnak nevezzük. A könnyen bontható szerves anyagok viszonylag gyorsan mineralizálódnak, míg a nehezen bontható szubsztrátok lassabban, gyakran egyéb (nitrogén tartalmú) anyagokkal kapcsolódva nagy molekulájú, új stabil vegyületekké, humuszanyagokká alakulnak. E folyamat leginkább talajokra, üledékekre jellemző. Minél nagyobb egy vegyület C:N aránya, annál nehezebben bontható (pl. a fehérjék és a nukleinsavak viszonylag könnyen bontható vegyületek közé tartoznak). A humusz szerves maradványokból, természetes eredetű anyagokból áll, de részlegesen inert, nehezen alakítható tovább. A valódi humusz anyagok (pl. fulvosavak, huminsavak) bonyolult szerkezetű, többnyire savas karakterű polimerek. Kialakulásuk és összetételük függ a kiindulási anyag összetételétől, a környezet hőmérsékletétől, oxigén elátottságától, pH-tól, stb. A humusz anyagoknak

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO Formatter, visit us at http://www.renderx.com/

jelentős szerepe van a talajok tápanyag- és vízgazdálkodásában, előfordulnak természetes vizekben (természetes vizek sárgás-barnás színe nagyrészt az oldott állapotú humusz anyagoknak köszönhető), szerves trágyákban, komposzt környezetekben vagy szennyvíz iszapokban.

A biopolimerek bontása aerob és anaerob körülmények között is általában extracelluláris enzimekkel történik. Míg a fehérjék, a nukleinsavak vagy akár a keményítő is viszonylag könnyen bontható vegyületek (sok heterotróf szervezet rendelkezik hidrolitikus enzimekkel), a Földön legnagyobb mennyiségben jelen lévő biopolimer, a cellulóz és lignin (növényi biomassza legnagyobb része) lebontására a legtöbb élőlény nem képes. A cellulóz összetett, β-D-glükóz egységekből álló szénhidrát, amelyben az alegységek változó térállásban kapcsolódnak hosszú lánccá. A hosszú láncmolekulákat hidrogén híd kötések is stabilizálják. A cellulóz a természetben széles körben előfordul, a ligninnel és hemicellulózzal együtt a növények vázanyagának fő felépítő anyaga (a kender kb. 80%-a cellulóz). Rendezett és amorf (rendezetlen) struktúrái ismertek.

A cellulóz természetes bontása fizikai aprítással kezdődik (pl. rovarok által), majd ezt követi a teljes degradáció, amelyet leggyakrabban mikroorganizmusok (gombák, baktériumok) végeznek. A folyamat végterméke a glükóz. A cellulóz lebontásában egy többkomponensű enzimrendszer, a celluláz rendszer vesz részt: extracellulárisan működő, általában indukálható enzimeket tartalmaz. Az egyes enzimek a lebontás más-más folyamatait katalizálják: vannak olyan enzimek, amelyek az intakt cellulóz molekulát hasítják (pl. endo-és exoglükanázok- amorf és oldható származékok bontása, cellobiohidroláz – kristályos cellulóz hasítása), mások a fragmentumok bontását végzik (pl. béta-glükozidáz). Típusaik között vannak olyanok, amelyek a cellulóz rostokhoz csak átmenetileg asszociálnak (pl. *Trichoderma* sp., *Microbispora* sp.) és olyanok, amelyek állandóan kapcsolódva vannak. A celluloszóma egy nagy molekulasúlyú multienzim komplex, amely szintén a kristályos cellulóz bontására alkalmas. A celluloszóma katalitikus egységei meghatározott mikrofibrillumokkal kötődnek a cellulóz molekula felszínére, egyidejűleg fennmarad a kapcsolat a szintetizáló baktérium sejttel is (**9.1/4. ábra**). Szinergista enzimreakciókon keresztül megtörténik a molekula extracelluláris depolimerizációja, az alegységeket (cellobióz, glükóz) pedig a sejtek felveszik. Tudni kell, hogy a cellulóz bontása általában közösségi funkció, a természetben leginkább „vegyes" mikroba-közösségek végzik, ezáltal gyorsabb is, mint laboratóriumi színtenyészetekben. Aerob cellulózbontó szervezeteket ismerünk pl. a fonalas gombák (savanyú közegekben ők a gyakoribbak), az aktinobaktériumok között szintén gyakoriak a cellulózbontó szervezetek, pl. a *Cytophaga* nemzetség tagjai között is. A *Cellulomonas* nemzetség tagjai nevüket is cellulózbontó képességükről kapták, jelentős degradáló szervezeteket találunk továbbá a *Cellvibrio*, *Nocardia*, *Streptomyces* és *Bacillus* nemzetségekben is. A legjelentősebb anaerob cellulózbontó szervezetek a sporogén, anaerob pálcikák (*Clostridium*) közül kerülnek ki, (*C. omelianskii, C. cellobioparum, C. thermocellum*).



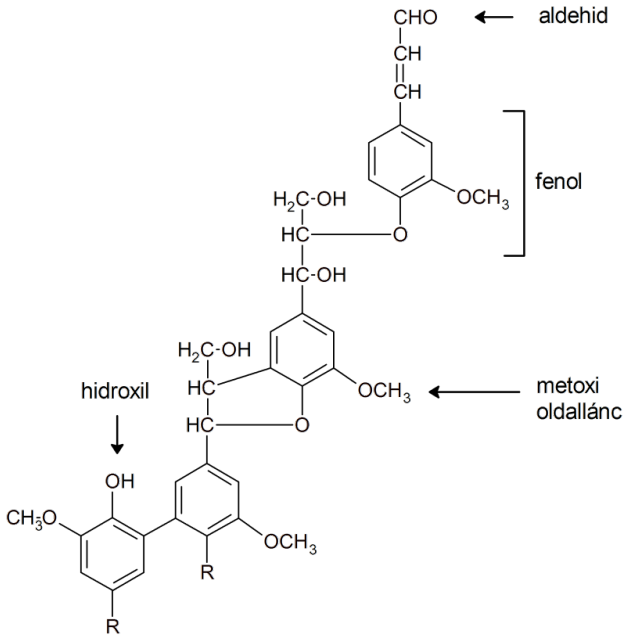
9.1/4. ábra. A celluloszóma szerkezete és működése

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A celluloszóma katalitikus egységei meghatározott mikrofibrillumokkal kötődnek a cellulóz molekula felszínére, miközben fennmarad a kapcsolat a szintetizáló baktérium sejttel is.

A hemicellulóz sokkal könnyebben degradálható, benne pentózok (pl. xilóz, arabinóz), hexózok (pl. glükóz, galaktóz) illetve különböző cukorszármazékok találhatók (pl. galakturonsav). Bontására számos gomba és baktérium is képes.

Ezzel szemben a lignin, bár a Föld második leggyakoribb szerves anyaga, mégis nehezen bontható. Alapépítő köve propanofenol (**9.1/5. ábra**) - nem specifikus enzimek szintetizálják, hanem fenolprekurzorok és reaktív szabadgyökök közvetítésével végbemenő polikondenzáció eredménye, sok „multidimenzionális" kötést tartalmaz. Bontására első sorban gombák képesek (pl. fehér korhadás), de némely baktérium is képes lehet rá. A lignin bontását többféle enzim végezheti: a lignin peroxidáz viszonylag szélesebb degradációs spektrummal jellemezhető, a mangán peroxidáz a lignin fenolgyűrűinek oxidációjában vesz részt, míg a lakkáz enzim egy réztartalmú polifenol oxidáz.



9.1/5. ábra. A lignin szerkezetének alapváza

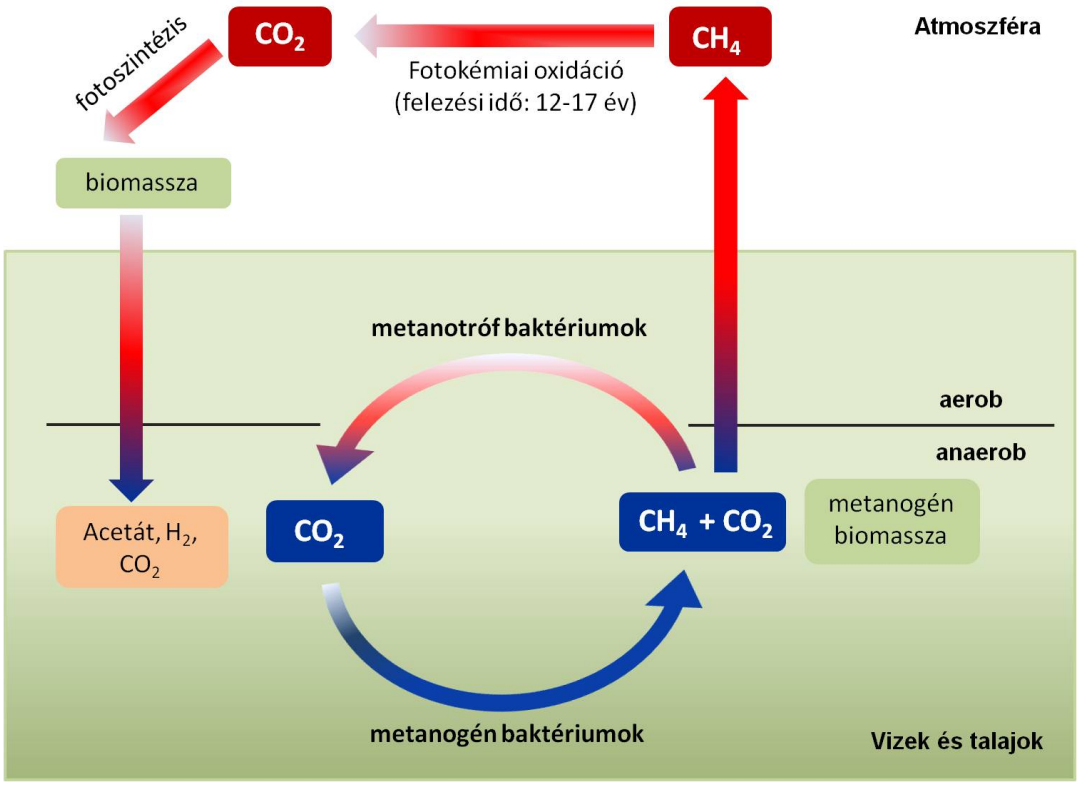
A szerves anyagok teljes lebontása mind aerob, mind anaerob körülmények között megvalósítható. A biopolimerek bontása anaerob körülmények között mindig lassabb folyamat, közösségi anyagcsere szintjén valósul meg. Ebben fontos szerepe van a különböző elsődleges és másodlagos fermentáló szervezeteknek valamint a metanogén baktériumoknak.

A szintrófia egy jellegzetes, különös példáját láthatjuk az anaerob körülmények közötti szerves anyag degradáció közösségi szintű együttműködéseiben (8.1.1.5. fejezet), itt részleteiben nem írunk róla. Megjegyzendő azonban, hogy a szintrófia során a szerves anyagok teljes lebontását anaerob körülmények között komplex mikrobiális közösségek végzik, amelyben az egyes baktériumok (különböző anyagcsere típusuk lévén) szoros egymásra utaltságban működnek.

9.1.4. A metán ciklus

A metán biológiai körforgalmában a metanogén és metanotróf baktériumok vesznek részt (**9.1/6. ábra**). A metanogén baktériumok obligát anaerob környezetben szén-dioxidból és hidrogénből, acetátból vagy egyéb más egyszerű szubsztrátból metánt állítanak elő (8.1. és 10.16. fejezetek), míg a metanotróf szervezetek aerob körülmények között a metán oxidációját valósítják meg (7.1 és 10.3. fejezetek). Ezen folyamatban a baktériumok közül a Proteobacteria törzshöz tartozó szervezetek vehetnek részt.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



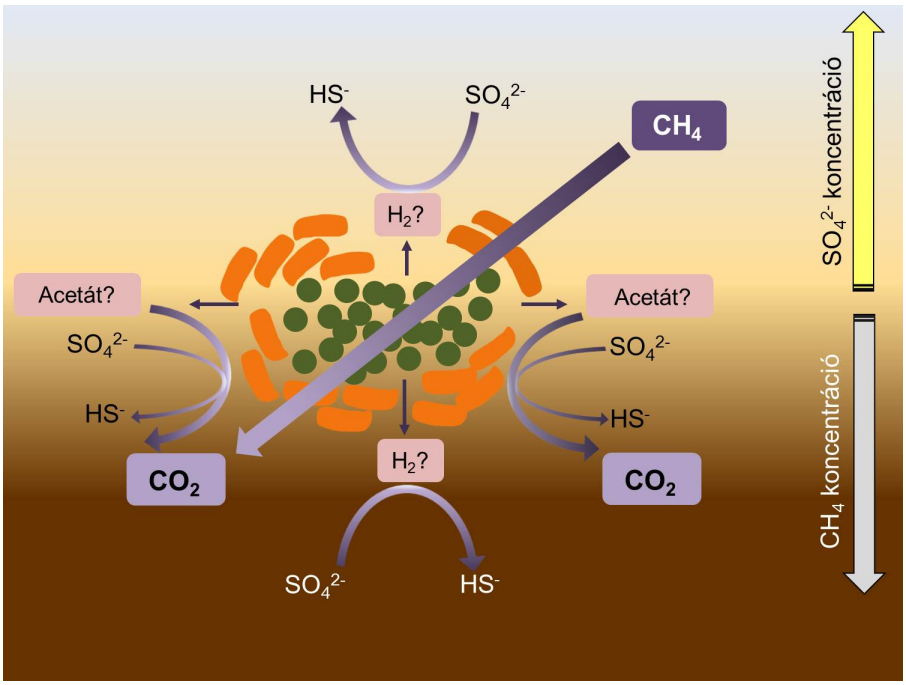
9.1/6. ábra. A metán biológiai ciklusa

Tengeri üledékekben írták le a metán anoxikus oxidációját, metánfogyasztó ősbaktériumok és szulfátredukáló baktériumok szintróf interakciója következtében (**9.1/7. ábra**). A reakciót és energetikai mérlegét a **9.1/2.** táblázat foglalja össze. A folyamat során a metánt szulfáttal, mint terminális elektron akceptorral oxidálják a baktériumok:

$$CH_4 + SO_4^{2-} \rightarrow HCO_3^- + HS^- + H_2O$$

Az anaerob metánoxidációban a metanotróf ősbaktériumok és a szulfátredukáló baktériumok, mint szoros, szintróf közösség vesz részt, az üledékben ezen szervezetek gyakran aggregátumokat képeznek. Érdekes megjegyezni, hogy a ez a metanotróf ősbaktérium valószínűleg közeli rokona a metanogén baktériumok egy csoportjának, a legújabb kutatások alátámasztani látszanak azt a feltételezést, hogy a metánoxidáció a metanogenezis egy reverz útvonalát követi.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



9.1/7. ábra. Anaerob metánoxidáció folyamata tengeri üledékekben

9.1/2. táblázat. Anaerob metánoxidáció szintróf mechanizmusa és energetikai mérlege

Reakció	Szervezet	ΔG0' (kJ)
$CH_4 + 2\ H_2O \rightarrow CO_2 + 4\ H_2$	metán fogyasztó Archaea baktérium	+ 131
$SO_4^{2-} + 4\ H_2 + H^+ \rightarrow HS^- + 4\ H_2O$	szulfátredukáló baktérium	-156
$SO_4^{2-} + CH_4 \rightarrow HCO_3^- + HS^- + H_2O$	SZINTRÓF REAKCIÓ	- 25

9.2. A nitrogén körforgalma (Borsodi Andrea)

9.2.1. A biológiai nitrogén körforgalom folyamatai

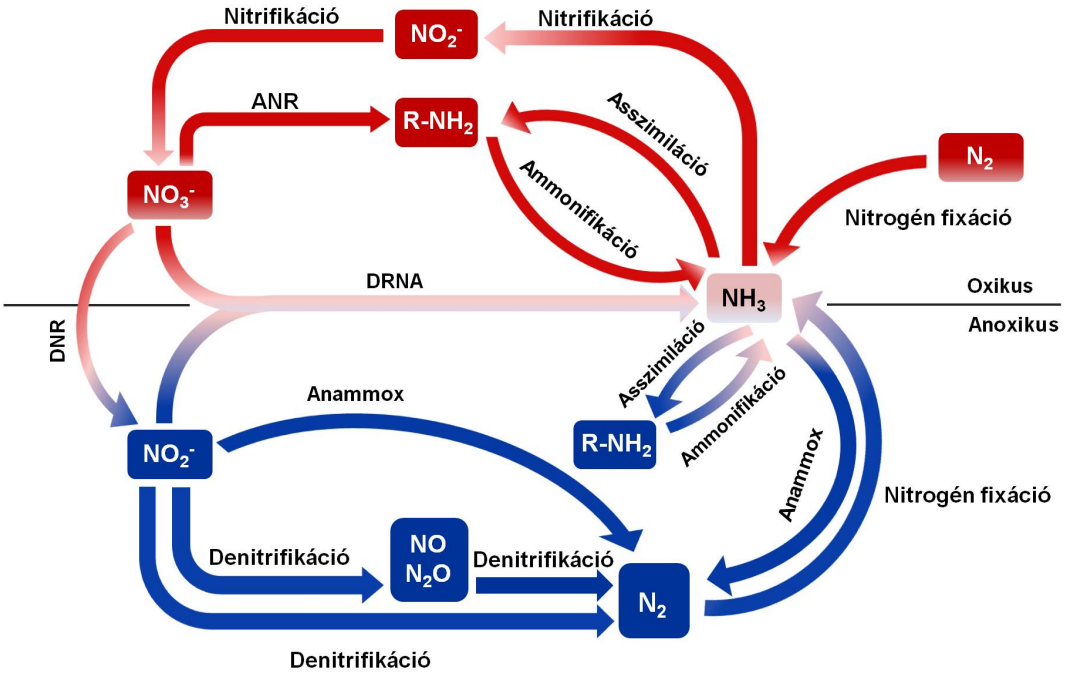
A nitrogén minden élő szervezet számára nélkülözhetetlen, ún. biogén elem. Részt vesz a nukleinsavak, a fehérjék és számos más biológiai szempontból fontos molekula (pl. a baktériumok peptidoglikánjának) felépítésében, és összességben a szervezetek szárazanyag tartalmának körülbelül 6%-át teszi ki. A biológiailag hozzáférhető nitrogénformák számos ökológiai rendszerben növekedést korlátozó mennyiségben vannak jelen, így a mikroorganizmusok nitrogén transzformációs aktivitásuk révén fontos szerepet játszanak a növények számára is hasznosítható nitrogénformák előállításában, ezáltal befolyásolják a szárazföldi és a vízi ökoszisztémákban zajló elsődleges termelést.

Az elemkörforgalomban résztvevő nitrogén legnagyobb része a légkör, a talaj és a talajvíz, továbbá a bioszféra között oszlik meg szerves és szervetlen vegyületek formájában. A szervetlen nitrogén különböző oxidációs állapotokban fordulhat elő, az ammóniában lévő legredukáltabb formától (-3) a legoxidáltabb nitrát-ionig (+5). Szerves vegyületekben a nitrogén általában a legredukáltabb állapotú amino-, amid- vagy imino csoportokban található meg.

A nitrogén körforgalom folyamatait nagymértékben befolyásolják a prokarióták és más élő szervezetek között kialakuló kölcsönhatások. A természetes ökoszisztémákban zajló nitrogénfixációban például nagy jelentősége van a növényeket potenciálisan segítő, ún. asszociatív nitrogénfixáló baktériumoknak is. Az edényes növények több mint 80%-át arbuszkuláris mikorrhiza gombák kolonizálják, melyek diazotróf baktériumokkal is kölcsönhatásban

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

állnak, és nitrátot valamint ammóniát asszimilálnak, melynek egy része végül a növénybe kerül. Az együttélés egy másik példájaként említhetjük a földigiliszták belében élő denitrifikáló baktériumokat.



9.2/1. ábra. A nitrogén biológiai körforgalma

(ANR, asszimilatórikus nitrát-redukció; DNR, disszimilatórikus nitrát-redukció; DNRA, disszimilatórikus nitrát-redukció ammóniává)

A mikrobiális konzorciumok nitrogén körforgalomban játszott szerepének megértését hosszú időn át korlátozta az a tény, hogy a rendelkezésre álló tenyésztési módszerekkel a prokarióta szervezeteknek csak töredékét (egyes becslések szerint mindössze 1%-át) lehetetett tenyésztésbe vonni. A modern molekuláris biológiai eszközök és a környezeti genomikai (metagenomikai) módszerek megváltoztatták ismereteinket a természetes élőhelyeken előforduló mikrobaközösségekről és azoknak a nitrogén körforgalomra gyakorolt hatásáról. A metagenomikai vizsgálatok számos a nitrogén körforgalom különböző folyamataiban résztvevő baktériumpopulációk által képzett anyagcsere kapcsolatra mutattak rá.

A nitrogén globális biogeokémiai körforgalma (**9.2/1. ábra**) a biológiai (vagyis élő szervezetek enzimatikus reakciói által katalizált) folyamatok mellett olyan az élő szervezetekre is ható abiotikus folyamatokat is magába foglal, mint például a nitrogén-oxidok előállítását égés során, vagy a légköri elemi nitrogénnek salétromsavas nitrogén vegyületekké történő átalakítatását villámlás vagy fotokémiai reakciók révén. Az élő szervezetek szempontjából azonban mégis a nitrogén körforgalom biológiai folyamatai a leginkább meghatározóak, melyekben a prokarióta szervezetek sokoldalú, esetenként kizárólagos szerepet töltenek be. Mindazonáltal meg kell említeni, hogy bizonyos gombák is részt vesznek a nitrogén biológiai körforgalmának egyes folyamataiban, asszimilatórikus nitrát redukcióra pedig algák és edényes növények is képesek, továbbá az ammónia asszimiláció kulcs enzime, a glutamin-szintetáz (GS) széles körben előfordul az élő szervezetekben.

A biológiai nitrogén körforgalom egyes folyamatai többnyire asszimilatórikus vagy disszimilatórikus célból végbemenő oxidációs vagy redukciós enzimreakciók sorozatából állnak (**9.2/1. ábra**). Az asszimilatórikus folyamatok során olyan molekuláknak a szintézise megy végbe, melyek a sejtek anyagaivá alakulnak. A nitrogén körforgalom asszimilatórikus folyamatai közé sorolható a biológiai nitrogén fixáció, az ammónia asszimiláció és az asszimilatórikus nitrát redukció. Az ammónia az egyetlen olyan szervetlen vegyület, amelyik közvetlenül képes beépülni az élő szervezetek szénvázába, ezért a mikroorganizmusok növekedésekor az ammónia a leginkább előnyben részesített nitrogénforrás. Az ammónia asszimiláció során elsőként létrejövő szerves vegyület, a glutamin az elsődleges nitrogén donor a sejtben szintetizálódó további nitrogén vegyületek számára. A prokarióta sejtek az elemi nitrogént vagy a nitrátot is felhasználhatják nitrogénforrásként, ezeket azonban a szénvázba történő beépítés előtt ammóniává kell redukálni. Bár az elemi nitrogén a légkör összetételének 78%-át képezi, mégis csak néhány

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

prokarióta szervezet képes ezt a rendkívül stabil gázt nitrogénforrásként hasznosítani. A biológiai nitrogén fixációra képes szabadon élő és szimbionta szervezetek a nitrogén molekulában lévő hármas kötés energiaigényes reduktív hasítása során ammóniát ($N_2 \rightarrow NH_3$) hoznak létre. (A folyamat részletes leírása és a résztvevő mikroorganizmusok bemutatása a 7.1.3. fejezetben található.)

Az egyes ősbaktériumokra, baktériumokra, gombákra, algákra és növényekre jellemző asszimilatórikus nitrát redukció két egymást követő reakcióból áll, melynek során először az asszimilatórikus nitrát reduktáz enzim segítségével a nitrát nitritté, majd ezután az asszimilatórikus nitrit reduktáz enzim közreműködésével a nitrit ammóniává redukálódik.

A hagyományosan ammonifikációnak nevezett folyamatban, szaprotróf baktériumok és gombák enzimatikus reakciói során a szerves anyagok mineralizációja számos környezetben ammónia ($R\text{-}NH_2 \rightarrow NH_3$) képződését eredményezi. Itt kell megjegyezni, hogy az ammonifikáció kifejezést a nitrogén körforgalom egy másik folyamatára, mégpedig a nitrátnak ammóniává történő disszimilatórikus redukciójára ($NO_3^- \rightarrow NO_2^- \rightarrow NH_3$) is szokták használni.

Számos prokarióta szervezet képes szervetlen nitrogén vegyületek felhasználásával végbemenő légzésre vagy disszimilatórikus folyamatokra. Ilyen például a nitrát légzés, a denitrifikáció, az anaerob ammónia oxidáció és a nitrifikáció. Bár a légzési (respiratórikus) és a disszimilatórikus folyamatokat gyakran szinonímokként tartják számon, mégis szigorú értelemben véve a kettő nem feltétlenül azonos. Egy disszimilatórikus folyamat a redox egyensúly fenntartását vagy detoxifikációs célokat is szolgálhat, és ilyenkor nem kapcsolódik közvetlenül protonmozgató erő létrehozásához, míg a légzési redox folyamatok során minden esetben elektrontranszporthoz kötött protonmozgató erő kialakítása és ehhez kapcsolódó ATP szintézis történik.

A denitrifikációnak nevezett légzési folyamat megfelelő reduktáz enzimek által katalizált, egymást követő lépések során a nitrátnak (nitriten, nitrogén-monoxidon és dinitrogén-oxidon keresztül) elemi nitrogénné ($NO_3^- \rightarrow NO_2^- \rightarrow NO \rightarrow N_2O \rightarrow N_2$) történő bakteriális redukcióját jelenti (**9.2/1. ábra**). A legtöbb denitrifikáló baktérium fakultatív anaerob szervezet, amelyik anoxikus környezetben az oxigén helyett használja a nitrátot végső elektronakceptorként az elektrokémiai gradiens létrehozásához, de léteznek aerob denitrifikálók is. (A folyamat részletes leírása és a résztvevő mikroorganizmusok bemutatása a 8.1. fejezetben található.) A denitrifikáció folyamatának előnyös és hátrányos következményei is lehetnek. A biológiai szennyvíztisztításban a szennyvizek nitrogénmentesítése során a denitrifikáció a nitrifikációt követő lépés, amikor a nitrifikáció során keletkezett nitrát anoxikus körülmények között a légkörbe távozó gáz halmazállapotú nitrogénformákká, elsősorban elemi nitrogénné alakul. A szennyvíztisztítást követően a denitrifikáció eredményeképpen az élővizekbe vezetett tisztított szennyvíz nitrogén terhelése jelentősen csökken, ami kedvező hatású. A denitrifikáció során a nitrogén mellett ugyanakkor NO és/vagy N_2O is keletkezhet végtermékként.

Nitrifikáció alatt az ammóniának nitritté ($NH_4^+ \rightarrow NH_2OH \rightarrow NO_2^-$), majd ezt követően a nitritnek nitráttá ($NO_2^- \rightarrow NO_3^-$) történő mikrobiális oxidációját értjük (**9.2/1. ábra**). Az első folyamatban az ammónia-oxidáló, míg a másodikban a nitrit-oxidáló aerob kemolitotróf baktériumok vesznek részt, melyek az oxidáció során felszabaduló energiát felépítő folyamataikban (pl. a szén-dioxid fixáció során) hasznosítják. (A folyamat részletes leírása és a résztvevő mikroorganizmusok bemutatása a 8.2.4. fejezetben található.)

A nitrifikációs folyamatok kiinduló vegyülete az ammónia természetes környezetekben (pl. talajokban, tavakban, folyókban) általában vagy az ugyanott végbemenő ammonifikációs folyamatokból származik, vagy például a szomszédos anoxikus környezetből diffúzióval kerül oda. A nitrifikáció végtermékeként keletkező nitrát, a növények legfontosabb nitrogénforrása, gyorsan megjelenik különösen neutrálishoz közeli pH értékű a mezőgazdasági talajokban.

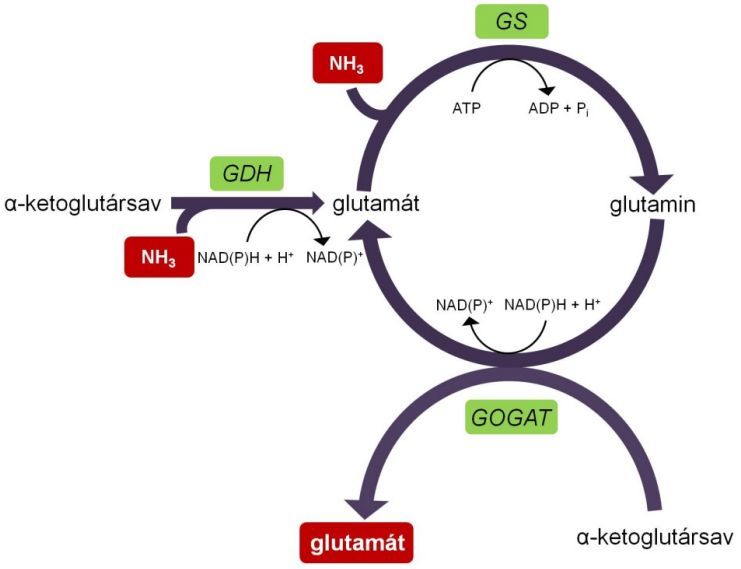
Az anammox (anaerob ammónia oxidáció) egyes a Planctomycetes törzsbe tartozó baktériumok által megvalósított és elemi nitrogén képződését eredményező anyagcsere utat jelent, melyben az ammónia oxidációja a nitrit redukciójával ($NH_4^+ + NO_2^- \rightarrow N_2$) kapcsolódik össze (**9.2/1. ábra**). (A folyamat részletes leírása és a résztvevő mikroorganizmusok bemutatása a 8.2.5. fejezetben található.)

9.2.2.1. Ammónia asszimiláció

Az ammónia asszimiláció az ammóniának a sejtbe történő felvételét és a szénvázba való beépítését foglalja magába. Alkalikus környezetben az ammónia diffúzióval is bejuthat a sejtekbe a sejtmembránon keresztül, de rendszerint az ammónia felvételét segítő transzporterek (Amt) is megtalálhatók mind a prokarióta, mind az eukarióta sejtekben.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A 10-12 α-hélixből álló, transzmembrán helyzetű Amt biztosítja a protonmozgató erőn alapuló aktív uniport ammónia felvételt sejtekbe. A cianobaktériumok kivételével a legtöbb prokarióta genomban az ammónia transzportért felelős *amt* gének a PII proteint kódoló *glnK* génhez kapcsolódnak. *Escherichia coli*ban az *amtB* és a *glnK* gének termékei egymással kölcsönhatásban szabályozzák az ammónia transzportját válaszul a nitrogén hozzáférhetőségére.



9.2/2. ábra. Az ammónia asszimiláció folyamata

(GDH, glutamát-dehidrogenáz; GS, glutamin-szintetáz; GOGAT, glutamin:2-oxoglutarát-aminotranszferáz)

A sejten belül az ammónia a szénvázba főként a glutamin-szintetáz (GS), glutamát-szintáz (glutamin:2-oxoglutarát-aminotranszferáz, GOGAT) enzimek által katalizált egymást követő lépések során épül be (**9.2/2. ábra**). Az általánosan előforduló GS enzim kétértékű kationok (Mg^{2+} vagy Mn^{2+}) jelenlétében az ammóniának glutaminsavba történő beépülését katalizálja ATP segítségével glutamin képződése során (**9.2/1. egyenlet**). A prokariótákban, beleértve az ősbaktériumokat is, háromféle GS enzim (GSI, GSII és GSIII) fordul elő.

$$NH_3 + \text{L-glutaminsav} + ATP \rightarrow \text{L-glutamin} + ADP + P_i \quad (9.2/1)$$

A GOGAT enzim a glutaminban lévő amino csoport reduktív transzferét katalizálja α-ketoglutársavra 2 molekula glutaminsav képződése közben (**9.2/2. egyenlet**). Az elektrondonortól függően háromféle GOGAT található a prokariótákban: NADPH-GOGAT a heterotróf baktériumokban, míg ferredoxin- és NADH-GOGAT a cianobaktériumokban.

$$\text{L-glutamin} + \alpha\text{-ketoglutársav} + NADPH + H^+ \rightarrow \text{2-glutaminsav} + NADP^+ \quad (9.2/2)$$

A GS-GOGAT reakcióút összességében egy molekula ATP és egy molekula NADPH + H^+ felhasználásával egy molekula glutaminsav képződését eredményezi egy molekula ammóniának egy molekula α-ketoglutársavba való beépülése során. Alternatív lehetőségeként az ammónia közvetlenül is beépülhet az α-ketoglutársavba ATP felhasználása nélkül a glutamát-dehidrogenáz (GDH) enzim segítségével (**9.2/3. egyenlet**).

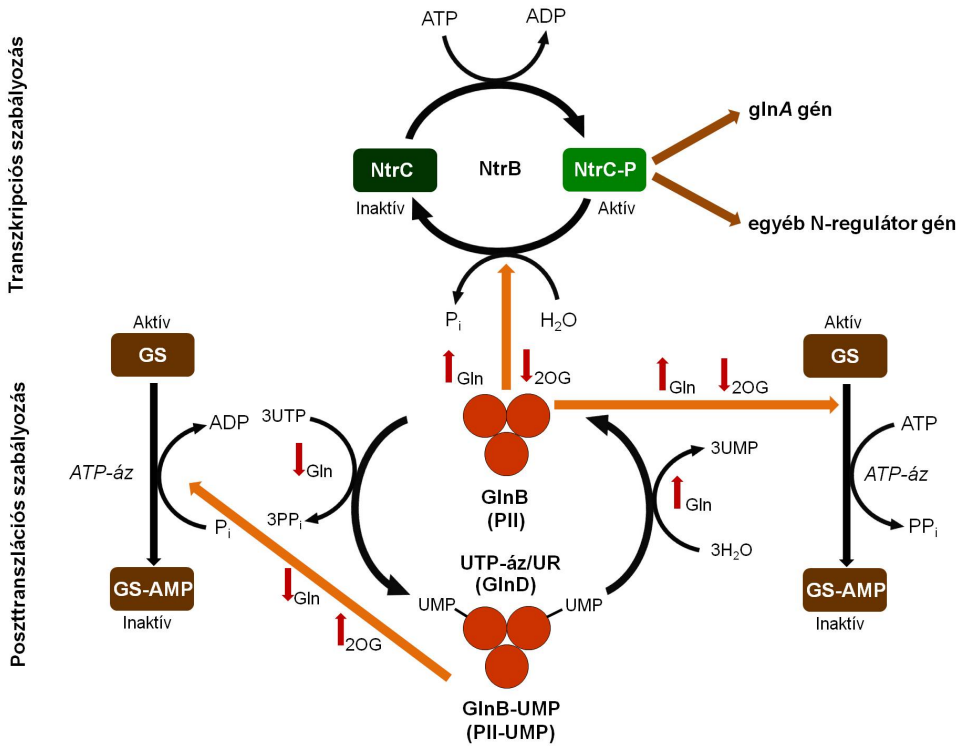
$$NH_3 + \alpha\text{-ketoglutársav} + NADPH + H^+ \rightarrow \text{L-glutaminsav} + NADP^+ \quad (9.2/3)$$

Bár ez a folyamat energetikailag kedvezőbb, mint a GS-GOGAT reakcióút, mégis kevésbé jelentős, mivel kis ammónia koncentráció esetén kevésbé hatékony. Ha a GS-GOGAT útvonal vagy az alternatív GDH reakció során végbemegy a glutaminsav szintézise, akkor abból transzaminálással már más N tartalmú vegyületek is kialakulhatnak.

A GS-GOGAT ammónia asszimiláció elsősorban a GS enzimen keresztül mind transzkripciós, mind pedig transzlációs szinten szigorúan szabályozott folyamat (**9.2/3. ábra**). Bár a szabályozási mechanizmusokat illetően szervezetekként vannak eltérések, általában a bőséges nitrogén ellátottság a GS aktivitás és a *glnA* gén

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

transzkripciójának negatív szabályozását vonja maga után, míg nitrogén éhezés hatására megnő a GS aktivitás és fokozódik a *glnA* gén átíródása.



9.2/3. ábra. Az ammónia asszimiláció folyamatának szabályozása

A 2-oxoglutarát szenzor fehérje GlnB (PII protein) szabályozza a GS alegységek adenilációs állapotát (poszttranszlációs szabályozás), és az NtrB/NtrC kétkomponensű rendszer aktivitását (transzkripciós szabályozás). A nitrogén hiány (magas 2-oxoglutarát és alacsony glutamin szint) a PII uridilációjához és a GS deadenilációjához (aktiváció), míg a nitrogén bőség (alacsony 2-oxoglutarát és magas glutamin szint) a PII deuridinálódásához vezet, ami a GS adenilációját (inaktiváció) és az NtrC-nek az NtrB általi defoszforilálását, ezáltal a gln*A* gének átíródásának csökkenését eredményezi. (Gln, glutamin; OG, oxoglutarát; GS, glutamin-szintetáz; Ntr, kétkomponensű nitrogén rendszer)

A GSI aktivitásának szabályozása enterobaktériumokban akkumulatív allosztérikus gátlás és az enzim monomereknek három fehérje (AT-áz, GlnB és UT-áz/UR) és két effektor (α-ketoglutársav és glutamin) közreműködésével végbemenő kovalens módosítása által történik (**9.2/3. ábra**). Nitrogén bőség esetén a GS egy bifunkcionális adenil-transzferáz (AT-áz) segítségével adenilálódik és aktivitása lecsökken, míg a baktériumsejtek nitrogén éhezésekor (nagy α-ketoglutársav és kis glutamin szint mellett) a GS deadenilálódik, és újra aktív lesz. A GS adeniláltsági szintjét az α-ketoglutársav jelenlétének érzékelésére is szolgáló PII protein (GlnB) határozza meg, amelyik az ugyancsak bifunkcionális uridin-transzferáz (UT-áz/UR) enzim katalízisének eredményeképpen uridinálódott és deuridinálódott állapotban fordul elő. Az UT-áz/UR enzim érzékeli a nitrogén bőséget jelző glutamin szint emelkedését. Nagy glutamin szint esetén a GlnB deuridinálódik, ami a GS adenilálódását (inaktiválását) serkenti. Az uridinálódott GlnB a GS deadenilálódását (aktiválódását) vonja maga után. A *gln* gén átíródása a kétkomponensű Ntr (nitrogén rendszer) ellenőrzése alatt áll. A sejt alacsony nitrogén ellátottsága esetén (nagy α-ketoglutársav és kis glutamin szint mellett) az NtrB (szenzor protein) foszforilálja az NtrC regulátor fehérjét, ami a *gln* és más nitrogén által szabályozott gének átírását eredményezi. A sejt bőséges nitrogén ellátottsága (kis α-ketoglutársav és nagy glutamin szint) a deuridinálódott GlnB az NtrC proteinnek NtrB általi defoszforilálását (inaktiválódását), ezáltal a *gln* és más nitrogén által szabályozott gének transzkripciójának gátlását idézi elő.

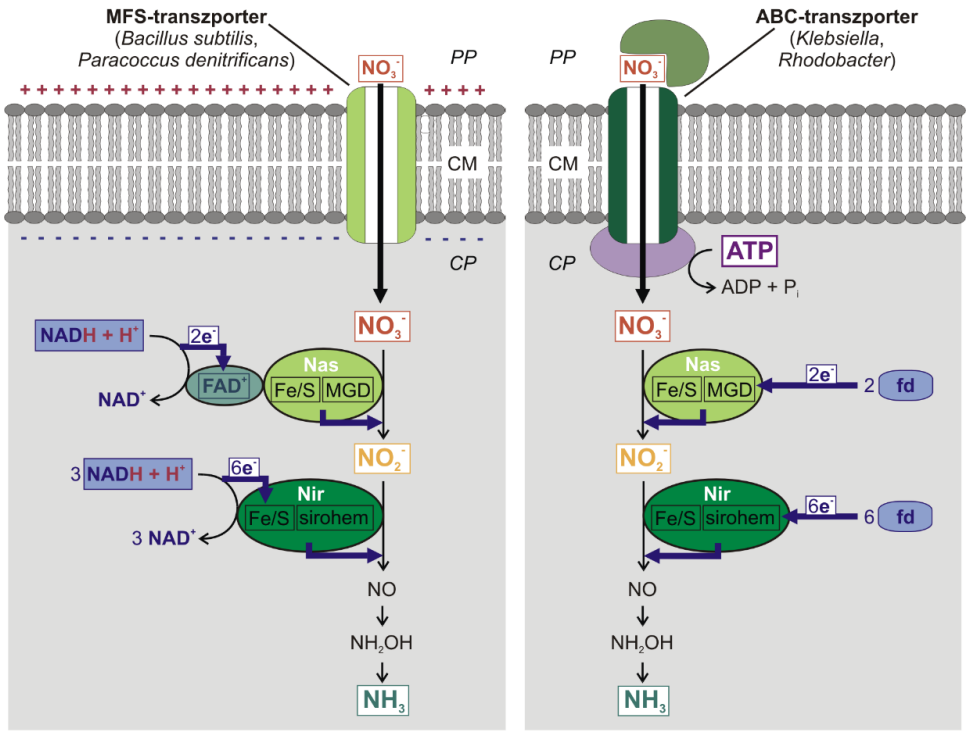
9.2.2.2. Nitrát asszimiláció

A nitrát asszimiláció a nitrogén biológiai körforgalmának az egyik fő folyamata, hiszen évente több mint 2 x 10^{13} kg nitrogén mobilizálódik ily módon. A nitrátot nitrogén forrásként a baktériumok, az ősbaktériumok, a gombák, az

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

algák és a magasabbrendű növények is képesek hasznosítani. A prokarióták körében a nitrát asszimilációjára képes szervezetek között heterotrófok (pl. a *Klebsiella,* a *Bacillus,* az *Azotobacter*), anoxikus fototrófok (pl. a *Rhodobacter*) és oxigéntermelő fotoszintetizálók (cianobaktériumok) is előfordulnak.

A nitrát asszimiláció első lépéseként a nitrát specifikus transzporterek révén a sejtbe kerül, majd ezt követően asszimilatórikus nitrát- és nitrit-reduktáz enzimek segítségével nitriten keresztül ammóniává redukálódik (**9.2/4. ábra**).



9.2/4. ábra. A nitrát asszimiláció folyamata

(PP, periplazma; CM, citoplazmamembrán; CP, citoplazma; MGD, Mo-*bis*-molibdopterin guanin dinukleotid; fd, ferredoxin; Nas, asszimilatórikus nitrát-reduktáz; Nir, asszimilatórikus nitrit-reduktáz)

A keletkezett ammónia a GS-GOGAT úton keresztül épül be a szervezet szénvázába. A nitrát asszimiláció folyamatát a nitrát jelenléte általában különféle szabályozó mechanizmusok révén serkenti, míg az ammónia gátolja.

A nitrátnak a sejtbe való felvétele pl. *Klebsiella, Rhodobacter* fajoknál rendszerint egy ATP-függő ABC transzporter, míg pl. a *Bacillus subtilis*, vagy a *Paracoccus denitrificans* esetében egy membrán protonmozgató erőn alapuló MFS-nek (Major Facilitator Superfamily) nevezett permeáz segítségével történik.

A molibdén-tartalmú asszimilatórikus nitrát-reduktázok (Nas) a nitrátnak két elektron felvétellel nitritté történő redukcióját katalizálják. A baktériumokban található citoplazmatikus Nas proteinek szerkezetükben és működésüket tekintve is különböznek a periplazmatikus disszimilatórikus nitrát-reduktázoktól (Nap) és a denitrifikációban résztvevő membránhoz kötött nitrát-reduktázoktól (Nar). Mindhárom a baktériumokban előforduló nitrát-reduktáz kofaktorként egy Mo-*bis*-molibdopterin guanin dinukleotidot (Mo-*bis*-MGD) és legalább egy [4Fe–4S] klasztert tartalmaz. Cianobaktériumokban a nitrát- és nitrit-reduktázok a fotoszintézis során létrehozott redukált ferredoxint vagy falvodoxint használják elektron donorként, míg a *Rhodobacter* fajok és a heterotróf baktériumok NADH + H^+-függő nitrát-reduktázzal rendelkeznek. A nitrát asszimilatórikus redukciója során az elektronok áramlásának útja a következő:

$$NADH + H^+ \rightarrow FAD^+ \rightarrow [2Fe–2S] \rightarrow [4Fe–4S] \rightarrow \text{Mo-}bis\text{-MGD} \rightarrow NO_3^- \rightarrow NO_2^-$$

A prosztetikus csoportként sirohemet tartalmazó asszimilatórikus nitrit-reduktázok (Nir) citoplazmatikus enzimek, és a nitritnek ammóniává történő redukcióját katalizálják. Az összesen hat elektron felvételével járó redukció

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

köztitermékei (a NO és a NH_2OH) a folyamat során nem szabadulnak fel. Az asszimilatórikus nitrát-reduktázokhoz hasonlóan a nitrit-reduktázok szerkezete és működése is eltér a pentahem típusú légzési nitrit-reduktázoktól (Nrf) és a denitrifikáló baktériumokban található réz tartalmú nitrit-reduktázoktól.

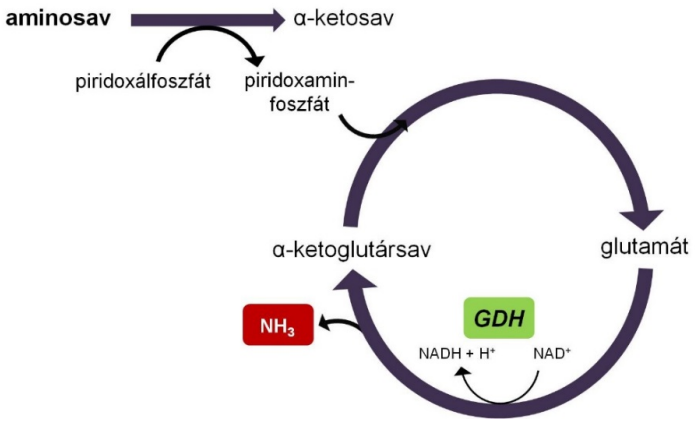
A nitrit asszimilatórikus redukciója során az elektronok áramlásának útja a következő:

$$NADH + H^+ \rightarrow FAD^+ \rightarrow [2Fe–2S] \rightarrow [4Fe–4S] \rightarrow NO_2^- \rightarrow NO \rightarrow NH_2OH \rightarrow NH_3$$

A nitrát asszimiláció folyamatának szabályozása rendszerint nitrát indukción és ammónia represszión alapul.

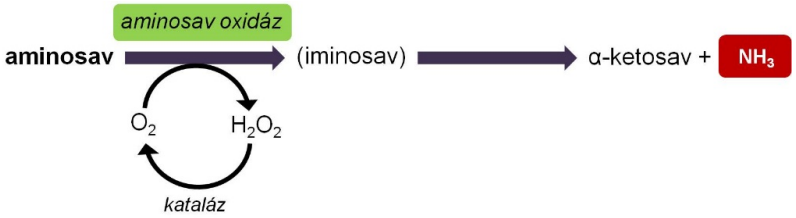
9.2.2.3. Ammonifikáció

Az ammonifikáció a szerves nitrogénvegyületek ásványosításának folyamata, melynek során a talajokban és vizekben lévő nitrogén tartalmú szerves anyagok mikrobiális lebontásával ammónia szabadul fel (**9.2/5A. és 9.2/5B. ábra**).



9.2/5A. ábra. Az ammonifikáció folyamata

Aminosavak transzaminálása és a glutamát oxidatív dezaminálása (GDH, glutamát-dehidrogenáz)



9.2/5B. ábra. Az ammonifikáció folyamata

Aminosavak közvetlen oxidatív dezaminálása

A gombák által termelt proteázok főleg a cisztein és aszparaginsav proteázok csoportjába tartoznak, míg a baktériumok szerin proteázokat, valamint alkalikus és neutrális metalloproteázokat termelnek. Ezeknek az enzimeknek az aktivitásában jelentős évszakos különbségek mutatkoznak, általában tavasszal és ősszel jellemzők a nagyobb értékek. A talajokban zajló proteolitikus aktivitás a műtrágyázás hatására rendszerint megemelkedik, de egyéb tényezők (pl. a talaj típusa, szerkezete, profilja) is befolyásolják. Általánosságban jellemző, hogy a talajok proteolitikus aktivitása az agyag és humusz tartalom növekedésével emelkedik, de a tápanyag tartalom csökkenése miatt a talajmélységgel csökken.

9.2.2.4. Disszimilatórikus nitrát-redukció ammóniává

A nitrát ammonifikációnak is nevezett anyagcsere folyamatban disszimilatórikus nitrát redukció történik ammóniáig (DNRA), melynek során a nitrát először nitritté redukálódik, majd ezt követően a nitrit egy 6 elektron felvételével

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

történő redukciós lépésben ammóniává alakul. Ennek a szigorúan anaerob folyamatnak a kivitelezésre főként különböző anoxikus környezetekben (pl. tengeri üledékekben, szulfidban gazdag hévforrásokban, vagy állatok gyomor-bélrendszerében) élő baktériumok képesek.

Kétféle DNRA folyamat ismert, melyeket eltérő enzimek (Nap és Nrf vagy Nar és Nir) katalizálnak. A baktériumsejteknek különböző helyén (a periplazmatikus térben vagy a citoplazmában) mennek végbe, és különböző célokat (ATP szintézis vagy nitrit detoxifikáció) szolgálnak.

Az energiaszerző nitrát ammonifikáció során egy periplazmatikus pentahem típusú nitrit reduktáz (Nrf) enzim katalizálja a nitrit redukcióját a formiátról vagy hidrogénről származó elektronokkal. A periplazmatikus rendszerben a nitrát ammonifikáció a nitrát/nitrit citoplazmamembránon keresztüli transzportja nélkül megy végbe, és a nitrit-redukcióhoz kapcsolódó protonmozgató erő a formiát-dehidrogenáz vagy a hidrogenáz enzimek által katalizált folyamat során keletkezik. Ez a nitrit-reduktáz enzim megtalálható pl. az *E. coli*ban (Gammaproteobacteria), a *Desulfovibrio* (Deltaproteobacteria) és a *Wolinella* (Epsilonproteobacteria) fajokban, de a denitrifikációra is képes Alpha- és Betaproteobacteria osztályokba tartozó baktériumok között nem fordul elő.

Néhány baktérium a nitritet elektronsüllyesztőként használja, hogy megszabaduljon az anoxikus környezetben bőségesen jelenlévő reduktánsoktól, és ezáltal regenerálja az optimális növekedéséhez nélkülözhetetlen oxidált állapotú hidrogénszállító koenzimeket (pl. NAD^+). Ez a nitrit redukció egyúttal detoxifikációs célokat is szolgál a nem denitrifikáló nitrát légző (pl. *E. coli*) baktériumokban. Ebben a citoplazmatikus DNRA folyamatban egy sirohem típusú NADH + H^+-függő nitrit reduktáz (Nir) katalizálja a nitrit ammóniává történő átalakulását. Az asszimilatórikus nitrit-reduktáz enzimekkel ellentétben az *E. coli* Nir enzime anoxia esetén indukálódik, és működését az ammónia nem gátolja. Bár a fakultatív anaerob baktériumokban a Nir enzim által katalizált nitrit redukció nem kapcsolódik energiaszerzéssel, ezek a szervezetek anaerob körülmények között is képeznek ATP-t a membránkötött Nar enzim által közvetített nitrát redukció során. Ezen kívül, amikor fermentatív baktériumok redukálják a nitritet Nir enzim segítségével, nemcsak a nitrit detoxifikálása megy végbe, hanem a fermentáció köztitermékei helyett, melyek nitrit hiányában redukálódnának, a nitrit elektron süllyesztőként is szolgál. Így a fermentáció végterméke például etanol helyett acetát lesz, ami szubsztrátszintű foszforiláció révén további ATP szintézisét teszi lehetővé.

9.2.2. A nitrogén körforgalom jelentősége

A bioszférában, a litoszférában és a hidroszférában jelenlévő nagymennyiségű nitrogén vegyület ellenére, a globális nitrogén legnagyobb része az atmoszférában található elemi nitrogén formájában. Ennek a nitrogén gáznak egy kis része az atmoszférában zajló elektrokémiai viharokban oxidálódik, és az esők révén kimosódva a földfelszínre hullik. A legtöbb nitrogén transzformációs folyamat ugyanakkor mikroorganizmusok közreműködésével megy végbe, melyek alapvető jelentőségűek egyebek mellett a növények számára hozzáférhető nitrogénformák előállításában, a szennyvíztisztításban, de akár olyan nitrogénformák létrehozásában is, melyek a felszín alatti vizekbe mosódva veszélyeztethetik az ivóvízbázisokat.

A nagy hozamú és megfelelő fehérje tartalmú, minőségi növénytermesztés a mezőgazdasági termőtalajok trágyázását igényli (a rendkívül nagy energiaigényű Haber-Bosch eljárással előállított) műtrágyák, természetes trágyák, vagy a kettő keverékének alkalmazásával. A bevitt nitrogén egy részét a talajban élő mikroorganizmusok anyagcsere tevékenységük során átalakíthatják. A *Rhizobium* pillangós virágú szimbiózis mezőgazdasági és ökológiai szempontból is kiemelkedően fontos, hiszen trágyázás nélkül biztosít a növények számára hasznosítható nitrogénformát. A rizsföldeken például a szimbionta *Anabaena azollae* és a rizsnövény rizoszférájában élő *Azobacter* és *Azospirillum* fajok segítik a rizs terméshozamának növekedését.

A trágyázott szántóföldeken egy bizonyos mennyiségű ammónia a nitrifikáló baktériumok anyagcseréje révén nitritté, majd nitráttá oxidálódik, ami a talajból kimosódva a felszíni és felszín alatti vizekbe kerülhet. Természetes vizekben a legnagyobb veszélyt az eutrofizációs folyamatok felgyorsulása jelenti az algák és a baktériumok tömeges elszaporodása miatt. A talajok túlzott mértékű műtrágyázása környezeti problémát és egészségügyi kockázatot jelentő nitrát felhalmozódáshoz vezethet a talajvizekben. A magas nitrát tartalmú ivóvíz emberi fogyasztása methaemoglobinaemiát és gyomorrákot okozhat. A talajokban végbemenő denitrifikáció hatása kettős, egyfelől pozitív, mert mérsékli a nitrátnak a talajvízbe történő kimosódását, másfelől negatív, mivel a talajban nitrogén veszteséget idéz elő, és hozzájárul az üvegházhatást fokozó dinitrogén-oxid (N_2O) képződéséhez is. A talajok denitrifikációs vesztesége akár a felhasznált műtrágyák 30%-át is érintheti. A nem teljes denitrifikációs és nitrifikációs folyamatok során keletkezett nitrogén-oxidok nagy hatással vannak a légkörben zajló kémiai

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

folyamatokra. A dinitrogén-oxid például stabil gáz (életideje több mint 100 év), és a szén-dioxidnál 320-szor erősebb üvegházhatást okoz, így hozzájárul a globális klímaváltozáshoz. A sztratoszférában a dinitrogén-oxid a nitrogén-monoxiddal (NO) együtt részt vesz azokban a kémiai reakciókban, melyek az UV sugárzástól védő ózonréteget károsítják. A légköri nitrogén-monoxid nitrogén-dioxiddá (NO_2) oxidálódhat, ami a savas esőt elidéző salétromsav (HNO_3) képződéséhez vezet. A dinitrogén-oxid a baktériumokra nem veszélyes, ezért a dinitrogén-oxid-reduktáz (Nos) hiánya bizonyos denitrifikálókban nem okoz problémát, de súlyos környezeti következményei lehetnek. A főként tengeri ammónia-oxidáló baktériumokra jellemző nitrifikáló denitrifikáció szintén dinitrogén-oxid képződését eredményezi. Amíg a szárazföldi ökoszisztémákban a nitrogén veszteség fő forrásaként a denitrifikációt jelölhetjük meg, addig a tengeri környezetekben az anammox a felelős a keletkező N_2 akár 67%-áért. Az anaerob ammóniaoxidáló baktériumok aktivitását leginkább a hozzáférhető nitrit mennyisége szabályozza, így abundanciájuk elsősorban a nitrit előállításában résztvevő nitrifikáló és denitrifikáló baktériumok anyagcsere aktivitásától függ.

A nitrogén körforgalomnak jelentős környezeti, mezőgazdasági és egészségre gyakorolt hatásával számolhatunk, ugyanakkor egyes folyamatait biotechnológiai célokra is felhasználhatjuk. Így például a nitrifikációs, a denitrifikációs vagy az anaerob ammónia oxidációs folyamatoknak is fontos szerepe van az ipari és háztartási szennyvizekben lévő nitrogénvegyületek eltávolításában. A biológiai nitrogén körforgalomban résztvevő egyes vegyületek (pl. az emberi tevékenységből származó nitroaromás xenobiotikumok, vagy akár olyan természetes vegyületek, mint az ammónia, a nitrit, a nitrogén-monoxid, a hidroxil-amin, a hidrazin, a cianát vagy a cianid) toxikusak lehetnek az élő szervezetek számára. Az ammónia a foszforiláció szétkapcsolószere; a nitrogén-monoxid az erősen reaktív peroxinitrit képződését serkenti, ami nitrozatív stresszt okoz; a nitrit, a hidrazin és a hidroxil-amin mutagén hatásúak; a cianid a citokrómok és más metalloproteinek inhibítora; a xenobiotikus nitroaromás vegyületek citotoxikus, mutagén és xenoösztrogén hatással rendelkeznek. Ezeknek a vegyületeknek a toxicitása általában nagy reakciókészségükkel hozható összefüggésbe, aminek révén inaktiválják vagy károsítják a sejtekben található fehérjéket (pl. a metalloproteineket). A mikroorganizmusok a toxikus anyagok hatásának kiküszöbölésére különféle detoxifikációs mechanizmusokat működtetnek, melyek során gyakran nitrogénforrásként hasznosítható nitrogénformákat hoznak létre. Így például a nitrit vagy a hidroxil-amin reduktív detoxifikálása ammónia képződését eredményezi, míg a nitroaromás vegyületek lebontása asszimilálható ammónia vagy nitrit felszabadulásához vezet. A NO detoxifikálásában például a nitrogén-monoxid-reduktáz (Nor), a pentahem (Nrf) és a sirohem (Nir) nitrit-reduktázok is részt vesznek. A prokarióták körében széles körben elterjedt flavo-diiron proteinek (FDP) mikroaerob körülmények között redukálják a nitrogén-monoxidot dinitrogén-oxiddá, míg aerob körülmények között a nitrogén-monoxidot a bakteriális flavohemoglobinok oxidálják nitráttá.

9.3. A kén körforgalma (Makk Judit)

A kén a földkéreg elemeinek gyakorisági sorrendjében a 14. helyet foglalja el, az élővilágban relatív mennyiségét tekintve sorrendben a 10. Tápelemként szulfhidril (-SH) csoportot tartalmazó aminosavak (cisztein, metioin), koenzimek (koenzimA, biotin), egyes vitaminok (B1 vitamin, H vitamin, liponsav) esszenciális komponense.

Mivel a kén számos oxidációs formában létezik, a természetben zajló biológiai kén-körforgalom összetett, sok lépésből álló (ásványosítás, immobilizációs és volatilizációs folyamatok) rendszer. A kén -2 és +6 oxidációs állapotok között, szerves, vagy szervetlen kötésekben, gáz, folyadék, vagy szilárd halmazállapotú vegyületekben fordul elő. A különböző kénformák mikrobiológiai átalakítása nagyon változatos és emellett abiotikus, autokatalitikus átalakulási folyamatokkal is számolni kell. Számos foto- és kemotróf mikroba energetikai anyagcseréje kénformákra alapozott. A nitrogén körforgalomhoz képest a kén-ciklus atmoszférikus fázisa elenyésző. A körforgalom jórészt üledék ciklusú, itt zajlik a történések nagyobb része. A ciklus szervetlen tartalékait az elemi kén, kéntartalmú kőzetek és üledékek adják.

A kén legnagyobb földi készleteit a litoszféra tartalmazza, mintegy 25 millió Gt mennyiségben, szerves és szervetlen formában egyaránt. A földkéreg és földköpeny magmás kőzeteiben a kalkofil és sziderofil elemek alkotnak a kénnel (elsősorban) szulfidásványokat. Az üledékes kőzetek közül a szufát evaporitok, valamint a szénhidrogének és a kőszenek a kén legfontosabb tárolói. Egy átlagos barnakőszén 0,7%, átlagos feketekőszén 1,0% körüli ként tartalmaz. Az utóbbiak nagyobb kéntartalmának oka, hogy a fosszilis szerves anyagokban kötött kén viszonylag nehezen mobilizálódik, és hosszabb földtani idő alatt a szénkőzetekben és szénhidrogénekben relatíve feldúsul.

A kőzetek mállása (SO_4^{2-}), vulkánikus aktivitás (H_2S) és a hidroszféra vízkészleteivel kölcsönhatásban oldódás révén indul a kén körforgása. Erdő és préri tüzek a növényi biomasszából közvetlen kénveszteséget idéznek elő, amikor is a kén kén-dioxiddá oxidálódva a légkörbe távozik. Az emberi tevékenység elsősorban a fosszilis

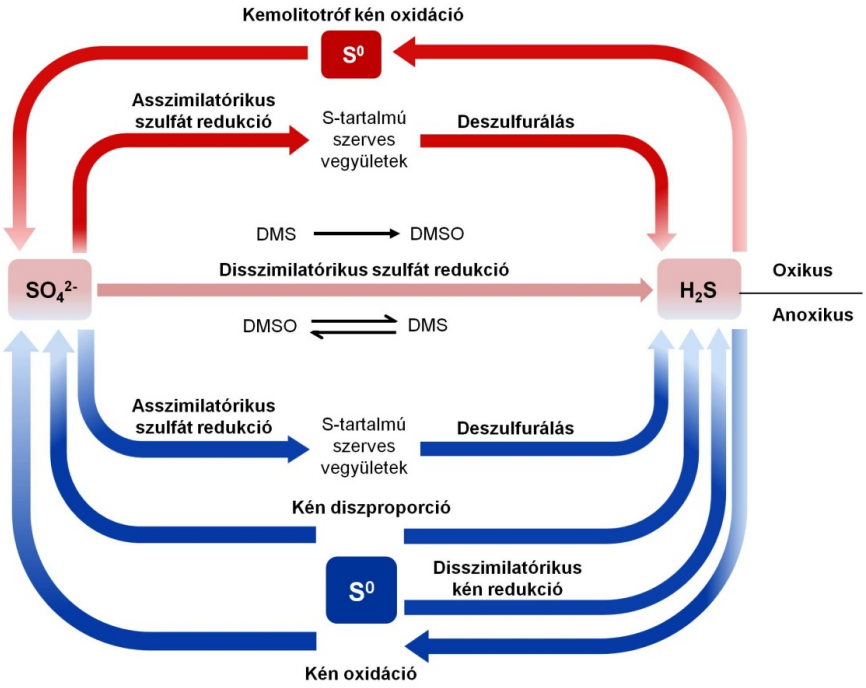
XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

energiahordozók kéntartalmának felszabadításával és a kéntartalmú ércek feldolgozásával (kéngázok, SO_2) egyaránt jelentősen befolyásolja a kén globális forgalmát. A felszabaduló SO_2 a levegőben fotooxidációs folyamatok során SO_3-dá alakulva a csapadékkal kénsavvá, kénessavvá alakul és savas esők formájában okoz környezeti problémákat, mint pl. katasztrofális mértékű erdőpusztuláshoz, talajsavasodáshoz, városi környezetben műemlékek pusztulásához vezet.

Bár az ipari eredetű kén-dioxid kibocsátás mértéke még mindig jóval alatta marad a vulkáni tevékenység által produkált atmoszférikus kén-dioxid mennyiségének, elgondolkodtató az, hogy míg a vulkánok kén-dioxidja viszonylag hosszú idő alatt egyenletesen oszlik meg, addig az emberi tevékenység által produkált kén-dioxid földtanilag mérhetetlenül rövid idő alatt képződik és ehhez mérten rendkívül intenzíven lép reakcióba a bioszférával és az emberi létesítményekkel.

A hidroszféra millió Gt-ás készleteinek legnagyobb hányada szulfátok formájában az óceánokban található. A szulfát-ion a folyóvizekben a HCO_3^--ion, a tengervízben pedig a klorid-ion után a második leggyakoribb anion. Becslések szerint a tengervizekben oldott kénforma tartalma jóval több, mint ami az édesvizekből bemosódik. A víz alatti vulkánikus tevékenységből is jelentős mennyiség származik. A talajok már 4 nagyságrenddel csekélyebb, elsősorban szerves kötésű készletei elhanyagolhatók az előbbi depók mellett, akárcsak a bioszféra, vagy a légkör kéntartalma. Mégis az utóbbiak közötti éves anyagforgalom - elsősorban az élőlények hatására - dinamikusabb. A talajokban a kén kisebb mennyiségben SO_4^{2-} (10-25%) és nagyobb mennyiségben szerves anyagokba épülve (80-75%) fordul elő. Anaerob talajokban szulfidok és poliszulfidok formájában halmozódik fel. Az atmoszférában a kén oxidjai, a H_2S és illó szerves kénvegyületek egyaránt megtalálhatók, akárcsak az atmoszférában a leggyakoribb kondenzációs magként szerepelő szulfátos aeroszolok. E vegyületek vulkáni tevékenység, fizikai hatások (por, aeroszol) révén, mikrobák anyagcsere aktivitása és emberi tevékenység során jutnak a légkörbe.

A kén sok különböző oxidációs állapotban, számos vegyület komponenseként létezi és vándorol a természetben, de ezekből 3 formában a legjelentősebb: -2 (szulfhidril csoport, R-SH és szulfid forma, SH^-), 0 (elemi S, S^0) és +6 (szulfát-ion, SO_4^{-2}) (**9.3/1. ábra** és **9.3/1. táblázat**).



9.3/1. ábra. A kén ciklus mikrobák által kivitelezett fontosabb folyamatai

(DMS, dimetil-szulfid [CH_3-S-CH_3]; DMSO, dimetil-szulfoxid [$(CH_3)_2SO$]

9.3/1. táblázat. A kén-ciklusban fontos prokarióta szervezetek és anyagcsere folyamataik(DMS, dimetil-szulfid; DMSO, dimetil-szulfoxid, [$(CH_3)_2SO$])

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Folyamatok	Mikroorganizmusok
Szulfid/kén oxidáció ($H_2S \rightarrow S \rightarrow SO_4^{2-}$)	
aerob	kemolitotróf kénoxidálók (*Thiobacillus, Beggiatoa* stb.)
anaerob	bíbor és zöld kénbaktériumok (*Chlorobium, Chromatium, Rhodospirillum* stb.)
Szulfátredukálók (anaerobok) ($SO_4^{2-} \rightarrow H_2S$)	
	Desulfovibrio, Desulfobacter
Kénredukálók (anaerobok) ($S^0 \rightarrow H_2S$)	
	Desulfuromonas, hipertermofil Archaea-k
Kén diszproporció ($S_2O_3^{2-} \rightarrow H_2S + SO_4^{2-}$)	
	Desulfovibrio
Kéntartalmú szerves vegyületek oxidációja, illetve redukciója	
($CH_3SH \rightarrow CO_2 + H_2S$)	
($DMSO \rightarrow DMS$)	
Deszulfurálás (szerves $S \rightarrow H_2S$)	sok élőlény

Hidrogén-szulfid képződés és szulfát redukció

Jelentős mennyiségű kén-hidrogén szabadulhat fel kéntartalmú szerves anyagok lebontásából, mind aerob, mind anaerob környezetekben egyaránt. Képződhet anaerob környezetekben bakteriális szulfát illetve kén redukció révén, valamint felszabadulhat vulkáni tevékenység során.

Bár a H_2S illékony vegyület, de megjelenési formái pH függőek. Vizes oldatokban 7-es pH alatt döntő részben hidrogén-szulfid (H_2S) formájában van jelen, de 7-es pH fölött a hidrogén-szulfid (HS^-) dominál. A szulfidion (S^{2-}) rendkívül erős bázis, ezért csak nagy pH-n, erősen lúgos közegben van jelen nagyobb mennyiségben. Amúgy ezeket a formákat szulfidoknak is nevezik.

A mikrobák egy jellegzetes csoportja anaerob környezetekben a szulfátot és más oxidált kénvegyületeket terminális elektronakceptorként hasznosítja, miközben egyszerű szerves anyagokat (tejsav, piroszőlősav, acetát stb.), vagy H_2-t oxidál. Ezeket a szervezeteket (pl. *Desulfovibrio, Desulfotomaculum* nemzetségbe tartozó fajokat) disszimilatórikus szulfátredukálóknak nevezzük (lásd 10.6. alfejezet). A természetben széles körben előfordulnak. A szulfátredukáló baktériumok egy része képes elemi kén redukcióra is. Anoxikus környezetekben (pl. édesvízi üledékekben és talajokban) a szulfát redukciót a SO_4^{2-} hiánya korlátozhatja. A szerves anyagokban gazdag környezetekben képződő szerves elektrondonorok (szerves savak, alkoholok) és H_2, mint fermentációs végtermékek a szulfát redukciót teszik lehetővé. Tengeri élőhelyeken a SO_4^{2-} redukciót a C-forrás korlátozza, és a szerves anyag hozzáférhetőség növekedése a szulfát redukciót jelentősen elősegíti. Óceáni környezetekben és parti régiókban a szerves szennyeződések (pl. olajszármazékok) eltávolításában a szulfátredukálóknak jelentős szerepük van.

A felszabaduló hidrogén-szulfid viszont toxikus lehet növényekre és állati szervezetekre, miután a szulfid könnyen reagál a ferro-ionokkal és pl. a citokróm ferro-ionjához kötődve gátolja a légzést. A szulfid toxicitása lecsökken a természetben, amikor fémes elemek tömegével (pl. Fe^{2+}, Hg^{2+}) alkot meglehetősen stabil, kevésbé oldódó ásványokat (pl. FeS_2, HgS). A szulfidtartalmú üledékek, vagy szulfátredukáló baktériumokkal dúsított tenyészetek jellegzetes fekete színét a fém-szulfid vegyületek felhalmozódása okozza. Ha mikroorganizmusok hatására rosszul oldódó szulfidvegyületek (pl. FeS_2) válnak ki pl. a tengervízből, akkor a kén ebben a formában az üledékben százmillió év nagyságrendű tartózkodási időt is mutathat. Ezen állapota megszűnését biológiai, vagy vulkáni tevékenység idézheti elő, s ekkor H_2S vagy SO_2 formájában szabaddá válik.

Néhány mikroorganizmus anaerob légzése során kén-hidrogént termel, de nem szulfát-ionok redukciója révén. Rájuk jellemző, hogy különböző szerves anyagok, vagy a H_2 oxidációja során az elemi kén (S^0) redukciójára képesek. Ezek a baktériumok disszimilatórikus kénredukálókként ismertek (lásd. 10.6.2. alfejezet). Az elsőként felfedezett kénredukáló baktérium a *Desulfuromonas acetoxidans* volt. Ez a mikroba acetát, etanol és még néhány szerves anyag oxidálásával CO_2-t állít elő miközben az elemi ként (S^0) kén-hidrogénné redukálja, de a ferri-ion is

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

lehet számukra elektronakceptor. Bár a disszimilatórikus kénredukáló baktériumok élettani tulajdonságai nem olyan részletesen ismertek, mint a szulfátredukálóké, de kiderült, hogy a kénredukálók nem képesek APS képzésére és így elektronakceptorként szulfátot (SO_4^{2-}) nem hasznosítanak. A *Desulfuromonas*ok nagy mennyiségben tartalmaznak citokrómokat. Citokróm-c_3-hoz hasonlókat, amik a szulfátredukálók fő elektronszállítói is. Miután az acetát CO_2-dá oxidálásával kevés energia nyerhető, így számukra szubszrát-szintű foszforilációval történő ATP előállítás is szükséges az oxidatív foszforilációs folyamataik mellett. Az elemi kén (S^0) elektronakceptorként más baktériumok is képesek elfogadni, mint például a *Wolinella*, *Campylobacter* és *Sulfurospirillum* nemzetségbe tartozók, valamint hipertermofil környezetekben élő Archaeak közül néhány (pl. *Pyrodictium, Thermoproteus*). A kénben gazdag élőhelyeken olyan kénredukálók is előfordulnak, amelyek a szulfát redukcióra képtelenek.

Szulfid és elemi kén oxidáció

Aerob környezetben semleges pH környékén a szulfid-ion gyorsan oxidálódik kémiai úton. Azonban a szulfid elektrondonorként szerepelhet aerob, vagy anaerob környezetekben kemolitotróf, vagy fotolitotróf baktériumok energetikai anyagcseréjében. Valójában a mikrobiális szulfid oxidáció aerob és anaerob környezetek határán zajlik, ahol az anaerob környezetekben felszabaduló H_2S aerob környezetbe diffundál.

Anaerob viszonyok között és ahol a fény és szulfid is rendelkezésre áll, ott fototróf szulfidoxidáló baktériumok tevékenykednek (lásd 10.11 és 10.12 alfejezetek). Ezek anaerob vizek, üledékek jellegzetes mikrobái: a zöld és bíbor kénbaktériumok (pl. *Chlorobium, Chromatium* fajok) folyamatos H_2S-ellátás esetén elemi kenet termelnek. A kéntelepek jó részének kialakulása így anyagcsere aktivitásukra vezethető vissza. A bíbor nemkén baktériumok (pl. *Rhodospirillum* fajok) a kén-hidrogént tioszulfáttá, szulfáttá oxidálják a 0 oxidációs fok megkerülésével. Természetesen a kénbaktériumok H_2S hiányában a korábban sejtjeik körül (pl. *Chlorobium* fajok), vagy sejtjeikben felhalmozott kenet tovább oxidálják (pl. *Chromatium* fajok).

Az elemi kén kémiailag stabil elem, azonban könnyen oxidálódhat kénoxidáló kemolitotróf baktériumok, mint pl. a *Thiobacillus* és *Acidithiobacillus* fajok által. Miután az elemi kén kevésbé oldékony, ezért a baktériumok a kénkristályok felszínére tapadva hasznosítják, mint szubsztrátot. Az elemi kén oxidációja során kénsav termelődik (H_2SO_4), ami igen savas környezetet eredményez (pl. savanyú bányavizek pH-ja akár 2 is lehet). Ilyen környezetekben a termelt sav gyakran az ásványokból a fémek oldatba menetelét idézheti elő.

A kemolitotróf kénoxidálók képviselői zömmel a Beta- és Gammaproteobacteria osztály különféle nemzetségeibe (pl. *Beggiatoa*, *Thiobacillus*, *Thiothrix*) tartoznak. A kénoxidálókra jellemző, hogy változatos elektrontranszport rendszerük lehetővé teszi számukra a változó életkörülményekhez és erőforrásokhoz való alkalmazkodást (lásd 10.7. alfejezet). Anaerob kénoxidáló baktériumokra jellemző, hogy nitrátot (NO_3^-) használnak elektronakceptorként (pl. *Thiomargarita namibiensis*). Az *Acidithiobacillus ferrooxidans*ról jól ismert, hogy képes a redukált kénvegyületek mellett a ferro-iont (Fe^{2+}) is elektrondonorként hasznosítani (lásd 10.8. alfejezet), illetve anaerob környezetekben S^0-t oxidálva ferri-iont (Fe^{3+}) redukál. Egyes anaerob fakultatív kénredukáló baktériumokról (pl. *Sulfurospirillum deleyianum*) kiderült, hogy litotróf módon képesek például szulfidot elektrondonorként, nitrátot elektronakceptorként használni. A szulfidoxidáló képesség az Epsilonproteobacteria osztályba sorolt nemzetségek (pl. *Sulfurospirillum, Sulfurovum, Sulfurimonas*) fajairól is ismertek, de a *Bacteria* domén egyik legkorábbi leágazását képviselő Aquificae törzsben is találunk hipertermofil fakultatív anaerob (pl. *Sulfurihydrogenibium*, *Aquiflex*) kénoxidálókat. Továbbá az elemi kén szulfiddá történő oxidálódása igen gyakori a hipertermofil Archaeak körében (pl. *Sulfolobus, Acidianus*).

Említést érdemel a lápi növényzet gyökérkörnyezetében szaporodó szulfidoxidálók fontos szerepe, hiszen ezek megvédik a növényt a szulfátredukálók által előállított H_2S mérgező hatásától. Cserében a növények O_2-t biztosítanak a baktériumoknak (pl. *Beggiatoa*-k a rizs gyökerén).

Kén diszproporcionáció

A kén-ciklusban a kén köztes formái egyes szulfátredukáló baktériumok (pl. *Desulfovibrio sulfodismutans*) által diszproporcionálódhatnak, azaz a kénvegyületek (pl. $S_2O_3^{2-}$) mikrobiológiai úton egy oxidáltabb (SO_4^{2-}), és egy redukáltabb (H_2S) formává alakulhatnak át:

$$S_2O_3^{2-} + H_2O \rightarrow SO_4^{2-} + H_2S$$

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A *Desulfovibrio sulfodismutans* a tioszulfát diszproporciós reakciója közben protonokat jutat a membránon kívülre és a kialakult protonkoncentráció grádiens ATP szintézist tesz lehetővé. Más kénformák diszproporciója is lehetséges, mint az elemi kéné (S^0), vagy a szulfit-ioné (SO_3^{2-}) is.

Szerves kénvegyületek

Mivel az élőlényekben a kén jórészt redukált formában található, így a talajból, vizekből felvett szulfátot redukálni kell. A növények, gombák és legtöbb baktérium rendelkezik az asszimilatórikus szulfátredukciós képességgel. Az aerob, illetve anaerob körülmények között egyaránt folyó asszimilációs folyamat szigorúan szabályozott körülmények között képződő végterméke, a kén-hidrogén nem jelenik meg a környezetben, hanem szerves vegyületekben, aminosavakba épülve hasznosul. Az asszimilációs út energia igényes folyamat és biokémiailag eltér a szulfátlégzéstől, mivel a redukciós folyamat 3´-foszfo-adenozin-5´-foszfoszulfát (PAPS) köztitermék képződését igényli. A képződött intracelluláris szulfid szerinre, vagy homoszerinre épülve áll a szintetikus anyagcsere rendelkezésére. A növények, gombák és egyes baktériumok által előállított szerves S vegyületek (aminosavak, fehérjék stb.) a táplálék láncokon keresztül jutnak heterotróf szervezetekbe.

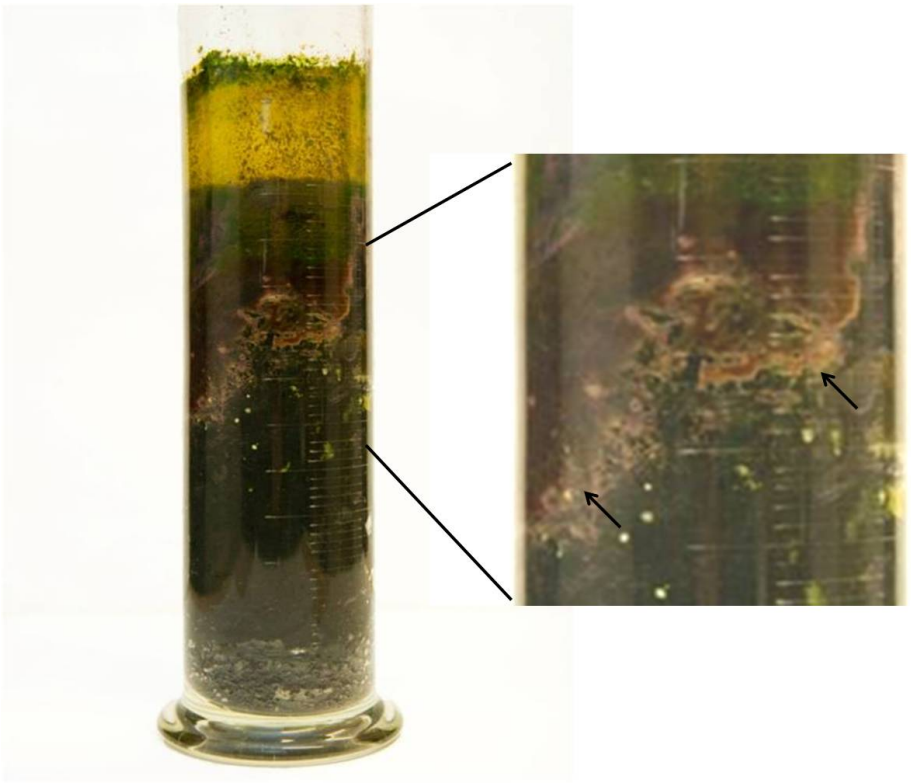
A szerves kénvegyületek bomlásakor H_2S és más illó kénkomponensek is juthatnak a levegőbe. Aerob, fakultatív és obligát anaerob mikrobák (pl. *Proteus, Propionibacterium, Clostridium, Pseudomonas, Candida, Saccharomyces, Scopulariopsis*) ciszteinből, metioninból és egyéb szerves kénvegyületekből (pl. glutation, S-metil-cisztein, lantionin) H_2S-t, metil-merkaptánt (CH_3SH), vagy dimetil-szulfidot [$(CH_3)_2S$] szabadítanak fel, csekélyebb mértékben szén-diszulfid [CS_2], karbonil-szulfid [COS] is a légkörbe távozik. A leggyakoribb szerves S-vegyület a légkörben a dimetil-szulfid (CH_3-S-CH_3), amely nagy mennyiségben mikrobiális folyamatok révén tengeri környezetekben termelődik, ahol a dimetil-szufonium-propionát degradációs termékeként szabadul fel. A dimetil-szulfonium-propionát nagy mennyiségben képződik tengerekben, óceánokban, miután ez az anyag algákban ozmoregulációs vegyületként szerepel. Ez a vegyület C-forrás és egyben elektrondonor számos mikroba számára (pl. óceánokban a *Roseobacter* spp.) és dimetil-szulfiddá, valamint akrilátá alakítják át.

Ha a dimetil-szulfid a légkörbe kerül, akkor fotokémiai reakciók révén metil-szulfonáttá (CH_3SO_3), SO_2-dá és SO_4^{2-}-tá alakul. Ezzel ellentétben a képződött dimetil-szulfid mikrobák által kétféle módon is átalakulhat: (1) metanogének hasznosítják; (2) elektrondonor fototróf bíbor baktériumok, valamint számos kemoorganotrof és kemolitotróf baktérium számára (dimetil-szulfoxid [DMSO] képződik). DMSO viszont elektronakceptora lehet egyes anaerob és fakultatív anaerob respiratórikus anyagcseréjű szervezetnek, miközben dimetil-szulfid képződik.

Szulfurétumok

Azokat a természetes ökoszisztémákat, amelyek közösségi anyagcseréje a kénvegyületek oxidációjára, illetve redukciójára épül szulfurétumoknak nevezzük. Ilyen élőhelyeken (pl. tavak, folyók, vagy tengerek finomszemcsés üledék rétegeiben) a szulfátredukáló baktériumok különböző típusú (fototróf és/vagy kemotróf) kénbaktériumok együtt szaporodnak és jellegzetes közösségi szerkezetet mutatnak. Az üledékben bomló szerves anyagok a szulfát redukcióhoz használódnak el miközben H_2S képződik. Az iszapban annál a mélységnél, ahová még a fény különböző hullámhosszú sugarai behatolnak és anaerob viszonyok uralkodnak, ott az anoxikus fotoszintetizáló, szulfidoxidáló színes baktériumok (pl. *Chlorobium, Chromatium*) tudnak szaporodni. E zóna felett, ahol oldott szulfid és O_2 egyidejüleg jelen van, aerob szulfidoxidáló baktériumok (pl. édesvizekben *Beggiatoa*, míg a tengerekben *Thiovulum*) találhatók. Ezek szulfid oxidációjuk révén a szulfátredukálók számára szulfátot állítanak elő és ezzel szorosra zárják a lokális kénkörforgalmat. Ugyanakkor az aerob autotróf, kemolitotróf és anaerob fototróf baktériumok együttesen a CO_2 fixációjukkal a szerves anyagot regenerálják, amely e körforgalom fenntartásához szükséges. A szulfurétumok modellezése Winogradsky oszlopban egyszerűen lehetséges (**9.3/1. kép**)

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



9.3/1. kép. Winogradsky oszlopról készült felvétel

A jellegzetes bíbor-rózsaszín színű foltok (nyílak) a mérőhenger iszapmintájának felszínén a bíbor kénbaktériumok elszaporodását jelzik.

Winogradsky oszlop készítése

A Winogradsky-oszlop segítségével laboratóriumi körülmények között vízi bentikus környezetben előforduló anaerob anyagkörforgalmi rendszereket (elsősorban az ún. szulfurétumot) lehet modellezni. Fototróf bíbor és zöld, illetve szulfátredukáló és egyéb anaerob baktériumok tenyésztésére, dúsítására alkalmas. Az oszlop nevét a híres orosz származású mikrobiológusról Szergej Winogradskyról kapta, aki a XIX. század végén először alkalmazta az oszlopot talaj mikroorganizmusok tanulmányozására.

A Winogradsky oszlop készítésekor első lépésként az üveghenger alján a szulfátredukáló baktériumok számára kedvező körülményeket kell teremteni. Kis mennyiségű szitált talajt, vagy törmeléktől mentes finomszemcsés üledéket össze kell keverni pár grammnyi kalcium-karbonáttal mint pufferóló anyaggal, és ugyanannyi kalcium-szulfáttal, mint szulfátforrással. A fermentatív szervezetek dúsításához tartós C- és energiaforrást (pl. cellulóz) biztosítunk apró darabokra tépkedett szűrőpapírt keverünk a talaj, illetve az üledék mintához. A krémszerű konzisztencia eléréséig vizet adunk a dúsított talajmintához (üledékmintákhoz) és körülbelül 2-5 cm vastagságban az üvegoszlop aljába rétegezzük buborékmentesen. Majd legalább 15 cm magasságban feltöltjük az üveghengert óvatosan lehetőleg szulfidban gazdag üledékkel. Az oszlop akkor lesz megfelelő, ha nem marad benne gázbuborék és 24 órás állás után mintegy 0,5 cm vastagságú vízréteg fedi az üledék felszínét. A kiszáradás megakadályozására az oszlop tetejét parafilmmel, vagy PVC fóliával lezárjuk. Szobahőmérsékleten, világos helyen (pl. ablakban, de kerülni kell a közvetlen napsugárzást, a túlmelegítést) legalább egy hónapig tároljuk az oszlopot.

Idővel a Winogradsky oszlopban végbemenő természetes szelekciós folyamatok a fotoszintetizáló baktériumok oxigén és kén-hidrogén érzékenysége alapján különböző mélységekben eltérő faji összetételű baktériumközösségeket alakítanak. Legalul az üledék anaerob részében erőteljes fermentatív lebontás (pl. *Clostridium*ok) révén termelődő szerves savak, alkoholok és H_2 kiváló elektrondonor a szulfátredukáló baktériumok számára. A szulfátredukálók a szulfátot redukálva kén-hidrogént, mint elektrondonort biztosítanak a zöld és bíbor baktériumok számára, miközben utóbbiak kén-hidrogén oxidációjuk révén szulfátot állítanak elő a szulfátredukálók számára. Az anoxikus fototrofók jellegzetes színes foltokként jelennek meg az oszlop különböző mélységében (**9.3/1. kép**). Legalul zöldes-barnás foltok formájában általában zöld kénbaktériumok (pl. *Chlorobium*ok), felettük bíbor színnel bíbor kénbaktériumok

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

(pl. *Chromatium*ok) és vöröses foltként a mikroaerob zónában bíbor nemkén baktériumok (*Rhodospirillum*ok) feldúsulása várható. Az aerob régióban kénoxidáló baktériumok (pl. *Beggiatoe* fajok), cianobaktériumok és különböző algafajok feldúsulása várható. A pigmentált foltokból steril pipetta segítségével aztán könnyen kinyerhetők mikroszkópos és egyéb vizsgálati módszerekhez az anoxikus fototróf stb. szervezetek.

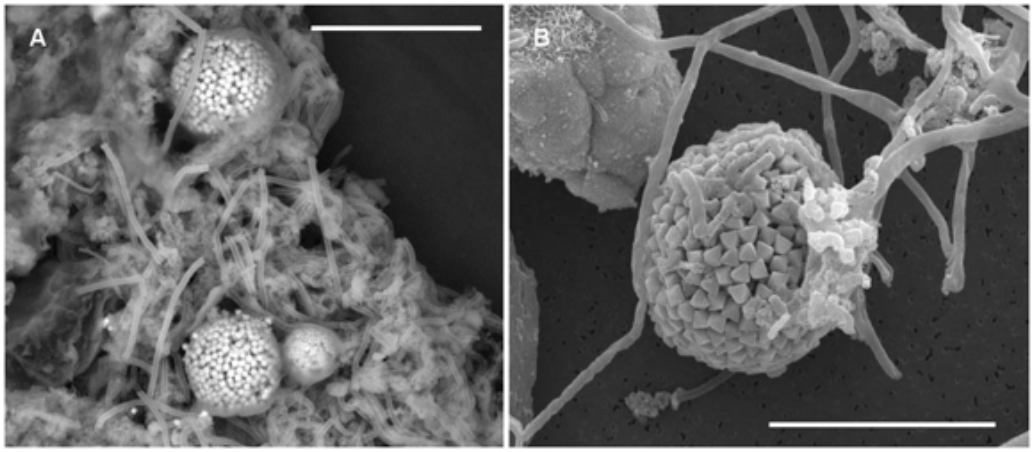
Pirit-framboid

Az elektronmikroszkópos vizsgálatok során anoxikus, redukált kén- és vastartalmú közegben a redukált kén egy igen jellegzetes megjelenési formáját, az 5-15 μm átmérőjű gömbszerű pirit-framboidok figyelhetők meg. A framboid szemcséket változatos környezetekből, karsztos barlangi vizek anoxikus üledékrétegéből és vízfelszíni biofilmjéből (**9.3/2A. és 9.3/2B. képek**), vulkanikus területekről, tengeri üledékből és sós tavak üledékéből is kimutatták. A szabályos oktaéder kristályszerkezetű pirit ásványok jellemzően gömbszimmetrikus formába csoportosulnak, amelyben az egyes ásványszemcséket feltehetően a szemcsék közötti ragasztófunkcióval rendelkező szerves anyagok, valamint mágneses vonzerő tartja össze.

A pirit-framboidok közvetett és közvetlen kialakulásában a szulfátredukáló és vasredukáló baktériumok szintén szerepet játszhatnak azáltal, hogy a szulfátredukálók az oldott szulfátot elektronakceptorként felhasználva szulfiddá redukálják, a vasredukálók meg a ferri-iont ferro-ionná. A szulfid a redukált vassal reagál, majd a keletkező vas-szulfid elemi kénnel lép reakcióba, így mikrobák közreműködésével pirit-kristályok keletkeznek, amelyek anoxikus körülmények között framboid szemcsékké tömörülnek:

$$H_2S + Fe^{2+} \rightarrow FeS + H_2$$

$$FeS + S^0 \rightarrow FeS_2$$



9.3/2A-B. kép. A pásztázó elektronmikroszkópos (SEM) felvételeken jellegzetes morfológiát mutató pirit-framboidok (más néven bakteriopirit) fedezhetők fel különböző környezetekből vett mintákból

A 9.3/2A kép a Budai Termál Karszt Rudas-fürdőTörök-forrás barlang faláról származó biofilmről (Fotó: Makk Judit, Erős Anita, Havancsák Károly), a 9.3/2B felvétel a Harkányi termálvíz forráskútjának mikrobiális szövedékéről készült (Fotó: Makk Judit). E minták esetén a framboidok létrejöttében az anoxikus-reduktív termális közegben lejátszódó mineralizációs folyamatok, valamint szulfátredukáló és vasredukáló baktériumok anyagcsere-folyamatai egyaránt szerepet játszhattak. Az A képen a pirit-framboid képződmények Leptothrixszerű fonalat képző baktériumok szövedékében (méretarány 20 μm), a B képen pedig Thiothrix fonalak környezetében látható (méretarány 10 μm).

9.4. A foszfor körforgalma (Tóth Erika)

A foszfor a nem fémes elemek közé tartozik, 31-es tömeg és 15-ös rendszámmal, a Földön a 11. leggyakoribb elem. A természetben majdnem kizárólag foszfátok alakjában fordul elő. Megtalálható foszfát tartalmú ásványokban a kőzetekben (kalcium és vasvegyületekben), a leggyakoribb foszfátásvány az apatit, amelyben a foszfát kalciumhoz, magnéziumhoz, alumíniumhoz illetve vashoz kötődik. Talajokban első sorban szerves foszfátok formájában (pl. inozitol-foszfát) van jelen, természetes vizekben oldott foszfátok formájában (szén-dioxid jelenlétében jól oldódik)

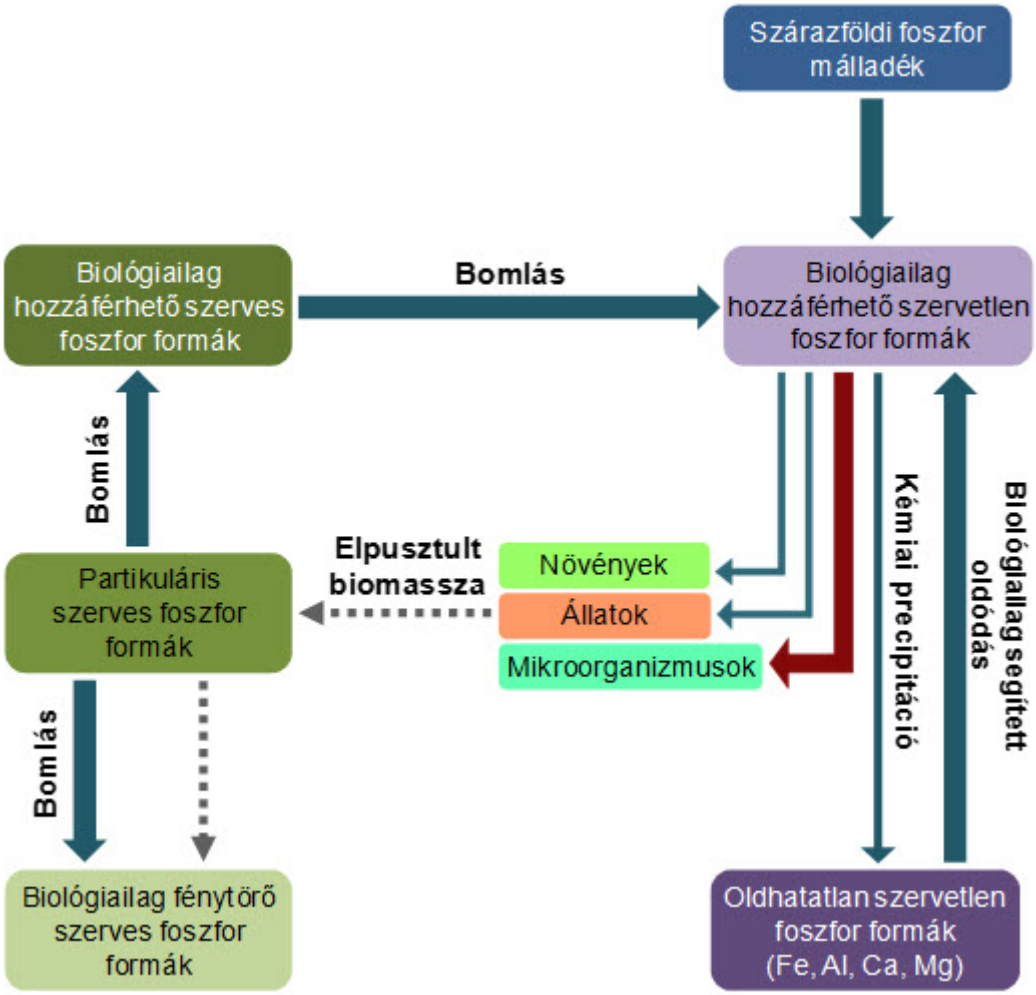
XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

található meg legnagyobb mennyiségben. Bármely környezetben fontos alkotó eleme a bioszférának: mind a nukleinsavak (nukleotidok), mind a membránok fő alkotórésze (foszfolipidek), nagy mennyiségben fordul elő a csontokban, de a biológiai energia raktár, az ATP molekula is tartalmaz foszfát csoportot. Mérési eredmények szerint a gombák foszfortartalma szárazanyagra vonatkoztatva 0,5-1,0%, a baktériumoké 1,5-2,5%, növényeké kb. 0,5-5,0% lehet.

A természetes ökoszisztémákban a foszfor gyakran limitáló tényező, mert az oldott foszfátok mennyisége korlátozott. Ugyanakkor a foszfor műtrágyázás és a szennyvizekkel (pl. vízlágyító és fehérítő szerek gyakori alkotója a nátrium-tri-polifoszfát) természetes vizekbe kerülő foszfátok gyakran okozói az eutrofizáció folyamatának.

A foszfor biogeokémiai ciklusa a többi elem körforgalmától eltérően nem oxidációs állapotának változásain keresztül történik, hiszen folyamatosan foszfát formájában van jelen. Nincs jelentős biológiailag indukált gázfázisa, bár ismert, hogy amennyiben a foszfátot valamely mikroba alternatív elektron akceptorként hasznosítja, ennek eredménye a gázhalmazállapotú foszfin (PH_3) lesz.

A foszfor körforgalma a szerves és szervetlen foszfátok egymásba alakulása köré szerveződik (**9.4/1. ábra**). Ebben az átalakításban a mikrobáknak kiemelkedő szerep jut, hiszen a foszfor körforgalom alapvető „aktivátorai”.



9.4/1. ábra. A foszfor körforgalma, mely a szerves és szervetlen foszfátok egymásba alakulása köré szerveződik

Alapvetően két nagy foszfor készletet kell megkülönböztetnünk. Az egyik a lassan átalakuló, nagy mennyiségben előforduló szervetlen foszfát, a másik egy kisebb foszfát készlet (a teljes foszfor kb. 0,1%-a) üledékekben, lerakódásokban található meg és innen tud aktívan a körforgalomba kerülni: mállás és oldódás során kerül oldatba (foszfát, hidrogén-foszfát és dihidrogén-foszfát ionok formájában). Ezen vegyületek jutnak az élőlényekbe: növényekbe, mikrobákba, majd a táplálkozási láncokon és hálózatokon keresztül az egyéb szervezetekbe: az élőlények foszfatáz enzimeik segítségével transzformálják felvehető formába.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A természetes vizekben, az algákban sokszorosan koncentrálódhat, amely innen táplálkozási láncokba és hálózatokba jut (pl. algaevő állatok által). Ezen szervezetek elpusztulásával a heterotróf mikroorganizmusok extracelluláris foszfatáz enzimjeik segítségével a szerves foszfort felszabadítják (heterotróf mineralizáció), így szabaddá téve a foszfátot más élőlények számára is (gyakran vízoldékony szervetlen foszfátot juttatva a környezetbe). Foszfatáz enzimjeik az oldott és partikuláris foszfort egyaránt képesek lehetnek hasznosítani. A leggyakrabban tanulmányozott foszfatáz enzimek a savas és alkalikus foszfatázok (elnevezésük arra a pH értékre utal, amelyen ezen enzimek a legaktívabbak). Ezen enzimek feladata a szerves foszfát-észterek, a szervetlen pirofoszfátok és egyéb szervetlen foszfátok hasítása (szerves és szervetlen foszfatázok). Az extracelluláris foszfatázok működése nélkül az elhalt biomasszában levő foszfor mennyisége kivonódna a forgalomból. Különösen nagy szerepe van a foszfor körforgalmában a szerves foszfatázok közül a fitáz enzimnek: a fitinsav (nehezen bontható, szerves foszforforma, amely nagy mennyiségben fordul elő pl. olajos magvakban) bontása során szervetlen foszfátot állít elő, amely újra felvehető az élőlények számára. A fitáz enzimnek számos formája ismert (hisztidin savs foszfatáz, tirozin-foszfatáz szerű fitáz stb.), megtalálható állatokban, növényekben és baktériumokban is, de a legközönségesebbek a gombák fitáz enzimei.

Ugyanakkor a mikroorganizmusok a foszfátot sejtanyagaikba asszimilálva hasznosítják, ezzel a szervetlen foszfátot szerves kötésűvé alakítva, melynek révén a hozzáférhető foszfor mennyisége átmenetileg csökken a környezetben. A mikrobák a foszforhoz viszonylag magas affinitást mutatnak, természetes környezetekben e forrásért komoly verseny folyik. Emellett az élőlényekben hatalmas foszfátkészletek halmozódhatnak fel polifoszfátok formájában: polifoszfátnak tekinthetők pl. a DNS és RNS molekulák, hiszen ezek gerince egy ribóz/dezoxiribóz és foszfát csoportok váltakozásával alkotott lánc. Emellett a baktériumokban hosszú molekulájú, szervetlen polifoszfátokat tartalmazó ún, volutin szemcséket is kimutattak. Ezek néhánytól több száz ortofoszfátot tartalmazhatnak, egymáshoz nagy energiájú foszfoanihidrid-kötésekkel kapcsolódnak.

Általában igaz, hogy a foszfátok gyakran kalciummal vagy magnéziummal alkotnak relatíve oldhatatlan sókat és komplexeket. Sok baktérium és gomba szerves savképzésük által felszabadítja e szervetlen formát, így részt vesznek a szervetlen foszfátok oldatba vitelében is. Irodalmi adatok szerint laboratóriumi körülmények között a heterotróf mikrobák közel 50%-a képes a szervetlen foszfátot oldatba vinni.

A foszfátok a vashoz is szívesen kötődnek ($FePO_4$), amely szintén egy kevéssé oldható foszfor vegyület. Mivel ez a folyamat pH függő, a mikroorganizmusok a környezet pH-jának eltolásával hozzájárulhatnak e vegyület mobilizálásához. Mindemellett mind a mikrobák, mind a környezet redox állapota hozzájárulhat az oldható ferri ionok (2+) oldhatatlan ferri (3+) ionokká alakításában. Anaerob körülmények között a vas (3+) mikrobiológiailag vas (2+) alakul szabaddá téve a foszfátot. A baktériumok a redukált környezet kialakításában is szerepet játszhatnak.

A szulfátredukáló baktériumok aktivitása során a kénhidrogén felszabadulása vas-szulfid (FeS) képződéséhez vezet, amely során a foszfát vasvegyületéből szintén felszabadul.

A magasabb rendű állati szervezetek foszfor feleslegüktől ürülék formájában szabadulnak meg, a madár és denevérguanó üledéket képezve jelentős mennyiségben halmozódhat fel bizonyos környezetekben. Dél-Amerika partvidékein a madarak révén létrehozott guanotelepek a fekális eredetű foszfát felhalmozásának szélsőséges példáját mutatják.

9.5. A vas és a mangán körforgalma (Makk Judit)

9.5.1. A vas körforgalom

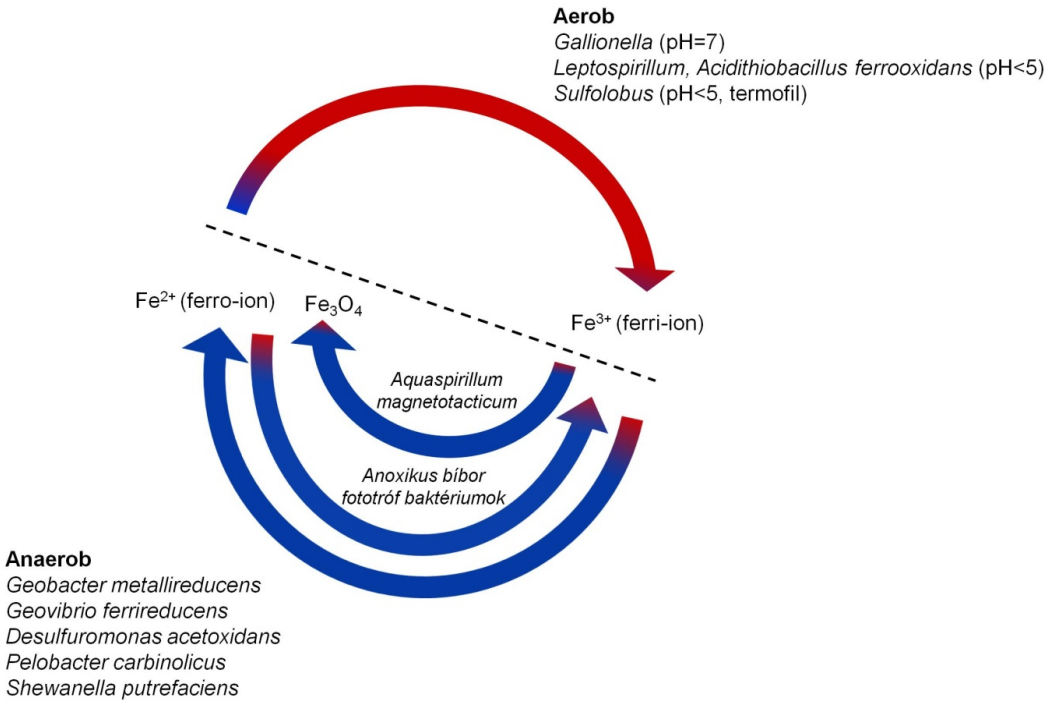
A vas az egyik leggyakoribb elem a Földön. Különböző ásványok alakjában (pl. sziderit, pirit, hematit, goethit, lepidokrokit és magnetit) a földkéreg 4,8% vasat tartalmaz. Eltekintve a meteoritvastól az elemi vas a természetben nem található. Az ipar viszont nagy mennyiségben állítja elő az acélt, a vas ötvözetét vasércekből olvasztásos technikával.

A vas a természetben kémiailag gyakorlatilag kétféle oxidációs formában létezik. Az egyik alak a két vegyértékű ferro (Fe^{2+}, Fe[II]), a másik pedig a három vegyértékű ferri-ion (Fe^{3+}, Fe[III]). A vas redox átalakulásai a természetben mind kémiai, mind mikrobiológiai folyamatok során végbemegy. Ismert, hogy vizes környezetekben

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

semleges pH körül a ferri-ion (Fe^{3+}) kevésbé, míg a ferro-ion (Fe^{2+}) viszont könnyen oldódik. Ha a pH kisebb, mint 5, akkor a vas Fe(II) formában termodinamikailag stabil és elektrondonorként szolgálhat Fe(II)-iont oxidáló baktériumok számára. Ha viszont a pH nagyobb, mint 5, akkor a Fe(III) a termodinamikailag stabil forma és terminális elektronakceptorként szolgálhat Fe(III)-iont redukálni képes baktériumok számára. A Fe(II) abiotikus módon is oxidálódhat Fe(III)-ionná O_2, vagy egyéb oxidáló ágensek (pl. Mn[IV]), míg a Fe(III) redukálódik Fe(II)-ionná szerves, vagy szervetlen redukálószerek hatására. Mind a Fe(III)-ionra, mind a Fe(II)-ionra egyaránt jellemző, hogy könnyen képes komplexképződésre szerves (pl. EDTA, citrát, oxalát) és szervetlen (pl. PO_4^{3-}, HCO_3^-) ionokkal, vegyületekkel.

A vas a létfontosságú elemek közé tartozik és szinte valamennyi élőlénynek (kivétel pl. *Lactobacillus* spp., *Borrelia burgdorferi*; Mn-ionokkal helyettesítik a Fe-ionokat) szükséges az életműködéséhez. A vas olyan fehérjék alkotóeleme, mint pl. a citokrómok, Fe-S proteinek, katalázok, peroxidázok, ferredoxinok. A vas felvehetősége/hasznosítása az élőlények számára függ a környezet pH viszonyaitól, a vas formájától, kelátképző anyagok jelenlététől, az oxigén koncentrációjától, a redoxpotenciáltól. A vas ferro formában jól oldóik, így az könnyen felvehető az élőlények számára. Míg az oxidáltabb ferri-ion rosszul oldódik, nehezen felvehető. Ezen tulajdonságok fontos szerepet játszanak a vas körforgásában. A vas-ciklus során az anaerob légző baktériumok közül egyesek képesek a Fe(III)-iont redukálni, míg mások kemolitotróf anyagcseréjük révén Fe(II)-iont oxidálnak (**9.5/1. ábra**).



9.5/1. ábra. A vas-ciklus folyamatai és a ciklus redox folyamataiban részt vevő mikrobák

Mikrobiális vasredukció

A természetben nagyon gyakori a prokarióták között, hogy ferri-iont képesek elektronakceptorként hasznosítani anaerob környezetekben a légzési anyagcseréjükhöz. Ez mind kemolitotróf, mind kemoheterotróf mikrobákra is jellemző. A Fe^{3+}/Fe^{2+} redukciós potenciálja gyengén pozitív ($E_0' = +0{,}2$ V, pH 7), így Fe(III) redukció végbemehet néhány szerves, illetve szervetlen elektrondonor jelenlétével. A Fe(III) tartalmú ásványok lehetnek amorf (vas-hidroxid) vagy kristályos szerkezetűek (hematit, goethit), előbbieket szívesebben redukálják a baktériumok. A vasoxidáló baktériumok által előállított szolubilis Fe(III)-ionok gyorsabban redukálhatók a vasredukálók által, mint az ásványos formák.

A vasredukcióra rendszertanilag távoli rokonságban álló baktériumfajok képesek. A vasredukáló baktériumok találhatok az Epszilon- (pl. *Geospirillum*) és az Alphaproteobacteria (pl. *Rhodobacter capsulatas*) osztályokba tartozók között hasonlóan, mint a termofil Gram-pozitív csoportnál (pl. *Bacillus infernus*). A *Geovibrio ferrireducens* és *Geothrix fermentens*, mint ismert vasredukáló baktériumok külön leágazást képeznek a Bacteria doménen belül.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Számos hipertermofil Archaeak közé tartozó baktérium is (pl. *Archaeoglobus fulgidus*) képes a Fe(III) redukcióra. Vasban gazdag hőforrásokban a vasredukálók fontos szerepet játszanak a vas-ciklusban. Egyes hipotézisek szerint valamikor az evolúció során a vasredukáló baktériumok lehettek az első légzési anyagcserére képes szervezetek.

A legjobban tanulmányozott Fe(III) redukcióra képes baktériumok a Proteobacteriak két ágába sorolhatók: (1) fakultatív anaerob és Gammaroteobacteria osztályhoz tartozók (pl. *Shewanella putrefaciens*) és (2) a Deltaproteobacteria osztályba tartozó szigorúan anaerobok (pl. A *Geobacter metallireducens*). A legtöbb Deltaproteobacteria osztályba tartozó vasredukáló szervezet képes teljes mértékben ásványosítani (mineralizálás) a szerves vegyületeket ferri-ionok jelenlétében, míg a Gammaproteobacteria osztélyhoz sorolt baktériumok csak részlegesen oxidálják mindezeket. A Gammaproteobacteria osztályhoz sorolt vasredukálókról ismert, hogy az elektronakceptorok széles skáláját képesek felhasználni légzési anyagcseréjükhöz. A *Shewanella putrefaciens* például O_2-t, Fe(III)-t, nitrátot, nitritet, fumarátot, Mn(IV)-t, Cr(VI)-t, U(VI)-t, szulfitot, biszulfitot, elemi S-t és még számos más komponenst elfogad terminális elektronakceptorként. De adott környezetben a *Shewanella putrefaciens* a számára energetikailag legkedvezőbb elektronakceptort fogja hasznosítani. Pl. az O_2 és a nitrát kedvezményezett a Fe(III)-mal szemben, de a Fe(III) az U(IV)-gyel szemben preferált.

A *Geobacter metallireducens* modell baktériumként szolgált a bakteriális Fe(III) redukció folyamatának tanulmányozásakor. A *Geobacter*ek acetát jelenlétében Fe(III)-iont használnak elektronakceptorként az alábbi módon:

$$CH_3COO^- + 8\ Fe^{3+} + 4\ H_2O \rightarrow 2\ HCO_3^- + 8\ Fe^{2-} + 9\ H^+$$

A *Geobacter* elektrondonorként még H_2-t és szerves anyagokat, mint például aromás vegyületeket, toluolt is használhat. Az vasban gazdag anaerob környezetekben, ahol toulol, vagy olajtartályokból kiszivárgó szénhidrogén szennyeződés történt, az olyan mikrobáknak, mint a *Geobacter* rendkívül fontos szerepük van a szennyeződések eltávolításában.

A vasredukció igen gyakori mind édesvízi, mind tengeri környezetek anoxikus üledékében. A Fe(III)-ban gazdag anaerob tengeri üledékben a vasredukálók akár a szerves anyag lebontás 80%-ért is felelősek lehetnek. Vasredukció viszont nincsen az édesvizek, a tengerek fotikus zónájában, mert a fotoszintetikus folyamatok következtében termodinamikailag kedvezőbb terminális elektronakceptor, az O_2 keletkezik magas koncentrációban a mikrobák számára.

A vasban gazdag vízzel borított talajokban, lápos vagy mocsaras területeken nagy mennyiségben keletkezik ferro-ion a ferri-ion redukciója során. Ha a ferro-ionokban gazdag víz O_2-ben gazdag helyekre szállítódik, akkor a ferro-ionok gyorsan visszaoxidálódnak kémiai úton, vagy vasoxidáló baktériumok révén. A keletkező ferri-vegyületek aztán kiválnak és barnás vöröses vaskiválások jönnek létre. A vasbaktériumok működésének eredménye az ún. gyepvasérc felhalmozódása is.

$$Fe^{2+} + 0{,}25\ O_2 + 2{,}5\ H_2O \rightarrow Fe(OH)_3 + 2\ H^+$$

A ferri-hidroxid precipitátumok gyakran nem élő anyagokkal kerülnek kapcsolatba, mint például humusz anyagokkal reagálva a ferri-ion visszaoxidálódik ferro-ionná. Továbbá a ferri-vegyületek komplexeket képezhetnek különböző szerves anyagokkal. Ilyenkor oldatba mehetnek és újból elektronakceptorként szolgálhatnak vasredukáló baktériumoknak.

Ferro-ion és pirit oxidáció

A baktériumoknak egy csoportjára jellemző, hogy a ferro-ionokat tömegesen ferri-ionokká képesek oxidálni, vagy legalább is ebben az oxidációban hatékonyan közreműködni. Ezeket a szervezeteket vasbaktériumoknak nevezzük (lásd 10.8. alfejezet). Egyesek a vas oxidációjával nyert energiát a CO_2 redukciójához képesek felhasználni és mint kemolitotróf autotróf baktériumok szaporodnak. Meg kell jegyezni, mivel a vas oxidációja csekély szabadenergia-változással jár, ezért a mikrobák a létfenntartásukhoz szükséges energia megszerzéséhez nagy mennyiségű vasat oxidálnak, miközben vas-oxidot, vas-oxihidroxidot, vagy vas-hidroxidot halmoznak fel felületükön, illetve környezetükben.

A vasoxidációra rendszertanilag különféle baktérium csoportba tartozó fajok, nemzetségek képesek, a vasoxidáció történhet aerob, mikroaerofil és anaerob körülmények között, neutrális és savas pH-n. Neutrális pH-n kedvezőbbek az energetikai feltételek (redoxpotenciál), ami miatt a Fe(II) jobb elektrondonor, mint savas pH-n, ez pedig pozitív

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

hatással van az oxidáció energia mérlegére, a mikroorganizmusoknak lehetőségük van több energiát kinyerni a reakcióból. Ezt tudják kihasználni a semleges pH-jú környezeteket kedvelő vasbaktériumok mikroaerofil környezetben, ugyanis ilyenkor a spontán kémiai vasoxidáció lassú folyamat. Neutrális pH-n a Fe(II)-ion mikrobiális oxidációja anoxikus körülmények között is lehetséges illetve oxikus/anoxikus határfelületeken. Ilyen határfelületek létrejönnek különböző víztestekben a víz rétegződésének következtében, üledék és víztest határán, illetve anoxikus talajrétegből feltörő termálvizek felszínre törésénél. Semleges kémhatású környezetekben például a jellegzetes morfológiát mutató baktériumok, mint a szalag alakú vastartalmú függelékkel rendelkező *Gallionella*k, vagy maga körül oxidált vasvegyületekben gazdag csőszerű hüvelyt képező *Leptothrix*ek gyakoriak. Ezek a szervezetek elsősorban anaerob, ferro-ionokban gazdag felszín alatti vizek és O_2-ben gazdag levegő határfelületén képesek elszaporodni.

Semleges pH-jú környezetekben élő vasoxidálók közé tartoznak még a fotoautotróf baktériumok is (pl. bíbor kén és nemkén baktériumok), melyek elektrondonorként hasznosíthatják a Fe(II) is fotoszintézisükhöz, illetve azok az anaerob vasoxidáló baktériumok (pl. *Geobacter metallireducens*), amik légzésük során a Fe(II)-ion oxidálását párosíthatják oxidált vegyületek redukálásával (pl. nitráttal). Neutrális közeli pH-n tehát oxikus és anoxikus módon is történhet a vasoxidáció.

A legintenzívebb bakteriális vasoxidáció nagyon savas pH-jú környezetekben zajlik, ahol a Fe(II) kémiai oxidációja kevésbé valósul meg. Savanyú környezetekben a vas oxidációjának szabadenergia hozama éppen hogy csak fedezi az ATP szintézis energia szükségletét, így valószínűsíthető hogy a vasoxidálók létfenntartásához, biomasszájuk növeléséhez sok vasra van szükségük. Tevékenységükre bizonyítékul szolgál, hogy nagy mennyiségben halmoznak fel extracellulárisan felszínükhöz precipitálódott vas-oxidokat, vas-oxihidroxidokat, illetve vas-hidroxidokat. Extrém savas élőhelyekről kimutatható vasoxidáló baktériumok például az acidofil kemolitotróf anyagcserére képes *Acidithiobacillus ferrooxidans* és a *Leptospirillum ferrooxidans*, vagy az Archaea közé tartozó temofil *Ferroplasma* és *Sulfolobus* fajok.

Az egyik leggyakoribb vastartalmú ásvány a természetben a pirit (FeS_2). Szinte minden magmás, metamorf és üledékes ásványtársulásból ismert. Pirit mindig megtalálható a kőszénben és sok ércben is. A baktériumok általi pirit oxidációnak nagy a jelentősége olyan ipari alkalmazásoknál, ahol a kőszenek kénmentesítése, illetve ércek kilúgzása történik mikrobák segítségével.

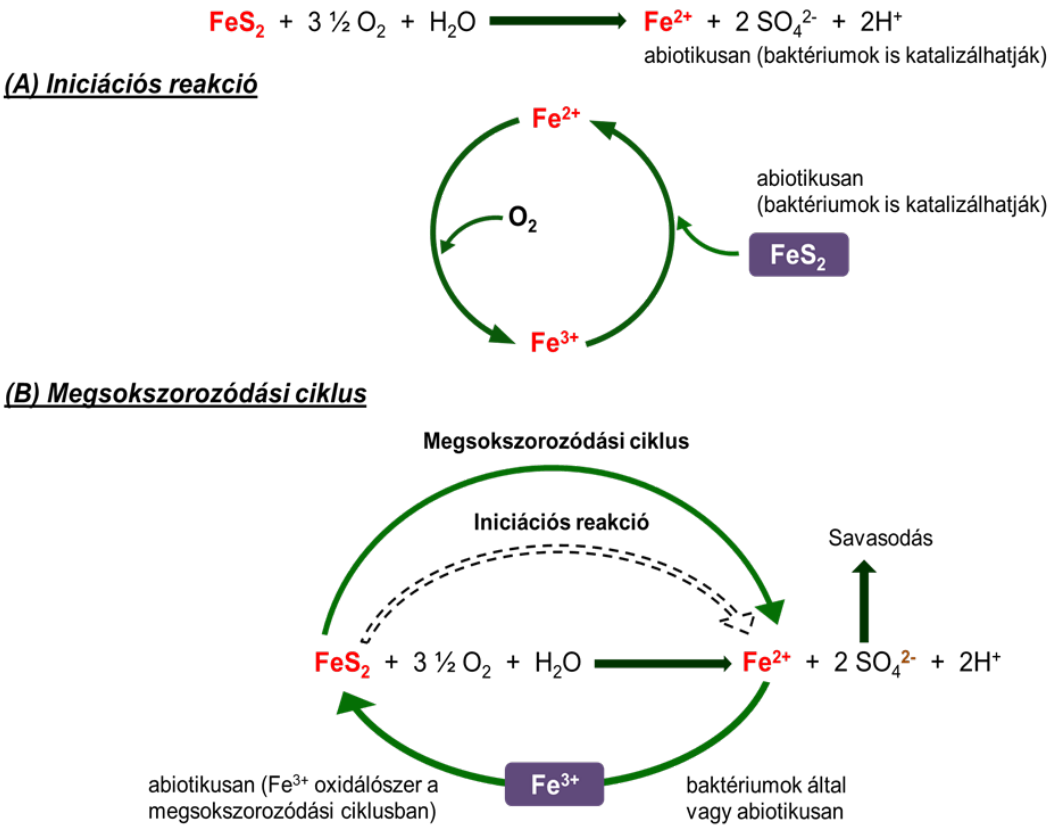
A pirit (FeS_2) oxidációja együtt történhet kémiai (abiotikus) és bakteriális folyamatokban. Az oxigén (O_2) és a ferri-ion (Fe^{3+}) is elektronakceptorként szolgálhat. Bányászati körülmények között először a pirit az O_2 jelenlétében kémiai úton lassan oxidálódik, ezt a kémiai reakciót iniciációs reakciónak is hívják. Ennek során a szulfid szulfáttá oxidálódva savas környezetet teremtve akadályozza a ferro-ionok további eloxidálódását az O_2 jelenlétében. Azonban, ha vannak jelen olyan mikrobák, mint az *Acidithiobacillus ferrooxidans* és a *Leptospirillum ferrooxidans*, akkor a ferro-ionok oxidációja bakteriális folyamatok révén tovább folytatódik a savas környezetben. A mikrobák által képződött ferri-ionok viszont erős oxidálószerek és további pirit ásványokat oxidálva ferro-ionok és kénsav keletkezését eredményezik:

$$FeS_2 + 14\ Fe^{3+} + 8\ H_2O \rightarrow 15\ Fe^{2+} + 2\ SO_4^{2-} + 16\ H^+$$

Továbbiakban a ferro-vegyületek azután ferri formává oxidálódnak baktériumok segítségével. A mikrobák hatására a pirit oxidációs folyamatok felgyorsulnak (**9.5/2. ábra**).

Természetes környezetekben a baktériumok anyagcseréje során képződött ferro-vegyületek a talajvízből bekerülhetnek felszíni vizekbe, környező vízfolyásokba, patakokba, folyókba. Ilyenkor az oxigénes környezetben a ferro-iont a baktériumok ferrivé oxidálják és ferri-vegyületként kiválnak az elfolyókban.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



9.5/2. ábra. A kőszén pirit (FeS_2) tartalmának oxidációja abiotikus és bakteriális folyamatok által

Először a pirit az O_2 jelenlétében kémiai úton lassan oxidálódik, ezt a kémiai reakciót iniciációs reakciónak is hívják (A). Továbbiakban a ferro-ionok oxidációja felgyorsul bakteriális folyamatok révén a savas környezetben (B). A baktériumok által előállított ferri-ionok további pirit ásványokat oxidálva ferro-ionok és kénsav keletkezését okozzák (megsokszorozódási ciklus).

Savanyú bányavizek

A szulfid ásványok bakteriális oxidációja során képződő savanyú bányavizek környezetvédelmi problémát jelentenek szénbányák és ércfeldolgozó üzemek környékén. A folyókba, vagy tavakba kerülő savanyú bányavizek veszélyesek, mert savtartalmukkal, illetve oldatban lévő toxikus fémtartalmukkal rontják a vizek minőséget. Az ilyen szennyezett víz alkalmatlan emberi és ipari felhasználásra is.

A pirit átalakítása végső soron ferro-ionokat és kénsavat eredményez, és erősen lecsökkent pH-t (kisebb, mint pH 1). Ez a nagyon savas oldat aztán más kőzeteket alkotó elemeket is oldatba visz, ami végül is a kőzet mállását eredményezi. Például a fő kőzetalkotó komponens az aluminium kis pH-án oldódik és oldott formában nagyon toxikus a vízi élőlényekre nézve.

A savanyú bányavizek képződéséhez O_2 szükséges. O_2 jelenlétében zajlik a ferro-ion ferri-ionná oxidálása. Amíg a szenet nem bányásszák ki, addig pirittartalma nem érintkezik a levegő oxigénjével, vízzel, baktériumokkal. De amikor bányatevékenység révén mindezekkel találkozik, a pirit oxidációja elkezdődhet. E közben a keletkező savas bányavíz a környező vizeket szennyezheti.

A savanyú bányavizekből gyakran erősen acidofil ősbaktériumokat is ki lehet mutatni, mint a sejtfal nélküli *Ferroplasma*kat. A *Thermoplasma* ősbaktérium rokonságához tartozó *Ferroplasma*k számára a pH 1 és 50 °C körüli hőmérsékletű környezetek ideálisak. A *Ferroplasma acidarmanus* a pirit felszínén nyálkás biofilmet képezve fedezhető fel vasérc felhalmozódásokban.

Magnetotaktikus baktériumok

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A magnetotaktikus fajok intracelluláris zárványként különböző vasásványokat halmoznak fel magnetoszómák formájában. A magnetoszóma egy ferrimágneses nanokristályból (amely lehet magnetit [Fe_3O_4], vagy greigit [Fe_3S_4]) és az ezt körülvevő membránból áll. Jellemző tulajdonságuk a magnetotaxikus baktériumoknak, hogy a nanokristályok hogyan helyezkednek el a sejten belül. Alkothatnak egy, vagy több láncot végighúzódva a sejten, vagy diszpergáltan aggregátumokba rendeződve általában a sejt egyik pólusán a csillók eredési helyénél. Tipikusan csak egyféle ásvány szokott előfordulni a megnetoszómában, de az ellenkezőjére is akad példa. Utóbbi esetében mindkét ásvány előfordul egy láncban egyesülve eltérő formában. Azonosítottak nem mágneses tulajdonságú vas ásványokat is (pl. vas-hidroxidok) amik feltehetően az előbbiek prekurzorai. Az ilyen szervetlen fémvegyületek produkciója és raktározása a prokarióták körében igen ritka. Az első felfedezések a baktériumok magnetotaxisának észlelésén alapultak.

A magnetoszóma szerepére sokféle elmélet létezik. Elsősorban mágneses tulajdonsága miatt, a baktériumok számára a geomágnesesség érzékelésével, az orientációt teszi lehetővé. A magnetotaktikus baktériumok képesek a geomágneses erővonalak mentén úszni, amelyek pedig az Egyenlítőtől távolodva a geomágneses erővonalak egyre nagyobb szögben hajlanak a Föld felszínéhez képest, miáltal a baktériumok mindig "lefelé" vagy "felfelé" úsznak. Ez a viselkedés előnyt jelent az optimális oxigénkoncentráció megtalálása szempontjából, hiszen a sejt egy háromdimenziós keresési problémát egydimenziósra redukál. Nagy oxigénkoncentráció mellett a magnetotaktikus baktériumok az északi félgömbön a mágneses észak felé, míg a déli félgömbön a mágneses dél felé úsznak, azaz mindkét esetben lefelé, a toxikusan nagy oxigénkoncentrációtól távolodva. Az Egyenlítő környékén, ahol a mágneses erővonalak párhuzamosak a felszínnel, közel fele-fele arányban találhatók dél-, illetve északkereső baktérium sejtek. A magnetotaxis egyik előnye lehet, hogy a mikroaerofil, illetve az üledéklakó szervezeteknek segít az oxigénszegény aljzat megtalálásában. Ezt az aerotaxis segítségével is elérhetnék, de akkor a 3D-s térben kéne tájékozódnia a baktériumoknak, a magnetotaxis csak 1D-t igényel, a mikrobáknak csak lefelé kell úszniuk. Az újabb feltevések szerint az aerotaxis is fontos lehet a magnetoszómát képző fajok orientációjában és haladásában, így a magneto- és az aerotaxis együtt játszhat szerepet ezen baktériumok mozgásában. Így az új elnevezésük a magneto-aerotaktikus jelzővel bővült. Tehát a jelenleg elfogadott magyarázat szerint passzívan sorakoznak a mágneses mezők mentén és aktív aerotaxissal jutnak el a mikroaerofil régiókba, a megfelelő pólus irányába.

Előfordulásuk talajban, üledékben, vízoszlopban, oxikus és anoxikus zóna határán nagy mennyiségben is lehetséges. A tengerek mélyén élő, obligát anaerob szervezetek nitrát redukálók.

A magnetotaktikus baktériumok legtöbbje az Alpha- vagy Deltaproteobacteria osztály tagja. A Proteobacteria törzshöz tartozik pl. *Desulfovibrio magneticus* (SRB), *Magnetospirillum gryphiswaldense*. De akad ellenpélda is, nem a Proteobacteria törzshöz, hanem a Nitrospirakhoz tartozik pl. a *Magnetobacterium bavaricum*. Az Archaeak között eddig nem találtak magnetotaktikus fajt. A magnetotaxis több vonalon megjelent az evolúció során, ez laterális géntranszfer útján lehetséges.

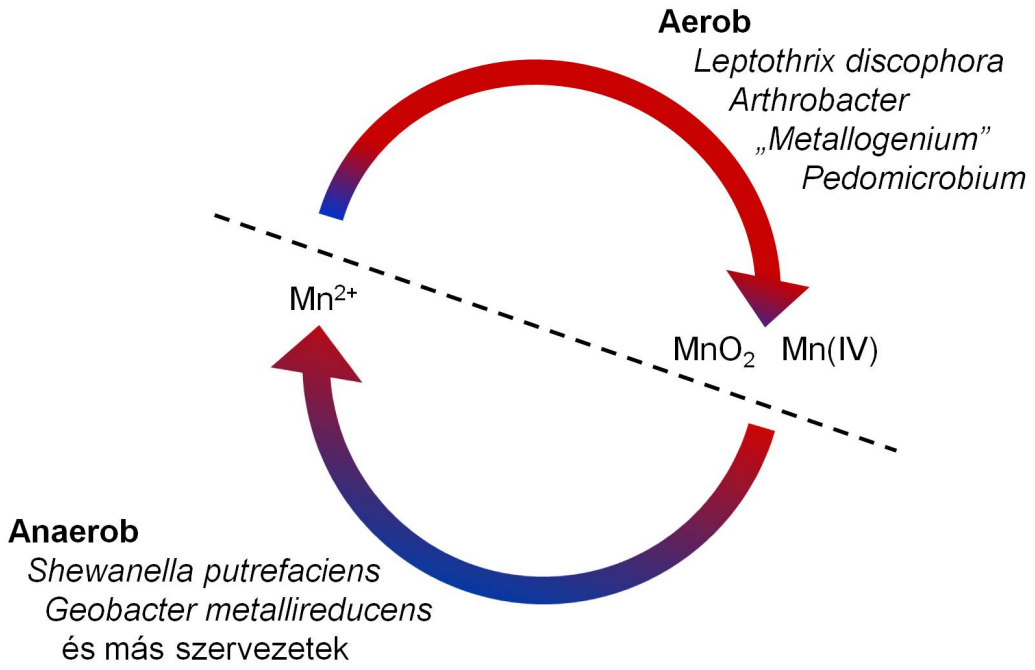
9.5.2. Mangán körforgalom

A mangán a természetben rendkívül ritkán fordul elő elemi formájában. Ásványai már jóval gyakoribbak, a természetben túlnyomóan barnakő (MnO_2) és nehezen oldódó mangán(II)-vegyületek (pl. $MnCO_3$) alakjában van jelen. A tengervíz meglepően magas mangánkoncentrációja eróziós folyamatok és tenger alatti vulkánkitörések eredménye.

A mangán a természetben 3 oxidációs állapotban létezik: +II, +III és +IV. A Mn(II) semleges pH-jú környezetekben jól oldódik, de kevésbé reaktív mint a Fe(II). A Fe(II)-ionnal szemben jellemző, hogy az O_2 kevésbé oxidálja pH 8 alatti környezetekben. Anaerob környezetekben és semleges pH környékén a Mn(II) elektrondonorként szolgál mangánoxidáló baktériumok számára. Mn(II) immobilizálódik szervetlen komponensekkel (pl. bikarbonát, szulfid) történő komplexképződés során, miközben Mn-tartalmú ásványok, mint rodokrozit ($MnCO_3$) és alabandin (MnS) keletkezik. A Mn(II) O_2 általi oxidációját gátolja, hogy a Mn(II) komplexet képez bikarbonáttal, szulfiddal és humuszsavakkal. A Mn(III) nagyon instabil semleges pH-n és komplexképző ligandumok hiányában könnyen diszproporcinálódik Mn(II)-ionná és Mn(IV)-ionná. A Mn(IV) kevésbé oldódó forma semleges pH-n. A Mn(IV) terminális elektronakceptorként szolgálhat.

A mangán biológiai szempontból esszenciális elem. Élőlényekben számos biokémiai folyamat résztvevője, enzimek fontos alkotóeleme A mikrobák szerepe a mangán-ciklusban bizonyára jelentősebb, mint ami ezidáig ismert. Mangán-ciklus során a baktériumok a Mn(II)-iont (mangano-iont) Mn(IV)-ionná (mangani-ionná) oxidálják, míg más mikrobák számára a Mn(IV) elektronakceptorként szolgál és Mn(II)-ionná redukálják (**9.5/3. ábra**).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



9.5/3. ábra. A mangán-ciklus folyamatai és példák a ciklus redox folyamataiban részt vevő mikrobákra

A mangán oxidációját egyes mikrobiális anyagcseretermékek is kiválthatják, de a mangánt közvetlenül is oxidálhatják enzimeik segítségével. A Fe(II)-ionnal ellentétben a Mn(II) kevésbé oxidálódik semleges pH-jú környezetekben O_2 hatására, így elektrondonorként szerepelhet mangánoxidáló baktériumok számára. Azonban meg kell jegyezni, hogy ezidáig nincsenek egyértelmű bizonyítékok arra, hogy a mangánoxidáló baktériumok a Mn(II) oxidációval energiát (ATP-ét) tudnak-e szintetizálni kemolitotróf módon. Egyes mangánoxidálokról (pl. *Pseudomonas* S-36-os törzs) készült ultravékony metszetes elektronmikroszkópos felvételeken karboxiszómák jól láthatók, illetve a CO_2 fixáláshoz szükséges RuBisCO (ribulóz-1,5-biszfoszfát-karboxiláz-oxigenáz) enzim génjét tengeri mangánoxidáló baktériumokban kimutatták, ami valószínűsíti, hogy ezek autotróf életmódra is képesek.

Mangánoxidáló baktériumok egyaránt találhatók édesvízi és tengeri környezetekben, sokszor oxikus/anoxikus határfelületek környékén. Számtalan heterotróf mikroba – baktérium és gomba – képes mangánoxidációra, közöttük pl. hüvelyes *Leptothrix*ek, pálcika alakú *Arthrobacter*ek, sarjadzó *Pedomicrobium* és csillag alakzatot is mutató *Metallogenium* fajok. A Mn(II) oxidációval létrejövő Mn(IV) vegyületek gyakran felhalmozódnak egyes baktériumok sejtfelszínén (pl. *Arthrobacter siderocapsulatus, Leptothrix discophora*). Jellegzetes színű sötét barna, vagy fekete Mn(IV)-vegyületekben gazdag nyálkás tokot képezve. A külső Mn(IV)-vegyületekben gazdag tok védelmet biztosíthat a baktérium számára UV fénnyel, nehézfémekkel, vagy vírusokkal szemben, de detoxifikációs mechanizmus is lehet toxikus koncentrációban jelenlévő Mn(II)-ionokkal szemben. Ezeknél a baktériumoknál ismert az is, hogy a Mn(II) oxidálása kataláz enzimmel történik. A reakció során a Mn(II)-ionokról az elektronok hidrogén-peroxidra kerülnek, és ezzel meggátolják, hogy aerob légzési anyagcseréjük során toxikus hidrogén-peroxid felhalmozódjon.

$$Mn(II) + H_2O_2 \xrightarrow{\text{kataláz enzim}} MnO_2 + 2H^+$$

Az anaerob légzésre képes mangánredukáló baktériumok jelentős mennyiségű Mn(II)-t termelnek Mn(IV)-oxidok redukciója révén. Erre bizonyíték, hogy mind édesvízi, mind tengervízi környezetekben nagy Mn(II) koncentrációkat mutatnak ki itt, ahol mangánredukáló baktériumok is megtalálhatók. A Mn(IV) redukciójára képesek fakultatív anaerobok, mint a *Shewanella putrefaciens* és *Geospirillum barnesii,* az obligát anaerobok között a *Geobacter metallireducens, Desulfuromonas acetoxidans, Desulfovibrio desulfuricans, Geothrix fermentens, Bacillus infernus.* A mangánredukálók Mn(IV) redukcióhoz elektrondonorként H_2-t, vagy különféle szerves anyagokat használnak. A szigorúan anaerobokra jellemző, hogy a szerves anyagokat mineralizálják, míg a fakultatív anaerobok csak részlegesen oxidálják ezeket a szubsztrátokat. A szigorúan anaerobok között egyesek az elemi kén (S^0) oxidációját a Mn(IV) redukciójával kötik össze.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A tengerek és óceánok fenekén gyakori előfordulású fekete, vagy sötétbarna színű mangángumók képződéséért jellegzetes „gumóképző” mikrobiótának jelentős szerepet tulajdonítanak. Tagjaik között mangánoxidálók és mangán-dioxid redukálók is vannak. A mangán(II)-ionok bakteriális oxidációjának előfeltétele, hogy előbb - oxigén és szerves anyag jelenlétében - a gumókon adszorbeálódjanak. A mikrobák tevékenységével, felszínükön ásványok lerakódásával, a mangán(II)-ionok adszorpciójával a gumók folyamatosan növekednek. A mangánon kívül a gumók vasat és színesfémeket (pl. réz, kobalt és nikkel) is tartalmaznak.

9.6. Egyéb biológiai szempontból fontos elemek körforgalma (Makk Judit)

9.6.1. A higany biogeokémiai ciklusa

A higany az egyetlen fém, amely szobahőmérsékleten folyékony halmazállapotú. A természetben leggyakrabban előforduló ásványa a cinnabarit (higany-szulfid, HgS). A redoxi viszonyoktól függően a higany különböző oxidációs állapotokban jelenik meg a környezetben. Oldhatóság szerint a fontosabb formái három nagy csoportba sorolhatók: (1) illékonyak: Hg^0, $(CH_3)_2Hg$; (2) oldott formák: Hg^{2+}, HgX_2, HgX_3^-, HgX_4^{2-} (ahol X =OH^-, vagy Cl^-) és az oldható szerves Hg-komplexek; (3) nem oldható vegyületek: CH_3Hg^+, CH_3HgCl, CH_3HgOH, HgS, valamint a humusz-Hg-komplexek.

A higanyvegyületek mérgező hatása ma már jól ismert. Az elmúlt évtizedek során több esetben tapasztaltak igen súlyos higanymérgezést (pl. a rosszul szellőztetett helyiségekben a higanysók használata a nemezkalapok gyártása során, illetve a szárítási folyamatban keletkező por a kalapkészítőknél súlyos idegrendszeri elváltozásokat okozott, vagy Japánban metil-higannyal szokatlanul nagy koncentrációban szennyezett halak fogyasztásával kialakuló súlyos idegrendszeri tünetekkel járó megbetegedések, ami "Minamata-betegség" néven vált ismertté), ezért a higanyt ma a legveszélyesebb fémszennyezőnek tartják. Korábban ugyanis azt feltételezték, hogy a fém a természeti vizek üledékeiben kizárólag nagyon rosszul oldódó HgS formájában van jelen. E felfogást azonban megváltoztatta az a megfigyelés, amely szerint adott körülmények között a higany biológiai úton metileződik ("biometileződik"). A mikrobák hatására metil- és dimetil-higannyá alakul. Másfelől azt is igazolták, hogy a HgS oldhatósága nagyobb, mint ami az oldhatósági szorzatából számítható. Ennek oka az, hogy a vizes fázisban nemcsak Hg^{2+}-ionok, hanem különböző összetételű komplex részecskék is jelen vannak. Savas közegben például $[Hg(SH)_2]^-$, míg lúgosban $[HgS_2]^{2-}$ komplex képződik.

A higanyt és a higanyvegyületeket széles körben alkalmazzák különböző technológiai célokra (klórgázgyártás, elektrotechnika, biocid anyagok és katalizátorok előállítása, fogászat, gyógyszerek tartósítása, stb.), e miatt fokozott mennyiségben kerülnek a légkörbe, talajba és vizekbe. Az atmoszférába irányuló higanykibocsátás közel 30%-a antropogén eredetűnek tartják. A kondenzált fázisból (hidroszféra, litoszféra, talaj) a higany fém-, illetve metil-higanyvegyület formájában kerül az atmoszférába. Az atmoszféra, a hidroszféra és a litoszféra között cserélődő higanyvegyületek pontos mennyisége ma még kevéssé ismert. Az egyes rezervoárokban található higany mennyiségeiről viszont viszonylag pontos adatok vannak.

A litoszférában a higany főként szulfid formájában van jelen, amiből a fém lassan mobilizálódik. A folyamat bakteriális redukcióval kezdődik, amelynek során első lépésben fémhigany keletkezik, amit viszonylag gyors reakcióban metileződés követ.

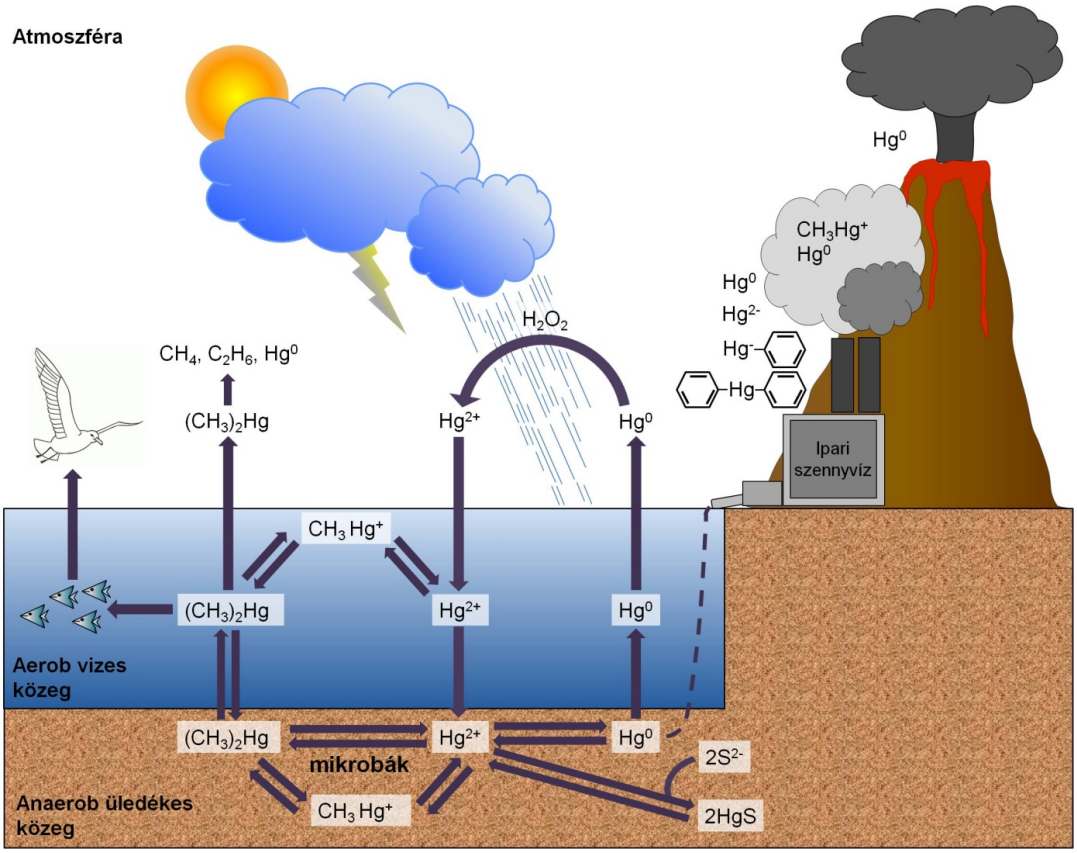
Levegővel telített felszíni vizekben a higany Hg^{2+}-ionok, mérsékelten oxidáló, illetve gyengén redukáló közegben Hg^0 vagy Hg^{2+}-ionok, redukáló körülmények között pedig Hg^0, illetve anionos HgS_2^{2-} formájában vannak jelen. A tengervízben az egyes higanyvegyületek aránya a pH-tól és a klorid-ion koncentrációtól függ, ahol főleg $HgCl_2$, $HgCl_3^-$, $HgCl_2Br^-$, $HgCl_3Br^{2-}$és $HgCl_4^{2-}$ jelenlétével számolhatunk.

A metil-higany 100 x toxikusabb, mint a Hg^0, vagy Hg^{2+}. Minthogy a szerves higanyvegyületek erősen mérgezőek, a természetben lejátszódó biológiai metileződésük különös figyelmet érdemel. A biológiai metileződés anaerob körülmények között, metilkobalamin segítségével játszódik le (oxidáció, elektrofil hasítás, gyökös hasítás, nukleofil hasítás, illetve redukció), míg aerob feltételek mellett a sejtekben a metionin szintéziséhez hasonló úton megy végbe.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A keletkező szerves higanyvegyületek lipofil tulajdonságúak, metil-csoportjuk révén könnyedén átjutnak a sejtmembránokon és ennek megfelelően a vízi élőlényekben feldúsulhatnak. A metil-higany bioakkumuláció a vízi ökoszisztémán kívül a szárazföldi élőlényeket, beleértve az embert is érinti, azokat akiknek táplálkozása összefüggésben van a vízi ökoszisztéma tagokkal, halat, rákot, vagy éppen algát fogyasztanak. A metil-higany egyre növekvő akkumulált mennyiségét mutatják ki az egymásra épülő táplálkozási szintek reprezentáns élőlényeiben. A metil-higany tartalmú tápanyagot fogyasztva a metil-higany a gyomorban metil-higany-kloriddá alakul, a tápcsatornából tökéletesen felszívódik, véráramba kerülve vörösvértestek hemoglobinjának szulfhidril csoportjához kötődve szállítódik. A vérkeringésébe bekerülve, magzatoknál a placentán keresztül, átjutva a vér-agygáton a nagyon nagy higanyszint felnőtteknél idegrendszeri károsodást okoz, gyerekeknél az agy és az idegrendszer fejlődési rendellenességeihez vezet. A higany toxicitása arra is visszavezethető, hogy fontos enzimek (pl. glikolitikus út) aktív helyén található cisztein maradékokkal lép reakcióba és így enzimek működését teszi tönkre. A metil-higany-homocisztein-komplex a nélkülözhetetlen metioin aminosavval cserélődhet fel és az aktív transzportrendszerben a metioninnal versenyezhet.

A szerves higanyvegyületek demetileződése kémiai, fotokémiai és biokémiai úton egyaránt lehetséges. Az illékony dimetil-higany pl. az atmoszférában fotokémiai reakciók révén gyorsan elemi higanyra, metánra és etánra bomlik. A metil-higany-kation biológiai lebomlása a vízi üledékekben szintén elemi higany és metán képződéséhez vezet.



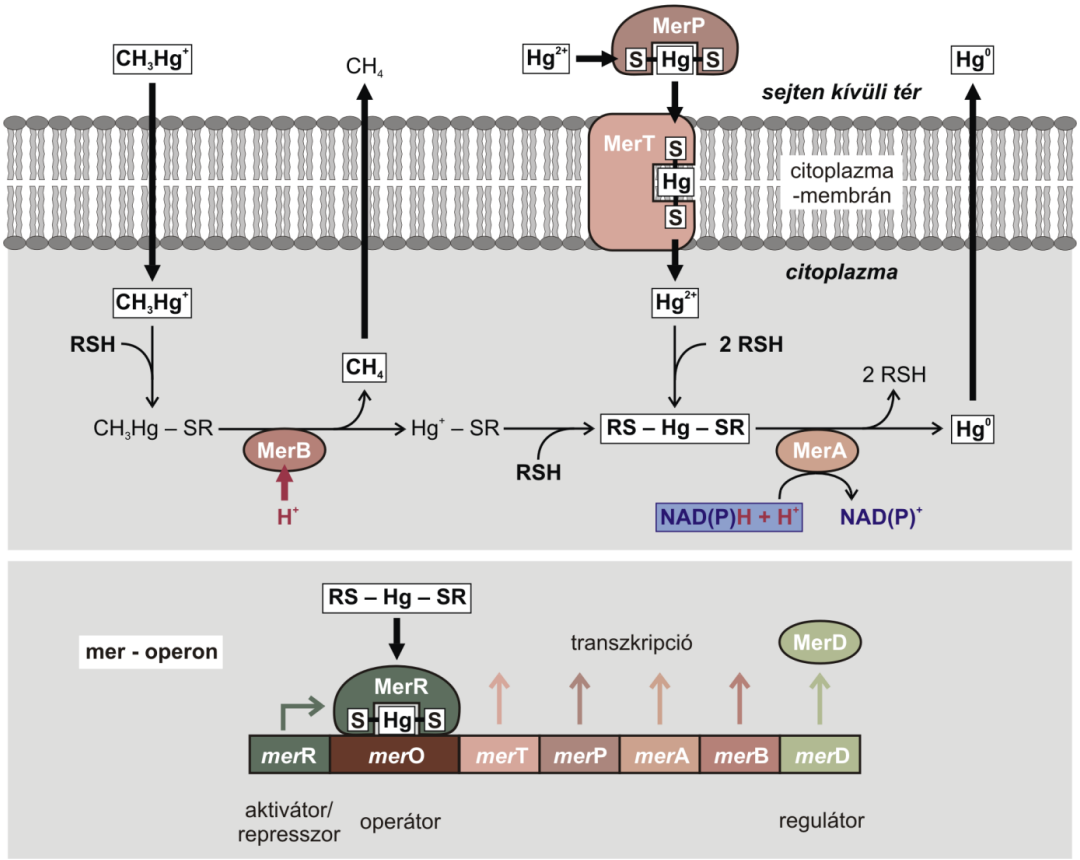
9.6/1. ábra. A higanynak az élő szervezetek részvételével megvalósuló körforgalma

A **9.6/1. ábra** a higany körforgásának legfontosabb kémiai és biokémiai lépéseit mutatja. Az üledékben és a hidroszférában lejátszódó mikrobiológiai folyamatok során a higany(II)-ionok fémhigannyá redukálódhatnak és metilszármazékok is képződhetnek. Az utóbbiak a táplálékláncon mentén egyre nagyobb koncentrációban halmozódnak fel, súlyos higanymérgezést okozva. Diszproporcionálódás vagy további metileződés révén gázhalmazállapotú dimetil-higany [$Hg(CH_3)_2$] keletkezik, ami az atmoszférába kerül, ahol fény hatására lebomlik. A higany(II)-szulfid képződésével járó reakció a természetes vizekben csak átmenetileg csökkenti a higany(II)-ionok koncentrációját. Anaerob környezetekben a szulfátredukáló baktériumok, aerob viszonyok között pedig kén-hidrogént oxidáló baktériumok (pl. *Acidithiobacillus*) képesek a kevésbé oldódó HgS vegyület szulfid részét szulfáttá alakítva Hg^{2+} ionok koncentrációját megnövelni.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A higany-ionokkal és szerves higanyvegyületekkel szembeni rezisztencia többfajta mechanizmusa is ismert: pl. (1) a sejtek tiolokat szintetizálnak (pl. ciszteinben gazdag fehérjéket, metallotioneineket), melyek a higanyvegyületeket megkötik, s ezáltal csökken a sejttel szembeni toxicitás; (2) a higany sejtbe lépését permeábilítási akadályok is gátolhatják; (3) egyes baktériumok a toxikus higanyvegyületeket kevésbé, vagy nem toxikus formává tudják alakítani. Utóbbi esetben a szerves higanyvegyületek detoxifikációja a higany-szén kötések hasítására vezethető vissza. Ennek kivitelezésében a citoplazmatikus organo-merkuri-liáz enzim vesz részt. Ezt követően a Hg^{2+} citoplazmatikus, $NAD(P)H_2$ dependens merkuri-reduktáz enzim közvetítésével Hg^0-á redukálódik, így a higany a mikroba tenyészközegéből elillanhat (**9.6/2. ábra**).

A higanyrezisztens baktériumokban a higany rezisztenciáért felelős gének ismertek, legtöbbször plazmidokon, vagy transzpozonok által kódoltak. A higanyrezisztencia indukálható és legalább 6 gén szabályozza (*mer*R, *mer*T, *mer*P, *mer*A, *mer*B, *mer*D). Ezek egymás mellett elhelyezkedve a *mer* operonban találhatók. A *mer*R gén regulátor fehérjét kódol, ami a strukturgének átírását gátolhatja (represszor), vagy elősegítheti (aktívátor). Higany vegyületek hiányában a MerR represszorként működik és hozzákötődve a *mer* operon operátor régiójához meggátolja strukturgének átírását. Ha azonban higanyvegyületek vannak a mikroba környezetében (pl. CH_3Hg^+, Hg^{2+}), akkor a MerR fehérje ciszteinjének szulfhidril csoportjához kötődve a represszor nem tudja megakadályozni a strukturgének átíródását: *mer*A-t, mely a merkuri-reduktáz enzimet kódolja; *mer*B-t, mely széles spektrummal rezisztens törzsekben az organo-merkuri-liáz enzimre kódol; *mer*P-t és *mer*T-t, mely gének a higany transztportjáért felelősek (MerP a periplazmatikus Hg^{2+}-kötő fehérje, MerT a citoplazmamembránon keresztül történő transzportért felelős fehérje; *mer*D-t, amely regulátor fehérjét kódol (**9.6/2. ábra**).



9.6/2. ábra. A higany rezisztencia mechanizmusok: *mer* operon és a higany detoxifikációja organo-merkuri-liáz és merkuri-reduktáz enzimek révén

A *mer*R gén regulátor fehérjét (MerR) kódol, ami a strukturgének átírását gátolhatja (represszor), vagy elősegítheti (aktívátor). Higany vegyületek hiányában a MerR represszorként működik és hozzákötődve a *mer* operon operátor régiójához meggátolja strukturgének átírását. Ha azonban higanyvegyületek vannak a mikroba környezetében (pl. CH_3Hg^+, Hg^{2+}), akkor ezek a MerR fehérje ciszteinjének szulfhidril csoportjához kötődve nem tudja megakadályozni a strukturgének átíródását (MerA, merkuri-reduktáz enzim; MerB, organo-merkuri-liáz enzim; MerP [periplazmatikus

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Hg^{2+}-kötő fehérje]; MerT [citoplazmamembránhoz keresztül történő transzportért felelős fehérje]; MerD, regulátor fehérje (RSH, tiolok; RS-Hg-SR, higany-tiol-komplexek).

9.6.2. Az arzén biogeokémiai ciklusa

A természetben az arzén 4 féle oxidációs állapotban fordul elő: As(+V), As(+III), As(0) és As(-III). A legfontosabb ásványai az auripigment (As_2S_3), a realgár (As_4S_4), az arzenopirit (FeAsS) és az arzenit (As_2O_3). Foszfátércekben is gyakori, így ezek feldolgozása során a foszforműtrágyákba és a foszfáttartalmú mosószerekbe is bekerül. Az erősen mérgező hatású arzénvegyületeket tartalmazó rovarölő és növényvédő szereket már hosszú idő óta alkalmazzák, illetve vegyi fegyverként is bevetették az I. világháborúban [Lewisit, $ClCH{=}CH{-}AsCl_2$, Blaukreuzkampfstoffe, $(C_6H_5)_2AsCl$, és $(C_6H_5)_2AsCN$].

Az arzén számos fémmel ötvözeteket alkot és különböző vegyületeiben kovalens kötést képez szénnel, hidrogénnel, oxigénnel és kénnel. Az arzenát-ion (AsO_4^{3-}) strukturális analógja a foszfát-ionnak, így az energia igényes foszfát felvételéért felelős transzport rendszereken keresztül könnyen bejut az élő sejtekbe. A sejtekben az arzenát enzimreakciókban helyettesítheti a foszfátot, ami arzenát észterek és anhidridek képződéséhez vezet. Mérgezési tüneteket nagy arzenát koncentrációknál okoz, miután a foszfát észterekhez és anhidridekhez képest az arzenát észterei és anhidridjei könnyen elbomolva funkció zavarokat okoznak. Az arzenát mérgező hatásáért főleg élő szervezetben a belőle képződő három vegyértékű és sokkal mérgezőbb metabolitok is felelősek. A háromvegyértékű arzénvegyületek (arzenit (AsO_2^-), metilezett háromvegyértékű arzén metabolitok [trimetil-arzin $(CH_3)_3As$ és dimetil-arzin $(CH_3)_2AsH$)] erősebb mérgek, mint ötvegyértékű megfelelőik, ugyanis jelentős kovalens reaktivitást mutatnak SH-csoportok iránt, így a tiolcsoportokat tartalmazó enzimeket irreverzibilisen blokkolva a sejtek anyagcseréjét különböző pontokon képesek megzavarni.

A legtöbb baktérium még nyomelemként sem igényel arzént az életműködéshez, de az is ismert, hogy néhány baktérium számára az arzenát-ion terminális elektronakceptorként szerepel az anaerob respirációs folyamataikban, míg mások arzenit-ion oxidációjával állítanak elő energiát (ATP), illetve különböző arzénvegyület mikrobiális átalakítása detoxifikációs mechanizmusként működik.

Számos aerob és anaerob baktériumnál arzenát-redukcióra való képességet már leírtak (pl. *Sulfurospirillum barnesii*, *Desulfotomaculum auripigmentum*, *Bacillus arsenicoselenatis*, *Chrysiogenes arsenatis*, *Bacillus arsenicoselenatis, Bacillus selenitireducens, Sphingomonas* spp., *Pseudomonas* spp. és *Wolinella* spp.). A disszimilatórikus arzenát-légző prokarióták (dissimilatory arsenate-respiring prokaryotes, DARPs) sokféle elektrondonor hasznosítására képesek (pl. hidrogént, laktátot, acetátot, formiátotot, szulfidot, piruvátot, butirátot, citrátot, szukcinátot, fumarátot, malátot, glükózt és aromás vegyületeket), miközben As(III) keletkezik. Ezt a fajta anyagcserét az arzenát-reduktáz enzim teszi lehetővé. Ilyen baktériumokat arzéntartalmú talajból/bánya salakból, édesvizek üledékéből, tölcsértorkolatokból, szódatavakból, hőforrásokból, aranybányákból, állatok béltraktusából és földalatti vízgyűjtőkből is izoláltak. Számos extremofil szervezet (sótartalomra, hőmérsékletre, pH-ra nézve szélsőséges élőhelyekről) is található köztük. Meg kell azonban jegyezni, hogy számos As(V) redukáló baktérium nagy arzén koncentrációjú környezetekben tevékenykedik, de az arzenát redukció számukra detoxifikációs mechanizmus (arsenate resistance microbes, ARMs) és nem jár energia (ATP) termeléssel.

Az arzenit arzenáttá történő oxidációja néhány baktériumfaj (pl. *Pseudomonas arsenitoxidans*, *Thermus aquaticus*, *Thermus thermophilus* és *Alkalilimnicola ehrlichei*) esetén ismert, ezek között vannak heterotróf (heterotrophic arsenite oxidizers, HAOs) és/vagy kemolitoautotróf (chemoautotrophic arsenite oxidizers, CAOs) arzenit oxidáló mikroorganizmusok. A HAO-k elsősorban detoxifikációt végeznek, az arzenitet az arzén kevésbé toxikus formájává alakítják (arzenáttá) és számukra a C-forrás különböző szerves anyagok, míg a CAO-k az arzenit oxidációját O_2/nitrát/Fe^{3+} redukciójával kapcsolják össze, miközben CO_2-t fixálnak.

Az arzén természetes körforgása (mállás, transzport a folyóvizek révén) révén mobilizálódik. Az arzenát és az arzenit rendszerint természetes vizekben és azok üledékében halmozódik fel. Az arzén(V)-vegyületeket anaerob környezetekben mikroorganizmusok erősebben mérgező arzén(III)-vegyületekké redukálják, majd penészgombák, illetve baktériumok segítségével metileződési reakciók játszódnak le. Ennek kapcsán feltételezik, hogy a metileződés környezeti viszonyok között különböző mechanizmusok szerint játszódhat le. A keletkező di- és trimetil-arzin vegyületek erősen mérgező anyagok és illékonyak, de könnyen oxidálódnak O_2 hatására, miközben kevésbé toxikus vegyület pl. kakodilsav (dimetil-arzinsav) jön létre. Ez utóbbi újra üledékes régióba kerülve az arzénsókból végbemenő dimetil-arzin-szintézis felé újra intermedier lehet (**9.6/3. ábra**).

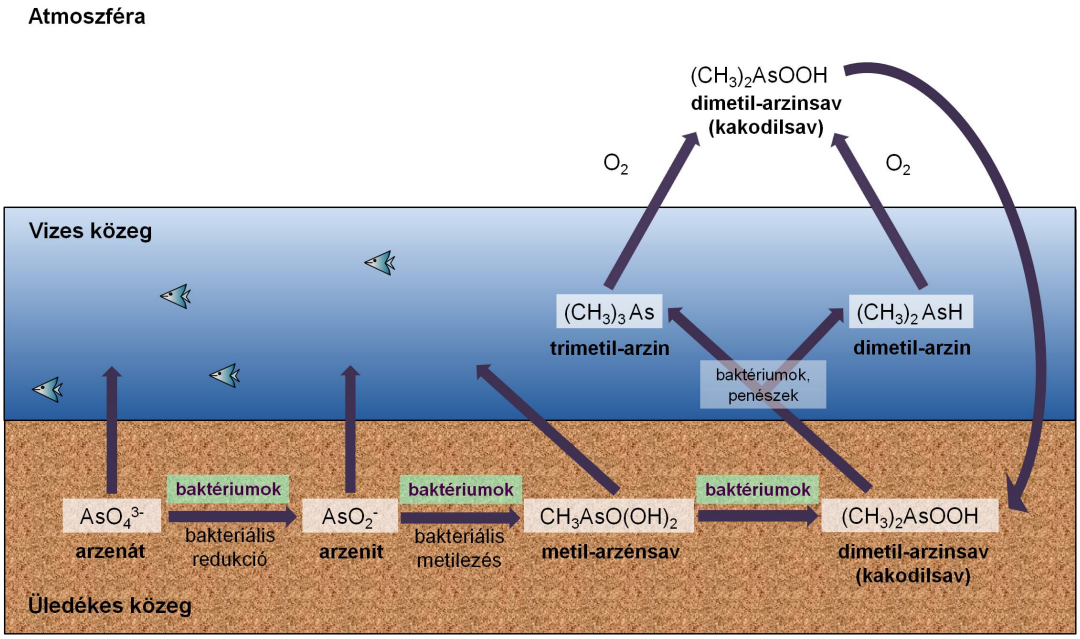
XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Az antropogén eredetű atmoszferikus arzénemisszió fő forrása az ércek kohósítása, az energia-előállítás, a faipar és a cementipar. Ennek következtében az atmoszférában lévő részecskék arzénkoncentrációja mintegy háromszázszor nagyobb, mint a földkéregé. Az AsO_3^{2-} és AsO_4^{3-} formájában kiülepedő aeroszolok megnövelik a talaj arzéntartalmát.

Az arzénvegyületekkel szembeni mikrobiális rezisztencia két féle típusa is ismert. Az egyik kromoszómán, a másik plazmidokon kódolt tulajdonság.

Az E. coli sejtekben kétféle, kromoszómán kódolt foszfát felvételéért felelős transzport rendszer működik: Pit (phosphate-inorganic transport) és Pst (phosphate-specific transport). A Pit rendszer konstitutív és nem tesz különbséget foszfát- és arzenát-ion között. Azonban rezisztens E. coli törzseknél megfigyelték, hogy foszfát hiányos, illetve arzenát-ionokban gazdag környezetben a Pst rendszer aktiválódik, és a sejtekben az arzén koncentrációja csökken azáltal, hogy a Pst rendszer nagyobb affinitást mutat foszfát-ionokkal szemben, mint arzenáttal. Tehát a rezisztens sejtekben a Pst rendszer aktiválódása révén az arzenát bejutása a citoplazmába korlátozódik.

A plazmidokon kódolt arzénrezisztencia oka viszont az, hogy a baktérium a sejtbe került arzén- és antimonvegyületeket efflux mechanizmusokkal gyorsan kipumpálja. Az E. coli R773 és R46 plazmidja is tartalmaz egy génkomplexet, amit ars operonnak neveznek. Négy fehérjét kódol, amelyek felelősek az As(V) redukciójáért, valamint az As(III) és Sb(III) exportjáért. A négy fehérje közül egy regulátor- (arsR), a másik három struktúrgén (arsA, arsB és arsC). Az arsC gén az As(V)-reduktázt, míg az arsA és arsB gének ATP-függő As(III) mellett antimonit exportjáért felelős membránkötődésű fehérje komplexet kódolják. Az As(V)-reduktáz az As(V)-iont As(III)-ionná redukálja, amit aztán az arsA és B gének által kódolt membránkötődésű fehérje komplex gyorsan kiszállít ATP terhére. A Staphylococcus aureus pI258 és pSX267 plazmidjai ars operonja az arzén rezisztencia fehérjék egy szerkezetileg eltérő családját kódolják. Csak három tagból állnak, nevezetesen az arsR, arsB és arsC-ből. Az E. colihoz hasonlóan az ArsR egy regulator fehérje, az ArsC pedig a redukáló enzim. Az ArsB azonban nem ATP-, hanem membrán potenciál-függő As(III)/Sb(III) exporterként működik.



9.6/3. ábra. Mikroorganizmusok részvétele az arzén körforgalmában

9.6.3. Az urán biogeokémiai ciklusa

Az aktinidákhoz tartozó 92 rendszámmal bíró elem elszórtan az egész földkéregben megtalálható, elsősorban ércekkel együtt, kísérő ásványként. Az ércekben az urán három radioaktív izotópot tartalmaz eltérő arányban, ezek az urán-238 (99,28 %), az urán-235 (0,71 %) és az urán-234 (0,0055 %). A természetben az uranititben (UO_2), a szurokércben (U_3O_8) és másodlagos ásványi fázisokkal, szilikátokkal, foszfátokkal, arzenátokkal, fluoridokkal, karbonátokkal és vanadátokkal kapcsoltan van jelen, amelyekben az urán koncentrációja 0,5 és 20% között változhat.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Az uranitit tartalmaz rádiumot, polóniumot, ólmot és a radioaktív bomlás egyéb termékeit is. Az urán koncentrációja tengeri környezetekben (10 μgkg^{-1}) 10 x nagyobb, mint édesvizekben.

Az urán +III, +IV, +V,+VI és 0 oxidációs állapotokban fordul elő, amelyek közül az U(+IV) és U(+V) formák fordulnak elő leggyakrabban semleges pH-hoz közeli környezetekben. Az uranil(+VI)-ion jó oldódási képességekkel bír vizes környezetekben, míg az uraninit [U(+IV)] erősen oldhatatlan. Az urán oldhatóságát erősen befolyásolja, hogy képes-e komplexet képezni különféle szerves, illetve szervetlen ligandumokkal. Aerob környezetekben az U(+VI) komplexet képez karbonátokkal és uranil(+VI)-karbonát formában mobilissé válik. Míg az U(+VI) foszfátokkal alkotott komplexe kevésbé oldható forma. Az urán mobilitását csökkentheti különböző szerves anyagokhoz és Fe(+III)- és Mn(+IV)-oxidokhoz való kötődése. Bioakkumulációs és bioszorpciós folyamatok során az urán hozzá kötődhet a bakteriális sejtfal különböző komponenseihez, fehérjékhez, exopolimerekhez, foszfátokokhoz, aminosavakhoz és hidroxil csoportokhoz.

A geológiai folyamatok során az U reduktív miliőben négyértékű [U(+IV)] állapotban stabil és kumulálódik. Az U redukált alakjai megfelelő körülmények között oldható, hat vegyértékű [U(+VI)] állapotba oxidálhatók. Az U(+IV) forma szolubilis U(+VI)-tá való gyors oxidációja aerob környezetben lejátszódik. Mihelyt az U oxidálódott, savakkal vagy enyhe komplexképző vegyületekkel, mint pl. karbonát-ionokkal könnyen kilúgozható. Kénsav hatására oldható uranil-szulfát [$UO_2(SO_4)_2^{2-}$], míg nátrium-karbonát jelenlétében oldható tetranátrium-uranil-trikarbonát [$Na_4UO_2(CO_3)_3$] keletkezik. A ferri-ion az urán oldatba vitelét tekintve egyike a leghatékonyabb oxidálószereknek.

Számos autotróf és heterotróf mikroorganizmus képes az U oldható formába vitelében, illetve ellenkezőleg, annak depozíciójában közreműködő oxidáló, vagy redukáló vegyületeket előállítani. Sok ásványi, vagy szerves savat, illetve erős oxidánsokat termel, de CO_2-t csaknem valamennyi előállít.

A "bioextrakcióként", vagy "bioleaching" néven is számon tartott folyamat során a fémeket a szilárd fázisból (pl. ércekből) mikroorganizmusok segítségével oldják ki. A kioldás redoxi reakciók és fém-kelát ligandumok segítségével történik, közvetlen, vagy közvetett módon.

A kioldás megvalósulhat autotróf baktériumok által aerob körülmények mellett. Az acidofil *Acidithiobacillus ferrooxidans*ról már a 70-es évekből ismeretes, hogy képes uranovegyületeket oxidálni. Kimutatták, hogy az U(+IV) oxidálása alkalmával ferri-ion (Fe^{3+}) ferro-ionná (Fe^{2+}) történő redukciója megvalósul:

$$UO_2 + 2\ Fe^{3+} \rightarrow UO_2^{2+} + 2\ Fe^{2+}$$

De a négyértékű U biológiai oxidációja *Acidithiobacillus ferrooxidans*ok jelenlétében közvetlen módon is megtörténik:

$$UO_2 + ½\ O_2 + 2\ H^+ \rightarrow UO_2^{2+} + H_2O$$

Az uránércekből való szolubilizációban részt vehetnek még egyéb vas- és kénoxidáló baktériumok is. A mechanizmus végbemehet akár az uraninit (UO_2) közvetlen oxidációján vagy a Fe(+III) közvetett redukcióján keresztül. Az *Acidithiobacillus*okra jellemző, hogy a fém-szulfidok szulfáttá történő oxidációját katalizálják, miközben kénsav szabadul fel, ami elősegíti a fémek mobilizációját.

A mikrobiális U(+IV) oxidáció fontos részfolyamata az urán-ciklusnak, az urán így is kinyerhető az ércekből és a radioaktív hulladékok mennyisége is csökkenthető. E mellett a szennyezett talajok, vagy vízi élőhelyek megtisztításában szintén fontos lehet.

A heterotróf mikrobiális kioldásért a sziderofórok, vagy a szerves savak is felelősek lehetnek. A heterotróf baktériumok a radionuklid szolubilizációt számos folyamaton keresztül közvetíthetik. A mikroorganizmusok által képzett kelátorok pl. dikarbonsavak, glükonsavak és a szalicilsavak gyorsíthatják a fémek mobilizációját a talajban. A baktériumok jelentős hányadában az urán a foszfáttal képez komplexet, pl. uranil-hidrogén-foszfátként, hidroxi-foszfáttal, vagy polifoszfáttal kapcsolódva.

Számos baktérium képes (pl. *Shewanella putrefaciens* és *Geobacter metallireducens*) szerves vegyületekkel (pl. laktát, formiát, etanol), vagy hidrogénnel az U(+VI) redukcióra anaerob anyagcseréje során. A redukált U(+IV) oldhatatlan uranitit ásványként csapódik ki. Anaerob környezetekben a szulfátredukáló baktériumok is (pl. *Desulfovibrio desulfuricans* és *Desulfovibrio vulgaris*) képesek az urán redukciójára. A mikrobiális U(+VI) redukció

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

végbemenetelét befolyásolja, hogy anaerob környezetekben milyen elektronakceptorok állnak rendelkezésre a mikrobák számára. Tengeri üledékekben az U(+VI) redukciós zóna a Fe(+III) redukciós zóna alatt található, ami jelzi, hogy a mikrobák inkább a Fe(+III)-t preferálják elektronakceptorként. Tenyésztéses kísérletekben igazolták, hogy a *Shewanella algae* U(+VI) redukcióját a Fe(+III)-oxidok jelenléte gátolja, ilyenkor elektronakceptort vált U(+VI)-ról Fe(+III)-ra.

Azok a baktériumok, amelyek U(IV)-t használnak végső elektronakceptorként, nagyon hasznosak az uránnal szennyezett területek megtisztításában.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

10. fejezet - Az elemkörforgalmakban résztvevő fontosabb prokarióta csoportok

10.1. A szerves anyagok aerob lebontásában résztvevő baktériumok (Márialigeti Károly)

A címben jelzett baktériumok élettani csoportjáról bizton állíthatjuk, hogy aerob kemoorganotróf légző szervezetek, vagyis elektron és proton (hidrogén) donorjaik szerves anyagok, az ATP-t oxidatív foszforiláció segítségével állítják elő. Légzési láncuk elektron akceptora a molekuláris oxigén. A szénforrásukat illetően már nem egységesek: legtöbbjük heterotróf, a hidrogéndonorként használt szerves anyagokat egyúttal szerves szénforrásként is értékesítik. Az 1-C vegyületeket értékesítő metilotrófok azonban autotrófok.

Közelebbről szemügyre véve a kemoorganotróf aerob légzők elektrontranszport láncát, annak elektron donorjai legnagyobbrészt különböző redukált elektronszállítók lesznek több redox szinten csatlakozva a rendszerhez (pl. $NADH+H^+$, $FADH_2$), akárcsak a molekuláris oxigén, amely szintén több „szinten" is kapcsolódhat elektron akceptorként a lánchoz. Nem mindegy ugyanis, hogy a (vízben) oldott O_2 koncentrációja (parciális nyomása) mekkora, ill. mekkora a közeg elektródpotenciál értéke. Az elméleti $E_0' = + 0{,}82$ redox potenciál szinttől ennek függvényében az aktuális redox potenciál (E) jelentősen eltérhet. Pl. erőteljesen reduktív közegben akár nagyobb parciális O_2 nyomások sem feltétlen teszik lehetővé elektron akceptor szerepét. Az *Escherichia coli* esetében pl. két redox potenciáltól is függő cikokróm végoxidáz (citokróm *o* és *d*) juttathatja az elektronokat oxigénre. Vagyis az aerob kemoorganotróf mikrobacsoport tagjai különböző O_2 parciális nyomást igényelhetnek, akár obligát *mikroaerofil*ek is lehetnek (csekély O_2 parciális nyomáshoz adaptált szervezetek).

Az aerob kemoorganotróf légző mikrobák egy része obligát aerob, vagyis légzési lánca az elektronokat csak molekuláris oxigénre, mint végső elektron akceptorra tudja átadni. Természetesen a kérdéses mikroba rendelkezik egyúttal megfelelő O szabadgyök védelemmel is (kataláz, peroxidáz, szuperoxid diszmutáz stb. enzimek). Ilyen baktériumok pl. a *Bacillus amyloliquefaciens*, *Rhizobium leguminosarum*, *Streptomyces olivaceus*, *Xanthomonas campestris*, *Flavobacterium frigidarium*, *Micrococcus terreus*, *Kocuria rhizophila*, *Pseudomonas corrugata*, *Acinetobacter calcoaceticus*, *Azotobacter chroococcum*.

A csoportba tartozó legtöbb mikroba azonban nem obligát aerob, hanem molekuláris oxigén hiányában átválthatnak anaerob légzési elektron akceptorokra, vagy akár fermentatív energiatermelő anyagcserét is folytathatnak. Ez annál is fontosabb lehet számukra, mert a végső elektron akceptor oxigén koncentrációját pontosan az aerob légző szervezetek csökkentik hatásosan, vagy egy adott közegben rendelkezésre álló készleteit akár teljesen ki is meríthetik; anaerob viszonyokat hoznak létre. Néhány jellegzetes faj: *Roseobacter denitrificans*, *Salinivibrio costicola*, *Aeromonas sobria*, *Vibrio aestuarii*, *Pseudomonas alcalophila*, *Escerichia coli*, *Paracoccus denitrificans*.

Az aerob kemoorganotróf légzők elektron donorjaként megjelölt „szerves anyagok" természetes körülmények között az autotróf szervezetek által „megtermelt" vegyületek, elsősorban is fototróf biomassza (növényi szerves anyag, alga biomassza, cianobaktériumok anyaga stb.). Természetesen más termelők szerves anyagai mellett (pl. kemolitotrófok) megtaláljuk még a fogyasztó – lebontó élőlények akár egyedi szerves anyagait is (pl. kitin). A baktériumok akár „élő anyagot" is fogyaszthatnak (pl. patogének), de természetesen gyakoribb a „holt anyag" fogyasztása. Hozzájön ehhez a „natív" szerves anyag tömeghez a környezeti fizikai–kémiai hatásokra módosult vegyületek sokasága (pl. kerogén). Nem említettük még az ember által megváltoztatott természetes szerves anyagokat (pl. acetil-szalicilsav) és végül az ember által tervezett, szintetizált új szerves molekulák tömkelegét sem (pl. hexaklór-ciklohexán). Önkéntelenül fölmerül a kérdés, hogy vajon valamennyi szerves anyag alkalmas-e elsődleges elektron donornak?

A **10.1/1. táblázat**ban néhány biopolimer egymáshoz viszonyított bonthatóságát mutatjuk be. A könnyen bontható keményítő, vagy fehérjék átlagos élettartama aerált környezetekben optimális nedvességtartalom és egyéb tápforrás ellátás (O_2, szervetlen ionok stb.) esetében rövid. Talajokban, napokban, legfeljebb hónapokban mérhető. A

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

nukleinsavak pl. agyagásványokhoz kapcsolódva évekig is megmaradhatnak bontatlanul. Mikolsavakat akár vaskori ember kóros (pl. tuberkulotikus) csontjaiból is izolálhatunk. Valamennyi anyagfajta vonatkozásában a bonthatóság aligha tesztelhető. A mikrobiális csalatkozhatatlanság („microbial infallibility") elve azt mondja ki, hogy valamennyi természetes szerves anyag – lévén hogy biológiai eredetű – biológiai úton lebontható. Önkéntelenül is azonnal eszünkbe ötlik a borostyán (20-40 millió éves fosszilis növényi gyanta), vagy talajaink humusz anyaga (részben enzimatikus szintézis révén létrejött, hálókba szervezett fenolos anyagok), esetleg a természetes bitumen (ma jórészt a kőolaj lepárlási maradékából visszanyert anyag), amelyek egyike sem bomlik az ember várható átlagos életkorának megfelelő időtartamban számottevően (vagyis rekalcitrant, vagy perzisztens anyagok). De gondolhatunk arra is, hogy a növényi cellulóz és lignin anyagának aerob körülmények között csak mintegy 1-30 %-a bomlik le. Vízi aerob üledékben évi 2-4 %-a degradálódik, anoxikus viszonyok között ez az érték csak évi 10^{-1} - 10^{-6} %.

Tovább bonyolítja gondolkodásunkat, ha megfontoljuk azokat a kérdéseket, hogy vajon az illető anyag *egyedüli szén- és energiaforrás*nak egyaránt alkalmas-e ill., hogy a kérdéses molekulát egy baktérium képes-e szervetlen alkotó elemeire degradálni (ásványosítani; mineralizáció), vagy csak biotranszformáció történik. Az első kérdést illetően az itt korábban már említett 1-C vegyület hasznosítókra hívhatjuk fel a figyelmet: a metán alkalmas elektron donor (és ásványosítható; CO_2 és H_2O lesz belőle), ugyanakkor C forrásként – közvetlenül – nem hasznosítható. Az ásványosítás során egy szerves anyag lebontása egészen szervetlen összetevőkig (mint CO_2, H_2O, NH_3, Cl^-, SO_4^{2-} stb.) folyik, míg a biotranszformáció során a baktériumok pusztán a vegyület szerkezetét változtatják meg (pl. oxidáció), de nem bontják le. A biotranszformáció járhat az azt végző élőlény számára valamilyen „haszonnal" (pl. a kérdéses anyag elektron donor lesz, vagy akár szénforrás). Más esetekben egy vegyület biotranszformációja nem hasznosul sem a katabolizmus, sem az anabolizmus folyamatában. Ezt *kometabolizmus*nak (más néven kooxidációnak) nevezzük. A kometabolizmus jelenségét elsősorban az enzimek tág szubsztrátspecificitása magyarázza. Így pl. az ammónia monooxigenáz enzim (AMO) nitrifikálókban az $NH_3 \rightarrow NH_2OH$ reakciót katalizálja. Mégis szubsztrátként elfogadja a metánt, benzolt stb. is ($CH_4 \rightarrow CH_3OH$; $C_6H_6 \rightarrow C_6H_6O$).

A kometabolizmus tehát olyan biotranszformációs folyamat, ahol az átalakított anyag sem energiatermelésre, sem felépítésre nem alkalmas. Maga a kifejezés azonban arra is utal, hogy az illető anyag származékát egy másik mikroba a kometabolikus biotranszformációt követően szubsztrátként hasznosíthatja, akár ásványosíthatja is. A kometabolizmus azonban környezeti veszélyeket is rejt magában: a származék vegyület akár toxikusabb is lehet, vagy végképp perzisztenssé válik stb. Mindenesetre a kometabolizmus felhívja a figyelmünket arra, hogy a szerves anyagok lebontása változatos összetételű mikrobaközösségek együttműködésének az eredménye, akár természetes eredetű molekuláról van szó, akár az ember által előállított környezetidegen anyagokról (*xenobiotikum*).

10.1/1. táblázat. A gyakori biopolimer szerves anyagok viszonylagos (biológiai) lebonthatósága

Szerves anyag	Eredet (jellemző termelő szervezetek)	Bonthatóság*
Keményítő	Növények, algák, baktériumok	+
Fruktánok	Növények, algák, baktériumok	+
Nukleinsavak	Minden élőlény	+
Fehérjék	Minden élőlény	+
Xilánok	Növények, algák	+/-
Pektinek	Növények	+/-
Mannánok és galaktánok	Növények, gombák, algák	+/-
Alginsav	Barna algák	+/-
Cellulóz	Növények, gombák, néhány baktérium	-
Kitin	Ízeltlábúak, gombák, algák, néhány baktérium	-
Peptidoglikán	Bacteria	-
Teikosavak és bakteriális tokanyagok	Bacteria	-
Kutinok és szuberinek	Növények	-/--
Lipopoliszacharidok	Bacteria	--
Mikolsavak	Bacteria	---

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Szerves anyag	Eredet (jellemző termelő szervezetek)	Bonthatóság*
Tanninok	Növények, algák	---/----
Ligninek	Növények	----
Kután vegyületek	Növények	----

*A bonthatóságot ötfokozatú skálán értékeljük a könnyen bonthatótól (+) a közepesen bontható, rezisztens anyagoktól (+/-, -,--) a rekalcitrant vagy „perzisztens" típusig (---, ----).

A mikrobaközösségek összetételén, metabolikus kapacitásán, a terminális elektron akceptor O_2 elérhetőségén túl a szerves anyagok lebontását nagymértékben befolyásolják egyéb környezeti tényezők. Elsősorban is a hozzáférhető víz (vízpotenciál – A_w) jelenléte, valamint a pH és az elektród potenciál értéke. A **10.1/1. ábrán** azt mutatjuk be, hogy a szerves anyagok lebontása vizes közegben leggyorsabban $E_h \geq 300$ mV elektród potenciálnál, semleges, vagy enyhén lúgos vizekben közepes vízaktivitás értékeknél ($0{,}85 \geq A_w \geq 0{,}95$) zajlik. E három tényezőn túl fontos a mikrobák számára szükséges további tápelemek (N, S, P, Ca, Mg, nyomelemek stb.) forrásainak jelenléte is (lásd a 4.2. fejezetet).

A biomassza szerves biopolimereinek lebontása lépcsőzetes folyamat (lásd 10.2. fejezet, **10.2/1. ábra**), amely a „monomerizációval" kezdődik. Miközben a biopolimerek leggyakrabban hidrolitikus enzimek hatására bekövetkező monomerekre bomlása megtörténik (lásd 7.2. fejezet), amelyet a legváltozatosabb baktériumok végeznek, egyúttal a szerves anyagok vízoldhatósága is fokozatosan növekszik. A **10.1/2. táblázat**ban a cellulózra vonatkozó adatokat mutatunk be. Már a celloheptóz alig oldódik és a növényi cellulózok több tízezer glukóz egységből polimerizált láncokat tartalmaznak. A monomer molekulák a szénhidrát lebontás és a közti anyagcsere folyamataiban részben sejtanyagokká konvertálódnak (lásd 6. fejezet), részben 3-6 szénatom számú szerves savakká és alkoholokká majd pedig 1 és 2 szénatomos komponenseken át ásványosodnak. Az aerob kemoorganotróf légzők leggyakrabban a depolimerizációs folyamatokban aktívak, majd a monomereket a légzésük elektron donorjaiként hasznosítják. Itt néhány aerob cellulózbontó fajt nevezünk csak meg: *Cellulomonas turbata*, *Bacillus polymyxa*, *Cytophaga aurantiaca*, *Thermobifida cellulolytica*, *Streptomyces flavogriseus*. Megjegyezzük, hogy a kérdéses biopolimer bontó szervezetek általában $E_h \geq 300$ mV környezetekben tevékenyek.

A szerves anyag lebontási (biodegradációs) folyamatok kulcsszereplői a baktériumok által termelt enzimek, amelyek nagyon sok xenobiotikum biodegradációját is lehetővé teszik. A biopolimerek és egyéb nagy molekulák esetében lényeges, hogy a baktériumok extracellulárisan aktív enzimeket is termelnek. Vagyis a degradáció i. extracelluláris enzimek, ii. celluláris enzimek és iii. fizikai-kémiai átalakulások együttes hatására megy végbe. Ráadásul a baktériumok a környezet fizikai-kémiai viszonyait is befolyásolják és így közvetve hatnak a szerves anyag degradációs folyamatokra. Példaként megemlíthető, hogy *Rhodococcus* fajok felületaktív anyagokat termelnek (pl. ramnolipidek), amivel zsírok relatív oldhatóságát befolyásolják. Más fajok megváltoztatják környezetükben a pH-t stb. A leggyakoribb enzimreakció típusokat a következőkben soroljuk fel:

- hidrolitikus reakciók (észteráz, amidáz, foszfatáz, hidroláz, liáz stb.);
- oxidáz reakciók (hidroxiláz, dealkiláz, dekarboxiláz, β-oxidáció, epoxidáció stb.);
- redukciós reakciók (amino csoportok képződése nitro csoportokból, telítetlen kötések szaturációja, aldehidek és ketonok alkohollá redukálása stb.);
- dehelogénezési reakciók (hidrolitikus dehalogénezés, reduktív dehalogénezés, dehidro dehalogénezés stb.);
- szintetikus reakciók (konjugációs és kondenzációs folyamatok, alkiláció és acilálás stb.).

10.1/2. táblázat. A cellobióz és egyéb „cellulóz oligomerek" vízoldhatósága és jellemző cellulóz polimerizáltsági fok értékek

„Cellulóz oligomer"	Oldhatóság (25^0C; g/100ml)
cellobióz	13,30
cellotrióz	11,70

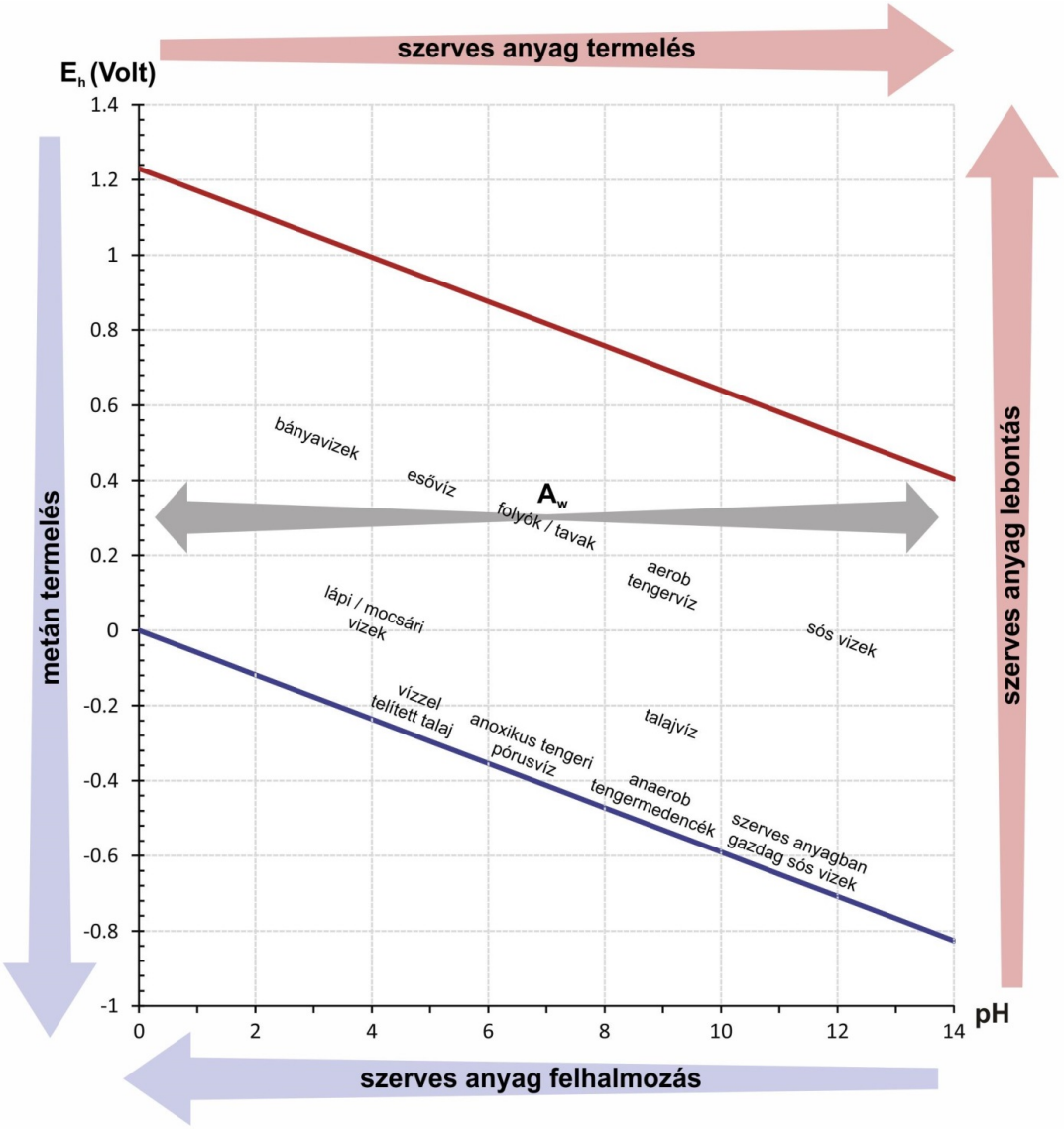
XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

„Cellulóz oligomer”	Oldhatóság (25^0C; g/100ml)
cellotetróz	7,50
cellopentóz	0,59
celloheptóz	0,18

Cellulóz típus	Polimerizáltság foka
edényes növény	14 000
baktérium (*Acetobacter xylinum*)	3 500
kereskedelmi preparátumok	50 – 5 000

Amíg a hidrolitikus, az oxidáz enzimek, a redukciós és dehalogénezési folyamatok elsősorban a komplex szerves anyagok lebontását segítik elő (molekulatömeg csökkenése, gyűrűhasítás, depolimerizáció stb.), a szintetikus reakciók természetes feladata ennek éppen az ellenkezője. Ilyen folyamatok vezetnek a humuszanyagok szintéziséhez. Ekkor a tirozin aromás aminosav származékai (kinoidális gyűrű, indol gyűrű), valamint növényi lignin degradációs komponensek és a bakteriális szintetikus anyagcseréből származó egyéb termékek (pl. heterociklusos gyűrűk) kondenzálódnak nagytömegű, 10-15 C:N aránnyal rendelkező és a szerves anyag lebontásnak ellenálló (refraktilis) tartós szerves tápforrás készletekké. Megjegyezzük, hogy ezek az enzimatikus folyamatok már nem feltétlenül szabályozottan, a sejtek által irányítva mennek végbe, hanem legtöbbször a pusztuló sejtekből kiszabadult enzimekhez köthető a szintézis. Az eredmény a talajokban (akár víz alatti talajokban) végbemenő szerves anyag felhalmozódás.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



10.1/1. ábra. A szerves anyag termelés és lebontás folyamatainak összefüggése az elektród potenciál, a pH, valamint a vízaktivitás értékével (A_w) vízi környezetekben

Fel kell tennünk a kérdést akár a humuszanyagok vonatkozásában, akár más természetes, de legfőképpen az ember által előállított szerves komponensek esetében (xenobiotikumok), hogy mi teszi ezeket a biológiai szerves anyag lebontó folyamatoknak ellenállóvá, rekalcitrant vegyületekké. Bár összességében még nem teljesen világos a bontás-ellenállás kérdésköre, néhány ezt elősegítő vegyi szerkezetet ismerünk. Ilyen mindenekelőtt is az aromás (akár heterociklusos, elsősorban N, esetleg S tartalmú) gyűrűk (R) jelenléte, amelyet rövid szénláncú, nehezen hasznosítható szerves csoportok „védenek". Így metoxi ($R\text{-}OCH_3$), formil (R-CHO), ill karboxi (R-COOH) „gyökök", vagy xenobiotikumok esetében halogén jelenléte (R-Cl), nitro ($R\text{-}NO_2$), vagy szulfonát ($R\text{-}SO_3$) csoportok. (Az „elektrofil támadáson" alapuló hidrolitikus enzimreakciókat a gyűrűhöz viszonyítva elektronegatívabb szubsztituensek gátolják.) Ismerjük azt is, hogy a szerves anyagok komplex képzése a talajok szervetlen komponenseivel (pl. agyagásványok), vagy akár csak adszorpciójuk, „csapdázódás" ezek felületén „elérhetetlenné" teszi őket a lebontás számára. Az ilyen organo-minerális komplexek a talajszerkezet kialakításában is esszenciális fontosságúak.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

10.2. A szerves anyagok anaerob lebontásában résztvevő baktériumok (Márialigeti Károly)

A szerves anyagok anaerob lebontásában résztvevő kemoorganotróf baktériumcsoportok már nem csak anaerob légzők lehetnek, hanem nagyon lényeges a fermentálók szerepe is. Az aerob terminális elektron akceptor oxigén hiányában (vagy csekély koncentrációja esetén) redox potenciáljuk sorrendjében válnak dominánssá az egyes „alternatív" elektron akceptorok (lásd **5.2/1. táblázat**). Standard redox potenciáljuk szerint: Mn^{4+}, NO_3^-, Fe^{3+}, SO_4^{2-}, CO_2, S_0. Ugyanez az acetát elektron donorra vonatkoztatva standard szabadenergiában:

$CH_3COO^- + 2\ O_2 \rightarrow H_2O + 2\ CO_2 + OH^-$

$\Delta G^{0'} = -854\ kJM^{-1}$ acetát

$CH_3COO^- + 1{,}6\ NO_3^- \rightarrow 0{,}2\ H_2O + 2\ CO_2 + 2{,}6\ OH^- + 0{,}8\ N_2$

$\Delta G^{0'} = -801\ kJM^{-1}$ acetát

$CH_3COO^- + 4\ MnO_2 + 3\ H_2O \rightarrow 4\ Mn^{2+} + 2\ HCO_3^- + 7\ OH^-$

$\Delta G^{0'} = -558\ kJM^{-1}$ acetát

$CH_3COO^- + 8\ Fe(OH)_3 \rightarrow 8\ Fe^{2+} + 2\ HCO_3^- + 15\ OH^- + 5\ H_2O$

$\Delta G^{0'} = -337\ kJM^{-1}$ acetát

$CH_3COO^- + SO_4^{2-} \rightarrow HS^- + 2\ HCO_3^-$

$\Delta G^{0'} = -48\ kJM^{-1}$ acetát

$CH_3COO^- + H_2O \rightarrow CH_4 + HCO_3^-$

$\Delta G^{0'} = -31\ kJM^{-1}$ acetát

A természetben ez a sorrend az aktív koncentrációk, pH stb. függvényében az aktuális redox potenciáloknak megfelelően változik, ahogyan azt a **10.2/1. ábrában** bemutatjuk: először a nitrát légzők, majd a mangán és vas légzők következnek, ezt követi a szulfát légzők hihetetlenül változatos csoportja és a sort a CO_2 légző metanogének zárják. Ez utóbbiak kivételével a terminális oxidációs lánc rendszere lényegében megegyezik a **6.1/1. ábrában** (6. fejezet) bemutatottal, azt kivéve, hogy speciális terminális oxidázok csatolják a végső elekton akceptort a lánchoz. A metanogén ősbaktériumok – túl különleges légzési láncukon (lásd 8.1.2. fejezet) – már csak részben tagjai a szerves anyag lebontó baktériumközösségeknek, hiszen az 1-, ill. 2 szénatomos lebontási termékek (acetát, metanol, etanol stb.) értékesítése mellett elsősorban hidrogént hasznosítanak és katabolizmusuk „hulladék" anyagaként egy újabb szerves anyagot (metánt) állítanak elő.

A nitrát-, mangán- és vas légző mikrobák legnagyobb része fakultatív anaerob légző, vagyis előnyben részesítik az oxigént. Olyan környezetben élnek ugyanis, ahol pont saját tevékenységük – az aerob légzés – miatt nagyon gyorsan elfogyhat a terminális elektron akceptor oxigén (sok könnyen hasznosítható szerves szénforrás jelenlétében) és előnyt jelent az anaerob – nitrát – légzésre való átállás képessége. Segíti ebben őket az is, hogy rezisztensek az oxigén szabad gyökökre. Hasonlóképpen eliminálni kell a nitrát légzés folyamatában felszabaduló nitrogén szabad gyököket (NO_X). Érdekes ugyanakkor, hogy a legtágabban értelmezett szulfátredukáló baktériumok köre már obligát anaerob légző, nem tudnak nitrát légzésre, vagy aerob légzésre váltani. Néhány faj esetében az utóbbi években enyhe oxigén toleranciát azonban ki tudtak mutatni. A CO_2 légzők már az oxigén ppb mennyiségű koncentrációját sem tolerálják és csak $E_h \geq -200$ mV elektród potenciálú közegekben jelennek meg. Talajokban, üledékekben, stagnáló víztestekben az aerob légző mikrobaközösség, valamint az anaerob légző csoportok jellemzően egymástól elváló rétegekbe szerveződnek. Szárazföldi talajokban egy-egy talajmorzsa külső felületi rétegében az aerob légzők tevékenysége jellemző. Ezek azonban elfogyasztják a morzsa belsejének oxigén készletét és megakadályozzák az oxigén pótlódását is, ezzel megteremtve a lehetőségét az anaerob légzés megindulásának. Ezt követően hasonló folyamat játszódik le a nitrát légzőkkel is, a szufát légzőkkel nemkülönben és a talajrög belsejében végül kialakulhat egy metanogén széndioxid légző közösség is. Üledékekben ez a jelenség ún. szendvics

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

szerkezetű iszapok kialakulását eredményezi. Hasonló szerkezetet figyelhetünk meg a víz – szilárd fázishatárokon létrejövő biológiai bevonatok (biofilm) esetében is.

A fermentáló anyagcserét folytató kemoorganotróf baktériumok általában az elektród potenciál értékek igen tág tartományát tolerálják. Még olyanokat is ismerünk, amelyek az oxigén szabad gyökök káros hatásai ellen is felvértezettek és emiatt csekélyebb oxigén parciális nyomás értékek mellett is képesek szaporodni. A szerves anyagok lebontása szempontjából talán legjellemzőbb ilyen fajok a talajokban, üledékekben a hagyományos tenyésztéses eljárásokkal mindig domináns jelenlévőkként kimutatható *Clostridium*ok. A *Clostridium* nemzetség sok faja inkább kapnikus (vagyis „légköri" oxigén parciális nyomás mellett is szaporodik, ha a széndioxid parciális nyomása néhány száz hPa). Elterjedésüket a szabadgyök toleranciájuk mellett endospóra képzésük is segíti. A fermentálók domináns jelenléte azonban $E_h < 0$ mV redox értékek esetében jellemző. Itt már olyan fajaikat találhatjuk meg, amelyek sem az oxigén szabad gyökök, sem az NO_X vegyületek hatásait nem tolerálják.

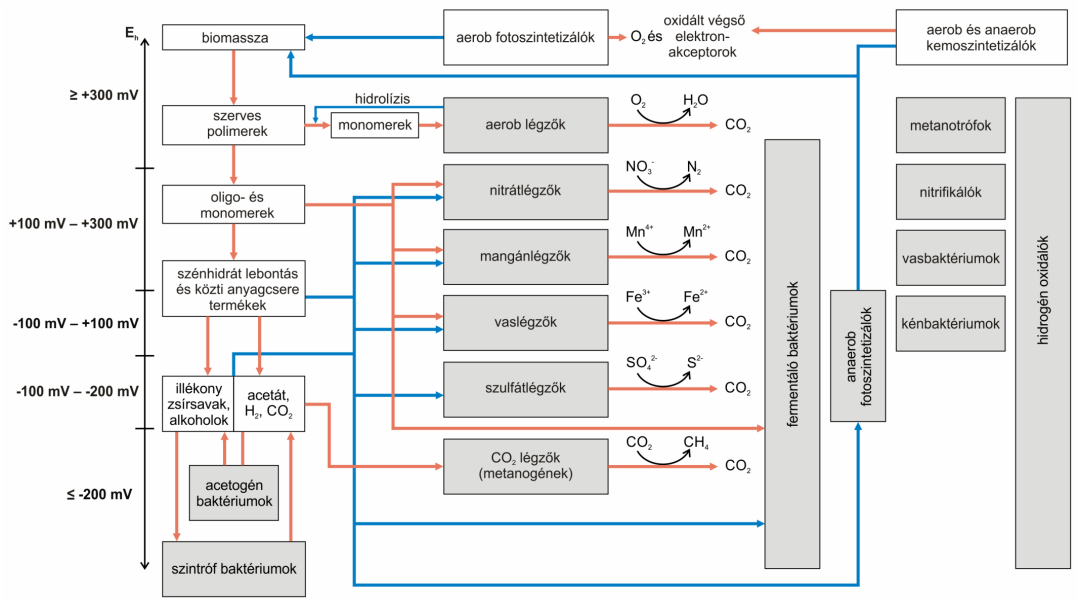
Különösen érdekes a fermentálók szerepe az elsődleges elektron donorok hasznosítása szempontjából. Amint azt a 10.1. fejezetben már említettük, a termelő szervezetek (aerob fotoszintetizálók) biomasszájának, a szerves polimereknek a lebontása lépcsőzetes folyamatban történik, amelynek bevezető lépése a legtöbbször hidrolitikus enzimek segítségével végbemenő monomerizáció (vagy más néven depolimerizáció; **10.2/1. ábra**). A fermentálók egy része ebben is aktív. Elég talán itt a *Clostridium cellulolyticum* fajra utalni, amelynek a fajneve extracelluláris enzimtermelésére utal. A fermentálók zöme ugyanakkor a monomerek hasznosítását végzi. A szerves anyag lebontás második jellemző lépése a vegyes savas erjedések köre: acidogenezis. Az egy és többértékű szerves savak, alkoholok a szénhidrátlebontó anyagcsere utakban, valamint a citrát körben szubsztrát szinten történt energiatermeléssel párhuzamosan felhalmozódott redukáló erő többlet regenerációjával jönnek létre (lásd 8.1.1. fejezet).

A szerves anyag lebontás következő szintjén már a vegyes savas erjedések termékei (jellemzően 3-6 szénatomos savak, alkoholok) 1 és 2 szénatomos savakká konvertálódnak az „acetogenezis" folyamatában. A legjellemzőbb ecetsav mellett $E_h < -200$ mV értékeken már hangyasav, etanol és akár metanol is képződik. Természetesen a donorok többi szene a legoxidáltabb állapotába kerül és CO_2 formájában felszabadul. Az acetogenezis jellemző résztvevői a szintróf baktériumok is (8.11. fejezet). A szerves hulladékok lebontásának záró szakasza „gazogén" (gáztermelő). A gáztermelés folyamatában két termékre gondolunk. Elsősorban is a molekuláris hidrogénre, amely a szerves anyagokról származó elektronok és protonok végső mineralizációs terméke. A másik a metán (2-C-s, 1-C-s vegyületekből), amelynek az ásványosítását majd a metanotróf szervezetek végzik, teljessé téve a szerves anyag lebontást.

A különböző fermentáló szervezetek az egyes anaerob légző csoportok számára optimális elsődleges szerves elektron donorokat állítják elő. Míg az előbb már jelzett fakultatív anaerob kemoorganotróf légző csoportok és elsősorban is a nitrát légzők elsődleges elektron donorként változatos biopolimereket és egyéb komplex szerves anyagokat, monomereket stb. egyaránt elfogadhatják, a mangán és vas légzők már inkább a monomerek, vagy akár a glukóz lebontó anyagcsere utak intermediereit részesítik előnyben. A szulfátredukálók a közti anyagcsere (citrát kör stb.) szerves anyagait és a fermentációk vegyes savas, alkoholos végtermékeit tudják elsődleges elektron donorként fogadni. Megjegyezzük, hogy ezeket az elektron donorokat sem oxidálják azután feltétlen széndioxidig és vízig vagyis nem feltétlenül ásványosítják az elsődleges elektron donort , hanem csak acetátig (8.1.2. fejezet).

Ha szemügyre vesszük az anaerob kemoorganotróf baktériumok anabolikus szénforrás igényét, akkor hasonló megállapítást tehetünk, mint az aerobok esetében. Legtöbbjük heterotróf, a szerves szénvegyületeket szén és energiaforrásként egyaránt hasznosíthatják (anaerob kemoorganoheterotrófok). Kivételt képeznek ebben az esetben is az „1-C" vegyületeket hasznosító baktériumok (lásd **6.2/1. ábra**) és az acetogének egyes csoportjai (7.1.1. és 8.1.2. fejezetek), közöttük akár fermentálókkal is (pl. *Clostridium thermautotrophicum*).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



10.2/1. ábra. A szerves anyag lebontás lépcsőzetes folyamata és összefüggése az abban résztvevő baktérium csoportok végső elektron akceptor anyagaival, valamint az autotróf szervesanyag termelő élőlénycsoportokkal

Fel kell hívjuk a figyelmet arra, hogy az anaerob légző baktériumok „állítják elő" az aerob és anaerob kemolitotróf autotróf baktériumok elsődleges elektrondonor szubsztrátjainak legnagyobb részét az organotrófok végső elektron akceptorainak redukálása során. A litotróf szervezetek pedig ennek következtében különböző végső elektron akceptorokkal jellemezhető szerves anyag lebontási élőhelyek határain fognak tudni elszaporodni. Az egyik élőhely a kemolitotrófok elsődleges elektron donor molekuláját, míg a másik a végső elektron akceptor vegyületet szolgáltatja. A *Thiobacillus denitrificans* pl. S^{2-} elektron donor ionokat a szulfát légzők „hulladékaként" nyer, míg a NO_3^-, mint végső elektron akceptor például a NO_2^- oxidáló aerob légző nitrifikáló baktériumok „hulladéka" (anyagcsere végterméke).

Ki kell emeljük a metanogének (CO_2 légzők) különleges helyzetét, ill. szerepét. E baktériumok egyrészről elvégzik az egy, ill. két szénatomos szerves vegyületek, mint a szerves anyag lebontás végtermékei végső oxidációját, vagyis redukáltabb C atomokat széndioxiddá oxidálnak. Másrészről azonban metánt termelnek vagy a szerves molekulák diszproporcionálásával, vagy pedig a komplex szerves vegyületekből származó molekuláris hidrogén CO_2 segítségével történő „ellégzésével". Vagyis katabolikus anyagcseréjük során obligát módon metánt állítanak elő (anaerob kemoorganoautotróf, vagy kemolitoautotróf anyagcserét folytatva). Ez a „katabolikus szerves hulladék" azután a metanotróf szervezetek közreműködésével (aerob kemoorganoautotrófok) fog végül a szénkörforgalom mintegy zárásaként ásványosodni (9.1. és 10.3. fejezetek).

10.3. Metilotróf és metanotróf baktériumok (Tóth Erika)

10.3.1. A metilotróf/metanotróf baktériumok általános jellemzése

A metilotróf baktériumok heterogén élettani csoportot képviselnek, "C1" baktériumoknak is nevezik őket azon közös tulajdonságuk alapján, hogy energia forrásként, szén-szén kötés nem tartalmazó vegyületeket képesek bontani. A metán és a metanol egyaránt ilyen vegyületek, de bizonyos szervezetek számára számos egyéb komponens is szóba jöhet (pl. metilamin, metán szulfonát, stb.) A metilotróf baktériumok által elektron donorként hasznosított szubsztrátokat a **10.3/1. táblázat** tartalmazza.

Mikroaerofil környezetben fordulnak elő, olyan helyeken élnek, ahol egyszerre metánt és oxigént is találnak, tehát tipikus képviselőik aerob/anaerob határfelületeken jellemzőek. Bár a metilotróf jelzőt minden olyan baktériumra

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO Formatter, visit us at http://www.renderx.com/

használjuk, amely „C1” vegyületet hasznosít, külön elnevezése van a metánoxidálóknak: ők a metanotróf baktériumok csoportja. A metanotróf baktériumok fontos szerepet töltenek be a légköri metán mennyiségének szabályozásában. Az obligát metanotróf szervezetek csak a metán oxidálására képesek, a fakultatív metanotróf baktériumok (pl. *Methylobacterium* spp.) egyéb szubsztrátok hasznosítására is képesek lehetnek.

10.3/1. táblázat. Metilotróf baktériumok lehetséges szubsztrátjai

Növekedéshez használt szubsztrátok	
Metán	Formiát
Metanol	Formamid
Metilamin	Szénmonoxid
Dimetilamin	Demetil éter
Trimetilamin	Dimetil karbonát
Tetrametilammónium	Dimetil szulfoxid
Trimetilamin-N-oxid	Dimetil szulfid
Trimetilszulfónium	Klórmetán
Oxidálja, de nem hasznosítja	
Ammónium	Bróm-metán
Etilén	Magasabb szénatomszámú szénhidrogének (pl. etán, propán)

Általánosságban igaz, hogy a legtöbb metanotróf baktérium obligát „C1” vegyület hasznosító, képtelenek olyan szubsztrátokat bontani, amelyek C-C kötést tartalmaznak. Ugyanakkor a legtöbb nem metanotróf metilotróf szervezet számos egyéb szubsztrát hasznosítására képes lehet.

A metilotróf/metanotróf baktériumok gyakran tartalék tápanyagot, első sorban polihidroxivajsavat (PHB) vagy egyéb polihidroxi alkánsavakat (PHA) halmoznak fel.

A metánoxidáló szervezeteknek további érdekessége, hogy egyéb prokarióta társaiktól eltérően relatíve nagy mennyiségben szintetizálnak szteránvázas vegyületeket. Ezen vegyületek valószínűleg létfontosságúak *belső membrán rendszerük* (lásd később) stabilitásához, amely minden metanotróf baktériumban megtalálható.

10.3.2. A metilotróf/metanotróf baktériumok biokémiája

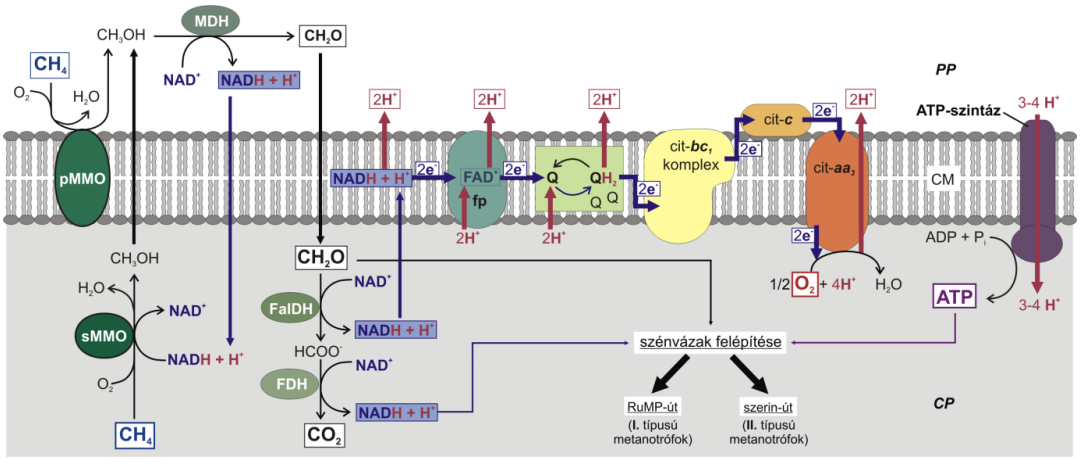
A metán hasznosítása

Az oxigenázok széles körben elterjedt enzimek, funkciójuk, hogy az oxigén beépülését katalizálják (általában) szerves anyagokba. A monooxigenáz enzimek az oxigénmolekula egyik atomját építik be egyéb molekulába, míg a másikat vízzé alakítják. A metanotróf reakció kulcsenzime a metán monooxigenáz (MMO), a amelynek a baktériumokban kétféle típusa ismert. Az egyik, a szolubilis MMO (sMMO) a citoplazmában lokalizált, széles körben elterjedt az ún. II. típusú metanotrófokban (ld. később), míg az I. típusú metanotróf baktériumoknak csak egy kisebb hányada (pl. *Methylococcus capsulatus*) tartalmazza. A sMMO expressziója csak kis réz:biomassza aránynál valósul meg, képződését és aktivitását a réz ionok (Cu^{2+}) mind *in vivo*, mind *in vitro* körülmények között gátolják. Ezen enzim szubsztrát specificitása széles, képes lehet alkánok, haloalkánok, alkének, ammónia, aromás és heterociklusos szénhidrogének oxidációjára is (ezt a tulajdonságát lehet többek között bioremediációs célokra felhasználni). A másik típusú enzim a partikuláris metán-monooxigenáz (pMMO), amely a citoplazma membránhoz kötődik és minden ismert metilotróf baktériumban megtalálható. Ezen enzim szintéziséhez és aktivitásához réz szükséges, szubsztrát specifitása szűkebb, mint szolubilis társáé. A két enzim egymástól függetlenül szintetizálódhat.

A metanotróf baktériumok energia szerzési és konzerválási mechanizmusát a **10.3/1. ábra** mutatja be. Az aerob metanotróf baktériumokban a metán oxidálásának első lépése, hogy a metán metanollá oxidálódik a MMO enzim segítségével. A folyamat során az enzim felszakítja az oxigén kötését és az egyik oxigén atomot vízzé redukálja, míg a másik a metán molekulába épülve metanollá alakítja azt. Ehhez természetesen redukáló erőre van szükség,

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

amely elektron donor maga a NADH (valószínűleg mindkét típusú MMO enzim ezt a vegyületet használja elektron donorként). A belső (metánból a baktérium MMO enzime által előállított) és a külső forrásból (pl. pektinbontás) származó metanolt ezután a baktériumok egy periplazmatikus metanol dehidrogenáz enzim (primer alkoholokat oxidál) segítségével formaldehiddé oxidálják.



10.3/1. ábra. A metanotróf baktériumok energia szerzési és konzerválási mechanizmusa (PP, periplazmatikus tér; CM, citoplazmamembrán; CP, citoplazmatikus tér; MDH, metanol-dehidrogenáz; pMMO, partikuláris metán-monooxigenáz; sMMO, szolubilis metán-monooxigenáz; FalDH, formaldehid-dehidrogenáz; FDH, formiát-dehidrogenáz; fp, flavoprotein)

Ez a formaldehid azután a metanotrófok központi anyagcsere útvonalain, szén-dioxid fixációs mechanizmusain keresztül épül be a biomasszába 7.1. fejezet). A nem asszimilált formaldehid két útvonalon oxidálódhat széndioxiddá. Az egyik útvonalon tetrahidrofolátot használ (tipikus C1 hordozó), amely enzim széles körben elterjedt a metanotrófok között. A másik útvonal, amely az előzőtől teljesen eltérő mechanizmussal működik, metanopterin koenzim segítségével működik (a metanopterin a metanogén baktériumok egyik legfontosabb C1 hordozója is). Ezen reakció során a formaldehidből formiát és NADH képződik, a formiát egy későbbi reakcióban a formiát dehidrogenáz (FDH) enzim segítségével széndioxiddá alakul.

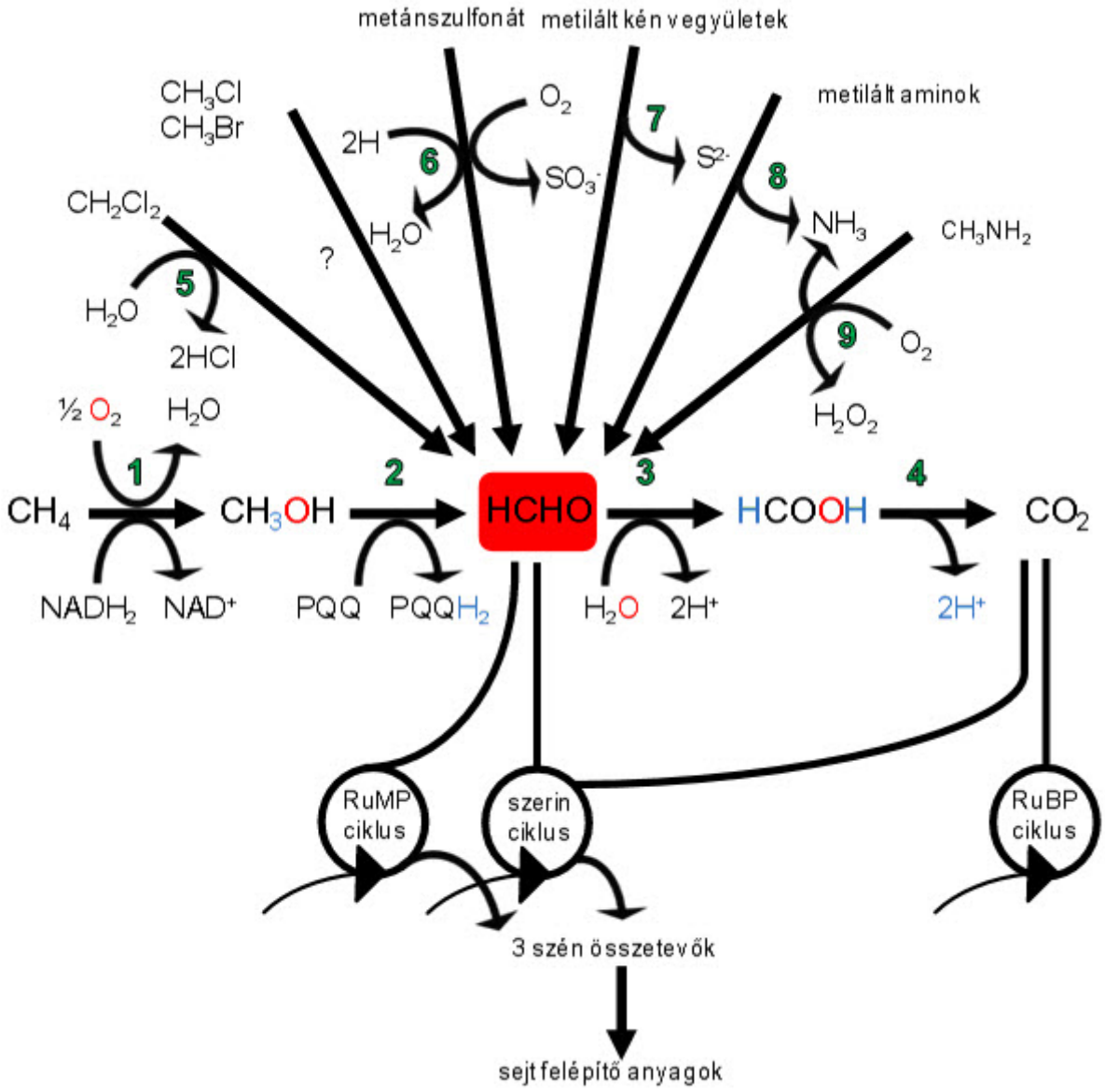
Bármely formaldehid oxidációs útvonalat is használja az adott baktérium, a formaldehid oxidációjából származó elektronok elektron transzportláncra kerülnek, protonmozgató erőt alakítanak ki, ami végső soron ATP szintézisére használódik fel.

A metanotróf baktériumok affinitása a metánhoz függ az egyéb növekedési körülményektől, akár egy nagyságrendbeli különbséget is mutathat azonos fajra vonatkozóan.

A metán oxidációja jellegzetesen intracitoplazmatikus membránban (ICM) történik (a membrán transzmissziós elektron mikroszkópos felvételeken könnyen megfigyelhető). Az I. típusú metanotróf baktériumoknál ez a membrán számos lamináris vagy vezikuláris kitüremkedést tartalmaz. A II. típusú metanotróf baktériumok intracitoplazmatikus membránja perifériálisan helyezkedik el. Az ICM leginkább akkor figyelhető meg, ha a metán oxidációs rátája nagy. Oxigén limitált környezetben az ICM mennyisége kissé redukálódik.

A metanotróf/metilotróf baktériumok által felhasznált szubsztrátokat és azok felhasználási útvonalait a **10.3/2. ábra** mutatja.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

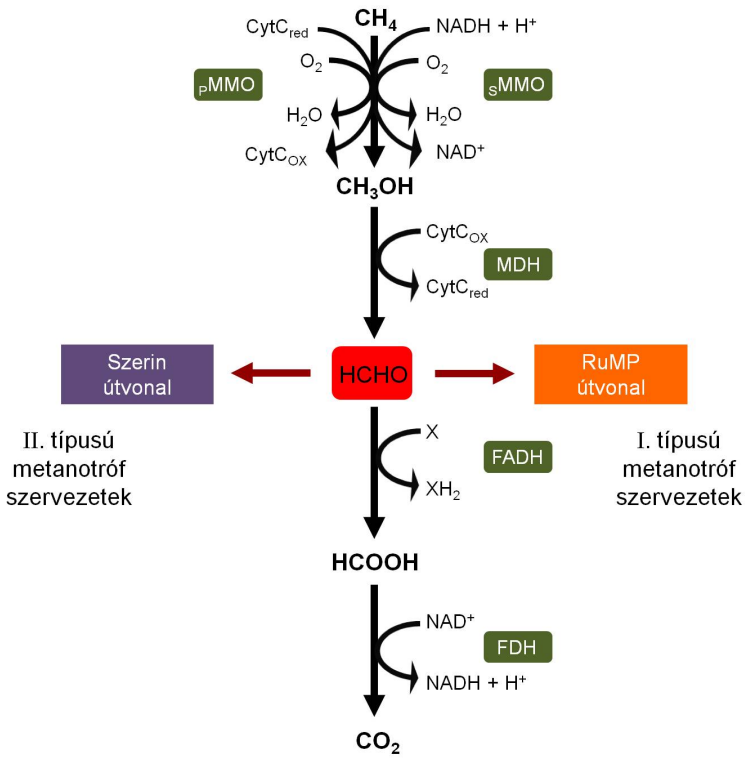


10.3/2. ábra. Metilotróf/metanotróf baktériumok által felhasznált szubsztrátok

1. Metán monooxigenáz, 2. metanol-dehidrogenáz, 3. formaldehid dehidrogenáz, 4. formiát-dehidrogenáz, 5. diklórmetán-dehalogenáz, 6. metán-szulfonsav-dehodrogenáz, 7. metilált kénvegyületek-dehidrogenáz, 8. metilált-amin-dehidrogenáz, 9. metil-amin-oxidáz

A különböző metilotróf szervezetek asszimilációs útvonalait a 7.1. fejezet tartalmazza, alapvető anyagcsere folyamataikat a **10.3/3. ábra** összefoglalóan szemlélteti (az ábrán a Calvin-ciklus nem szerepel).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



10.3/3. ábra. A metilotróf szervezetek anyagcsere folyamatai

10.3.3. A metilotróf/metanotróf baktériumok filogenetikája, taxonómiája

A metanotróf baktériumoknak két nagy csoportja van az I. és II. típusú metanotróf csoportok. Az I. típusú metanotróf baktériumoknak további két alcsoportja, az I. és X. típusú csoportok. Az I. és II. csoportok eltérő a filogenetikai leágazásokhoz tartoznak, különböznek kemotaxonómiai tulajdonságaikban, eltér a belső membránstruktúrájuk felépítése, a szén asszimilációs mechanizmusaik, stb. A szűkebb értelemben vett I., a X. és a II. típusú metanotróf baktériumok csoportjait, nemzetségeit és alapvető tulajdonságait a **10.3/2. táblázat** tartalmazza (obligát metilotróf szervezetek). A fakultatív metilotróf baktériumokat a fejezet végén, a **10.3/3. táblázat** mutatja be.

10.3/2. táblázat. A szűkebb értelemben vett I., a X. és a II. típusú metanotróf baktériumok alapvető jellemzői

Tulajdonság	I. típusú metanotróf baktériumok	X. típusú metanotróf baktériumok	II. típusú metanotróf baktériumok
Család	*Methylococcaceae*	*Methylococcaceae*	*Methylocystaceae*
Nemzetségek	*Methylosphaera* *Methylobacter* *Methylomicrobium* *Methylomonas*	*Methylococcus* *Methylocaldum*	*Methylosinus* *Methylocystis* *Methylocella*
Túlélő forma	Azotociszta-szerű kitartó képletek	Azotociszta-szerű kitartó képletek	Artrospóra vagy Azotociszta-szerű kitartó képletek
Intracito-plazmatikus membrán	I. Típusú, köteges elrendeződés	I. Típusú, köteges elrendeződés	II. Típusú, sejtfelszínnel párhuzamos
Vízoldékony MMO	törzsek 90%-nak nincs	-	+

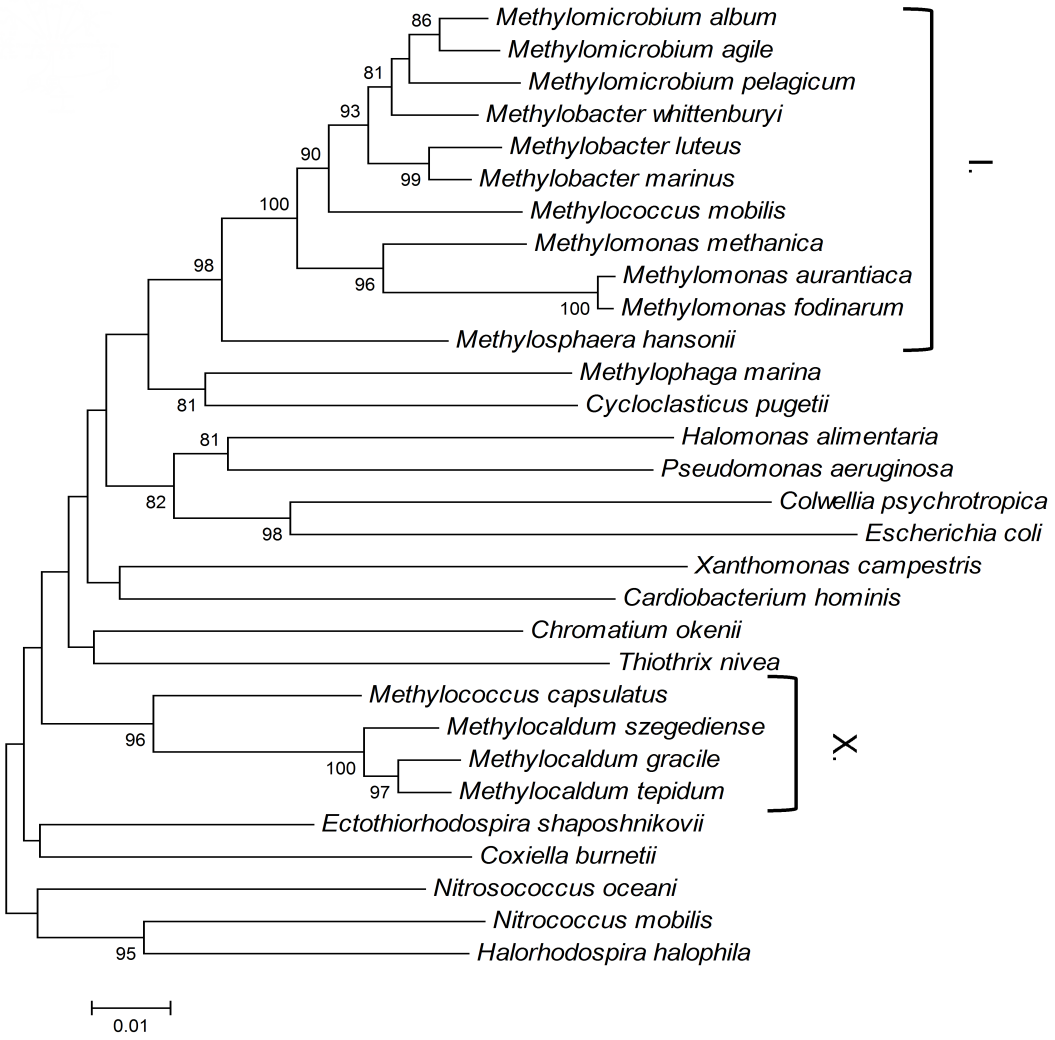
XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Tulajdonság	I. típusú metanotróf baktériumok	X. típusú metanotróf baktériumok	II. típusú metanotróf baktériumok
Szén asszimilációs útvonal	Ribulóz monofoszfát útvonal	Ribulóz monofoszfát útvonal	Szerin útvonal
Egyéb biokémiai tulajdonság	TCA-ciklus nem teljes → nincs α-ketoglutarát-dehidrogenáz enzim	TCA-ciklus nem teljes → nincs α-ketoglutarát-dehidrogenáz enzim	Teljes TCA-ciklus
Calvin ciklus enzimei	-	+	-
N_2 fixáció	-	-*	+
Fő membrán zsírsav lánchossza	16	16	18
Fő légzési kinontípus	Q-8 vagy MK-8	MK-8	Q-10
G+C mol%	43-60	56-65	60-67
Filogenetikai csoport	*Gammaproteobacteria*	*Gammaproteobacteria*	*Alphaproteobacteria*

*A *Methylococcus thermophilus* képes a légköri nitrogén megkötésére

16S rRNS génjük alapján az I. típusú metanotróf baktériumok a *Gammaproteobacteria* osztályhoz tartoznak. A részcsoportjukat képező X. típusú metanotróf baktériumok között termotoleráns és termofil szervezeteket is találunk. Filogenetikai szempontból ez a csoport a *Gammaproteobacteria* egy mélyen elágazásában van közösen az *Ectothiorhodospiraceae*, *Chromatiaceae* és *Legionellaceae* családokkal (**10.3/4. ábra**). A másik csoport ugyancsak a *Gammaproteobacteria* osztályhoz tartozik, de mezofil és pszichrofil szervezeteket tartalmaz, valamint endoszimbionta metanotróf szervezeteket (**10.3/4. ábra**).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

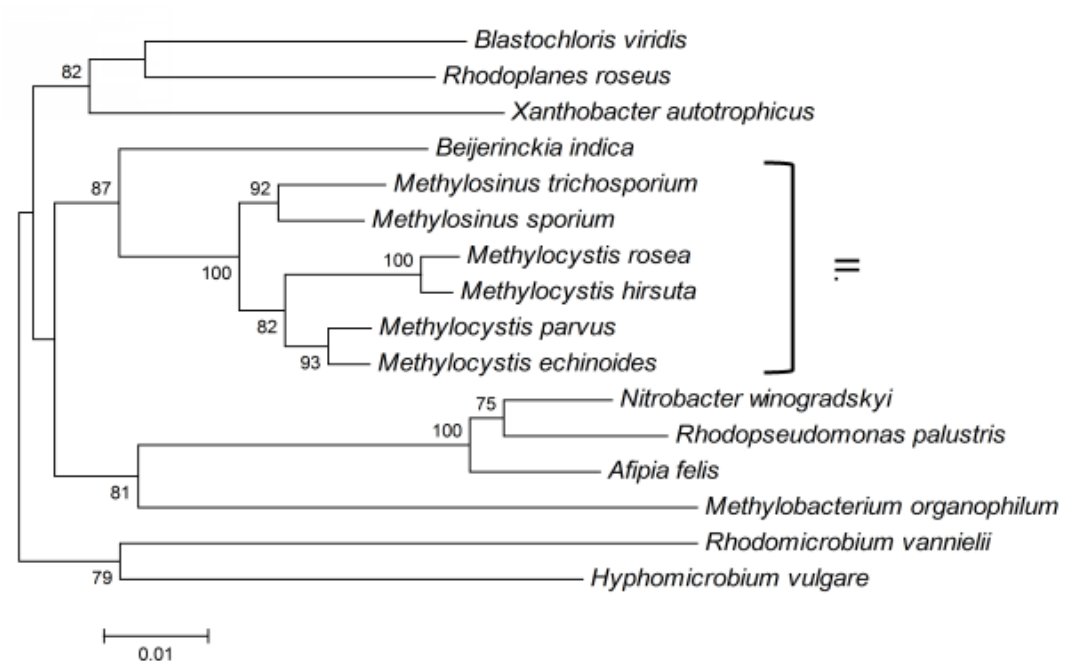


10.3/4. ábra. I. típusú metanotróf szervezetek filogenetikai besorolása

Neighbor joining fa, Kimura2 paraméter, bar, 100 bázisonként egy szubsztitúciót jelöl

A metanotróf II. csoport az *Alphaproteobacteria* osztályhoz tartozó szervezeteket foglal magába (**10.3/5. ábra**), a fakultatív metanotróf, nitrogénkötő és fototróf baktériumoknak (pl. *Azorhizobium*, *Xanthobacter*, stb.) távoli rokonai.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



10.3/5. ábra. II. típusú metanotróf szervezetek filogenetikai besorolása

Neighbor joining fa, Kimura2 paraméter, bar, 100 bázisonként egy szubsztitúciót jelöl

Morfológiai szempontból a *Methylococcaceae* család tagjai gömb alakúak (*Methylococcus, Methylosphaera*), ellipszoid formájúak (*Methylobacter*), pálca-gömb morfológiai sejtciklussal jellemezhetőek (*Methylocaldum*) néhány szabályos pálcika alakú (*Methylomicrobium, Methylomonas*). A gömb alakúak nem rendelkeznek csillóval. Sejtjeiket exopoliszacharid tok fedheti, amely miatt gyakori a sejtek összekapcsolódása. A sejtek gyakran poli-hidroxi-vajsav (PHB) granulumokat és volutin szemcséket (inorganikus polifoszfát) tartalmaznak. Nitrogén forrásként leggyakrabban nitrátot vagy ammónium sókat használnak, habár néhány fajnál ismert, hogy egyes aminosavakat is bontanak (pl. *Methylococcus* spp.). A *Methylococcus thermophilus* ugyanakkor képes a légköri nitrogén megkötésére. A családon belül túlélő formaként a tenyészetek stacioner fázisában az egyszerű vagy a több részből álló ciszták képzése jellemző.

A *Methylocystacae* család tagjai vagy vibroid illetve körte alakúak (*Methylosinus*), esetleg vese alakú pálcikák (*Methylocystis*). A *Methylocystis* fajok poliszacharid tokot képeznek viszkózus réteg a baktérium körül. Főleg D-glükózt és L-ramnózt tartalmaz. A család tagjai szigorúan metanotrófok, csak a metánt és a metanolt képesek szénforrásként hasznosítani. Többnyire képesek a légköri nitrogén megkötésére. A *Methylocystis* nemzetség tagjai túlélő formákként lipid cisztákat (Azotociszta-szerű kitartó képletek), míg a *Methylosinus* nemzetség tagjai artrospórákat képeznek.

Anyagcseréjük szigorúan aerob, bár az oxigén koncentrációjának igénye baktériumonként változhat (0,5-60%). Ahogy az oxigén szintje a légköri levegő 0,5%-a alá esik a metanotróf baktériumok növekedése, aktivitása általában leáll.

10.3.4. A metilotróf/metanotróf baktériumok előfordulása

A metanotróf bakériumok legnagyobb jelentősége az egyik legfontosabb üvegházhatású gáz, a metán mennyiségének szabályozásában van, hiszen tevékenységük során a metán oxidálását végzik el. E tekintetben a természetben egyedülálló szerepet töltenek be és ez határozza meg elterjedésüket is: minden olyan helyen megtalálhatóak és aktívak, ahol szubsztrátjaik, mind a metán, mind az oxigén megfelelő mennyiségben van jelen. Számos irodalom született azzal kapcsolatban, hogy édesvízi ökoszisztémákban, főleg az üledékek felszíni rétegeiben ezen szervezetek a teljes bakteriális biomassza jelentős hányadát képviselik. Mennyiségük tengeri környezetekben kevésbé ismert, bár kutatások bizonyítják, hogy ezen helyeken, főleg szimbionta partnerekként, aktivitásukra egész táplálkozási láncok épülhetnek. Metilotróf, közöttük obligát metanotróf baktériumokat izoláltak rizsföldekről, lápok, mocsarak

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

üledékrétegeiből, folyókból és tározókból, tőzegmoha lápokból, tavi üledékekből és lecsapolt területekről, valamint számos eleven iszapos eljárás során is. Általában nem vagy ritkán kerülnek elő extrém sós és meleg környezetekből. Ugyanakkor tény, hogy pszichrofil képviselőiket megtalálták az Antarktiszon és bizonyos tundra talajokban is (*Methylosphaera hansonii*). Kimutattak metilotróf baktériumokat gyökérrel asszociáltan valamint vízi makrofitákhoz asszociáltan, valamint mangrove vegetáció endoszimbiontájaként is.

10.3.5. A metilotróf/ metanotróf baktériumok tenyésztése

A metanotróf baktériumok tenyésztése nem egyszerű feladat, számos esetben túlnövik őket egyéb, gyorsabban szaporodó, heterotróf, gyakran metilotróf társaik, illetve gyakori, hogy predátor fajok falják fel őket. Tiszta tenyészetben való fenntartásukat nehezíti az is, hogy általában nagyon lassan növekedő mikroorganizmusokról van szó. Izolálásukra ásványi tápközegek alkalmasak, amelyek szervetlen nitrogénforrást tartalmaznak (nitrát vagy ammónum sók – megjegyzendő azonban, hogy a nagy koncentrációban alkalmazott ammónia gátolja a metán monooxigenáz (MMO) enzim működését!). Emellett fontos, hogy metán legyen elérhető a baktériumok számára. Mivel a MMO enzim rezet tartalmaz, célszerű megfelelő mennyiségben ezt a nyomelemet is a tenyészközeghez adagolni. Emellett ezek a baktériumok növekedésükhöz 10-100 mM foszfátot is igényelnek. Tenyésztésükhöz a metán: levegő arány 1:10 és 1:1 határok között mozoghat, ebből a szempontból kevésbé érzékenyek. A legtöbb metanotróf baktérium képes 25-30°C hőmársékleten növekedni, de pszichrofil fajaik számára kedvezőbb a 2-10°C között, míg termotoleráns tagjaikat 40-45°C körül lehet tenyészteni. Dúsításukhoz gyakran több nap, esetenként hetek kellenek.

A metanotróf baktériumok jelentős része képes metanolon is szaporodni. Ugyanakkor a nagy koncentrációban alkalmazott metanol toxikus is lehet számukra. Ezért irodalmi adatok azt javasolják, hogy a metanolt gőzei formájában juttassuk a tenyészteni kívánt baktériumokhoz (pl. egy metanollal átitatott szövetdarab elhelyezésével a tenyészközegben).

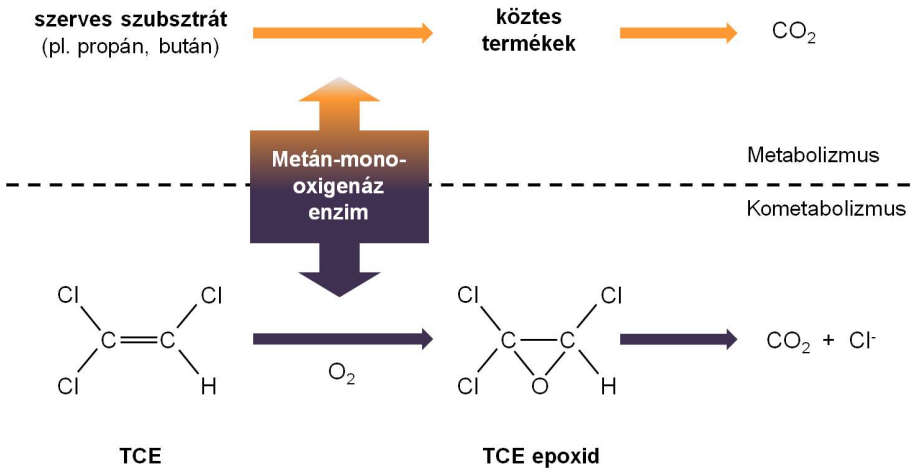
Több metanotróf baktérium képes a metán mellett egyéb C1 komponenseket hasznosítani (formiát, metilamin stb), ezen szervezeteknek e vegyületeket is adagolhatjuk növekedésükhöz. Az egyéb metilotróf szervezetek valamint a fakultatív metilotróf baktériumok pedig természetesen képesek lesznek ezen forrásokat a megfelelő tenyészközegekből asszimilálni.

10.3.6. A metilotróf/metanotróf baktériumok ipari jelentősége

A metanotróf baktériumokat több szempontból igyekeznek felhasználni. Ennek oka egyrészt igen specifikus enzimük, a metán monooxigenáz enzim, amely a metán metanollá oxidálását katalizálja. Ezt fel lehet használni ipari metanol előállítására.

Talán ennél is jelentősebb alkalmazás, amikor ugyanennek az enzimnek az aktivitását bioremediációs célokra használják fel. Ugyanis kimutatták, hogy a metanotróf baktériumok képesek kooxidációban kis molekulasúlyú, halogénezett szénhidrogének bontására. Mivel számos ilyen termék képződik ipari folyamatok során, sőt akár a víz klórozása közben is, ezen mikrobák alkalmazása indokoltnak tűnik. A legismertebb példa talán a triklóretilén MMO enzimmel történő bontása (**10.3/6. ábra**).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



10.3/6. ábra. A triklóretilén kometabolizmusban történő lebontása MMO enzim segítségével

A metanotróf baktériumokat egysejt fehérje termelésben is megpróbálták hasznosítani: a C1 szubsztrát olcsó, könnyen hozzáférhető, így ennek segítségével olcsó biomassza állítható elő.

10.3.7. Fakultatív metilotróf baktériumok

Fakultatív metilotróf szervezeteknek azon baktériumokat nevezzük, amelyek képesek ugyan a C1 vegyületek hasznosítására, de emellett heterotrófként számos egyéb szubsztrátot is hasznosíthatnak. Ezen baktériumok főbb csoportjait a **10.3/3. táblázat** foglalja össze.

10.3/3. táblázat. Fakultatív metilotróf baktérium csoportok

Tulajdonság	Szén asszimilációs útvonal	N_2 kötés	Filogenetikai csoport
Csak metanolt hasznosítanak			
Hyphomicrobium	Szerin	-	α-Proteobacteria
Methylophilus	RuMP	-	β-Proteobacteria
Methylobacillus	RuMP	-	β-Proteobacteria
Methylophaga	RuMP	-	γ-Proteobacteria
Valódi fakultatív metilotróf baktériumok			
Methylobacterium	Szerin	-	α-Proteobacteria
Aminobacter	Szerin	-	α-Proteobacteria
Methylorhabdus	Szerin	-	α-Proteobacteria
Methylophila	Szerin	-	α-Proteobacteria
Methylosulfonomonas	Szerin	-	α-Proteobacteria
Marinosulfonomonas	Szerin	-	α-Proteobacteria
Paracoccus	CBB	-	α-Proteobacteria
Xanthobacter	CBB	+	α-Proteobacteria
Ancylobacter	CBB	+	α-Proteobacteria
Thiobacillus	CBB	-	α-Proteobacteria
Rhodopseudomonas	CBB	-	α-Proteobacteria
Rhodobacter	CBB	-	α-Proteobacteria
Acetobacter	RuMP	ND	γ-Proteobacteria

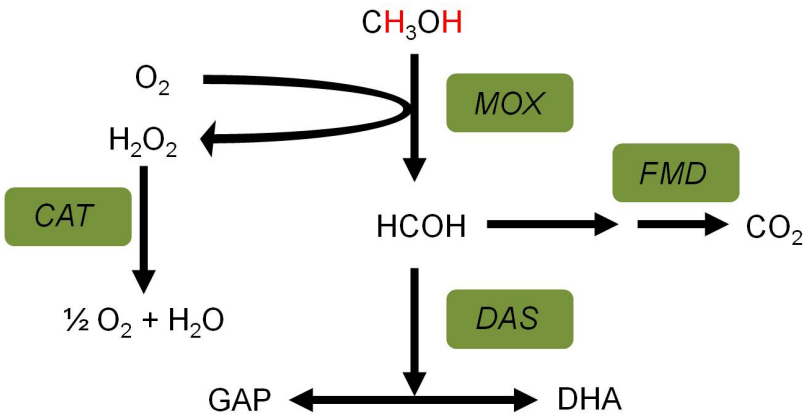
XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Tulajdonság	Szén asszimilációs útvonal	N_2 kötés	Filogenetikai csoport
Bacillus	RuMP	ND	Alacsony G+C tartalmú Gram pozitív
Mycobacterium	RuMP	ND	Magas G+C tartalmú Gram pozitív
Arthrobacter	RuMP	ND	Magas G+C Gram pozitív

(RuMP: ribulóz monofoszfát útvonal; Szerin: szerin útvonal; C: Calvin- útvonal; ND: nem meghatározott)

10.3.8. Metilotróf élesztők

Megjegyzendő, hogy ismerünk metilotróf élesztőket is (pl. *Pichia*, *Candida*, *Hansenula* fajok), amelyek alkohol dehidrogenáz enzimük segítségével szintén képesek a metanolt hasznosítani (**10.3/7. ábra**).



10.3/7. ábra. Metilotróf élesztők metanol hasznosítása

MOX: metanol oxidáz; CAT: kataláz; FMD: formiát-dehidrogenáz; DAS: dihidroxi-aceton-szintáz

10.4. Nitrifikáló baktériumok (Borsodi Andrea)

A XIX. század végén Vinogradszkij izolálta először a talajokban és természetes vizekben széles körben elterjedt, kemolitotróf anyagcserére képes ammóniaoxidáló baktériumokat. A Nitrobacteriaceae családba tartozó, Gram-negatív nitrifikáló baktériumok szervetlen nitrogén vegyületek oxidálásával nyernek energiát. (A folyamat részletes leírása a 8.2.4. fejezetben található.) A nitrifikálók közül az ammóniaoxidálók a *Nitroso*-, míg a nitritoxidálók a *Nitro*- előtagot viselik nemzetségnevükben.

A nitrifikáló baktériumok hagyományos rendszertani besorolása (nemzetségekre és fajokra történő elkülönítése) elsősorban a sejtmorfológiai tulajdonságoknak (pl. a sejt méretének és alakjának, a belső membránok elrendeződésének) a meghatározásán alapult. A molekuláris filogenetikai vizsgálatok eredményei azonban ellentmondanak a nitrifikáló baktériumok morfológiai és fiziológiai alapú csoportosításának. A nitritoxidáló *Nitrospina* és *Nitrospira* nemzetségek kivételével, valamennyi ma ismert nitrifikáló baktérium a fototróf baktériumokkal áll a legközelebbi filogenetikai rokonságban, és feltehetően valamilyen ősi fotoszintetizáló szervezetben bekövetkezett több, egymástól független evolúciós esemény vezetett náluk a kemolitotróf anyagcseretípus kialakulásához. Ezzel az evolúciós hipotézissel összhangba hozható az a megfigyelés, hogy a nitrifikáló baktériumok a filogenetikailag közel rokon bíbor baktériumokhoz hasonlóan kiterjedt belső membránrendszerrel rendelkeznek. Kivételt képeznek ez alól a már említett *Nitrospina* és *Nitrospira* nemzetségek, melyeknek nincs intracitoplazmatikus membránrendszerük. Érdekességként említhetjük meg, hogy egyes anoxikus fototróf bíbor baktériumok is képesek a nitritet elektrondonorként használni. Esetükben a nitrit anoxikus körülmények

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

között oxidálódik, és a nitrit oxidációjából származó elektronok nem az energia előállításban, hanem az autotróf szén-dioxid fixációhoz szükséges redukáló erő létrehozásában vesznek részt.

A Bacteria doménen belül valamennyi ismert ammóniaoxidáló szervezet a Beta- vagy a Gammaproteobacteria osztály képviselője. Az ammónia-oxidáló *Nitrosomonas, Nitrosospira, Nitrosolobus* és *Nitrosovibrio* nemzetségek monofiletikus leszármazású, egymással közeli rokonságban lévő fajcsoportot képeznek a Betaproteobacteria osztályban, ugyanakkor a *Nitrosococcus* nemzetség tengeri fajai egy külön leszármazási ágon találhatók a Gammaproteobacteria osztályban. Ezzel szemben a nitrit-oxidáló *Nitrobacter* az Alpha-, a *Nitrococcus* a Gamma-, a *Nitrospina* nemzetség a Deltaproteobacteria osztály tagja. A Gram-negatív sejtfalszerkezettel rendelkező nitrifikáló baktériumok többsége csillóval aktív mozgásra képes.

A *Nitrospira* nemzetség képviselői egy teljesen elkülönülő leszármazásiághoz, a Nitrospira filogenetikai törzshöz tartoznak, és mindössze anyagcsere tulajdonságuk hasonlít a többi ammónia-oxidáló baktériumhoz. A nitrifikációt vizsgáló ökológiai kutatások mindazonáltal azt valószínűsítik, hogy a természetben a *Nitrospira* fajok képviselői fordulnak elő a legnagyobb mennyiségben.

Az ősbaktériumok között ez idáig mindössze egyetlen ammóniaoxidáló taxont, a Crenarchaeaota törzsbe tartozó *Nitrosopumilus* nemzetséget írtak le. Ezek a nitrifikáló kemolitotróf ősbaktériumok legnagyobb mennyiségben az óceánok ammóniában szegény nyílt vizében fordulnak elő. A *Nitrosopumilus* nemzetségbe tartozó szervezetek a *Nitrosomonas* fajokban található ammónia-monooxigenáz enzimet kódoló génekhez hasonló génekkel rendelkeznek, ami azt valószínűsíti, hogy a Bacteria és az Archaea doménben az ammóniaoxidáció fiziológiája hasonló mechanizmus szerint történik. Ez idáig nitrit oxidációra képes ősbaktériumról még nincs tudomásunk.

Régebben a nitrifikáló baktériumokat obligát litoautotróf szervezeteknek tartották, és úgy gondolták, hogy a szerves anyagok toxikusak számukra. Ma már tudjuk, hogy ez a feltevés nem teljesen helytálló, ugyanis például az ammónia-oxidáló *Nitrosomonas* és a nitrit-oxidáló *Nitrobacter* nemzetségek képviselői mixotróf növekedésre is képesek elektrondonorként szolgáló ammónia, illetve nitrit, valamint szénforrásként szolgáló szén-dioxid vagy szerves vegyületek jelenlétében. Ráadásul egyes nitrit-oxidáló fajok (*Nitrobacter winogradskyi, Nitrobacter hamburgensis, Nitrobacter vulgaris*) elektrondonorként acetátot vagy piruvátot, elektronakceptorként oxigént, vagy annak hiányában nitrátot használva kemoorganotróf növekedésre is képesek. A természetes környezetekben legnagyobb arányban jelenlévő nitrit-oxidáló *Nitrobacter vulgaris* például anaerob heterotróf anyagcserét folytatva sokkal gyorsabb növekedésre képes, mint kemolitotróf autotróf anyagcsere esetén.

A nitrifikáló baktériumok elsősorban a levegővel jól átjárt élőhelyeken fordulnak elő, de anoxikus környezetekben is megtalálhatók. Széles körben elterjedtek édesvizekben és tengerekben, talajokban, kőzetek felületén és belsejében, falazatokban és szennyvíztisztítókban. Bár laboratóriumi körülmények között a *Nitrosomonas eutropha* és a *Nitrobacter* sp. a leggyakrabban tanulmányozott ammónia- és nitritoxidáló baktériumok, a molekuláris biológiai vizsgálatok más nitrifikáló szervezetek jelentős mértékű előfordulásáról is beszámoltak. Történelmi műemléképületek falazatában és számos talajban például a *Nitrosovibrio* és *Nitrosospira* fajok a dominánsak, míg a szennyvíztisztítókban például a *Nitrosomonas* fajok és a *Nitrosococcus mobilis* abundanciája számottevő. A nitritoxidálók közül szennyvíztisztítókban és akváriumi szűrőkben a *Nitrospira* fajok és nem a *Nitrobacter* fajok előfordulása jellemző. Nitrifikálókat izoláltak már extrém környezetekből is, pl. fűtési rendszerekből (legfeljebb 47°C-ig), vagy permafrost talajokból (60 m mélységig és -12°C hőmérsékletig). Bár a nitrifikálók növekedéséhez szükséges pH optimum 7,6 és 7,8 között van, mégis gyakran kimutathatók szuboptimális pH-val jellemezhető környezetekből (pl. pH <4 savanyú erdei talajokból vagy pH 9,7-10,5 alkalikus szóda tavakból) is. A nitrifikálók savas környezetekben való növekedését elősegítheti például az urea-bontó aktivitás, vagy a talajban lévő agyagásványok felületén a sejtaggregátum vagy biofilm képzése.

A nitrifikáló baktériumok által végzett ammónia- és nitrit-oxidációs folyamatok közvetve és közvetlenül is hatással vannak a természetben zajló és az ember által létesített környezetekben végbemenő nitrogén transzformációs folyamatokra. A mezőgazdasági talajokban az ammónium-iont tartalmazó műtrágyák fokozott használata például a növényi növekedés serkentése mellett a nitrifikáló baktériumok aktivitásának fokozódását is elősegíti, ami nem kívánatos, hiszen a nitrifikáló baktériumok anyagcseréje során vízben jól oldódó nitrit és nitrát képződik. Ezek a mobilis nitrogénvegyületek a talajvízzel kilúgozódva az esetlegesen ivóvíz bázisként is szolgáló altalajvízbe, vagy a környező tavakba, folyókba és tengerekbe kerülhetnek. Egyes országokban a mezőgazdasági talajok nitrogénveszteségének megakadályozása céljából nitrapirint alkalmaznak a nitrifikációs aktivitás visszaszorítására. Az aerob nitrifikációs folyamatok számos természetes és mesterséges környezetben az anoxikus körülmények között zajló denitrifikáció számára biztosítják a szükséges elektronakceptort.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A nitrifikáló baktériumok szokásos kemolitotróf anyagcsere tevékenységük mellett képesek reakcióba lépni és akár előállítani is gáz halmazállapotú nitrogén-oxidokat (N_2O, NO, NO_2). A *Nitrosomonas eutropha* például az ammónia oxidációhoz NO-t is igényel, sőt aktivitását a NO_2 fokozza. Oxigén hiányában a *Nitrosomonas eutropha* N_2O, NO és N_2 képződését eredményező denitrifikációs folyamatra is képes. Az utóbbi anyagcsere aktivitás ismeretében a kutatók ma már úgy tartják, hogy az ammóniaoxidáló baktériumok is hozzájárulhattak az üvegházhatást fokozó N_2O szint emelkedéséhez a légkörben.

Egy Duisburgban (Németország) 7 éven át végzett szabadtéri kísérlet során a kutatók kimutatták, hogy a város légszennyezettsége következtében a levegőben lévő ammónia koncentrációja elegendő volt ahhoz, hogy elősegítse a természetes homokkőben a litotróf ammóniaoxidáló baktériumok szaporodását. Ezeknek az endolitikus nitrifikáló baktériumoknak az anyagcseréje során keletkező salétromsav és salétromos sav ily módon hozzájárulhat a biodeteriorációs folyamatok felgyorsulásához, vagyis a homokkő épületfaragványok biodeteriorációjához.

A bakteriális ammóniaoxidáció ezen kívül a nem pufferelt környezetek (pl. erdőtalajok) savasodásához vezethet a folyamat során képződő salétromsav és salétromos sav miatt, ezáltal pl. a talajokban lévő oldhatatlan aluminátokból a fák gyökereire mérgező hatású alumínium-ion (Al^{3+}) szabadulhat fel.

Nem szabad azonban figyelmen kívül hagynunk a nitrifikációs folyamatok előnyös hatását sem, hiszen éppen a talajokban zajló nitrifikáció révén juthatnak a növények (az agyagásványok felületéhez kötődő ammónium helyett) a számukra könnyebben felvehető oxidált nitrogénformákhoz.

A nitrifikáció biotechnológiai szempontból is fontos folyamat. Hasznosítására egyebek mellett a biológiai szennyvíztisztítási eljárásokban kerül sor. A szennyvizekben lévő ammónia oxidációját az aerob nitrifikáló baktériumok végzik, majd ezt követően az anaerob denitrifikáló baktériumok közreműködésével kerül sor a nitrifikáció során keletkező nitrátnak nitrogén gázzá történő redukciójára. A szennyvizeknek ily módon történő nitrogén mentesítésével csökkenthető a természetes környezetek (pl. tavak) nitrogén terhelése, ami lassítja az eutrofizációs folyamatokat és megakadályozza a vízi élővilágra veszélyes oxigénhiányos állapotok kialakulását. A nitrifikáló baktériumok szaporodási rátája azonban csekély, ráadásul rendkívül érzékenyek a környezet kémhatásának és hőmérsékletének változására csakúgy, mint a szennyvizekben lévő toxikus anyagok jelenlétére. A hatékony szennyvíztisztításhoz szükséges ammóniaoxidációs aktivitás ezért csak a nitrifikálók növekedésének leginkább megfelelő körülmények biztosításával érhető el.

10.5. Anaerob ammóniaoxidáló baktériumok (Borsodi Andrea)

Bár az anaerob ammónia oxidációra képes baktériumokat csak 1995-ben egy delfti szennyvíztisztító vizsgálata során fedezték fel, mára bizonyossá vált, hogy anyagcsere folyamatuk eredményeképpen az óceánokból a fixált nitrogénnek akár 50%-át is eltávolíthatják. Az anaerob ammóniaoxidáló baktériumok ugyanakkor rendkívül lassan növekednek, évente mindössze 15 generációt hoznak létre.

Ezeknek a Planctomyces törzsbe (Bacteria) tartozó szervezeteknek különleges tulajdonsága, hogy nincs peptidoglikán típusú sejtfaluk és sejtjeikben az eukarióták sejtszervecskéihez hasonló, membránnal határolt képződmények fordulnak elő. A Planctomycetes rendben eddig öt, monofiletikus klasztert képező anaerob ammóniaoxidációra képes „Candidatus” nemzetséget (*Brocardia*, *Kuenenia*, *Anammoxoglobus, Jettenia* és *Scalindua*) tartanak számon. Az elsőként leírt *Brocadia anammoxidans* baktériumfajban az anammoxoszóma teszi ki a sejtek térfogatának csaknem felét. Az anammoxoszómát a citoplazmától egy sajátos összetételű membrán határolja, melyben a zsírsavak mellett ciklobután (C4) egységekből felépülő, többszörös gyűrűs szerkezet kapcsolódik a glicerinhez észter- és éterkötéssel. Ezek a különleges létraszerű („ladderane”) lipidek szokatlanul erős és merev membránszerkezetet hoznak létre, ami alkalmas arra, hogy megakadályozza az ammónia anaerob oxidációja során keletkező toxikus köztitermékeknek (pl. a hidrazinnak) a citoplazmába való kijutását. Az anammoxoszóma belsejében találhatók az anaerob ammóniaoxidációért felelős specifikus enzimek (pl. a hidrazin-hidroláz és a hidrazin-dehidrogenáz), de hiányoznak belőle a citoplazmában nagy számban előforduló riboszómák. (A folyamat részletes leírása a 8.2.5. fejezetben található.)

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

10.6. Szulfát- és kénredukáló baktériumok (Makk Judit)

A szulfátot (SO_4^{2-}) és az elemi ként (S^0) elektronakceptorként, illetve szerves anyagokat vagy H_2-t elektrondonorként hasznosító anaerob respiratórikus anyagcserét folytató baktériumok nagy számban találhatók a természetben. A szulfát-ion (SO_4^{2-}) és/vagy az elemi kén (S^0) redukciója során H_2S-t állítanak elő. Disszimilatórikus szulfátredukáló és kénredukáló baktériumok csoportjába tartoznak és több mint negyven nemzetségük is ismert. A disszimilatórikus jelző azt jelenti, hogy a szulfátot és az elemi ként energia előállításhoz elektronakceptorként használják ahelyett, hogy S-forrásként asszimilálnák bioszintetikus folyamataikhoz.

10.6.1. Szulfátredukáló baktériumok

A szulfátredukáló baktériumok (sulfate-reducing bacteria, SRB) morfológiai, fiziológiai és genomi tulajdonságaikat tekintve is rendkívül változatos mikroorganizmusok. Egyetlen közös jellemzőjük, hogy a szulfátot disszimilatórikus úton, azaz energiatermelő légzési elektrontranszportláncuk terminális elektronakceptoraként képesek redukálni. A szulfátredukáló prokarióták filogenetikailag polifiletikus származásúak, megtalálhatók az Archaea és Bacteria doménekben egyaránt, ráadásul a Bacteria doménen belül szerteágazóan. A szulfátredukálók polifiletikus eredete ellenére a szulfátredukáló képességért felelős kulcsenzim, a disszimilatórikus szulfit-reduktáz (DSR) feltehetően monofiletikus eredetű, és valószínűleg laterális géntranszfer segítségével terjedt el a filogenetikailag elkülönülő ágakat reprezentáló csoportok tagjai között.

A szulfátredukálók többsége a Deltaproteobacteria osztályba tartozik, ezen belül főleg a Desulfovibrionales és Desulfobacterales rendekbe és az azokon belül elhelyezkedő családokba. Néhány nemzetség azonban a Syntrophobacterales rend Syntrophobacteraceae családjának a tagja (pl. *Desulforhabdus*, *Desulfacinum*). A Desulfovibrionales renden belül a Desulfovibrionaceae (*Desulfovibrio* fajok), a Desulfomicrobiaceae (*Desulfomicrobium*), Desulfohalobiaceae (pl. *Desulfohalobium*, *Desulfonatronovibrio*) és Desulfonatronumaceae (*Desulfonatronum*) családokat, míg a Desulfobacterales renden belül a Desulfobacteraceae (pl. *Desulfobacter*, *Desulfobacterium*, *Desulfonema*, *Desulfosarcina*) és Desulfobulbaceae (pl. *Desulfobulbus*, *Desulforhopalus*) családokat találhatjuk. A két termofil nemzetség (*Thermodesulforhabdus* és *Desulfacinum*, Syntrophobacteraceae) kivételével a Deltaproteobacteria osztlyba tartozó SRB többi tagja mezofil, vagy néhány esetben pszichrofil (pl. *Desulfofrigus*, *Desulfofaba*).

A szulfátredukálók második legnagyobb csoportja a kis G+C-tartalmú Gram-pozitív endospóraképző nemzetségek (*Desulfotomaculum* és *Desulfosporosinus*) a Firmicutes Peptococcaceae családján belül. Endospóra képzésük révén nagy túlélők a természetben, túlélhetik például a szélsőséges vízszintingadozást (pl. rizsföldeken), vagy az oxigén hatását. A csoport egyes tagjai termofilek, képesek a Fe(III) redukciójára is.

A Bacteria doménen belül még két további törzsben találunk szulfátredukálókat. Az egyik idetartozó nemzetség a *Thermodesulfovibrio* a Nitrospira, a másik a *Thermodesulfobacterium* a törzsfa mélyen elágazó Thermodesulfobacteria törzsében. Mindkét nemzetség termofil fajokat tartalmaz, amelyeknek optimális növekedési hőmérséklete 65 és 70°C között van, de kisebb hőmérsékleteken is képesek túlélni. A két nemzetség alapvető fiziológiai és fenotipikai karaktereik tekintetében hasonlít egymásra, de eltér a sejtalak (vibrio, illetve pálca) és a DNS G+C tartalma (30, illetve 34 mol%) tekintetében.

Végül a disszimilatórikus szulfátredukció képességét megtaláljuk az Archaea doménen belül is. Az Euryarcheota Archaeoglobales rend egyetlen ide tartozó nemzetsége az *Archaeoglobus*. A nemzetség tagjai mind hipertermofilek 75-85°C körüli optimális növekedési hőmérséklettel.

Mindezek tükrében a szulfátredukáló baktériumok lényegében fiziológiai alapon szerveződő csoportnak tekinthetők.

A szulfátredukáló baktériumok alapvetően anaerob respiratórikus anyagcserét folytatnak a szulfátnak, illetve a szulfát mellett fajtól függően más oxidált kénformáknak egészen szulfidig történő disszimilatórikus redukciójával. Az anaerob légzés számos változata közül a szulfátredukció az egyik legszembetűnőbb folyamat a jellegzetes szagú és alapvetően toxikus végtermék, a kén-hidrogén képződés miatt. E vegyület, illetve vizes közegben a különböző mértékben protonált szulfid-ionok kémiailag különösen reaktívak (többek között különböző fémekkel, vastartalmú fehérjékkel, vagy ásványi anyagokkal és az oxigénnel szemben is), ami által nagy hatással lehetnek az adott

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

környezet kémiai viszonyaira és élőlényeire. Toxicitásuk ellenére, a szulfid-ionok nagy jelentőséggel bírnak azonban számos más mikroorganizmus számára. Elektrondonorként szolgálnak ugyanis különféle aerob kemotrófok (pl. *Beggiatoa*, *Thiothrix* fajok), anoxikus fototróf baktériumok (pl. *Chlorobium*, *Chloroflexus* és *Chromatium*) és anaerob kénoxidálók (pl. *Thiomargarita namibiensis*) energetikai anyagcseréjében, és sokszor ezek a szervezetek kén-hidrogénben gazdag vizekben jól látható vízvirágzást okoznak. A különböző oxidációs állapotú kénformák mikrobiális redukciós és oxidációs átalakulásai a lokális kénkörforgalom alapvető mozgató mechanizmusai. Mivel a bioszférában a szulfát a termodinamikailag legstabilabb és a legnagyobb mennyiségben jelenlévő kénforma, a szulfátredukáló baktériumok által megvalósított szulfátredukció képezi az alapját a különböző biológiai kénkörforgalmi rendszereknek.

A szerves elektrondonorok anaerob lebontása alapján a szulfátredukáló baktériumok két fő csoportra oszthatók. A részleges oxidálók, mint a *Desulfovibrio*, a *Desulfotomaculum* és a *Desulfobulbus* fajok többsége, amelyek a szerves anyagokat csak acetátig tudják oxidálni, nem rendelkeznek citrátkörrel, vagy más acetátot lebontani képes anyagcsereúttal. A kulcslépést a szubsztrát-specifikus dehidrogenáz végzi, ami az elektronokat és a protonokat továbbítja az elektrontranszportlánc felé. A teljes oxidálók, mint például a *Desulfobacter*, *Desulfococcus*, *Desulfonema* és *Desulfosarcina* fajok, képesek a szerves vegyületeket (köztük az acetátot is) teljesen szén-dioxiddá oxidálni. Az acetátot hasznosító baktériumok lassabban növekednek, mert acetát oxidációja kevesebb energiatermeléssel jár, de a szulfátredukálók számára lehetővé teszi, hogy az anaerob szerves anyag lebontási folyamatok terminális lépéseiben is részt vegyenek.

A különböző fajok az elektrondonorok széles skáláját tudják hasznosítani (**10.6/1. táblázat**). Gyakori a laktát, fumarát, piruvát, propionát, zsírsavak, alkánok, aminosavak, aromás vegyületek, alkoholok (pl. etanol, propanol, és butanol), illetve főleg a részleges oxidálók között a molekuláris hidrogén. A *Desulfotomaculum* nemzetség tagjaira jellemző, hogy hasznosítják a glükózt, ami ritka tulajdonság a szulfátredukálók között. A *Desulfovibrio* fajok tipikusan laktátot, piruvátot vagy etanolt oxidálva végtermékként acetátot állítanak elő. Fajoktól függően a zsírsav oxidáló szulfátredukálók acetátból ugyanúgy, mint hosszabb szénláncú zsírsavakból (pl. C_{12}-C_{18}) CO_2-t állítanak elő. Néhány nemzetségre, mint a *Desulfosarcina, Desulfobacter, Desulfobacterium* és a *Desulfonema* fajaira jellemző, hogy kemolitotróf autotróf életmódot is képes folytatni, ekkor a szulfát (SO_4^{2-}) redukciója a molekuláris hidrogén (H_2) oxidációjával kapcsolódik, és a sejtek felépítéséhez szükséges szén a szén-dioxid asszimilációja révén épül be. A szén-dioxid asszimilációja a reduktív citrátkör (pl. *Desulfobacter hydrogenophylus*), vagy a fajok többségénél a reduktív acetil-koenzimA útvonalon valósul meg (pl. *Desulfotomaculum orientis* és *Desulfobacterium autotrophicum*). Egyes fajoknál kimutatták a klórozott aromás, illetve alifás vegyületek reduktív dehalogénezését is (pl. *Desulfomonile*), valamint először náluk írták le a hosszú egyenes szénláncú (C_{13}-C_{18}) szénhidrogének (pl. olajszármazékok) szigorúan anaerob körülmények között megvalósuló lebontását. A szulfátredukálók között viszonylag kevés a N_2 fixáló.

A baktériumok szulfátredukáló nevüket is közös elektronakceptorukról a szulfátról kapták, amit adenozin-foszfoszulfáton (APS) és szulfiton keresztül redukálnak szulfiddá (lásd 8.2.1. alfejezetben részletesen). Egyes fajok képesek az elemi kén (S^0), szulfit (SO_3^{2-}), tioszulfát ($S_2O_3^{2-}$), illetve szulfonátok mint pl. izetionát (HO-CH_2-CH_2-SO_3^-), vagy dimetil-szulfoxid (DMSO) redukálására is. Elektronakceptorok nem csak kéntartalmú vegyületek lehetnek, ugyanis több *Desulfovibrio* faj például redukálja a nitrátot ammóniává, vagy egyes *Desulfotomaculum*ok pedig a Fe(III)-at Fe(II)-vé, illetve fumarátot szukcináttá. Alternatív elektronakceptorokra nagyon sok példát leírtak már a szulfátredukálóknál (pl. arzenát, kromát, U(VI) stb.). Külső elektronakceptor hiányában sok szulfátredukáló faj fermentációra tér át. Erre példa a piruvát fermentációja a *Desulfovibrio desulfuricans*nál, amelynek terméke az acetát, CO_2, molekuláris hidrogén és ATP (**10.6/2. táblázat**).

10.6/1. táblázat. A kén oxidációs száma különböző vegyületeiben és a szulfátredukáló baktériumok leggyakoribb elektrondonorjaira példák

Kénvegyületekben a S oxidációs számai és a szulfátredukálók elektrondonorjai	
Kénformák	***Oxidációs számok***
szerves-S (SH-csoport)	-2
H_2S	-2
elemi kén (S^0)	0
tioszulfát ($S_2O_3^{2-}$)	+2 (átlag egy kénre számítva)

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

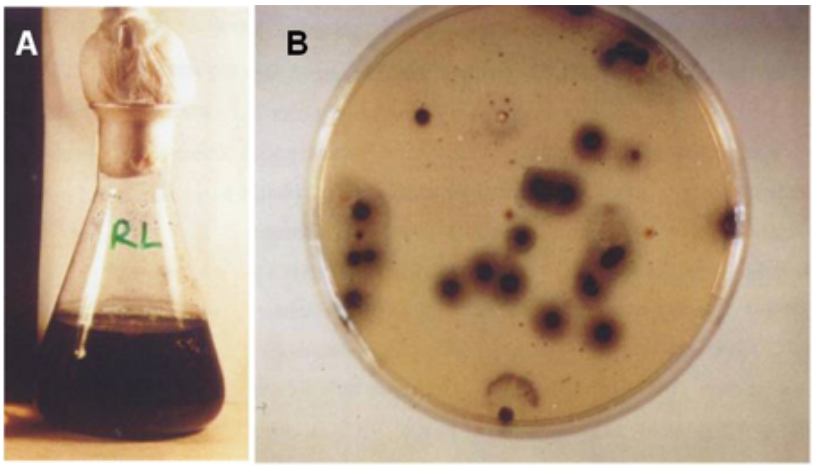
Kénvegyületekben a S oxidációs számai és a szulfátredukálók elektrondonorjai	
tetrationát ($S_4O_6^{2-}$)	+2 (átlag egy kénre számítva)
kén-dioxid (SO_2)	+4
szulfit (SO_3^{2-})	+4
kén-trioxid (SO_3)	+6
szulfát (SO_4^{2-})	+6
Szulfátredukálók elektrondonorjai	
H_2	propionát
laktát	acetát
piruvát	butirát
etanol, egyéb alkoholok	hosszú láncú zsírsavak
fumarát	benzoát
malát	indol
kolin	különböző szénhidrogének

A szulfátredukálók alapvetően anaerob légzők. Szigorúan anaerob körülmények között élnek, mégis jól tenyészthetők. Újabb kutatások azonban kimutatták, hogy szulfátredukáló mikrobák oxigén termelő cianobaktériumok társaságában is előfordulnak. Sok *Desulfovibrio* fajról kiderült, hogy nem csak a toxikusnak vélt oxigénformákat képes vízzé redukálni, de mikroaerofil körülmények között az oxigént légzési láncukba is be tudják kapcsolni, miközben ennek segítségével ATP-t szintetizálnak. Az aerob légzés az energetikailag jóval nyereségesebb, mégis alapvetően csak védekező funkciót tölthet be a mikrobákban, mert a szulfátredukálók fő elektrondonorai az anaerob környezetekben találhatók. Mindazonáltal oxigén stressz idején a sejtekbe jutó oxigén egy részét ellélegezve csökkentik a reaktív oxigén gyökök kialakulásának esélyét. Más nemzetségbe tartozó szulfátredukálók nem képesek a toxikus oxigén koncentráció ilyen módon történő eliminálására, de egyes fajaik sejtaggregátumok képzésével, vagy az oxigén koncentrációval szembeni migrációval, illetve sejtjeik szuperoxid-diszmutáz és/vagy kataláz enzimeinek segítségével bizonyos mértékben ki tudják védeni a megemelkedő oxigén koncentrációt.

Mivel a szulfátredukálók elsősorban fiziológiai csoportot képeznek, az ide tartozó mikroorganizmusok morfológiailag rendkívül változatosak. Találunk közöttük egyenes (pl. *Desulfobacter*) és görbült pálcikákat (pl. *Desulfovibrio*), kokkuszokat (pl. *Desulfococcus*), illetve szarcina csoportokba rendeződött sejteket (*Desulfosarcina*). A pálcika alakúak közül többen monotrich, vagy lofotrich csillókkal mozognak, a *Desulfonema* fajoknál viszont egy különleges csúszó-sikló helyváltoztató mozgást (úgynevezett „gliding” mechanizmus) találunk.

A *Desulfovibrio*kat lehet tenyészteni ferro-ion (Fe^{2+}) tartalmú laktát-szulfát táptalajon. Reduktáns (tioglikolát, vagy aszkorbinsav) szükséges, hogy a táptalaj kis redoxpotenciálú (E_0') legyen. Tenyésztés során a szulfátredukálók a szulfátból H_2S-t állítanak elő, ami a táptalajban lévő Fe^{2+}-ionnal fekete színű FeS csapadékot képez (**10.6/1A.** és **10.6/1B. képek**).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



10.6/1A-B. kép. Szulfátredukáló baktériumok tenyészeteiről készült képek A vas(II)-szulfid kicsapodás miatt a szulfátredukáló baktériumok feketére szinezik a vassókat tartalmazó táplevest (**A**), illetve fekete kóloniákat képeznek vassókat tartalmazó agaros táptalajon (**B**) (Fotó: Vladár Péter).

A szulfátredukálók, mint az anaerob tápanyaglebontás végén álló baktériumok, elsősorban a kis redoxpotenciállal rendelkező környezeteket kedvelik. Nagyobb redoxpotenciál esetén ugyanis kiszorítják őket a hatékonyabban légző, és így gyorsabban növekedő vas- és nitrátlégző baktériumok. A SRB-k ott fordulnak elő, ahol van elég szulfát-ion, vagy más általuk hasznosítható elektronakceptor, lebontható szerves anyag és limitált az oxigén mennyisége.

A szulfátredukálók széleskörben előfordulnak vizi és szárazföldi környezetekben. Tavak és tengerek felszíni vizeiben a szulfátredukálók száma általában alacsony és itt feltehetőleg inaktívak is. A kis redoxpotenciállal jellemezhető környezetekben különösen gyakoriak, mint például a tengerek, brakkvizű torkolatok és tavak üledékeiben, valamint rétegzett mély tavak anaerob víztestében, illetve talajokban. Legnagyobb számban és aktivitással az oxikus-anoxikus határfelületek anoxikus oldalán fordulnak elő, ahol a szulfid-ionok gyorsan visszaoxidálódnak, és így nagyobb a szulfát koncentrációja. A tengerekben jóval nagyobb a szulfát-ion koncentrációja mint az édesvizekben, így az ottani üledékekben a szulfátredukció akár a mineralizáció 50%-át is kiteheti. Az ún. fekete iszapok a szulfidprodukció és a vas-szulfid felhalmozódás eredményeként jönnek létre. A szulfátredukálók aktivitásában nyári maximumok figyelhető meg, amely a nagyobb hőmérsékletnek tulajdonítható. Szintén nagy az abundanciájuk szárazföldi szikesek, mocsarak anaerob üledékében (pl. *Desulfonatronum*, *Desulfohalobium*).

A szulfátredukáló baktériumok közül a Bacteria és Archaea domén termofil fajai szárazföldi és mélytengeri hőforrásokból kerültek elő, ahol nagyon változatos és a különböző kénformák anyagcseréjén alapuló baktériumközösségek alakulhatnak ki.

Anaerob szárazföldi talajokban a szulfátredukálók a metanogén baktériumok fő kompetitorai, utóbbiak energiájukat a CO_2 anaerob redukciójából nyerik sokszor molekuláris hidrogént használva elektrondonorként. A metanogének csak bizonyos parciális nyomás felett tudják hasznosítani a hidrogént, ezalatt a CO_2 redukciója már nem jár energia felszabadulással. Ha azonban a talaj szulfáttartalma megnő, akkor elszaporodnak a szulfátredukálók, amelyek szintén képesek a hidrogén elektrondonorként való hasznosítására. A szubsztrát koncentráció-küszöbük azonban kisebb, mint a metanogéneké, hiszen a szulfát redukciója nagyobb energia-nyereséggel jár. A szulfátredukálók ezáltal a hidrogén-koncentrációt olyan szintre csökkentik, ami már nem elegendő a metanogének számára, így azok visszaszorulnak. Különleges esetben a szulfátredukálók és a metanogének szintrofizmusa is megfigyelhető, amennyiben kicsi a szulfát-ion koncentrációja a talajban. A szulfátredukálók ekkor laktátot, vagy etanolt fermentálnak. Ez a reakció éppen azáltal lesz energetikailag nyereséges számukra, hogy a keletkező hidrogént a metanogének elhasználják.

A szulfátredukáló baktériumok eukarióta szervezetekkel is képesek szoros kapcsolatokat kialakítani. Képviselőiket izolálták már a termeszek emésztőrendszeréből és a kérődzők bendőjéből, ahol metanogén és homoacetogén baktériumok kompetítorai. Humán vonatkozásban nem túl jelentősek, ennek ellenére előfordulásukat az emberi emésztőrendszerben és a szájüregben is leírták. Ez utóbbi irodalmak tanúsága szerint néhány szulfátredukáló baktérium akár opportunista patogén is lehet.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A szulfátredukció a növényekre és állatokra káros hatású is lehet. A tengeri és az édesvízi makrofitonok rizoszférájában megtelepedő szulfátredukálók aktivitása a növények vegetatív növekedése idején megnő, ugyanis ekkor a növények exudátumok formájában nagyobb mennyiségben szerves vegyületeket juttatnak ki környezetükbe. A szufátredukálók tevékenysége révén megnövekedett szulfid-ion koncentráció azonban toxikus is lehet a növényekre. A vízzel elárasztott rizsföldek anaerob dinamikájával jellemezhető talajaiban a szulfát redukció a rizst súlyosan károsíthatja, jelentős termésveszteségeket eredményez. Anaerob talajokban, ahol sok szulfát van jelen pl. a kukorica csírázó magvai is kipusztulnak. Közismert, hogy folyókban, tavakban a szulfátredukció a halakra katasztrofális lehet. Vízekben az algavirágzások nyomán kibontakozó intenzív szulfát redukció a halpopulációban nagymérvű és gyors veszteségeket okozhat.

Ipari alkalmazásokban szintén fontos, gyakran káros szerep jut a szulfátredukálóknak. Szennyvíztisztítókban tipikusan nagy a szulfáttartalom, így a biofilmekben a végső lebontás akár 50%-áért is a szulfátredukció a felelős. Emellett viszont toxikus hatású kén-hidrogént termelnek, és elősegítik a fémek korrózióját is. A nagy nehézfémtartalmú bánya- és szennyvizek megtisztításában ugyanakkor éppen szulfidtermelésük révén játszanak fontos szerepet. A szulfid ugyanis rosszul oldódó csapadékot képez fém-ionokkal (pl. réz, cink, arzén, nikkel és vas), így akár az eredeti oldott-ion koncentráció 10-20%-ra is csökkenhet. A kőolajiparban a termelődő szulfid-ionok fém-ionokkal (pl. FeS) csapadékot képezve eltömíthetik a gáz-, illetve kőolajvezetékek csöveit, valamint szennyezhetik a szállított gázt, olajat. Ezenkívül a szulfátredukáló baktériumok katalizálhatják a vas korrózióját is, főként katódos depolarizáció révén, így is komoly károkat okozva az olaj- és gáziparnak. A katódon keletkező hidrogént a szulfátredukálő baktériumok hidrogenáz aktivitásuk révén eltávolítják a rendszerből, ezáltal az egyensúlyi folyamatot a fém oldódásának irányába tolják el, amit elősegítenek az oldott ionok csapadékba vitelével is. A metanogén baktériumok mellett domináns fajai lehetnek az anaerob metán-termelő bioreaktoroknak, ahol kis szulfát-koncentráció esetén szintróf kapcsolat alakulhat ki közöttük.

Archeoglobus nemzetség

Az *Archeoglobus* nemzetség tagjai az Archaea doménen belül az Euryarchaeota törzsben találhatók. Kemoautotróf, illetve kemoorganotróf életmódjuk során szulfátot, szulfitot, vagy tioszulfátot használnak elektronakceptorként miközben kén-hidrogént állítanak elő (**10.6/2. táblázat)**.

Mint disszimilatórikus szulfátredukálók előfordulnak tengeri és szárazföldi környezetekben (pl. olajmezők vizeiben) egyaránt és fontos szerepet játszanak a kén biogeokémiai ciklusában. A genuszba négy ismert faj tartozik: *Archeoglobus fulgidus*, *Archeoglobus profundus*, *Archeoglobus veneficus* és *Archeoglobus lithotrophicus*.

Archeoglobus nemzetség tagjaként először az *Archeoglobus fulgidus* VC-16 típus törzset egy olaszországi partközeli anoxikus mélytengeri hidrotermális forrásból írták le, mint kemolitotróf, illetve kemoorganotróf életmódra is képes mikrobát. Későbbiekben az Északi-tengerben lévő forró olajmező vizéből, illetve szárazföldi környezetekből a Yellowstone Nemzeti Park hőforrásából és olajkutakból is kimutatták. A mikroba hipertermofil, tenyésztéses kísérletek alapján számukra az optimális hőmérséklet 83 °C, de a víz forráspontja közeli hőmérsékleten (92-l00 °C) is jól tenyészthető. Elektrondonorként hidrogént, tejsavat, piruvátot és glükózt is képes hasznosítani. Elektronakceptorként szulfátot használ, elemi ként viszont nem képes redukálni.

Az *Archeoglobus fulgidus*hoz hasonlóan az *Archeoglobus profundus*t tengeri hidrotermális forrásból izolálták, az *Archeoglobus veneficus*t pedig a Közép-Atlanti hátság fekete füstölőjéből és metanogén baktériumokkal asszociációban a szénhidrogénekben gazdag mexikói öböl Guaymas medencéjéből írták le. Az *Archeoglobus veneficus*ra jellemző, hogy szulfát redukcióra képtelen, de a szulfitot szulfiddá redukálja. Az obligát kemolitotrófautotróf *Archaeoglobus lithotrophicus*t az Északi-tengeri olajmező vízéből izolálták, H_2 oxidációra képes CO_2 és szulfát jelenlétében.

A szulfátredukáló Archaea képviselői kemolitoautotróf módon növekednek H_2 és CO_2 jelenlétében, vagy kemoorganotróf módon formamid, laktát, piruvát, glükóz és komplex szerves anyagok (keményítő, pepton), vagy litoheterotróf módon H_2 és acetát, laktát, piruvát és más szerves komponensek jelenlétében. Bár olajmezők környékéről gyakran kimutatott baktériumok, de szénhidrogén, ásványi olaj hasznosításukat még nem sikerült igazolni.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

10.6.2. Kénredukáló baktériumok

A disszimilatórikus kénredukáló baktériumokra jellemző, hogy az elemi kén (S^0, S_8) redukciójára képesek, de a szulfát-ionéra nem. A kénredukálók a prokariótákon belül nem képeznek filogenetikailag egységes csoportot, képviselőiket a Bacteria és Archaea doménen belül is egyaránt megtaláljuk.

Az elsőként felfedezett vibrioid alakú obligát anaerob kénredukáló baktérium az iszapmintából kitenyésztett mezofil *Desulfuromonas acetoxidans* volt. Tenyésztéses kísérletekkel igazolták, hogy a *Desulfuromonas acetooxidans* az acetát és még néhány más szerves anyag CO_2-ig menő oxidációját az elemi kén (S^0) szulfidig menő redukciójával kapcsolja össze. Későbbiekben hasonló mezofil mikrobákat sikerült izolálni, amelyek obligát kénredukálókként viselkedtek szerves anyagok és elemi kén jelenlétében. Azonban néhányuk acetát és fumarát együttes jelenlétében is mutatott növekedést, illetve egyesek ferri-ion redukciót is mutattak (**10.6/2. táblázat)**.

Régóta ismert az is, hogy az elemi kén és egyéb kén formák ($S_2O_3^{2-}$, SO_3^{2-}, dimetil-szulfoxid) redukciójára való képesség széleskörben jellemző kemoorganotróf baktériumokra is (pl. *Proteus*okra, *Campylobacter*ekre, *Pseudomonas*okra, és *Salmonella*kra). A fumarát légzőként leírt *Wolinella* (korábban *Vibrio*) *succinogenes*ről is kiderült későbbi vizsgálatok során, hogy kén redukcióra is képes. Az eredetileg fermentatív szervezetként számon tartott egyik *Pelobacter* fajról hasonlóan leírták, hogy a ferri-ionok mellett az elemi kén redukcióra is képes. A *Desulfuromonas*ok azonban abban különböznek az előbbiekben felsorolt fakultatív kénredukálóktól, hogy a kénformák közül csak az elemi ként tudják elektronakceptorként felhasználni.

Mérsékelten termofil kénredukáló és acetátoxidáló anaerob baktérium például a *Desulfurella acetivorans*. A termofil *Aquifex*ek, *Ammonifex*ek és *Desulfurobacterium*ok mint hidrogénoxidáló és kénredukáló baktériumokként is ismertek.

Először az Archaeakon belül a hipertermofil és acidofil kénoxidáló *Sulfolobus*okról publikálták, hogy anaerob környezetben szerves anyagok, H_2 és az elemi kén jelenlétében kén-hidrogén képződést tapasztaltak. Ezeknél a baktériumoknál azonban a kén redukciót csak mellékreakciónak tartják, lehetséges, hogy az elemi kén elektronakceptorként szolgál fermentációs folyamatok elősegítésére. A kénlégzés megvalósulását *Thermoproteus* és *Pyrodictium* tenyésztéses vizsgálatainál sikerült egyértelműen tisztázni, amikor is H_2-t használtak egyedüli elektrondonorként. Későbbiekben kénlégzőként írták le a H_2 és elemi kén jelenlétében kitenyészthető *Stygioglobus azoricus*t, *Pyrobaculum islandicum*ot és *Stetteria hydrogenophila*t is. A kén anyagcsere sokoldalú egyedülálló megvalósulását fedezték fel néhány litoautotróf termofil mikrobáknál. Az *Acidianus infernus* és *Desulfurolobus* (eredetileg *Sulfolobus*) *ambivalens* képes növekedni aerob módon a kén oxidálásával, illetve anaerob módon a H_2 oxidációt a kén redukcióval köti össze.

Hasonlóan, mint a szulfátredukáló baktériumok, szerves anyag lebontásuk alapján a kénredukálókat is két csoportba sorolhatjuk: (1) a teljes oxidálók CO_2-ot képeznek, mint végterméket (pl. *Desulfuromonas, Desulfurella*) és (2) a részleges oxidálók acetátot képeznek, mint végtermék (pl. *Sulfospirillum, Wolinella, Shewanella* és *Pseudomonas mendocina*).

A kénredukálók főként mezofil, illetve mérsékelten termofil szervezetek, de a kénredukáló Archaeak mindegyike hipertermofil. A mezofil disszimilatórikus kénredukáló baktériumok hasonló élőhelyeken fordulhatnak elő (pl. édesvízi és tengeri üledék), mint a disszimilatórikus szulfátredukcióra képes baktériumok. Gyakran kén-hidrogént oxidáló baktériumokkal élnek együtt, mint pl. a zöld kénbaktériumokkal. A kén-hidrogén oxidáció során elemi kén (S^0) keletkezik, amit a kénredukálók visszaalakítanak H_2S-né, így az anoxikus S-ciklust teljessé teszik. Az anoxikus, kéntartalmú hévizes élőhelyeken a kénredukáló baktériumok gyakran az ősi életformát képviselő anaerob, termofil kénredukáló *Archaea* nemzetségekkel (pl. *Pyrodictium*, *Pyrolobus*) együtt fordulnak elő. A hipertermofil kénredukálók tipikus előfordulási helyei szolfatárák, hőforrások, tengerek hidrotermális régiói.

10.6/2. táblázat. Szulfát- és kénredukáló baktérium nemzetségek jellemző tulajdonságai

Nemzetségek	**Jellemzők**
Részleges oxidálók (szerves anyagokat csak acetátig képesekoxidálni)	
Desulfovibrio	poláris csillózat, Gram-negatív görbült pálcikák, tartalmaznak deszulfoviridint (zöld színű fehérje, disszimilatórikus szulfit-reduktáz egyik típusa)
Desulfomicrobium	Gram-negatív mozgó pálcikák, deszulfoviridint nem képeznek

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Nemzetségek	**Jellemzők**
Desulfobotulus	Gram-negatív vibriok, deszulfoviridint nem képeznek
Desulfofustis	mozgó pálcikák, glikolátot és glioxalátot hasznosítják
Desulfotomaculum	Gram-negatív egyenes, vagy görbült pálcikák, peritrich vagy poláris csillózat, deszulfoviridint nem képeznek, endospórások, acetátot hasznosítják E-forrásként, Firmicutes törzsbe tartozók
Desulfomonile	pálcikák, 3-klór-benzoát reduktív dehalogenezése során benzoátot képeznek
Desulfobacula	ovális, vagy kokkusz alakúak, aromás vegyületek oxidálására képesek (pl. toluolt CO_2-vé)
Archaeoglobus	Archaeak, hipertermofilek (op. T 83 °C), elektrondonorként H_2-t, formiátot, glükózt, laktátot és piruvátot használnak, elektronakceptorként szulfátot, tioszulfátot, szulfitot használnak
Desulfobulbus	Gram-negatív ovális alakú sejtek, deszulfoviridint nem képeznek, egyesek egy poláris csillóval mozognak, hasznosítják a propionátot elektrondonorként (acetát és CO_2 termelődik)
Desulforhopalus	görbült pálcikák, gáz vezikulumosak, pszichrofilek, elektrondonorként laktátot, propionátot, vagy alkoholokat hasznosítanak
Thermodesulfobacterium	kis méretűek, Gram-negatív pálcikák, tartalmaznak deszulfoviridint, termofilek, op. T 70 °C, éter-kötésű lipideket tartalmaznak
Teljes oxidálók (szerves vegyületek [acetátot is] oxidációjával CO_2-t állítanak elő)	
Desulfobacter	pálcikák, deszulfoviridint nem képeznek, egyesek poláris csillóval mozognak, csak az acetátot oxidálják CO_2-vé citrát-ciklus által
Desulfobacterium	pálcikák, néhányuk gáz vezikulumot tartalmaz, tengeriek, autotróf életmódra képesek acetil-koenzimA útvonalon
Desulfococcus	Gram-negatív kokkuszok, nem mozgók, tartalmaznak deszulfoviridint, C_1-C_{14}-es zsírsavakat oxidálnak CO_2-vé, autotróf életmódra képesek acetil-koenzimA útvonalon
Desulfonema	nagy méretűek, fonalas csúszó-sikló mozgásúak, Gram-pozitívok, egyesek tartalmaznak deszulfoviridint, C_1-C_{12}-es zsírsavakat oxidálnak CO_2-vé, autotróf életmódra képesek acetil-koenzimA útvonalon (H_2 az elektrondonor)
Desulfosarcina	Gram-negatív szarcinák, deszulfoviridint nem képeznek, C_1-C_{14}-es zsírsavakat oxidálnak CO_2-vé, autotróf életmódra képesek acetil-koenzimA útvonalon (H_2 az elektrondonor)
Desulfarculus	Gram-negatív vibriok, deszulfoviridint nem képeznek, C_1-C_{18}-es zsírsavakat hasznosítanak elektrondonorként
Desulfacinum	Gram-negatív kokkuszok, vagy ovális alakúak, C_1-C_{18}-es zsírsavakat hasznosítanak elektrondonorként, képesek autotróf életmódra, termofilek
Desulforhabdus	Gram-negatív pálcikák, nem mozgók, zsírsavakat CO_2-vé oxidálják
Thermodesulforhabdus	Gram-negatív mozgó pálcikák, termofilek, C_1-C_{18}-es zsírsavakat hasznosítanak
Disszimilatórikus kénredukálók	
Desulfuromonas	Gram-negatív egyenes pálcikák, laterális (oldalsó) csillós sejtek, szulfát redukcióra nem képesek, elektrondonorként acetátot, szukcinátot, etil-alkoholt, propil-alkoholt használnak, obligát anaerobok, egyesek a triklór-etilént reduktív dehalogénezik
Desulfurella	Gram-negatív mozgó rövid pálcikák, acetátot igényelnek, termofilek
Sulfurospirillum	kis méretű vibriok, redukálják a S^0-t miközben H_2-t, vagy formiátot elektrondonorként hasznosítják

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Nemzetségek	Jellemzők
Campylobacter	Gram-negatív görbült pálcikák (vibriok) poláris csillóval, szulfát redukcióra nem képesek, anaerob körülmények között redukálják az elemi ként, szulfitot, tioszulfátot, nitrátot, vagy fumarátot, miközben acetátot, vagy egyéb C-forrásokat elektrondonorként hasznosítanak, fakultatív aerobok, mikroaerofilek

10.7. Kénoxidáló baktériumok (Borsodi Andrea)

A színtelen kénbaktériumok elnevezést Szergej Vinogradszkij alkalmazta először azoknak a színanyag nélküli baktériumoknak a megjelölésére, amelyek redukált kénvegyületeket (pl. szulfidot, elemi ként, szulfitot, tioszulfátot, különféle politionátokat) használnak energiaforrásként. Bár a „színtelen" jelző a fényenergia hasznosítására szolgáló pigmentek hiányára utal, a kénoxidáló baktériumok telepei mégsem teljesen színtelenek, sokkal inkább rózsaszínűek vagy barnásak, a sejtekben lévő nagymennyiségű citokróm miatt. Az aerob kén oxidációra képes prokarióták többsége az *Acidianus*, az *Acidithiobacillus*, az *Aquaspirillum,* az *Aquifex,* a *Bacillus,* a *Beggiatoa*, a *Methylobacterium*, a *Paracoccus,* a *Pseudomonas,* a *Starkeya*, a *Sulfolobus,* a *Thermithiobacillus,* a *Thiobacillus*, és a *Xanthobacter* nemzetségekbe sorolható, melyek kevés kivételtől eltekintve mezofil szervezetek.

A kénoxidáló baktériumok nemcsak taxonómiai és ökológiai szempontból változatosak, hanem a kénoxidációs folyamatok fiziológiáját és biokémiáját tekintve is. A kén oxidálására képes színtelen kénbaktériumokat anyagcseréjük alapján 4 nagyobb csoportba sorolhatjuk (**10.7/1. táblázat**).

10.7/1. táblázat. A kénoxidáló baktériumokra jellemző anyagcsere típusok

Anyagcsere típus	Energiaforrás		Szénforrás	
	szervetlen	szerves	szervetlen	szerves
Obligát kemolitotróf	+	-	+	-
Fakultatív kemolitotróf (mixotróf)	+	+	+	+
Kemolitoheterotróf	+	+	-	+
Kemoorganotróf heterotróf	-	+	-	+

A specializált anyagcserét folytató obligát kemolitotróf szervezetek szervetlen energiaforrást igényelnek, és az ősbaktériumok kivételével, melyek a reduktív citrát-ciklust használják, a szén-dioxidot a Calvin-ciklus segítségével fixálják. Kiegészítő szénforrásként egyesek kis mennyiségben szerves vegyületeket is értékesíthetnek. Ebbe a csoportba tartozik számos *Thiobacillus* faj, a *Sulfolobus* és a *Hydrogenobacter* nemzetségek egy-egy faja, és valamennyi *Thiomicrospira* faj. A fakultatív kemolitotróf anyagcserével jellemezhető szervezetek egyrészt szervetlen energiaforrással és szén-dioxiddal kemolitotróf autotróf anyagcserére képesek, másrészt szerves vegyületeket is hasznosíthatnak szén- és energiaforrásként egyaránt. Ezek közé a valódi mixotróf anyagcseréjű baktériumok közé sorolható a *Thiosphaera pantotropha*, a *Paracoccus denitrificans* és bizonyos *Beggiatoa* fajok. A kemolitoheterotróf anyagcsere csoport tagjai energiát szervetlen vegyületek oxidálásával nyernek, de nem fixálnak szén-dioxidot. Sokáig a *Thiobacillus perometabolis* faj volt e csoport egyetlen képviselője, de mára ismertté vált, hogy bizonyos körülmények között ez a szervezet is képes autotróf növekedésre. Egyes kemoorganotróf heterotróf anyagcseréjű szervezetek (pl. a *Beggiatoa*, a *Macromonas*, a *Thiobacterium* és a *Thiothrix* nemzetségek bizonyos fajai) energianyerés nélkül képesek a redukált kénvegyületek oxidálására. A folyamat náluk elsősorban az anyagcseréjük során keletkező hidrogén-peroxid (kataláz enzim hiányában végbemenő) detoxifikációjára szolgál.

A színtelen kénbaktériumok légzési anyagcseréjében az oxigén a leggyakoribb végső elektronakceptor, bár egyesek (pl. a *Thiobacillus denitrificans,* vagy a *Sulfurimonas denitrificans* korábban *Thiomicrospira denitrificans*) nitrát jelenlétében anaerob légzésre is képesek. (A folyamat részletes leírása a 8.2.2. fejezetben található.) Az utóbbi években az Epsilonproteobacteria osztály képviselői között is egyre több új fakultatív anaerob, nitrát-redukáló kénoxidáló kemolitotróf baktériumfaj (pl. a *Sulfurimonas autotrophica*, a *Sulfurovum lithotrophicum*, vagy a *Sulfuricurvum kujiense*) leírására került sor. A redukált kénvegyületek oxidálására képes ősbaktériumok közül a *Sulfolobus* nemzetség képviselői erősen oxigén-függő anyagcserét folytatnak, és alternatív elektronakceptorokat (pl. ferri-iont, vagy molibdátot) csak mikroaerofil környezetben hasznosítanak.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A legtöbb színtelen kénbaktériumnak neutrálishoz közeli pH értéken van a növekedési optimuma, de néhány fajuk (pl. az *Acidithiobacillus thiooxidans,* az *Acidithiobacillus ferrooxidans,* a *Thiomonas intermedia*) acidofil, melyek növekedése általában a pH 2-4 tartományban optimális. Az acidofil fajok egy része kemolitotróf anyagcseréje során a redukált ferro-iont is képes elektrondonorként hasznosítani. (A folyamat részletes leírása a 8.2.3. fejezetben található.) A színtelen kénbaktériumok körében a növekedéshez szükséges optimális hőmérsékleti értékek 4°C és 95°C között találhatók. A legtöbb ismert színtelen kénbaktérium mezofil szervezet, de a vulkáni működésekhez köthető szolfatárákban vagy a mélytengeri hévforrásokban termofil (pl. a *Thermothrix thiopara*), sőt hipertermofil (pl. a *Sulfolobus acidocaldarius,* az *Acidianus infernus*) kénoxidáló prokarióta szervezetek is előfordulnak.

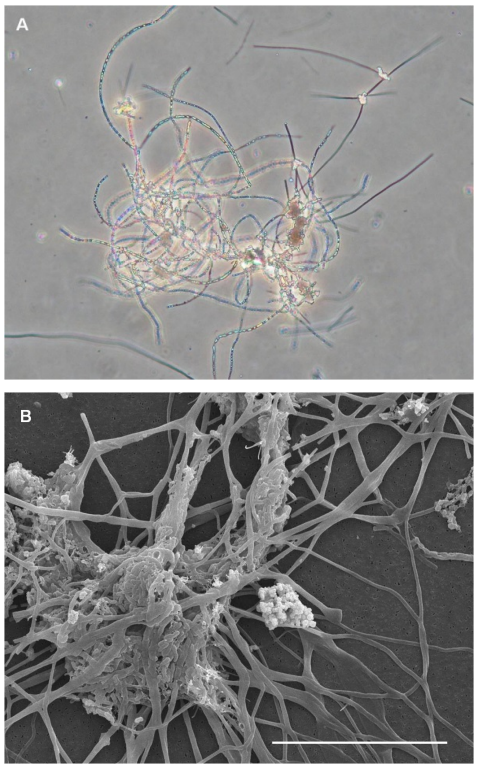
A Betaproteobacteria osztályba tartozó *Thiobacillus* és a vele közeli rokonságban lévő nemzetségek képviselői rendszerint szabályos pálcika alakú sejtekkel rendelkeznek, és morfológiai alapon nem különböztethetők meg a többi pálcika alakú, Gram-negatív sejtfalszerkezettel rendelkező kemolitotróf baktériumtól. Az első két obligát kemolitotróf anyagcserét folytató, neutrofil baktériumot *Thiobacillus thioparus* és *Thiobacillus denitrificans* néven írták le. Nem sokkal ezután tengervízből izoláltak egy extrém halotoleráns, akkor szintén a *Thiobacillus* nemzetségbe sorolt szervezetet, melyet *Thiobacillus neapolitanus* fajként neveztek el (ma *Halothiobacillus neapolitanus* fajként ismert). A kutatók hosszú időn át úgy vélték, hogy a litotróf kénoxidáció minden esetben obligát autotróf anyagcserével párosul. Ez a feltételezés akkor hiúsult meg, amikor természetes talaj és vízmintákból egyre több fakultatív kemolitotróf kénanyagcserére képes baktériumot (pl. a *Thiobacillus novellus* ma *Starkeya novella*, a *Thiobacillus intermedius,* a *Thiobacillus perometabolis* vagy a *Thiobacillus rapidicrescens* fajok képviselőit) sikerült tenyésztésbe vonni. Az első acidofil fakultatív kemolitotróf anyagcserét folytató baktériumot savanyú bányavíz elfolyóból tenyésztették ki, és *Thiobacillus acidophilus* (ma *Acidiphilium acidophilum*) fajként írták le. Hasonló bánya környezetekből izolálták és írták le a *Thiobacillus cuprinus* és a *Thiobacillus delicatus* fajokat is. A különleges öko-fiziológiai tulajdonságokkal rendelkező, termoacidofil és fakultatív kemolitotróf anyagcserét folytató *Thiobacillus caldus* (ma *Acidithiobacillus caldus*) faj típustörzse egy szénbánya meddőhányójából származik.

Az extrém acidofil és obligát kemolitotróf autotróf anyagcserét folytató *Thiobacillus ferrooxidans* (ma *Acidithiobacillus ferrooxidans*) faj típustörzsét bitumenes kőszénmezők savas elfolyó vizéből izolálták. Ezt a legszélesebb körben tanulmányozott acidofil kénoxidáló baktériumot három kémiai elemhez (a vashoz, a kénhez és a hidrogénhez) is köthető litotróf anyagcsere jellemzi. A típustörzs kitenyésztését követően számos további baktériumtörzset is sikerült tenyésztésbe vonni, pl. szén, urán, vas és rézbányák savas elfolyó vizéből, illetve piritet vagy markazitot tartalmazó, kis pH-jú talajokból. Ezeket a törzseket különféle (pl. *Ferrobacillus ferrooxidans*, *Ferrobacillus sulfooxidans*) új fajokként írták le, melyekről azonban később bebizonyosodott, hogy valamennyien az *Acidithiobacillus ferrooxidans* faj képviselői. Kénfelhalmozódások környéki savas talajból, valamint ólommal szennyezett talajból további acidofil és obligát keomlitotróf anyagcseréjű baktériumokat izoláltak, melyeket *Thiobacillus albertensis* és *Thiobacillus plumbophilus* fajokként írtak le. A *Thiobacillus thiooxidans* (ma *Acidithiobacillus thiooxidans*) faj típustörzsét először talajból tenyésztették ki, később azután számos más élőhelyről, pl. kénvirágot tartalmazó talajokból, kénes forrásokból, komposztból, korrodálódó acélból és betonból, valamint savas bányavizekből is kimutatták. A mérsékelten termofil kénoxidálók közül a *Thiobacillus tepidarius* (ma *Thermithiobacillus tepidarius*) és *Thiobacillus hydrothermalis* fajokat obligát, míg a kénes termálforrásból izolált *Thiobacillus aquaesulis* és a szennyvíziszapból kitenyésztett *Thiobacillus thermosulfatus* fajokat fakultatív kemolitotróf anyagcsere jellemzi.

A 1990-es évektől kezdődött molekuláris filogenetikai elemzések és a polifázikus taxonómiai revízió eredményeképpen a korábban a *Thiobacillus* nemzetségbe sorolt egyes fajokat a Proteobacteria törzs új nemzetségeibe sorolták át. A *Thiobacillus cuprinus*, a *Thiobacillus intermedius*, a *Thiobacillus perometabolis* és a *Thiobacillus thermosulfatus* fajok például az újonnan létrehozott *Thiomonas* nemzetség (Betaproteobacteria) tagjai lettek. Más fajok a Gammaproteobacteria osztály 3 új nemzetségébe (*Acidithiobacillus, Halothiobacillus* és *Thermithiobacillus*) kerültek.

A Gammaproteobacteria osztályba tartozó és néhány µm átmérőjű fonalat képező *Thiothrix* nemzetség képviselői jellegzetes rozetta-típusú (a fonalak egyik végén összekapcsolódó és csillagszerűen szétágazó) sejtelrendeződést mutatnak (**10.7/1A-B. képek**). Ezek az obligát aerob kénbaktériumok mixotróf vagy litoautotróf anyagcserét folytatnak.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



10.7/1A-B. kép. *Thiothrix* baktériumtelepről készült fény (A) és elektronmikroszkópos (B) felvételek

(méretarány 20 µm) (Fotó: A, Miseta Roland; B, Makk Judit)

Az *Achromatium* nemzetségbe főként kénhidrogént tartalmazó édesvízi üledékekben előforduló, nagyméretű (10-100 µm átmérőjű) kokkoidális sejteket képező szervezetek tartoznak. Ezeket a baktériumokat még nem sikerült tiszta tenyészetbe vonni, de a filogenetikai elemzések alapján feltehetően számos fajuk különíthető el. A Gammaproteobacteria osztályba tartozó és velük közeli rokon bíbor kénbaktériumokhoz (a *Chromatium* nemzetség képviselőihez) hasonlóan sejtjeikben elemi ként halmozhatnak fel. Ezek a kénszemcsék elekrondonorként és energiaforrásként is szolgálnak, és szulfid-ion hiányában szulfáttá oxidálódva eltűnhetnek a sejtekből. Az *Achromatium* sejtek az apró kénszemcséken kívül, nagyméretű kalcit ($CaCO_3$) kristályokat is felhalmozhatnak sejtjeikben, ami valószínűleg autotróf növekedésük során hasznosul szénforrásként.

A *Beggiatoa* nemzetségbe (Gammaproteobacteria osztályba) tartozó fonalas morfológiájú kénoxidáló baktériumok a fonalas cianobaktériumokhoz hasonlóan szilárd felületeken csúszómozgásra képesek. A nagyméretű sejtek összekacsolódásával akár több 100 µm hosszú, rugalmas fonalak jöhetnek létre, melyek egymással összecsavarodva, már szabad szemmel is látható méretű, fehér színű fonalkötegekké rendeződhetnek. A *Beggiatoa* fajok főként kénhidrogénben gazdag környezetekben, például kénes forrásokban, tavi iszaprétegekben, szennyvizekben, sőt akár még hévforrásokban is megtalálhatók. Tengerekben és óceánokban, különösen a szennyvíz befolyók környékén a nagymennyiségű kénszemcsét tartalmazó fonalas *Beggiatoa* fajok tömeges elszaporodása az üledékfelszínen fehér színű bevonatok (angolul „mats") kialakulását eredményezi. Ezek az akár 0,6 mm vastagságot is elérő mikrobiális szövedékek indikátorként jelzik a környezetet érő szerves anyag terhelést. A *Beggiatoa* fajok további érdekes élőhelye a vízzel elárasztott területeken élő növények (pl. a rizs, a nád és más mocsári vagy lápi növényfajok) rizoszférája. Az oxigénhiányos talajokban élő növények aerenchimájuk segítségével oxigént juttatnak a gyökérkörnyezetükbe, ahol így a *Beggiatoa* és más kénoxidáló fajok megtelepedésére alkalmas oxikus-anoxikus határfelület jön létre. A vízi növények gyökérkörnyezetében a főleg szerves anyagok anaerob lebontása (pl. disszimilatórikus szulfátredukció) révén felhalmozódó toxikus kénhidrogén eloxidálásával ezek a baktériumok pozitív hatást gyakorolnak a növények növekedésére.

A szintén fonalas szerveződésű és anaerob kénoxidáló *Thioploca* fajok (*Thioploca araucae* és *Thioploca chileae*) a Gammaproteobacteria osztályon belül a *Beggiatoa* fajokkal állnak a legközelebbi filogenetikai rokonságban. Az akár több mint ezer nagyméretű (30-50 µm széles) fonalas sejt által képzett jellegzetes kötegeket közös, nyálkás hüvely burkolja, így szabad szemmel is látható méretű sárga vagy fehér színű köteges szerkezet jön létre. Ezek a

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Thioploca fonalak alkotta kötegek a tengerfeneken sűrű baktériumszövedéket hoznak létre. Az első ilyen tengerekben kialakuló bakteriális bevonatot 1977-ben Peru és Chile kontinentális talapzatánál fedezték fel, jóval a *Thioploca* fajok édesvizű tavakból történő kimutatását követően. A Föld feltehetően legnagyobb méretű és összefüggő baktériumközössége a Csendes-óceánban, a Peru-Chile felszínalatti ellenáramú rendszerben, az oxigén-minimum zóna alatt (40 és 280 m közötti mélységben) mintegy 3000 km hosszúságban és több mint 10000 km^2 területen látható. A *Thioploca* sejtek alkotta hüvelyes struktúrák nedves tömege 90 m-es tengermélységben elérheti a 800 g/m-t, ezen belül a bakteriális fonalak tömege a teljes hüvelyes struktúra tömegének mindössze csak 10%-a. A hüvelyes struktúrák körülbelül 20%-a egynél több *Thioploca* fajt tartalmaz. A *Thioploca* sejtek körüli nyálkás hüvely a baktériumsejtek számára egyfajta csatornaként is szolgál, melyben a fonalas sejtek vertikális csúszómozgást végezhetnek az üledék és a felette lévő vízréteg között tápanyagigényük kielégítése céljából. A vízszintes és függőleges elrendeződésű hüvelyek összefonódása által létrejött hálózatos szerkezet az üledék stabilizálásában is részt vesz. A *Thioploca araucae* faj ökológiai jelentőségét az adja, hogy hídszerepet tölt be a tengeri üledékben zajló nitrogén és kén körforgalom között. A *Thioploca* sejtek intracellulárisan elemi kén és nitrát felhalmozására is képesek. A kénszemcsék a sejtek citoplazma állományában található nagyméretű (a baktériumsejtek térfogatának >80%-át kitevő) vakuólumok körül helyezkednek el. A vakuólumokban pedig a nitrát akár 500 mM-os koncentrációt is elérhet. A baktériumok anyagcseréjük során a szulfidnak elemi kénen keresztül szulfáttá történő oxidációjával nyernek energiát, miközben a vakuólumokban lévő nitrátot főként ammóniává (nitrát ammonifikáció), kisebb mértékben elemi nitrogénné (denitrifikáció) redukálják.

A Földön a ma ismert legnagyobb méretű és kénoxidáló anyagcserét folytató baktériumról szóló felfedezés 1999-ben került napvilágra. A *Thiomargarita namibiensis* fajként elnevezett csaknem 1 mm átmérőjű sejtet képező szervezetre körülbelül 100 m-es vízoszlop alatti üledékben, Namíbia partjai közelében bukkantak a kutatók, ahol *Thioploca* és *Beggiatoa* fajok által képzett baktériumszövedékek után kutattak. Az utóbbiak helyett találtak rá a helyenként 47 g/m^2 biomassza tömeget is elérő, és a sejtjeikben raktározott kéncseppecskéktől fehéren ragyogó, gyöngysorszerű sejtelrendeződést mutató „baktériumóriásokra". A soksejtű *Thioploca* és *Beggiatoa* fajoktól eltérően a *Thiomargarita* sejtek átlagosan 12 sejtből álló, és vékony nyálka burokkal egymáshoz kacsolódó láncokat képeznek. A morfológiai eltérések ellenére a hatalmas méretű *Thiomargarita* sejtek élőhelyüket és anyagcseréjüket tekintve is sok hasonlóságot mutatnak a fonalas szerveződésű *Thioploca* sejtekkel. Mindegyiküket oxigénben szegény és nagy szulfátredukciós rátával jellemezhető tengeri üledékből mutatták ki. A *Thiomargarita* sejtek a *Thioploca* sejtekhez hasonlóan sejtjeikben nemcsak elemi ként, hanem egy nagy (a sejt térfogatának akár több mint 90%-át kitevő) központi vakuólumban 0,1-0,8 mólos koncentrációban nitrátot is raktároznak. A *Thiomargarita* sejtek azonban nem képesek a *Thioploca* sejtekre jellemző aktív mozgásra. Ehelyett egy másik adaptációs mechanizmust fejlesztettek ki a számukra egyidejűleg nem elérhető energiaforrás és elektronakceptor szükségletük kielégítésére. Sejtjeik általában a laza üledék periodikus mozgása során vagy a kémiai környezet változásakor (pl. a tengeri viharok idején) tudnak nitrátot felvenni és raktározni. Ezzel a sejtjeikben felhalmozott nitráttal akár 40-50 napig is képesek túlélni külső nitrát felvétel nélkül. A *Thioploca* sejtekhez képest ez az adaptációs mechanizmus nagyobb mértékű rezisztenciát biztosít a környezet oxigén vagy szulfid koncentrációinak a változásával szemben. A *Thiomargarita* sejtekre jellemző egyidejű, de térben elkülönülő kén és nitrát raktározás kompetíciós előnyt biztosít a gyorsabb növekedésű, és ugyancsak anaerob kénoxidációra képes *Thiobacillus denitrificans* és *Thiomicrospira denitrificans* fajokkal szemben.

10.8. Vasoxidáló baktériumok (Makk Judit)

A vasoxidálók számos baktériumot magába foglaló csoportja, mind filogenetikailag távol álló, mind különböző morfológiai, fiziológiai, ökológiai igényekkel rendelkező heterogén baktériumok gyűjteménye. Közös tulajdonságuk, hogy a természetben ferro-ion (Fe^{2+}) oxidálására képesek miközben ferri-ion (Fe^{3+}) keletkezik. Meg kell jegyezni, hogy az oxidációból kemolitotrófként nyerhető energiát azonban nem mindegyik baktérium képes autotróf módon a szerves anyagaik szintézisére felhasználni. Vasoxidáló baktériumok egyaránt találhatók az Archaea és a Bacteria doménban, utóbbin belül pedig a legtöbb ismert faj a Proteobacteria filogenetikai törzs tagja.

A vasbaktériumok csoportosítása történhet az optimális pH tartományuknak megfelelően. Eszerint semleges pH-t kedvelőkről (pl. *Gallionella ferruginea*) és acidofil (pl. *Acidithiobacillus ferrooxidans*) fajokról beszélhetünk. Lehetnek aerob (pl. *Leptothrix* sp.), illetve mikroaerofil (pl. *Gallionella ferruginea*), vagy anaerob (pl. *Ferroglobus* sp.), illetve fakultatív anaerob (pl. *Shewanella* sp.) légző szervezetek. Optimális hőmérsékletük szerint lehetnek termofilek (pl. *Ferroglobus* sp.), vagy mezofilek, illetve pszichrofilek. Az eddig azonosított vasbaktériumok zöme Gram-negatív, de Gram-pozitív sejtfalú vasbaktériumot is identifikáltak már (pl. *Acidimicrobium* sp., *Sulfobacillus* sp.). Tekintsünk át a legjobban ismert vasbaktériumok közül néhány nemzetséget, illetve fajt.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Acidothiobacillus ferrooxidans (régi neve Thiobacillus ferrooxidans)

Az *Acidothiobacillus ferrooxidans* obligát kemoautotróf szervezet. Autotróf életmódja során ferro-ionok (Fe^{2+}) mellett redukált kénformák (szulfid, tioszulfát, tetrationát, tritionát, elemi kén) oxidálásával is képes ATP előállítani, miközben CO_2-t fixál Calvin-ciklussal (lásd 8.2.3. fejezet). Acidofil mikroba, olyan savanyú környezetekben él, ahol a vas autoxidációja már nem lehetséges. Gram-negatív sejtfalas, csillóval mozgó, pálcika alakú mikroba, a Gammaproteobacteria osztályba tartozik.

Korábban fakultatív autotrófnak tartották az *Acidithiobacillus ferrooxidans*t, mert fakultatív autotrófokkal (pl. *Acidiphilium acidophilum*), vagy heterotróf mikrobákkal együtt sikerült csak kitenyészteni, miután utóbbiak jelenlétükkel stimulálták az *Acidithiobacillus ferrooxidans* növekedését. Azonban a ferro-ion oxidációra való képesség megkönnyíti a *Acidithiobacillus ferrooxidans*ok izolálását és tiszta tenyészetként való fenntartását. Izoláláskor redukált kénformákat tartalmazó táptalajokon különböző acidofil *Thiobacillus*-okat feldúsítják, majd ferro-ion tartalmú dúsítók alkalmazásával *Acidithiobacillus ferrooxidans* tiszta tenyészete könnyen előállítható.

Az *Acidithiobacillus ferrooxidans* kis vastartalmú táptalajokon parányi méretű, sárgás kolóniákat fejleszt, amelyeket hidratált ferri-oxid von be, nagy ferro-ion koncentrációk esetén a táptalajon növekedése erőteljesebb és a telepek hidratált ferri-oxidban gazdagon inkrusztáltak. Ferro-ion tartalmú folyékony tápközegekben a táptalaj színe a termelt ferri-ion jelenlétére visszavezethetően sárgás, illetve vöröses barnára vált át. Ha a tápközeg pH értéke 1,9 felett van, úgy ferri-hidrát csapódik ki és a közegben a baktériumsejtekkel jól megfigyelhető pelyheket alkot.

Szigorúan aerob, de egyes törzseinél kimutatták, hogy anaerob körülmények között az elemi S oxidációját a ferri-ion ferro-ionná történő redukcióval köti össze. Ez alapján a *Acidithiobacillus ferrooxidans* fakultatív anaerob baktérium. NH_4^+-t és NO_3^--ot használ nitrogén forrásként és N_2 fixációra való képességről is beszámoltak egyes tanulmányokban. Szaporodásának hőmérsékleti optimuma 15-20 °C között van. Optimális pH számukra 2-4, de a szaporodás pH skálája szélesebb: 0,5-6,0. Érzékenyek a NaCl koncentrációra, 1%-os koncentráció feletti érték már letális számukra.

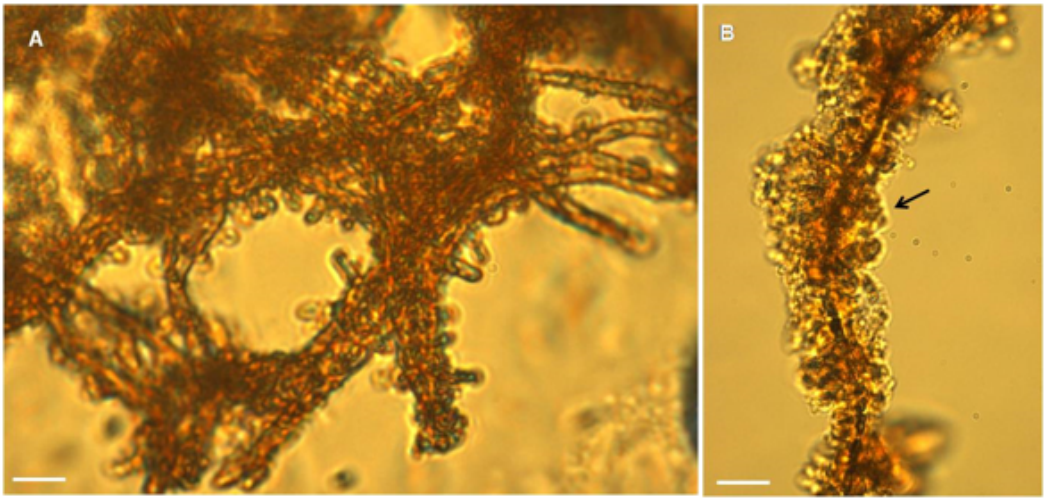
Az *Acidithiobacillus ferrooxidans* talajokban és vizekben széles körben elterjedt. Tipikus előfordulási helyei a szénbányák, vagy ércbányák savanyú bányavizei. Szilárd szubsztrátok aerob oxidációjára képesek: pl. a pirit (FeS_2) és egyéb vasásványok kilúgzása során felszabadítják a vasat és a ként a kőzetanyagból. Mindemellett savanyítják a környezetet a keletkező ferri-szulfát és kénsav révén. Az ásványok kilúgzása során egyéb toxikus fémeket (arzén, higany, réz) is kioldhatnak a kőzetágyból, így azok jelen vannak a baktérium környezetében.

A savanyú bányavizekből izolált *Acidithiobacillus ferrooxidans* törzseket bányászati gyakorlatban kiterjedten használják. *Acidithiobacillus ferrooxidans* törzseket is tartalmazó kevert tenyészetekkel sikeresen történik fémek mikrobiológiai kilúgzása (lásd 9.5.1. alfejezet), kőszenek kénmentesítése, vagy éppen urán kinyerése ásványokból (lásd 9.5.3. alfejezet).

Sphaerotilus és Leptothrix nemzetségek

Sphaerotilus és *Leptothrix* nemzetségek tagjai Gram-negatív sejtfalas mikroorganizmusok és csillókkal rendelkeznek. Egyenes pálcika alakú sejtjeik gyakran lineáris sorrendben összekapcsolódva fonalas formát alkotnak. A *Leptothrix* sejtek általában 0,6-1,5 µm átmérőjűek és 1,5-14 µm hosszúságúak, a *Sphaerotilus*ok viszont 1,2-2,5 x 1-10 µm-esek. Főként a *Sphaerotilus*okra, de néhány *Leptothrix*re is igaz, hogy fonalaik összekapcsolódásával álelágazást mutatnak. Mindkét nemzetség tagjaira jellemző a hüvelyképzés (hüvelyes baktériumok, sheathed bacteria). A fonalakba rendeződött sejtjeiket kívülről külső hüvely veszi körül, ami inkrusztációk nélkül áttetsző struktúra, felszíne *Leptothrix*eknél szemcsés (rücskös), míg a *Sphaerotilus*oknál sima. A hüvely nem összetévesztendő a baktériumok által gyakran képzett, toknak (glikokalix) nevezett képlettel. A tok szorosan kapcsolódik, kötődik a sejt felszínéhez, míg a hüvely és a sejt között lazább a kapcsolat. Az ultravékony metszetes transzmissziós elektronmikroszkópos (TEM) felvételeken látható, hogy a hüvely belső felszíne csak pár ponton van összeköttetésben sejtfelszíni kitüremkedéseken keresztül. A hüvely anyaga fehérjékből, lipidekből és főként poliszacharidokból áll. A poliszacharid réteg negatív töltéssel bír, így fém kationok könnyen megkötődnek. Jellemző, hogy vas- és mangánvegyületekben gazdag vízi környezetekben ferri-hidroxid (*Sphaerotilus* és *Leptothrix*) és vas-mangán-oxidok (*Leptothrix*) halmozódnak fel a hüvely borításban. A mikrobák színe a megkötött fémvegyületek mennyiségétől és minőségétől függ, az okkersárgától egészen a sötét barnás-feketéig is változhat (**10.8/1A-B. képek**).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



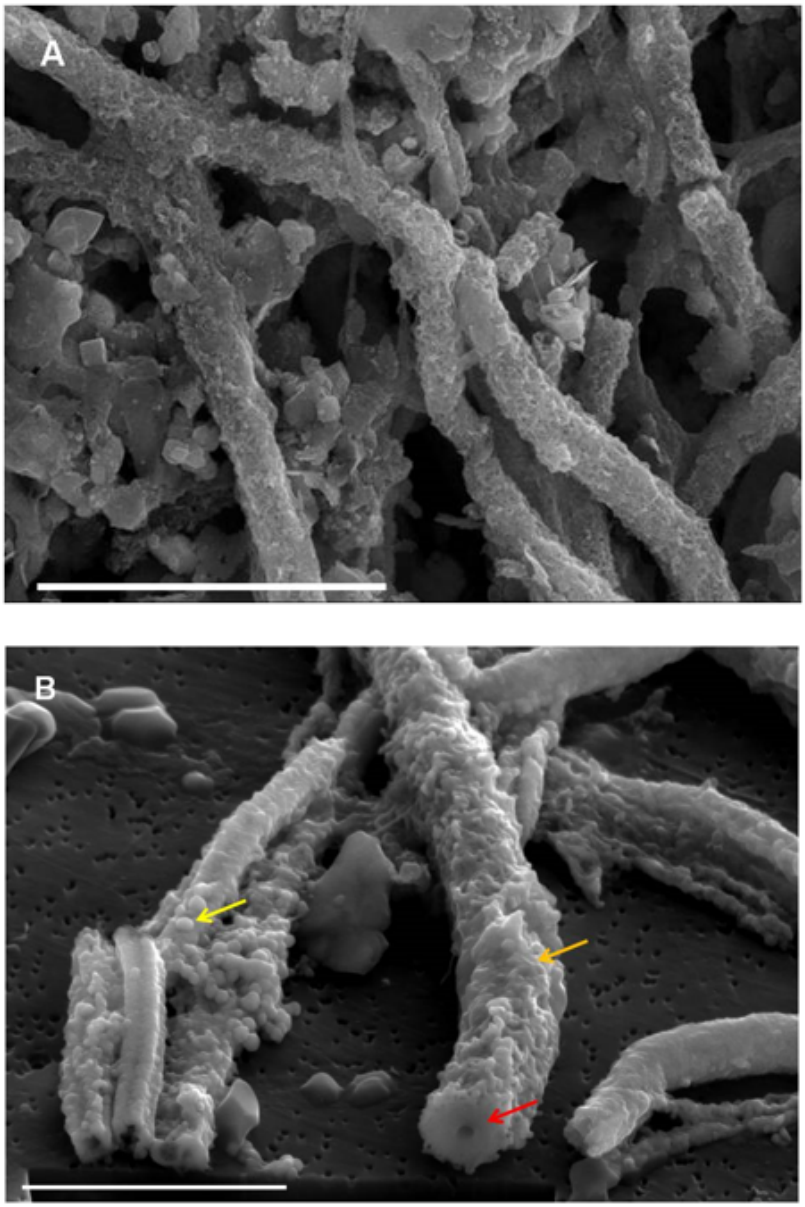
10.8/1A-B kép. A Rudas-fürdő Török-forrásból származó vöröses színű biofilmekről készült fénymikroszkópos felvételek

A *Leptothrix*-szerű fonalas mikrobák felszínén barnás-vöröses színű vasvegyület felhalmozódás (nyíl, **B**) figyelhető meg (méretarány 2µm) (Fotó: Makk Judit).

A hüvelyes baktériumok morfológiai jellegzetességeit a környezeti tényezők, a tenyésztési körülmények is nagyban befolyásolják. Tenyésztéses kísérleteknél tapasztalták, hogy egyes törzsgyűjteményi törzsek irreverzibilisen elvesztették hüvelyképző képességüket, vagy például a *Sphaerotilus natans* faj hüvely képzését erősen befolyásolta a táptalaj összetétele (pl. a pepton nagyobb koncentrációban gátolta a hüvelyképzést).

Tenyésztéses kíséretek során az is kiderült, hogy a *Leptothrix ochraceae* tipikus tulajdonsága, hogy relatíve rövid idő alatt nagy mennyiségű hüvelyt képez, amit a sejtek aztán elhagynak, így a mikroszkópban megfigyelhető hüvelyes struktúrák nagy százaléka üres. A ferri-vegyületek lerakodása a hüvelybe azután is végbe megy, hogy a sejtek elhagyják azt. Elektronmikroszkópos vizsgálatok szerint a vasvegyületek nagyon kicsiny, a hüvely mátrixában beágyazott szemcsékből (amorf, vagy gömbszerű ásványos inkrusztációk) állnak. Az elöregedő hüvelyek törékennyé válnak és kicsiny méretű részecskékké fragmentálódva figyelhetők meg (**10.8/2A-B. képek)**.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



10.8/2A-B. kép. A Molnár János barlangból (A) és a Rudas-fürdő Török-forrásából (B) gyűjtött vörös színű biofilmekről készített pásztázó elektronmikroszkópos (SEM) felvételek

A mintákat 5 %-os glutáraldehides oldatban fixálták és liofilizálással történt a kiszárításuk. Az **A** és **B** képeken *Leptothrix*-szerű fonalas baktériumok láthatók. A **B** kép metszett részén jól látszik a hüvely üreges felépítése (piros nyíl), és rajta az ásványos inkrusztációk. Egyes részeken amorf (narancssárga nyíl), míg másutt gömbszerű (citromsárga nyíl) ásványos inkrusztációk fedezhetők fel a hüvely felszínén. (méretarány 5 µm). (Fotók: A, Makk Judit; B, Makk Judit, Erőss Anita és Havancsák Károly).

Ökológiai szerepe és előnye a külső hüvelynek a baktérium életében sokrétű lehet. A baktériumok lineáris sorba rendeződve maguk köré nyálkás hüvelyt képeznek, majd elhagyják azt, és további összefüggő burkot készítenek. Így tulajdonképpen egy filamentáris labirintusrendszert alkotnak maguk köré, ami jó védelmet biztosít számukra, és anélkül növeli a méretüket, hogy az egyedi sejt növekedett volna. Mégis túllépik a protozoák által felvehető táplálék méretének nagyságát és egyéb baktérium predátorral szemben is védetté válnak. Az ásványi anyagokban gazdag hüvely fizikai védelmet jelent a bakteriofágokkal, ragadozó baktériumokkal, vagy metazoákkal szemben. A vas-hidroxidokkal borított fonalakat a metazoák nem fogyasztják, illetve *Bdellovibrio*k és bakteriofágok nem képesek a hüvelyen átjutni.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A védelmen kívül további szerepe még a hüvelynek hogy több felületet, teret kínál a baktérium számára. Ez egyrészt külső térként azért előnyös, mert a rigid hüvely és a rárakodott nyálka jó közeg lehet a biofilmek kialakítására. A biofilmek sűrű bevonatot alkothatnak szilárd felszíneken, ami szintén védelmet és megfelelő, változatos életteret biztosít különféle mikroorganizmusoknak. Ismert, hogy a biofilmet képező sejtek tápanyag szegény környezetekben a felületekre kiülepedett tápanyagokhoz könnyebben hozzáférnek, továbbá a megtapadó tápanyagok eltérő gradiense miatt sokféle mikroniche alakulhat ki a biofilm rétegeiben. Továbbá a külső nyálkaanyagba spontán akkumulációval toxikus fémek épülhetnek be, szintén megakadályozva a sejttel való közvetlen kontaktust.

Sphaerotilus és *Leptothrix* nemzetségek tagjai a Betaproteobacteria osztályba tartoznak. Reprezentatív törzseik filogenetikailag közeli rokonságban vannak, a 16S rRNS gén szekvencia hasonlóságuk 96,3 és 99,8% közötti. Miután a *Sphaerotilus* és *Leptothrix* nemzetségek tagjai genotipikai tulajdonságaik alapján nagyon hasonlóak, ezért a különböző fajok törzseinek elkülönítése főként fenotípusos tulajdonságok alapján történik. Meg kell azonban jegyezni, hogy a *Leptothrix* nemzetség korábban morfológiai bélyegek alapján típus törzsének kinevezett *Leptothrix ochracea*nak a 16S rRNS gén szekvenciája nem ismert, miután a tiszta tenyészetét ezidáig még nem sikerült előállítani, így a morfológiai megfigyeléseken túl egyéb tulajdonságainak leírása is hiányos.

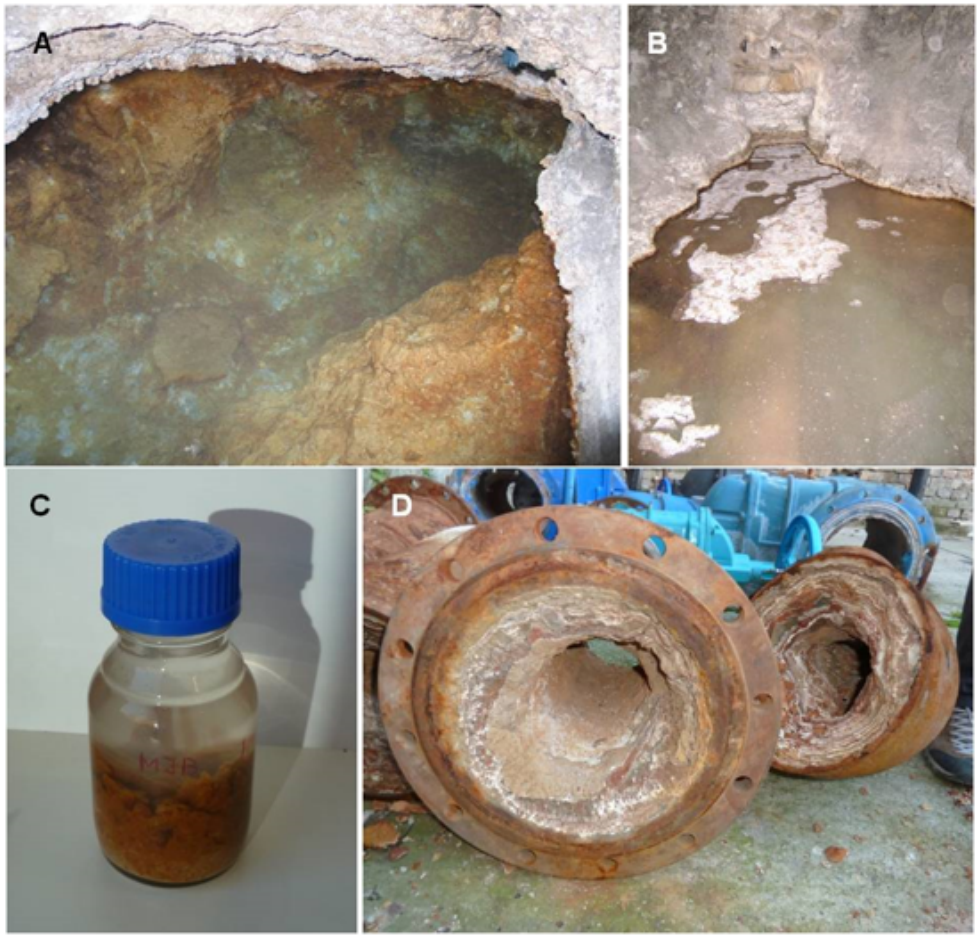
Szigorúan aerobok, respiratórikus és kemoorganotróf szervezetek. A mai napig vitatják, hogy ezek a szervezetek a ferro-iont tudják-e hasznosítani elektrondonorként, és így autotróf szervezetek, vagy mixotrófok és szerves anyag az elektrondonoruk. A Mn(II) oxidációra való képesség csak a *Leptothri*xekre jellemző, a *Sphaerotilus*okra nem. A *Leptothri*xeket e tulajdonságra alapozva lehet elkülöníteni a *Sphaerotilus*októl, Mn(II)-t tartalmazó táptalajok segítségével.

Hőmérsékleti optimumuk 20-30°C között van, optimális pH tartományuk 6,5-7,5. Növekedési faktor igényesek, B12 vitamin szükséges tenyésztésükhöz, de számos *Leptothrix* törzsnél még tiamin és biotin is.

Vízi szervezetek. Nagy tömegben, főleg fonál végeikkel természetes vizek aljzatához tapadva, fonalas elrendeződést mutató bevonatok tagjaiként fordulnak elő (**10.8/1A-B. képek** és **10.8/2A-B. képek**). A ferri-hidroxid tömeges szedimentációját és akkumulációját okozzák, amivel pl. „gyep”- vagy „mocsár”-vasércek létrejöttében szerepet töltenek be.

A *Leptothrix*ek széleskörben előfordulnak aerob és semleges pH-jú környezetekben, ahol vas és mangán ásványok jelen vannak. Tipikus előfordulási helyeik édesvizű mocsaras területek elfolyói, erdei tavak, vasas forrásvizek (**10.8/3A-D. képek**), üledékek felső rétegei. Szabad szemmel is jól látható rozsdás színű bevonatokat képeznek hőforrások, karsztbarlangok falain (**10.8/3A. és 10.8/3B. képek**), vagy akár vízvezetékekben (**10.8/3D. kép**). Ha mangán vegyületeket is oxidálnak, akkor a bevonatuk színe sötétebb barnává válik a mangánvegyületek felhalmozódása miatt.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



10.8/3A-D. kép. A vasoxidáló mikrobiális tevékenység nyomai különböző környezetekben

Vasvegyületekben gazdag, vörös biofilm kiválás látszik a Rudas-fürdő Török-forrás kútjának falán és medrében (**A** és **B**). A Molnár János barlangból mintavevő üvegben összegyűjtött vörös színű, vasvegyületekben gazdag biofilm minta (**C**). A Széchenyi fürdő termálvizes vezetékcsövének kicserélt szerelvény darabjai. A cső belső falán vastag réteges szerkezetű vastartalmú biofilm maradványos vízkő kiválás látható (**D**) (Fotók: **A** és **B**, Erőss Anita; **C** és **D**, Makk Judit).

A *Sphaerotilus*ok gyakoriak lassú folyású vizekben és tavakban, de szennyvízzel terhelt víztestekben is jellemzőek, magasabb szerves anyag koncentrációnál, mint a *Leptothrix*ek. Ipari jelentőségük van a nehézfémmel terhelt szennyvizek tisztításában.

A hüvelyes baktériumok elszaporodása bizonyos ipari technológiai folyamatok során sokszor gondot okoz. Rozsdaálló acéltárgyak korrózióját, vagy éppen vízvezeték rendszerek eldugulását okozhatják. Az eleven iszapos szennyvíztisztító rendszerekben, ha fonalas formák (pl. *Sphaerotilus natans*) túlzottan elszaporodnak, akkor nehezen ülepedő eleveniszap jön létre és nehézségek adódnak a tisztított szennyvíz és szennyvíztisztításban fontos szerepet játszó pelyhek szétválasztásánál.

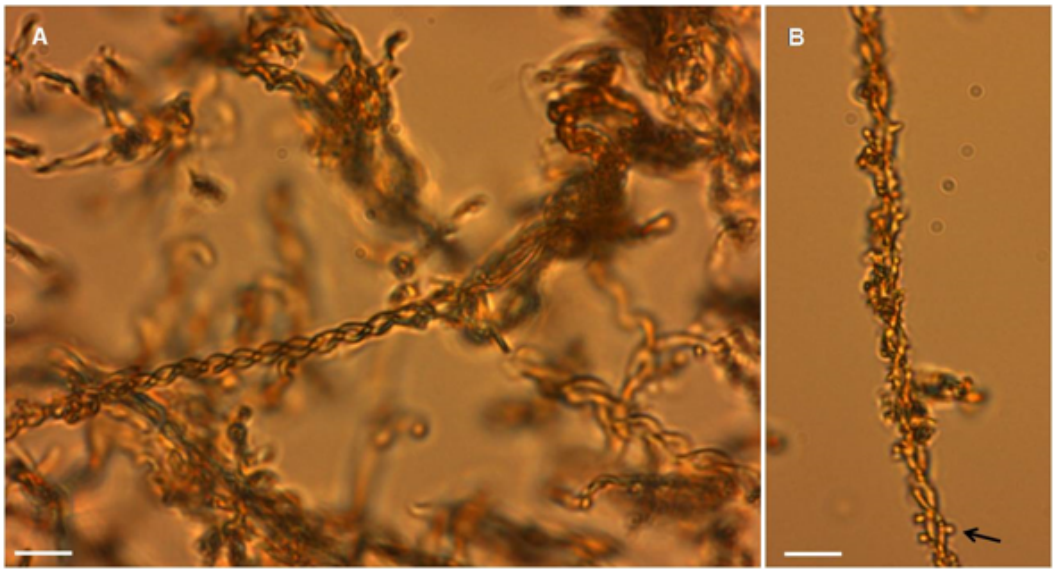
Gallionella ferruginea

A *Gallionella* nemzetség képviselői régóta ismert „vasbaktériumok”. A Betaproteobacteria osztályhoz tartozó *Gallionellaceae* családba egyetlen faj, a *Gallionella ferruginea* tartozik. Főként kis redoxpotenciálú (E_0' + 200 - + 320 mV közötti), szerves anyagokban szegény és enyhén savas környezetekből kimutatható mikroaerofil szervezetek. Fakultatív kemolitotróf autotrófok, a ferro-ionok Fe(II) enzimatikus oxidálásából nyernek energiát, de képesek cukrok (glükóz, fruktóz és szacharóz) hasznosítására is. Kemolitotróf autotróf életmódjuk során a CO_2-ot Calvin-ciklussal fixálják.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Vese alakú sejtjeik (0,5-0,8 x 1,6-2,5 µm) jellegzetes megcsavart szalaghoz hasonló hosszú nyúlvánnyal (nyél) (átmérője 0,3-0,5 µm és hosszúsága 400 µm-nél is hosszabb lehet) rendelkeznek (**10.8/4A. és 10.8/4B. képek**). A nyúlvány tengelye és a sejt hosszanti tengelye keresztezik egymást. Az elektronmikroszkópos felvételeken jól látszik, hogy a nyúlvány finom rostok (kb. 2 nm átmérőjű) egymás köré tekeredő tömegéből áll. A rostokat jelentős mennyiségű vasvegyületet boríthatja, amelyben mangánvegyületek lerakódása nem figyelhető meg. Gram-negatív sejtfalas mikrobák. A sejtosztódás során a leánysejtek kezdetben a nyél végén rögzülve maradnak, majd később, mint sejtvégi csillókkal mozgó rajzósejtek válhatnak szabaddá. Nagy mennyiségű vas-hidroxidot halmoznak fel, a száraz sejttömegük 90%-át is kiteheti.

Jellemzőek oligotróf vizekben. Öreg, esetenként pangó vizű ivóvízhálózatokban (különösen öntöttvas vezetékekben) tömegesen fordulhatnak elő. A ferro-ion tartalmú édesvizekben, tengervizekben, talajokban, mocsarakban, és vasas hőforrásokban (legfeljebb 47 °C-os) gyakran *Leptothrix* és *Sphaerotilus* fajokkal együttesen mutathatók ki. Vízmintákból jellegzetes, össze nem téveszthető morfológiájuk alapján jelenlétüket főként fény, illetve elektronmikroszkópos vizsgálatokkal detektálják. Nehezen tenyészthető voltuk miatt leginkább DNS alapú technikákkal mutathatók ki.



10.8/4A-B. kép. A Molnár János barlangból gyűjtött vörös színű biofilmekről készített fénymikroszkópos felvételek

A képeken a jellegzetes alakú, *Gallionella*kra jellemző megcsavart szalaghoz hasonló hosszú nyúlványokból álló szövedék látható. A nyúlványok felszínén a baktériumokra jellemző vasvegyület felhalmozódás figyelhető meg apró gömbök formájában (nyíl, **B**) (méretarány 2µm) (Fotó: Makk Judit).

Fototróf vasoxidáló baktériumok

Először egy fototróf bíbor baktériumok törzsnél (*Rhodobacter* SW2) mutatták ki, hogy anaerob környezetekben ferro-ion oxidálására is képes. A vasoxidációra képes fototróf baktériumok egyaránt kimutathatók édesvízi és tengeri környezetekből. A legtöbb fototróf vasoxidáló baktérium az Alphaproteobacteria osztályhoz tartozik, a kivétel a Gammaproteobacteria osztályhoz sorolt *Thiodyction* nemzetség (pl. L7 törzs).

A bíbor baktériumok számára a ferro-ion (ferro-karbonát/ferri-hidroxid pár redoxpotenciálja ~ + 200 mV, pH 7) energetikailag kevésbé előnyös elektrondonor, mint a szulfid-ion (a szulfid/kén pár redoxpotenciálja -180 mV), amelyet széleskörben hasznosítanak az anaerob fototrófok. A vasoxidációra is képes fototróf baktériumok az oldatban lévő ferro-ionokat és FeS vagy $FeCO_3$ ásványokat oxidálni leginkább, viszont kristályos ásványokat, mint magnetitet (Fe_3O_4), vagy piritet (FeS_2) nem képesek hasznosítani.

A legtöbb ismert fototróf vasoxidáló baktérium az igen diverz Rhodobacteraceae családba tartozik az Alphaproteobacteria osztályon belül. A fotoheterotróf életmód mellett képesek megfelelő környezeti feltételek mellett fotoautotróf, aerob és fakultatív anaerob heterotróf, fermentatív és fakultatív metilotróf módon is növekedni. A nitrátredukáló és vasoxidáló *Paracoccus ferrooxidans* is a Rhodobacteraceae családhoz tartozik. Egyes

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Rhodobacter törzseknél a vasoxidációt védekező mechanizmusként szolgál. Ezek nagyon érzékenyek a ferro-ionokra, 5mM Fe(II) már gátolja növekedésüket és úgy védekeznek, hogy a ferro-ionokat kevésbé oldódó ferri formává alakítják. A Rhodobacteraceae családba tartoznak még a *Rhodovulum* nemzetségbe tagjai (*Rhodovulum robiginosum* és *Rhodovulum iodosum*), amelyek tengervízi baktériumként egyaránt képesek oxidálni ferro-iont és szulfidot amikor szerves ko-szubsztrát, mint az acetát is rendelkezésükre áll.

A *Rhodomicrobium vannielii*ként leírt vasoxidációra is képes, fotoheterotróf bíbor nemkén baktérium a Hyphomicrobiaceae családba tartozik. Azon vasoxidáló fototrófok egyike, amelyet édesvízből izoláltak. A tenyésztéses vizsgálatok azt mutatták, hogy a ferro-ion stimulálja az acetáton, vagy szukcináton történő növekedését. Ebből arra következtettek, hogy a *Rhodomicrobium vannielii*nél a ferro-ion oxidáció csak mellékes anyagcsere aktivitásként szerepel. A Hyphomicrobiaceae családba tartozó másik mikroorganizmust, a *Rhodopseudomonas palustris*t vasban gazdag mikrobiális szövedékben mutatták.

Siderocapsaceae család, Siderocapsa nemzetség

A Siderocapsaceae családba tartozó *Siderocapsa* nemzetség tagjainak rendszertanilag még nem teljesen tisztázott a helyzete.

Egysejtes formák, fonalat és nyelet nem képeznek. Extracellulárisan nyálkát kiválasztva tokot (glikokalix) hoznak létre, amibe vas- és mangánvegyületeket akkumulálnak. A természetes élőhelyeken a *Siderocapsa*k tokanyagaiban nagy mennyiségben felhalmozott vas-oxid, illetve mangán-oxid tartalmuk miatt vörösbarna színűek. Sejtjeik átmérője alig éri el az 1 µm-t, ugyanakkor a tokos formák átmérője elérheti a 10-50 µm-t is. Elektronmikroszkópos megfigyelés alapján a *Siderocapsa anulata* 0,2-0,5 µm-es átmérőjű kokkusz alakú baktérium és a sejteket vastartalmú nyálkás tok veszi körül.

Tiszta tenyészetüket nehéz előállítani, mert főleg algák, vízi növények közelében, velük laza életközösségben élnek. Jelen vannak a tavak hipolimnionjában, de szinte minden vasban és mangánban gazdag élőhelyen is. Előfordulnak még vízi növényeken, vagy a vízfelszínen a neuszton részeként, forrásokban, barna erdei talajban, vas tartalmú talajalkotó kőzetben és tengerekben is. Planktonikus életmódot is folytatnak. Nagy mennyiségű vas- és mangán-oxidot képeznek sokszor szabad szemmel is látható csapadék formájában. Gyakran az évszakos változásokhoz igazodva képeznek ilyen precipitátumokat, tavaszi és őszi időszakban, illetve a tavaszi olvadáskor figyelhetők meg alpesi tavakban.

Aerob és mikroaerofil fajok tartoznak a családba. Növekedésük függ a szerves anyag mennyiségétől. Kis szerves anyag koncentrációjú vasas forrásokból, illetve ásványvizekből nem izolálták a család tagjait.

Ferroplasma nemzetség

Az Archaeak közé tartoznak. A Thermoplasmatales rend tagjai, a rend három családjának egyikébe tartoznak, rokonaik a *Thermoplasma*knak. Két ismert fajuk a *Ferroplasma acidiphilum* és a *Ferroplasma acidarmanus.* Sejtjeik pleomorfak, a *Thermoplasma*khoz hasonlóan sejtfal nélküliek. Kemolitotróf életmódra képesek. Képesek a ferro-ion oxidálásából energiát nyerni szénasszimilációjuk (CO_2-t fixálnak) számára. A pirit tartalmú ércbányákból mutathatók ki, ahol a pirit szolgál vasforrásul. Mangán vegyületek oxidálására is képesek. Nem mutatnak növekedést egyéb szulfid tartalmú érceket és redukált kénformákat (elemi kén, tioszulfát, tetrationát) tartalmazó és szerves anyag tartalmú táptalajokon. Azonban a vitamin oldatot helyettesítő élesztő kivonat a sejtosztódásukat elősegíti. Egyedül a *Ferroplasma acidarmanus* volt képes egyedüli energia forrásként élesztő kivonatot tartalmazó táptalajon heterotróf módon növekedni.

Extrém acidofil szervezetek (optimális pH < 2), de *Thermoplasma* rokonukkal ellentétben nem termofilek, hanem mezofil mikrobák, optimális szaporodási hőmérsékletük 35°C körül van. Egyéb vasoxidáló acidofil Proteobacteria osztályba tartozók (*Acidothiobacillus ferrooxidans, Leptospirillum ferrooxidans*) által termelt savas közegben képesek aktivizálódni, tovább csökkentve a pH-t akár 0 értékre is. A keletkező és elfolyó savanyú bányavíz komolyan károsíthatja a környezetet, pl. folyóvizeket, tavakat, és azok élővilágát. A *Ferroplasma*kat sikerült még izolálni bioreaktorban aranytartalmú arzenopirit/pirit ásványokból is.

Ferroglobus nemzetség

Az Archaeak közé tartoznak. Rokonuk az *Archaeoglobus* nemzetség, de velük ellentétben nem szulfátredukálók. Vasoxidáló, anaerob szervezetek. Kemolitotrófként a ferro-ion oxidálását párosítják nitrát redukcióval, de vas

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

helyett H_2 illetve H_2S is lehet elektrondonor. Kemoorganotrófként képesek aromás vegyületeket oxidálni ferri-ion redukálásával párosítva. Extrém termofil szervezetek, hőmérsékleti optimumuk 85°C körül van. Ennek megfelelően élőhelyük is extrémnek számít, ugyanis mélytengeri hidrotermális kürtők közelében élnek. Hipertermofil tulajdonságuk okán, előtérbe kerültek a biotechnológiai alkalmazásuk miatt. Vizsgálják enzimeiket, ugyanis csak a *Ferroglobus*ok képesek egyedülálló módon 80°C felett és anaerob körülmények között oxidálni például az aromás vegyületeket, hasonló módon, mint egyes mezofil baktériumok. Sokat vizsgált faja a nemzetségnek a *Ferroglobus placidus*.

10.9. Aerob hidrogénoxidáló baktériumok (Borsodi Andrea)

Az aerob hidrogénoxidáló baktériumok létezésének kérdése már a XX. század elején felkeltette a kutatók érdeklődését. A hidrogén oxidáción alapuló energiaszerző folyamat azonban nem csupán számos aerob baktériumra jellemző, hanem anaerob anyagcserét folytató szulfát-redukáló baktériumokra, sőt számos metanogén és kén-redukáló ősbaktériumra is. A „durranógáz" baktériumoknak is nevezett szervezetek közös jellemzője, hogy a hidrogén aerob oxidációjával nyernek energiát. (A folyamat részletes leírása a 8.2.1. fejezetben található.) Az aerob hidrogénoxidációra képes kemolitotróf autotróf baktériumokat hosszú ideig egy mesterségesen kialakított csoportba, az ún. hidrogénoxidáló baktériumok közé sorolták, annak ellenére, hogy minden képviselőjükről ismert volt, hogy kemoorganotróf heterotróf növekedésre is képesek. Az 1969-ben bekövetkezett első taxonómiai revízió során a hidrogénoxidáló fajokat morfológiai és fiziológiai tulajdonságaik alapján különböző heterotróf anyagcseréjű nemzetségekbe sorolták át, melyekben a hidrogén alapú kemolitotróf autotróf növekedésre való képesség csak, mint járulékos anyagcsere tulajdonság szerepelt. A hidrogénoxidáló fajok közt Gram-pozitívok és Gram-negatívok egyaránt előfordulnak (**10.9/1. táblázat**). Legismertebb képviselőik a *Ralstonia*, a *Pseudomonas*, a *Paracoccus* és az *Alcaligenes* nemzetségek tagjai.

10.9/1. táblázat. Az aerob hidrogénoxidáló baktériumok néhány jellemző tulajdonsága

Taxonómiai csoport	Baktériumfaj	Hidrogenáz enzim	Denitrifikáció	Mozgás	Egyéb elektrondonor
Alphaproteobacteria					
	Paracoccus denitrificans	M	+	-	fruktóz
Betaproteobacteria					
	Achromobacter xylosoxidans	M, C	-	+	fruktóz
	Acidovorax facilis	M	-	+	fruktóz
	Aquaspirillum autotrophicum	M	-	-	
	Hydrogenophaga flava	M	-	+	fruktóz
Gammaproteobacteria					
	Pseudomonas carboxydovorans	M	-	+	szén-monoxid
Firmicutes					
	Bacillus schlegelii	M	-	+	szén-monoxid, tioszulfát
Actinobacteria					
	Arthrobacter sp.	M	-	-	fruktóz
	Mycobacterium gordonae	M	-	-	
Aquificae					
	Aquifex pyrophilus	M	+	+	elemi kén, tioszulfát
	Hydrogenobacter thermophilus	M	-	-	

Az első obligát kemolitotróf autotróf aerob hidrogénoxidáló baktériumokat az 1980-as évektől kezdődően írták le a *Hydrogenobacter* nemzetség különböző termofil fajaiként. Ezek a hévforrásokból izolált baktériumok növekedésükhöz 70°C körüli hőmérsékletet igényelnek, a szén-dioxidot reduktív citrát-ciklus segítségével fixálják, és szerves szénforrások értékesítésére nem képesek. A legtöbb hidrogénoxidáló baktérium mikroaerofil, vagyis legjobban 5-10%-os oxigénszint mellett képes növekedni. Ez azzal magyarázható, hogy a sejtjeikben található Ni-tartalmú hidrogenáz enzim oxigén érzékeny. Egyesek közülük N_2-fixációra is képesek.

Néhány hidrogénoxidáló baktérium a szénmonoxid (CO) szén-dioxiddá oxidálásával is képes ATP-t előállítani, amihez egy molibdén tartalmú szén-monoxid-dehidrogenáz enzimet használ. Ezek között az ún. karboxidotróf mikroorganizmusok között fakultatív nitrátredukáló, vagyis anaerob növekedésre képes szervezetek is előfordulnak,

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO Formatter, visit us at http://www.renderx.com/

és valamennyien képesek kemoorganotróf anyagcserére is. A legismertebb karboxidotróf hidrogénoxidáló baktériumfajok a *Pseudomonas carboxydovorans*, az *Alcaligenes carboxydus* és a *Bacillus schlegelii*.

10.10. Zöld nemkén baktériumok (Makk Judit)

A *Chloroflexus aurantiacus* nevet kapta az elsőként felfedezett, termálvízből izolált fonalas zöld nemkén baktérium. A csúszó mozgást mutató anoxikus fototróf életmódra képes *Chloroflexus* nemzetségbe sorolt fajok egyes tulajdonságaikban a zöld kénbaktériumokra, míg másokban a bíbor baktériumokra hasonlítanak. A zöld kénbaktériumokhoz hasonlóan bakterioklorofill-*c* tartalmú kloroszómáik fénygyűjtő antennaként működnek, viszont a fototróf reakciócentrumuk felépítése a bíbor baktériumokéhoz hasonló. A *Chloroflexus aurantiacus* egyaránt képes fotoautotróf és fotoheterotróf életmódra. A CO_2 fixációs mechanizmusuk ritka a természetben, az ún. hidroxi-propionát útvonalon valósul meg (lásd 7.1.1.1. alfejezet). Sötétében szerves anyagokat oxidálva aerob módon légzési anyagcserét folytatnak.

Miután lényeges különbségek mutatkoztak egyes tulajdonságokban korábban már megismert anoxikus fototróf mikrobákhoz képest, így a *Chloroflexus aurantiacus* számára létrehoztak egy új családot, amit Chloroflexaceae-nek neveztek el. Későbbiekben édesvízi élőhelyekről a *Chloroflexus aurantiacus*hoz közelrokon mezofil, csúszó mozgást mutató és kloroszóma tartalmú fonalas fototrófokat is felfedeztek. Ezek lettek aztán a *Chloronema* és *Oscillochloris* nemzetség képviselői. Továbbá hőforrásból izolált fonalas fototróf, de kloroszóma nélküli mikrobákat új taxonként, *Heliothrix oregonensis*ként és *Roseiflexus castenholzii*ként írtak le. Utóbbi két fajra jellemző, hogy kloroszómáik nincsenek és csak bakterioklorofill-*a*-t tartalmaznak, míg bakterioklorofill-*c*-t nem.

A fonalas morfológia és a csúsó mozgás meghatározó tulajdonsága a zöld nemkén baktériumoknak, ezek a bélyegek ritkán figyelhetők meg más anoxikus fototróf csoportoknál. A filogenetikai vizsgálatok alapján a zöld nemkén baktériumok a Chloroflexi törzs tagjai, a 16S rRNS gén alapú törzsfa korai leágazásai közt különállóan találhatók. A Chloroflexi törzsön belül *Chloroflexales* rend tagjaiként eddig 5 nemzetségük ismert (*Chloroflexus*, *Chloronema*, *Oscillochloris*, *Heliothrix* és *Roseiflexus*), amelyek a *Chloroflexaceae* és *Oscillochloridaceae* családban találhatók. A Chloroflexi törzsön belül vannak a *Herpetosiphonales* rend képviselői is, azonban ezek a mikrobák fotoszintézisre nem képesek.

A zöld nemkén baktérium megnevezést ma már nem tartják a legmegfelelőbbnek, hanem helyesebbnek vélik a fonalas anoxikus fototrófként (filamentous anoxygenic phototrophs, FAPs) a csoport megnevezését. Többek között azért, mert a zöld nemkén baktériumok számos és lényeges tulajdonságban nem hasonlítanak a zöld kénbaktériumokhoz, többek között az 5 zöld nemkén baktériumként számon tartott nemzetségből kettő képviselőiben nem találhatók kloroszómák és nem zöld színűek, hanem vörösek, vagy narancssárgák. Ettől függetlenül, a szakirodalomban még mindkét megnevezés használatban van.

A zöld nemkén baktériumok tengervízi és nagyon sós környezetekben, valamint hideg- és melegvizű forrásokban és édesvízi környezetekben egyaránt előfordulnak.

Chloroflexus nemzetség

A *Chloroflexus* fajok elágazás nélküli, fonalas anoxikus fototróf baktériumok. A körülbelül 1 µm átmérőjű fonalas szervezetek semleges és alkalikus kémhatású hőforrások lakói, széleskörben elterjedtek. Mint termofil szervezetek, számukra ideális hőmérséklet az 55 °C. A hőforrásokban gyakran cianobaktériumokkal együtt sárgás-narancsos-zöldes mikrobiális szövedéket alkotnak. A mikrobiális szövedék morfológiája és színe függ a hőmérséklettől (30-77 °C), a pH-tól (5,5-10), és a szulfid koncentrációjától. Gyakran a narancsszínű vagy sárgás-narancsos *Chloroflexus* szövedék a hőforrás elfolyó vizében a sötétzöld színű cianobaktériumos szövedék felszínén található. A mezofil *Chloroflexus*ok optimális hőmérséklete 20-25 °C körül van, de képesek 10-40 °C-os környezetekben is szaporodni, gyakran kimutathatók édesvízi tavak anoxikus rétegeiben.

A *Chloroflexus* nemzetség típustörzse a *Chloroflexus aurantiacus*. Bakterioklorofill-*a*-t és *c*-t tartalmaz, járulékos pigmenként β-, γ-karotint és OH-γ-karotin glükozidos észtereket. *In vivo* a sejtjeiknek az egyik abszorpciós csúcsa 740 nm-nél van, közel az infravörös régióhoz (IR), ami a kloroszómákban található bakterioklorofill-*c*-knek tulajdonítható. Abszorpciós csúcsok a közeli infravörös tartományban 808 és 868 nm-eknél is vannak, ami a bakterioklorofill-*a* tartalomnak köszönhető. Fényben fotoheterotrófként, sötétben kemoheterotrófként viselkednek. Ilyenkor különféle cukrokat, szerves savakat és aminosavakat használnak szerves C-forrásként. Néhány törzsük (pl. OK-70-fl) képes fotoautotróf életmódra is, ekkor CO_2-t fixál szulfid, vagy molekuláris hidrogén (H_2) jelenlétében.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Néhány törzsnél kiderült, hogy piroszőlősav vagy glükóz fermentációra is képes. Glükóz alapú fermentáció végtermékei között acetát, piruvát, laktát, malát, etanol és formiát is lehet.

Chloronema és Oscillochloris nemzetség (mezofil édesvízi fajok)

Ezek a fonalas anoxikus fototrófok mezofil édesvízi fajok, szulfidokban gazdag anaerob környezetekben találhatók. Algákból és baktériumokból álló mikrobiális szövedék tagjaiként gyakran kimutathatók édesvízi tavak üledékének felszínén az anoxikus régiókban. Hasonló élőhelyeken gyakran bíbor kénbaktériumokkal, zöld kénbaktériumokkal, *Beggiatoa*kkal és *Oscillatoria*kkal szoros kapcsolatban élnek.

Az *Oscillochloris trichoides* alapvetően édesvízi mikroba, de egyaránt megtalálható édesvízi és brakkvízi környezetekben, mikrobiális szövedékek tagjaiként szulfidokban gazdag meleg forrásvizekben, sekély folyóvizekben és brakkvízi alkalikus szóda tavakban. Optimális hőmérséklet számukra a 28-30 °C, de szaporodnak akár 40 °C-os szulfidtartalmú langyos forrásokban is. Más fajokat, mint a vastag fonalas *Oscillochloris chrysea*kat viszont nagy szerves anyag tartalmú háztartási szennyvízi elfolyók üledékének felszínéről mutathatók ki.

A *Chloronema*k gyakran édesvízi tavak kemoklin alatti régióiból izolálhatók. A nemzetség egyik faját, a *Chloronema giganteum*ot sekély rétegzett édesvízi tó metalimnionjából és a hipolimnion felső rétegéből azonosították. A tó vize nagy koncentrációban tartalmazott ferro-ionokat, de kén-hidrogént nem, vagy csak kis koncentrációban. Holomiktikus tavakban a *Chloronema* fajokat sokszor domináns szervezetként tartják számon a tavak nyári rétegződésének idején.

Az *Oscillochloris* nemzetségre jellemző, hogy a bakterioklorofill-*a* mellett a fő fénygyűjtő pigmentjük a bakterioklorofill-*c*. Járulékos pigmentjük a β-, és a γ-karotin. *In vivo* sejtjeiknek abszorpciós maximuma 748 és 852 nm-nél van az infravörös tartományban.

Körülbelül 0,8 és 1,4 µm átmérőjű fonalaikat nem, vagy csak vékony rétegben veszi körül külső nyálkás burok. Az *Oscillochloris chrysea* kivételesen nagy átmérőjű (4,5-5,5 µm) fonalakat képez.

Litoautotróf életmódjukhoz elektrondonorként szulfidot és/vagy molekulárist hidrogént hasznosítanak. A CO_2-t kivételes módon Calvin-ciklussal fixálják.

*Chloronema*k főként bakterioklorofill-*d*-t tartalmaznak, *in vivo* abszorpciós maximumuk 720 nm-nél található. Fonalaik egyenesek, vagy spirálisan csavartak és kívülről nyálkával vastagon borítottak. Miután két ismert fajukat (*Chloronema giganteum* és *Chloronema spiroideum*) nem sikerült tiszta tenyészetben fenntartani, így csak leginkább morfológiai alapokon történik a meghatározásuk. A *Chloronema giganteum* 2,0-2,5 µm átmérőjű, míg a *Chloronema spiroideum* kicsit kisebb 1,5-2,0 µm átmérőjű fonalakat képez.

Heliothrix és Roseiflexus nemzetségek (kloroszóma hiányos fonalas baktériumok)

A kloroszómákat nem tartalmazó fonalas anoxikus fototróf szervezetek termofilek és hőforrásokból izolálhatók. Két ismert fajuk: *Heliothrix oregonensis* és *Roseiflexus castenholzii.*

A *Heliothrix oregonensis*t Észak-Amerika nyugati felén található 55 °C-os 8,5-ös pH-jú hőforrásokból mutatták ki. Világos narancssárga színű szövedéket képezve a cianobaktériumos rétegen találhatók. De domináns szervezeteknek írták le kis méretű alkalikus tavakban (Warm Springs Indian Reservation, Oregon) és alkalikus hőforrásokban is (Yellowstone Nemzeti Park).

A *Roseiflexus castenholzii*t először a 45,5-68,5 °C-os hőmérsékletű és 7,8 és 8,2 között változó pH-jú Nakabusa hőforrásból (Japán) írták le. A hőforrásban vörös színű különálló réteg alakult ki cianobaktériumokból és *Chloroflexus* fajokból álló szövedék alatt. A vörös rétegben a *Roseiflexus* fonalak domináltak. Hasonló vörös színű szövedékeket kimutattak Japán más hőforrásaiból is (pl. Meotobuchii hőforrás, Tochigi prefektúra, 57 °C, pH 6,8; Atagawa hőforrás, Shidzuoka prefektúra, 44 °C, pH 8,0), valamint a Yellowstone Nemzeti Park alkalikus hőforrásaiból (30-50 °C, pH 7,5-8,7) is. Morfológiai és spektroszkópiai vizsgálatok alapján a Yellowstone hőforrásaiból felfedezett fonalas szervezetek bár közel rokonai a *Roseiflexus castenholzii*nak, de az eltérő tulajdonságok alapján a *Roseiflexus* új faját képviselik.

Hiperszalin (kb. 8%-os sótartalmú) vizek mikrobiális szövedékében csak bakterioklorofill-*a*-t tartalmazó fonalas fototrófokat is találtak. Ezek egy cianobaktériummal (*Microcoleus chthonoplastes*) alkottak szoros kapcsolatot, azonban a morfológiai tulajdonságukon kívül nem sok ismeret áll rendelkezésre velük kapcsolatban.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A kloroszóma hiányos fonalas anoxikus fototróf kategóriába sorolt két nemzetség (*Heliothrix* és *Roseiflexus*) filogenetikailag távol áll egymástól (16S rRNS gén bázissorrend hasonlóságuk csupán 78,6%). Ennek ellenére viszont pigment tartalmuk igen hasonló. Mindkét nemzetségre jellemző, hogy csak bakterioklorofill-*a*-t tartalmaznak. Fő járulékos pigmentjeik a γ-karotin származékok (keto-3,4-didehidro-OH-γ-karotin, mixokoxantin).

A *Heliothrix*ek fotoheterotróf életmódúak. Fonalaik 1,5 µm átmérőjűek. Sejtjeik gyakran tartalmaznak poli-hidroxibutirát granulumokat. *In vivo* abszorpciós maximumuk 795 és 865 nm-nél van az infravörös tartományban, a bakterioklorofill-*a* tartalmuknak köszönhetően.

A *Roseiflexus castenholzii* fonalak 0,8-1,0 µm átmérőjűek. Anaerob környezetben és fényben fotoheterotróf módon szaporodnak, de aerob növekedést mutatnak sötétben és aerob környezetben. Az élesztőkivonat jó szubsztrát számukra mind aerob, mint anaerob viszonyok között. Citrátot, glükózt és casamino-savakat (peptonizált tejfehérjék) hasznosítanak C- és energiaforrásként, Nem jellemző rájuk a fotoautotróf, illetve a fermentatív anyagcsere. A sejtek abszorpciós maximuma van az infravörös régióban, 801 és 878 nm-nél.

10.11. Zöld kénbaktériumok (Makk Judit)

A Chlorobi törzs tagjaiként a zöld kénbaktériumok (Chlorobiaceae) a 16S rRNS gén alapú filogenetikai törzsfán egy különálló csoportot képeznek. 6 nemzetségük ismert (*Chlorobium, Ancalochloris, Chlorobaculum, Chloroherpeton, Pelodictyon, Prosthecochloris*), a legismertebb fajok a *Chlorobium* nemzetségbe tartoznak.

Obligát fototrófok és szigorúan anaerob szervezetek. Pálcika alakú sejtjeik csillókkal nem rendelkeznek, de egyes fajok gáz vakuolumok segítségével jutnak számukra megfelelő környezetekbe. Anoxikus fotoszintézisük során oxigént nem termelnek. Fotoszintetizáló pigmentjeik a sejten belüli speciális vezikulumokban, az ún. chlorobium vezikulumokban, más néven kloroszómákban találhatók, amik nincsenek folytonos kapcsolatban a citoplazmamembránnal. Hasonlóan, mint a bíbor kénbaktériumok, képesek a kén-hidrogént (H_2S) elektrondonorként hasznosítani, elemi kénné (S^0), majd szulfáttá (SO_4^{2-}) oxidálni. Ellentétben a bíbor kénbaktériumokkal, szulfid jelenlétében az elemi kéncseppek felhalmozódása minden esetben a sejten kívül megy végbe. A citrátkör fordított irányú működésével (reduktív citrátkör) ősi típusú CO_2 fixációs mechanizmusuk van. Legtöbbjük B12 vitamin igényes, e vitamin hiányában a sejtek bakterioklorofill tartalma erősen lecsökken és kloroszómák szintézisére képtelenné válnak. Bár az ammónium-ion kiváló N-forrás számukra, de legtöbbjük N_2 fixálásra is képes.

Fiziológiai és ökológia tulajdonságaik

Bakterioklorofill-*a*-t, *c*-t, *d*-t, vagy *e*-t tartalmaznak. Az utóbbi 3 antenna pigmentként szolgál és speciális struktúrákban, a kloroszómákban találhatók. A kloroszómák bakterioklorofillokban gazdag, nem unit membránnal határolt hólyagocskák és a citoplazmamembrán belső felszínéhez kapcsolódva helyezkednek el (lásd 8. fejezet). Feladatuk a fényenergia abszorbeálása és továbbítása a reakciócentrumok felé, ahol a fényenergia kémiai energiává alakítása, végső soron az ATP szintézis zajlik. A bakterioklorofilljaik abszorpciós maximumai alapján (*c* esetén 745-755 nm, *d*-nél 715-745 nm, *e*-nél 710-725 nm) könnyen elkülöníthetők más fototróf prokariótától.

Sejtjeik, illetve tenyészeteik pigment összetételüktől függően zöldek, vagy barnák. A barnákra jellemző főként a bakterioklorofill-*e* mellett karotinoidként az izorenierát és a β-izorenierát, míg a zöldekre a bakterioklorofill-*c*, vagy *d* és karotinoidként a klorobaktén tartalom.

A reakciócentrumuk citoplazmamembránhoz kötött. FeS-típusú, ami hasonlít az oxigéntermelő fototrófok I. típusú fotocentrumához és a Heliobacteriaceae tagjainak reakciócentrumához, különbözik viszont a Chromatiaceae, az Ectothiorhodospiracaceae családhoz, az Alpha- és a Betaproteobacteria osztályhoz tartozó fototrófok kinon-típusától. A reakciócentrumuk bakterioklorofill-*a* dimert tartalmaz, mint elsődleges P840-es donort, amely FMO fehérjén keresztül gerjesztődik a kloroszómák pigmentjei által összegyűjtött energia transzfere révén, valamint további bakterioklorofill-*a* molekulákat is tartalmaz (lásd 8.3. fejezet).

A szulfid (S^{2-}), az elemi kén (S^0), néhány esetben a tioszulfát ($S_2O_3^{2-}$), és legtöbb fajnál a molekuláris hidrogén (H_2) szolgál elektrondonorként az anoxikus fototróf anyagcseréhez. Nemrég egy *Chlorobium* fajnál kimutatták, hogy ferro-ion (Fe^{2+}) is lehet elektrondonor a fotoszintézishez. (lásd 8.3. fejezet). Ha külső elektrondonorként kén-hidrogént oxidálnak, akkor a keletkező elemi ként granulumok formájában inkább sejten kívül halmozzák fel (pl. *Chlorobium*ok).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Hasonlóan a bíbor kénbaktériumokhoz, szulfidokban gazdag vizek oxigénmentes övezeteiben különösen jól szaporodnak, olyan régiókban, ahova még a fény lehatol. Különleges tulajdonságuk, hogy olyan mély vízrétegekben is képesek fotoszintetizálni, ahol más fotoszintetizáló szervezetek már nem. Jól alkalmazkodnak a kis fényintenzitású (50 lux alatti) viszonyokhoz speciális képleteik, a kloroszómáik segítségével. A zöld kénbaktériumok ezért kimutathatók az legalsóbb vízrétegekben és felettük van a többi fototróf vízi szervezet élettere (**9.3/1. kép**, 9.3. alfejezet). A vizes élőhelyek legmélyebb zónáiban szaporodva egyedülállóan fontos szerepet töltenek be a kén és szénformák átalakításában.

Kimutatták, hogy a fototróf zöld kénbaktériumok között a *Prosthecochloris aestuarii* képes nagyon kicsi, 5-10 lux körüli fényintenzitásoknál szaporodni, de csak a kénredukáló *Desulfuromonas acetoxidans* társaságában. Hasonló kicsi fényintenzitású színes vízrétegekből rendszerint a barnaszínű *Chlorobium*-ok közül a *Chlorobium phaeobacteroides*t és *Prosthecochloris phaeoasteroidea*t mutatják ki domináns szervezetként. A kis fényintenzitású helyeken a fényabszorpcióban a karotinoid típusú pigmenteknek van fontos szerepe. A vizes élőhelyeken legmélyebbre a 450 és 470 nm közötti hullámhosszúságú fénysugarak jutnak. Ezeket a rövid hullámhosszú fénysugarakat a barna színű izorenierátban és a β-izorenierátban gazdag karotinoid tartalmú barnaszínű Chlorobiaceae osztályba tartozó fajok képesek leghatékonyabban abszorbeálni. A *Thiocystis violacea, Chlorobium limicola* és *Chlorobium phaeobacteroides* kevert tenyészeteit tengeri környezetben különböző mélységekben tenyésztve (30 m-en is) kimutatták, hogy a mélység növekedésével a lejutó fénysugarak a barna színű *Chlorobium phaeobacteroides* elszaporodására szelektálnak.

Tavak, tengerek, lagunák és mocsarak anaerob régióiban szaporodnak. Gyakoriak tavi és folyóvízi üledékekben és egyes fajaik hőforrásokban a fotoszintetikus mikrobiális szövedék tagjai. Továbbá előfordulhatnak kissé sós élőhelyeken, mint tengerekben és brakkvizekben, számukra az optimális NaCl tartalom 2-5% között van. A gyakorlatban tenyésztésükhöz 1% NaCl tartalmú táptalaj szükséges. A *Prosthecochloris aestuarii* és *Prosthecochloris vibrioformis* a leggyakrabban tanulmányozott, tengerparti élőhelyeken előforduló zöld kénbaktériumok. Hasonló helyeken kimutathatók még a *Pelodyctyon luteolum*ok és *Chlorobium chorovibrioides*ek. Halofil és halotoleráns zöld kénbaktérium faj a *Prosthecochloris aestuarii.* Ez a faj széleskörben elterjedt torkolati környezetekben és különböző lagúnákban, torkolati tavakban. Só hiányában képtelen szaporodni, az optimális sókoncentráció számukra 2 és 6% NaCl tartalom között van, de képes több mint 10%-os NaCl tartalmat is elviselni.

Egyes fajok, mint például a *Chlorobaculum tepidum* termofil szervezet és nagy szulfid tartalmú hőforrások lakója. A *Chlorobaculum tepidum* tenyészetben gyorsan szaporítható. Emiatt konjugációs és transzformációs genetikai kísérleteket könnyen kivitelezhetőek vele. Az egyik modell organizmus molekuláris biológiai vizsgálatokhoz a zöld kénbaktériumok között. Az anoxikus mikrobák közül e szervezet teljes genom szekvenciáját közölték először.

Gömb, pálcika, vagy vibrio alakúak, illetve fonalat is képezhetnek. Egyes *Chlorobium* fajok sejtjei egyedi (pl. *Chlorobium clathratiforme,* régi neve *Pelodictyon clathratiforme)* morfológiát mutatnak, általában háromdimenziós hálózatba rendeződött pálcika alakú sejtjeik gömbszerű aggregátumok formájában lelhetők fel édesvizekben. Nem mozgók, csillóval nem rendelkeznek, azonban néhányuk gáz vezikulumok segítségével gyorsan tudják változtatni helyzetüket az adott élőhelyen. Így találják meg a számukra ideális hidrogén-szulfid koncentrációt és fényt. A csúszó mozgásra képes *Chloroherpeton thalassium* sejtjei hosszú rugalmas fonalakba rendeződnek (**10.11/1. táblázat**).

10.11/1. táblázat. Zöld kénbaktérium nemzetségek és jellegzetes tulajdonságaik

Jellemzők	**Nemzetségek**
egyenes, vagy hajlított pálcikák, néhány elágazó; nem mozgó; zöld vagy barna színűek; néhány tartalmaz gáz vezikulomot	*Chlorobium* *Chlorobaculum*
kerek, vagy ovális alakúak, vagy görbült pálcikák; nem mozgó; prosthecae-t képzők; zöld vagy barna színűek	*Prosthecochloris*
pálcikák; csúszó mozgást mutató; zöld színűek	*Chloroherpeton*

Édesvízi környezetekben a nem mozgó, fototróf zöld kénbaktériumok sokszor konzorciumba szerveződve, szimbiózisban élnek színtelen, ostorral rendelkező kemoorganotróf baktériumokkal. Általában l2-24 kisméretű zöld, vagy barna színű fototróf kénbaktérium helyezkedik el valamilyen ostorral rendelkező nagyobb méretű baktérium körül. Ilyen színes konzorciumok széles körben elterjedtek a rétegzett tavakban (ahol a fény a mélyebb

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

és kén-hidrogénben gazdag régiókba is lejut) és a bakteriális biomassza 2/3-át is adhatják. E konzorciumokban mindkét fél számára előnyös az együttélés. A fotoszintetizáló tagok szerves anyagokat állítanak elő a heterotróf tag számára, az ostorral rendelkező pedig a mozgást biztosítja a konzorcium számára. A rétegzett tavakban a mozgékony konzorciumok gyorsan tudják változtatni helyzetüket a vízoszlopban az állandóan változó fényviszonyok és szulfid és oxigén gradiensek mentén, és ezáltal olyan régiókba juthatnak el, ami a fotoszintézisük számára a legfelelőbb környezet. A konzorciumok a sötétet kerülik és pozitív kemotaxist mutatnak a szulfid irányában.

A konzorciumokban a fototróf felet epibiontnak nevezik, amely a nem fototróf féllel szoros fizikai kapcsolatban áll, de a kapcsolódás miként je nem teljesen ismert. Ezeket a konzorciumokat nemzetség és faj névvel jelölik (pl. "*Chlorochromatium aggregatum*"), de ezek nem elfogadott taxonómiai megnevezések (ezért is vannak az idézőjelek), mivel nem axénikus (más faj törzseit nem tartalmazó) tenyészetet jelentenek.

A konzorciumokat színűk, morfológiájuk és az epibiont tag gáz vezikulum tartalma alapján különböztetik meg. A konzorciumok jellegzetes zöld, vagy barna színét az epibiont bakterioklorofill és karotinoid tartalma adja. A zöld színű és ovális morfológiát mutató "*Chlorochromatium aggregatum*" konzorciumokra jellemző, hogy egy centrális sejtre nézve 12 epibiont jut, míg a barna színű és szintén ovális alakzatot képző "*Pelochromatium roseum*" konzorciumoknál ez 20 is lehet. A lényegesen nagyobb méretű és gömbszerű alakzatba rendeződő "*Chlorochromatium magnum*", "*Pelochromatium latum*" és "*Pelochromatium roseo-viride*" konzorciumok 40-nél is több epibiontot tartalmaznak. A " *Chlorochromatium magnum*" zöld, míg a " *Pelochromatium latum*" barna színű. Érdekesség, hogy a " *Pelochromatium. roseo-viride*" belső epibiont rétege barna, külső epibiont rétege pedig zöld. A "*Chlorochromatium glebulum*" zöld színű epibiontjai gáz vezikulumokat tartalmaznak, hasonlóan mint a barna színű, sarló alakú "*Chlorochromatium lunatum*" és "*Pelochromatium selenoides*". Léteznek nem mozgó színes konzorciumok is. A legfeljebb 400 sejtből álló "*Chloroplana vacuolata*" esetében a gáz vezikulumos zöld sejtek sorba rendeződnek váltakozva színtelen és szintén gáz vezikulumos pálcika alakú sejtekkel. A vastag nyálkával borított "*Cylindrogloea bacterifera*"-nal viszont a zöld színű sejtek veszik körül a fonálba rendeződött centrális színtelen sejteket.

Habár a zöld színű konzorciumokat már egy évszázaddal ezelőtt felfedezték, de a molekuláris technikák, modern mikroszkópos és új tenyésztési módszerek tették lehetővé, hogy ezeket a konzorciumokat alaposabban tanulmányozzák.

Néhány zöldszínű baktériumokból álló konzorcium laboratóriumi tenyészetekben fenntartható. Megállapították, hogy a zöld kénbaktériumos konzorciumok morfológiáját a fajösszetétel erősen befolyásolja. Tenyésztéses kísérletekkel kimutatták, hogy a centrális sejt és az epibionták osztódása szinkronban történik, ami azt mutatja, hogy a két fél valamilyen formában kommunikál egymással.

A transzmissziós elektronmikroszkópos (TEM) ultravékony metszetes felvételeken látható, hogy a zöld kénbaktériumokra jellemző kloroszómákat csak az epibiont sejtek tartalmazzák. A zöld kénbaktériumokra specifikus oligonukleotid próbákkal végzett FISH vizsgálatokkal is igazolták, hogy az epibiont sejtek zöld kénbaktériumok. A specifikus próba csak az epibiont sejtekhez kapcsolódott. A zöld kénbaktériumok 16S rRNS gén bázissorrend elemzés eddigi vizsgálatai alapján elmondható, hogy a konzorciumokban élő zöld kénbaktériumok szabadon élőként nem fordulnak elő, valószínűleg speciálisan adaptálódva csak a konzorciumok tagjaként léteznek a természetben. A konzorciumok centrális heterotróf baktériumainak taxonómiai vizsgálatai során Betaproteobactria osztályba tartozóknak mutatkoztak, pl " *Chlorochromatium magnum*" esetében a Comamonadaceae családba tartozók (pl. *Rhodoferax* spp., *Polaromonas vacuolata* és *Variovorax paradoxus*) távoli rokonai voltak.

10. 12. Bíbor fototróf baktériumok (Makk Judit)

A bíbor fototróf baktériumok anoxikus, oxigént nem termelő fototróf anyagcserére képes szervezetek. Morfológiailag diverz csoport, csoportosításuk filogenetikai, morfológiai és fiziológiai tulajdonságok alapján lehetséges, képviselőik az Alpha-, Beta- és Gammaproteobacteria osztályokban találhatók.

A bíbor baktériumokról általánosan elmondható, hogy bakterioklorofill-*a*-t és *b*-t, valamint karotinoid típusú járulékos pigmenteket tartalmaznak. Ezeknek a pigmenteknek köszönhetik látványos színüket a természetben, sejtjeik leggyakrabban bíbor, vörös vagy barna színűek.

Jellemző még, hogy pigmenteket tartalmazó belső, intracitoplazmatikus fotomembrán rendszereket képeznek. Ezek a citoplazmamembrán közvetlen nyúlványai, a membrán betüremkedésével jönnek létre és morfológiájukban

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

a különbségeket ultravékony metszetes elektronmikroszkópos vizsgálatok alapján lehet megfigyelni. Egyesekben, mint egyszerű hólyagocskák (szférikus) fordulnak elő, másokban, mint csöves (lamelláris) testek, vagy csőves-hólyagos hálózatok, de komplex lemezes rendszerek is lehetnek. Az ilyen struktúrák számát és méretét a sejtben a baktériumot a növekedése alatt érő fény intenzitás is befolyásolja. Ezekkel a belső membrán képletekkel a bíbor baktériumok hatékonyan tudják hasznosítani a rendelkezésükre álló fénysugarakat. Amikor a sejtek nagy fényintenzitásnál növekednek, akkor kevés belső membrán képletet tartalmaznak és ezek pigment tartalma is kicsi. Ezzel ellentétben a kis fényintenzitású környezetekben a sejtek belső membránrendszere sűrűbb és pigment tartalmuk is nagyobb.

A bíbor fototróf baktériumokat kén-hidrogén hasznosításuk alapján két nagyobb csoportba sorolhatjuk: a bíbor kénbaktériumok és a bíbor nemkén baktériumok képviselőire.

10.12. 1. Bíbor kénbaktériumok

Azokat a bíbor baktériumokat, amelyek fotoautotróf anyagcseréjük során a kén-hidrogént (H_2S) elektrondonorként hasznosítják és az oxidáció során képződött elemi kenet tovább is tudják oxidálni, bíbor kénbaktériumoknak hívjuk. A bíbor kénbaktériumok a Gammaproteobacteria osztályon belül a Chromatiaceae és Ectothiorhodospiraceae családok tagjai **(10.12/1. táblázat)**. A két család reprezentatív tagjainak elkülönítése egyértelműen lehetséges morfológiai vizsgálatok, 16S rDNS bázissorrend elemzés és kemotaxonómiai bélyegek (pl. membrán zsírsav összetétel, kinon analízis) alapján.

Mikroszkópos vizsgálatok alapján megállapítható, hogy a Chromatiaceae család tagjai fototróf életmódjuk során a kén-hidrogén oxidációs közti terméket az elemi ként sejten belül **(10.12/1., 10/12/2., 10/12/3., 10.12/4. és 10.12/5. animációk)**, míg az Ectothiorhodospiraceae családba tartozók sejten kívül halmozzák fel. Azonban meg kell jegyezni, hogy a fénymikroszkópos megfigyelésnél egyes esetekben a kén szemcse elhelyezkedésének megállapítása nehézkes, mint pl. az Ectothiorhodospiraceae családba tartozó *Thiorhodospira sibirica* esetén, mert a kén szemcséi sokszor a sejtek periplazmatikus régióiban helyezkednek el.

Chromatiaceae családba tartozó bíbor kénbaktériumok

Ezek az anoxikus fototróf baktériumok fotolitoautotróf módon képesek növekedni fény és elektrondonorként szulfid és elemi kén jelenlétében. Sok faj molekuláris hidrogént és tioszulfátot hasznosít elektrondonorként. Néhányuk a ferro-ion oxidálására is képes. Legtöbbjük szigorúan anaerob és obligát fototróf szervezet, de néhányuk sötétben képes kemolitoautotróf, vagy kemoorganotróf életmódra mikroaerofil, vagy aerob környezetben. Korlátozott számban egyszerű szerves C-forrásokat, mint az acetátot, vagy a piruvátot széleskörben hasznosítják. Tartalék tápanyagaik a poliszacharidok, a poli-β-hidroxibutirát, az elemi kén és a polifoszfát. Néhány fajuk B12 vitamin igényes.

A Chromatiaceae családhoz tartozó fajokat többféleképpen lehet csoportosítani. Anyagcsere jellegzetességek alapján két nagyobb fiziológiai csoportba sorolhatok. A tipikus (specifikus) fajokra jellemző, hogy szigorúan anaerobok és obligát fototrófok. Szulfidot igényelnek, de tioszulfátot és molekuláris hidrogént nem használnak elektrondonorként. Csak acetátot és piruvátot (vagy propionátot) fotoasszimilálnak szulfid és CO_2 jelenlétében. Nem növekednek kemotróf módon szerves elektrondonorok jelenlétében és szulfátot nem asszimilálnak, mint S-forrást. Ebbe a csoportba tartozik a *Chromatium okenii*, *Chromatium weissei*, *Allochromatium warmingii*, *Isochromatium buderi*, *Thiospirillum jenense* és *Thiococcus pfennigii*. A nem tipikus fajok viszont különböző szerves szubsztrátokat fotoasszimilálnak. Legtöbbjük képes növekedni redukált kénformák hiányában elektrondonorként szerves szubsztrátokat hasznosítva fototróf módon, és a szulfátot asszimilálják, mint egyedüli S-forrást. Néhány fajukra a kemoautotróf, vagy a kemoheterotróf növekedés is jellemző. Ide tartoznak az *Allochromatium vinosum*, *Thiocystis violacea*, *Thiocapsa roseopersicina*, *Thiocapsa rosea*, *Thiocapsa pendens* és *Lamprobacter modestohalophilus* képviselői.

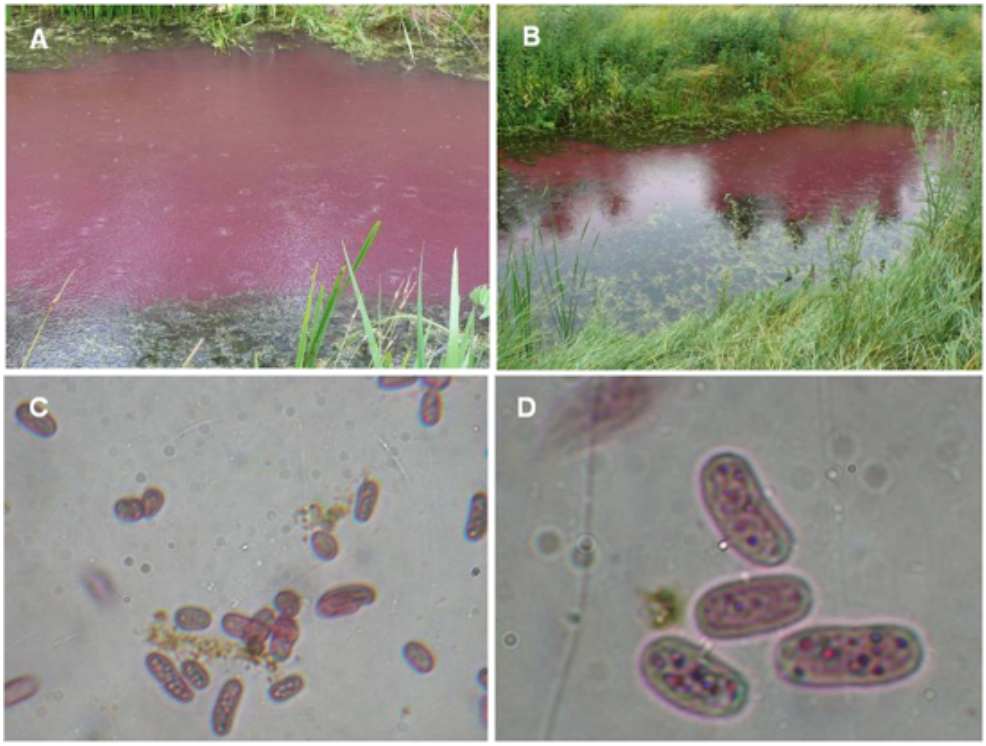
A 16S rDNS bázissorrend elemzés alapján létrehozott filogenetikai törzsfán a Chromatiaceae családba tartozok 3 nagyobb, különálló csoportba rendeződve találhatók, ami a fenotipikai tulajdonságokon alapuló csoportosítással is korrelál. Az egyik csoportba a tengeri és halofil fajok tartoznak, a másikba poláris csillókkal, de gáz vezikulumokat nem tartalmazó édesvízi fajok, a harmadikba pedig az ovális alakú, csillóval nem rendelkező, de gáz vezikulumos édesvízi fajok sorolhatók.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Sejtjeik színét pigmentartalmuk határozza meg. Bakterioklorofill-*a* és *b* mellett karotinoidjaik a spirilloxantin, okenon, vagy rhodopinál csoportokba tartozók. Néhány fajuk tetrahidro-spirilloxantint és származékait tartalmazza. A spirilloxantin tartalmúak a narancssárgás-barnák, barnás-vörösek, vagy rózsaszín színűek, az okenon tartalmúak bíbor-vörösek, a tetrahidro-spirilloxantint tartalmazók barackos-barnák, a rhodopinál tartalmúak bíboros-ibolyák. A karotinoidok abszorpciós maximuma 480-550 nm-nél van. *In vivo* a bakterioklorofill-*a* abszorpciós maximumai 380, 590-600 és 800-900 nm-nél, a bakterioklorofill-*b*-é pedig 890-1040 nm-nél található.

A legtöbb bíbor kénbaktériumnak két antenna komplexe van. A reakciócentrumot közvetlenül körülvevő belső (core, LH I; egy B870 vagy B890 antenna komplex bakterioklorofill-*a*-val, és egy B1020 komplex bakterioklorofill-*b*-vel) és ehhez kapcsolódó perifériás antennák (LH II; B800-850 komplexek és néhánynál még B800-820 komplexek bakterioklorofill-*a*-val). A fototróf anyagcseréjük részletes leírása 8.3.1. fejezetben található. A CO_2 fixációs mechanizmusuk a Calvin-ciklus.

A bíbor kénbaktériumok kén-hidrogén tartalmú tavak, mocsarak és egyéb sós, vagy kevésbé sós vizes környezetek (brakkvizek, tengerek, szóda tavak, szikes környezetek) fénynek kitett anoxikus zónáiból mutathatók ki nagyobb mennyiségben. Jellemző előfordulási helyeik még a kénes források, ahol kén-hidrogén szabadul fel geokémiai, vagy biológiai folyamatok során. Sokszor a bíbor kénbaktériumok bíboros vagy vöröses felhők alakjában lebegve tömeges vízvirágzást okoznak tavak, tengerek víztesteiben **(10.12/1A-D. képek)**.



10.12/1A-D. kép. A vizet bíbor színűre színező bíbor kénbaktériumok tömeges elszaporodása az érdfűi belvíz főcsatornában

A bíbor színű érdfűi belvíz főcsatornáról készült felvételek (**A** és **B**). A vízminta fénymikroszkópos képein jellegzetes alakú, *Chromatium*okra hasonlító bíbor kénbaktériumok fedezhetők fel. A pálcika alakú baktériumsejtekben látható apró gömbök elemi kénszemcsék (**C** és **D**) (Fotók: Teszárné Nagy Marianna).

A bíbor kénbaktériumok számára legkedvezőbb a meromiktikus (folyamatos rétegzettséget mutató) tavak hipolimnion régiója. A meromiktikus tavak rétegzettségére jellemző, hogy a fenék közelében sűrűbb a víz (rendszerint nagy sókoncentráció miatt) és a felszín közelében kevésbé sűrű a víz (édesvíz) jellemző. Ha az üledékben a szulfát nem korlátozott a szulfátredukálók számára, akkor kén-hidrogén termelődik és diffundál a víztest anoxikus alsó részébe, ahol a bíbor baktériumok tömegesen elszaporodva vízvirágzást okoznak igen gyakran zöld fototróf baktériumok társaságában.

Ectothiorhodospiraceae családba tartozó bíbor kénbaktériumok

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Halofil és alkalofil bíbor kénbaktériumok az Ectothiorhodospiraceae család tagjai. Jellegzetességük, hogy a bíbor kénbaktériumok többségével ellentétben ezek a szervezetek a kén-hidrogén oxidációjával keletkezett elemi ként sejten kívül halmozzák fel. Csoportosíthatók só szükségletek alapján: (1) mérsékelten (~ 1,0-2,0 M NaCl) , vagy extrém (több, mint 2,0 M NaCl) halofilek a *Halorhodospira*, (2) kissé halofilek (~ 0,4-1,0 M NaCl) a *Ectothiorhodospira* és a *Thiorhodospira* nemzetség tagjai. Filogenetikai alapon is két különálló csoportra tagolódnak: a kissé halofil és tengeri fajok elkülönülnek az extrém, illetve mérsékelten halofil fajoktól.

Ectothiorhodospira, Thiorhodospira és *Halorhodospira* fajok pálcikák, de gyakran vibrio, vagy spirillum alakúak. Csillókkal rendelkeznek. Egy faj, az *Ectothiorhodospira vacuolata* gáz vezikulumokat is képez. Belső intracitoplazmatikus fotomembrán rendszereik vannak, ezek a sejtek belsejét nagymértékben kitöltik.

Mindhárom nemzetségre jellemző, hogy jól növekednek fototróf módon, anaerob körülmények között elektrondonorként redukált kénformák jelenlétében. Fotoautotróf életmódjuk során CO_2-t Calvin-ciklussal fixálnak. Szerves anyagok jelenlétében fotoheterotróf anyagcserét mutatnak, különböző szerves szubsztrátokat (leginkább acetát, propionát) asszimilálnak. Növekedési faktorokat általában nem igényelnek, de néhány fajuk B12 vitamin igényes.

Tipikus előfordulási helyeik a sós tavak, szóda tavak, ahol nagy a szulfát (SO_4^{2-}) koncentrációja és szulfátredukáló baktériumok kén-hidrogént állítanak elő nagy mennyiségben. Gyakran kimutathatók tengeri üledékekben és tengeri környezetek pangó parti vizeiben.

10.12/1. táblázat. Bíbor kénbaktérium nemzetségek és jellemző tulajdonságai

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

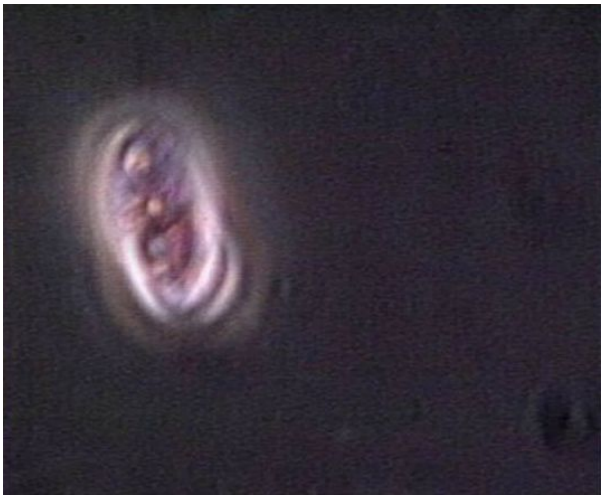
Jellemzők	Nemzetségek
Az elemi ként sejten kívül felhalmozók	
spirillum, poláris csilló	*Ectothiorhodospira*
spirillum, extrém alkalofil	*Thiorhodospira*
spirillum, extrém halofil	*Halorhodospira*
Az elemi ként sejten belül felhalmozók	
Nem tartalmaznak gáz vezikulumokat	
ovális vagy pálcika alakúak, poláris csillóval	*Chromatium* *Allochromatium* *Halochromatium* *Rhabdochromatium* *Thermochromatium* *Isochromatium* *Marichromatium*
kokkusz, alkalofil	*Thioalkalicoccus*
kokkusz, bakterioklorofill-*b* tartalmú	*Thioflavicoccus*
kokkusz, diplokokkusz, tetrádok, nem mozgó, sejtek átmérője 1,2 µm-3 µm	*Thiocapsa*
kokkusz vagy ovális, poláris csilló, sejtek átmérője 2,5 µm-3 µm	*Thiocystis*
kokkusz, sejtek átmérője 1,5 µm-2,5 µm	*Thiohalocapsa*
kokkusz, sejtek átmérője 1 µm-2 µm	*Thiorhodococcus*
kokkusz, sejtek átmérője 1,2 µm-1,5 µm	*Thiococcus*
nagy méretű spirillum, poláris csilló	*Thiospirillum*
kis méretű spirillum	*Thiorhodovibrio*
Gáz vezikulumokat tartalmazók	
4-16 szabálytalan kokkuszból álló lemezeket képző pálcikák	*Thiolamprovum*
pálcika	*Lamprobacter*
kokkusz, vagy ovális, poláris csilló	*Lamprocystis*
pálcika, nem mozgó, szabálytalan hálós szerkezetet képzők	*Thiodictyon*
kokkusz, nem mozgó, tetrádokat képzők	*Thiopedia*



XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

10.12/1. animáció. Elemi kénszemcséket tartalmazó, bíbor színű *Chromatium* sejt poláris csillóval történő mozgása

(Felvétel: Lovas Béla)



10.12/2. animáció. Elemi kénszemcséket tartalmazó *Chromatium* sejt mozgása

A sejt a saját tengelye körül pörög (és a kén kristályok ezáltal még szebben csillognak) (Felvétel: Lovas Béla).



10.12/3. animáció. Bíbor színű, az elemi ként sejtjeikben felhalmozó *Chromatium*ok amőba sejtben

(Felvétel: Lovas Béla)

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



10.12/4. animáció. Kénszemcséket felhalmozó baktériumok sokasága

Az animációban a nagyméretű, bíbor színű pálcika egy bíbor kénbaktérium *(Chromatium)*, míg a fonalas formák színtelen kénbaktériumok (pl. *Beggiatoa* spp.) (Felvétel: Lovas Béla).



10.12/5. animáció. Elemi kénszemcséket felhalmozó, spirillum alakú *Thiospirillum*ról készült felvétel

Az animációban egy nagyméretű, spirillum alakú bíbor kénbaktériumokhoz tartozó *Thiospirillum* sejtet figyelhetünk meg egyéb kisméretű pálcika alakú baktériumok és egy zöldalga társaságában (Felvétel: Lovas Béla).

10.12.2. Bíbor nemkén baktériumok

A bíbor nemkén baktériumnak a bíbor fototróf baktériumot másik csoportja. Nevüket onnan kapták, hogy olyan bíbor baktériumok, amelyek elemi ként nem képeznek fototróf anyagcseréjük során. Valójában az ebbe a csoportba tartozó fajok legtöbbje képes H_2S-t hasznosítani elektrondonorként, de a bíbor kénbaktériumok számára ideális H_2S koncentráció (1-3 mM) a legtöbb bíbor nemkén baktérium számára már toxikus.

Morfológiai változatosság jellemző a bíbor nemkén baktériumokra akárcsak a bíbor kénbaktériumokra. A bíbor nemkén baktériumok az Alpha- és a Betaproteobacteria osztályba tartoznak (**10.12/2. táblázat**).

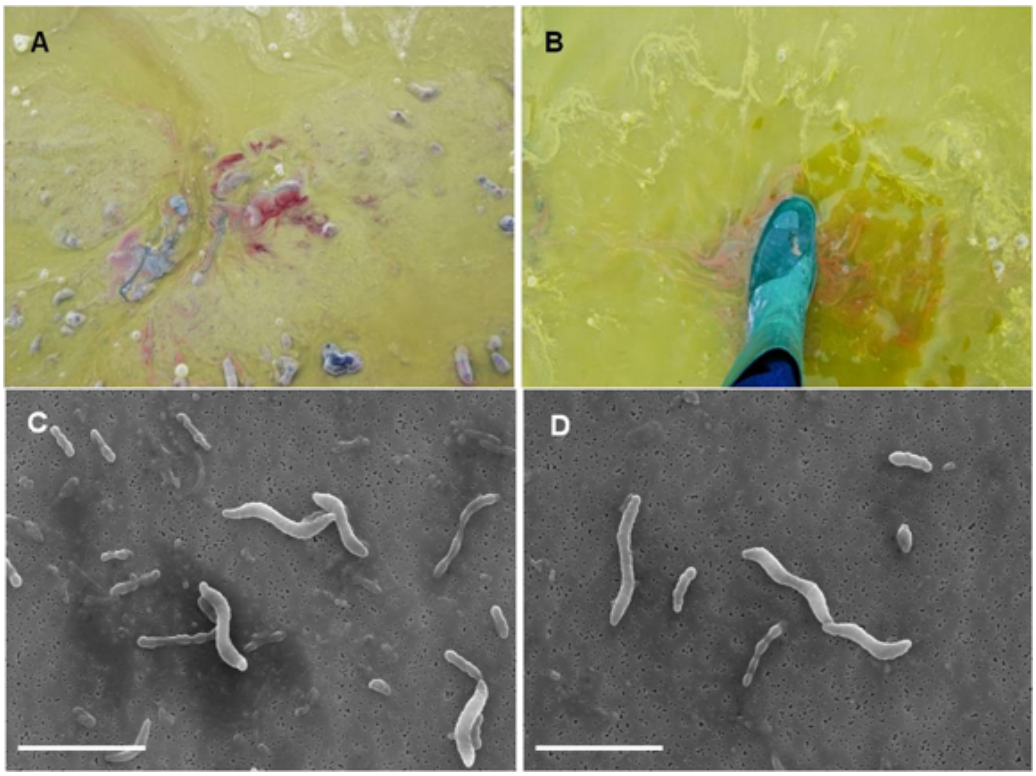
A bíbor nemkén baktériumokra jellemző, hogy fotoheterotróf anyagcseréjük során szerves anyagokat hasznosít elektrondonorként és C-forrásként. A legtöbb faj fotolitoautototróf életmódra is képes, amikor is redukált kénformákat

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

(pl. a környezetében jelenlévő kis koncentrációjú H_2S), molekuláris hidrogén (H_2), vagy ferro-iont (Fe^{+2}) használ elektrondonorként és a CO_2 számukra az egyedüli C-forrás. Néhányuk sötétben anaerob körülmények között képes szaporodni fermentatív vagy respirációs mechanizmussal. Sok közülük légzési anyagcserét mutat sötétben és aerob körülmények között, ilyenkor számukra az elektrondonor lehet szerves anyag, vagy néhány szervezetnél a molekuláris hidrogén (H_2). Tápigényük igen változatos, C-forrásként hasznosítanak zsírsavakat, aminosavakat, cukrokat, alkoholokat, vagy akár aromás vegyületeket, mint a benzol származékokat, a toluolt.

A bíbor nemkén baktériumok széleskörben elterjedtek vízi környezetben, nem csak tavakban, szennyvizes medencékben, lagúnákban, mocsarakban, hanem üledékekben, nedves talajokban, rizsföldekben. Jelentős mennyiségben kimutathatók oldható szerves anyag tartalmú és kis O_2 tartalmú élőhelyekről, ahol nem ritkán tömegesen elszaporodva színes vízvirágzást okoznak, hasonlóan, mint a bíbor kénbaktériumok. Nemcsak édesvizekből, hanem egyeseket tengeri és nagyon sós környezetekből is kimutattak (**10.12/2A-D. képek**). Legtöbbjük mérsékelt hőmérsékletű élőhelyeken szaporodik, de néhányuk hőforrásokban, mások hidegvízű környezetekben is megtalálhatók.

A bíbor nemkén baktériumok izolálása és tenyésztése C-forrásként szerves savakkal kiegészített, ásványi anyagokban gazdag, sokszor növekedési faktorokkal kiegészített táptalajokon lehetséges. A táptalajokat gyakran az izolálás helyéről származó iszapmintával, illetve eleve a mintavétel helyszínéről származó vízmintával készítik el. Tenyésztéskor a táptalajokat fénynek kitett anaerob környezetben inkubálják. Miután az összes bíbor nemkén baktérium képes nitrogén fixálásra, ezt a tulajdonságukat figyelembe véve gyakran dúsítják őket olyan táptalajokon, amely nem tartalmaz szerves (pl. élesztőkivonat, vagy pepton) és szervetlen nitrogénvegyületeket (pl. NH_4^+ion). Dúsításos tenyésztéses kísérleteknél más mikrobákhoz képest a N-forrástól mentes táptalajokon gyors növekedésre képesek.



10.12/2A-D. kép. A Böddi-székről és üledékfelszínének bíbor foltjainak mikrobáiról készült elektronmikroszkópos felvételek

A Duna-Tisza közi Böddi-szék felszínéről készült felvételek (**A** és **B**). 2008 nyarán a Böddi-szék vizének intenzív zöld színét egy zöldalga, az *Oocystis submarina* tömeg-produkciója okozta. A zöld színű víz üledékének felszínén bíbor színű foltok voltak láthatók (Fotók: **A** és **B**, Vörös Lajos). A Böddi-szék üledékfelszín bíbor színű üledék mintájáról készültek pásztázó elektronmikroszkópos (SEM) felvételek (**C** és **D**). Az elektronmikroszkópos felvételeken változatos morfológiájú baktériumok fedezhetők fel (pl. pálcikák, spirillumok, fonálba rendeződött pálcikák). Ugyanennek a mintának molekuláris és tenyésztéses vizsgálatai alapján igazolódott, hogy zöld és bíbor

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

baktériumokból (pl. *Rhodobacter, Rodobaca, Rhodovulum, Ectothiorhadospira, Thiorhodospira, Alkalilimnicola*) álló közösség képviselői együtt alkották a bíbor színű réteget az üledékben. Az elektronmikroszkópos vizsgálathoz a membránszűrőn dúsított mintát 5 %-os glutáraldehides oldatban fixálták. Foszfát pufferes mosás után a fagyasztás folyékony nitrogénben, majd a kiszárítás liofilizálással történt (méretarány 10 µm) (Fotók: **C** és **D**, Makk Judit).

Az Alphaproteobacteria osztályba tartozó bíbor nemkén baktériumok

A különböző fajok ökológiai (sótűrés, pH, hőmérséklet) és élettani tulajdonságukban jelentős különbségeket mutatnak. Meghatározó bélyegnek számít a táptalajokon kifejlődő telepek színe, mérete és a konzisztenciája is. Az egyedi sejtek mikroszkópos morfológiája is igen változatos (pl. pálcika alakúak, spirillumok, sarjadzó formák). A *Rhodomicrobium vannielli*re jellemző például, hogy sejtciklusa során peritrich csillózatú rajzósejteket képez, míg sarjadzó sejtjeik jellegzetes hálószerű összerendeződést mutatnak, valamint hőrezisztens exospórákat is képez (**3.2/6. ábra**). Hasonlóan a *Rhodocista centenaria*k is kiszáradásnak ellenálló és hőrezisztens cisztákat képeznek.

Tenyésztésükhöz általában növekedési faktorokat igényelnek, mint biotint, tiamint, niacint, B12 vitamint és p-amino-benzoesavat. A tengeri fajok (pl. *Rhodovulum* és *Rhodobium* fajok, *Rhodospira trueperi, Roseospira mediosalina* és *Rhoseospirillum parvum*) esetében a kitenyésztéséhez a táptalajba meghatározott mennyiségű (0,5-12% NaCl) só adagolása szükséges. A több mint 10%-os sókoncentrációt is elviselő halofil fajok például a *Rhodovulum euryhalinum*, *Rhodothalassium salexigens*, *Rhodovibrio salinarum* és *Rhodovibrio sodomensis*.

Színűket alapvetően karotinoid tartalmuk határozza meg. A főként spirilloxantin tartalmúak rózsaszín vagy vörös színűek. Ha rhodopin tartalmuk magas a spirilloxantin mellett, akkor barnás-vörös színűek, illetve ha csak rhodopint tartalmaznak és spirilloxantin nem, akkor barna színűek. Az okenon jelenléte bíboros-vörös, a rhodopinál tartalom bíboros-lila színt eredményez. A spheroiden csoporthoz tartozó karotinoid tartalmú sejtek színe a sárgás-barnától a barnás vörösig változhat (attól függően, hogy az O_2 jelenlétében a származékok milyen mértékben oxidáltak) és zöldestől a bézses-barnásig változó színek jellemzőek az erősen reduktív környezetekben élőkre. A karotinoid hiányos mutáns *Rhodospirillum rubrum* és *Rhodobium marinum* sejtek viszont kék színűek.

A pigment összetétel alapján a bíbor nem kénbaktériumok abszorpciós maximumai változóak lehetnek. A *Blastochloris viridis* és *Blastochloris sulfoviridis* kolóniái olivazöld színűek és bakterioklorofill-*b* tartalmuk következtében abszorpciós maximumuk 1020-1030 nm között van. A *Rhodospira trueperi* kolóniái barack színűek és baktérioklorofill-*b*-t tartalmaznak, abszorpciós maximumuk 986 nm-nél van. *In vivo* a *Rhodospirillum rubrum*ra és *Rhodobium marinum*ra jellemző a 803 nm körüli és a 870-885 nm közötti abszorpciós maximum. Hasonló spektrum jellemző a *Rhodovibrio sodomensis*, a *Rhodobaca bogoriensis* és a *Rhodocista centenaria* fajokra is.

A legtöbb bíbor nemkén baktérium kétféle antenna komplexszel rendelkezik. A reakciócentrumot körülveszik a belső (core) antennák (egy B870, vagy B890 antenna komplex bakterioklorofill a-val és egy B1020 komplex bakterioklorofill-*b*-vel) és a perifériás (B800-850 és B800-820 komplexek bakterioklorofill-*a*-val) antennák. A *Rhodospirillum rubrum*nak és *Rhodobium marinum*nak hiányoznak a perifériás komplexei és a minor abszorpciós maximuma 803 nm-nél található. A legtöbb bíbor nemkén baktériumnál megtalálható az egyik perifériás antenna komplex (B800-850) is.

Az O_2 jelenlétében a kemoorganoheterotróf növekedés általános a bíbor nemkén baktériumoknál. Legtöbbjük fakultatív kemotróf szervezet. Egyesek érzékenyek az O_2 jelenlétére, mások jól növekednek sötétben aerob környezetben. A kemolitotróf életmódúak H_2-t vagy redukált kénformákat használnak elektrondonorként miközben elektronakceptorként O_2 hasznosítanak. Sötétben anoxikus körülmények között számos faj (pl. *Rhodobacter sphaeroides, Rhodobacter capsulatus, Rhodopseudomonas palustris*) légzési anyagcseréjéhez nitrátot, nitritet használ elektronakceptorként. A *Rhodobacter capsulatus* és még más fajok is a dimetil-szulfoxidot (DMSO), vagy a trimetil-amin-N-oxidot (TMAO) is tudják alternatív elektronakceptorként hasznosítani.

Egyes bíbor nemkén baktériumokra fermentáció is jellemző. A *Rhodospirillum rubrum* fruktóz fermentációja során szukcinátot, acetátot, propionátot, formiátot, CO_2-t és H_2-t, míg piroszőlősav fermentációjával acetátot, formiátot és azonos mennyiségű CO_2-t és H_2-t termel.

A redukált kénformák elektrondonorok lehetnek a fotolitotróf bíbor nemkén baktériumok számára tengeri környezetekben. Azonban az édesvízi fajokat a szulfid már kis koncentrációban is gátolja. Néhány faj azonban egészen toleráns e toxikus komponenssel szemben és elektrondonor a fototróf anyagcseréjükhöz. A *Rhodovulum sulfidophilum* toleranciája nagy, hasonlóan, mint a 2-3 mM-os szulfid koncentrációt toleráló *Allochromatium vinosum, Rhodomicrobium vannielii* fajok esetében, míg a *Rhodobacter capsulatus* növekedését teljes mértékben

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

gátolja a 2 mM-os szulfid koncentráció. Azonban a szulfid kis koncentrációjánál (0,4-0,8 mM) az utóbbi faj gyors növekedést mutat. A közeg egyéb tápanyag tartalma is erősen befolyásolja a szulfiddal szembeni toleranciát, pl. az élesztőkivonat kis mennyiségének jelenléte a táptalajokban növeli a szulfiddal szembeni toleranciát.

Néhány bíbor nemkén baktérium tioszulfátot is képes elektrondonorként felhasználni fototróf anyagcseréjéhez. Számos bíbor nemkén baktériumnál (pl. *Rhodospirillum rubrum, Rhodobacter capsulatus*, *Rhodobacter sphaeroides*, *Roseospira mediosalina*) a szulfid oxidáció eredményeként sejten kívül felhalmozódó elemi kén a végtermék. A *Rhodopseudomonas julia* viszont képes sejten kívül és sejten belül is felhalmozni az elemi ként. Az is ismert, hogy az elemi kén oxidációja megvalósul néhány fajban (pl. *Rhodobacter veldkampii, Rhodovulum euryhalinum, Rhodovulum adriaticum* és *Rhodopseudomonas julia*). Ezeknél a fajoknál az elemi kén intermedier termék a szulfid szulfáttá történő oxidációja során. Egyesek a szulfid oxidációja során közvetlenül szulfátot állítanak elő, így elemi kén képződése nem figyelhető meg sejtjeikben (pl. *Rhodovulum sulfidophilum, Rhodovulum strictum, Rhodopseudomonas palustris* és *Blastochloris sulfoviridis*).

A Betaproteobacteria osztályba tartozó bíbor nemkén baktériumok

A Betaproteobacteria osztályokhoz tartozó bíbor nemkén baktériumoknak három ismert nemzetsége van: *Rhodocyclus, Rubrivivax* és *Rhodoferax.*

A *Rhodocyclus purpureus* és a *Rhodocyclus tenuis* a *Rhodocyclus* nemzetség két ismert képviselője. A *Rhodocyclus purpureus* nem mozgó sejtjei fél, vagy egész csavart képeznek, a *Rhodocyclus tenuis* gyors mozgású sejtjei viszont egyenesek, vagy enyhén görbültek. Jelentős különbség van a két faj között vitamin szükséglet és szubsztrát hasznosítás alapján. A *Rhodocyclus purpureus* B12 vitamin, p-amino-benzoesav (PABA) és biotin igényes, míg a *Rhodocyclus tenuis* egyes törzseinek van csak szüksége B12 vitaminra a növekedéshez. Jól tenyészthetők szerves elektrondonorokon, mint C-forrásokon (pl. pepton, élesztő kivonat, vagy casamino-savak). Fotoautotróf módon H_2-t, fotoheterotrófként különböző szerves vegyületeket használnak elektrondonorként. Sötétben és O_2 jelenlétében respiratórikus anyagcsere jellemző rájuk, de O_2 hiányában fermenatív anyagcserére is képesek.

A *Rhodocyclus purpureus* kolóniái lila, bíboros-lila, a *Rhodocyclus tenuis*é barnás-vörös vagy bíboros-lila színű. A *Rhodocyclus tenuis* egyes törzseiben rhodopinál és spirilloxantin csoportba tartozó karotinoidokat találtak. A típustörzs (DSM 109^T) spirilloxantint szintetizál, míg más törzsek (pl. DSM 110) nem állítanak elő anhidro-rhodovibrint és spirilloxantint, de nagy mennységben rhodopinált, rhodopinolt és likopenált halmoznak fel.

Két eltérő alak (I. és II. típusok) jellemző a *Rubrivivax gelatinosus*ra. Az I. típusúak sejtjei csavart alakúak, átmérőjük 0,4-0,7 µm és kis mennyiségű nyálkát választanak ki aktív növekedésük során. A II. típusú sejtek viszont többé-kevésbé egyenes pálcikák, de néha görbültek is és jellemző rájuk nagy mennyiségű nyálka kiválasztás. Barna színűek. Rhodopin, rhodopinál és likopin karotinoid tartalmúak, de egyes törzsek spirilloxantinokat tartalmazhatnak és rhodopinált viszont nem. Tenyésztésükhöz tiamin és biotin szükséges, de egyes törzseknek pantoténsav igényük is van. Elektrondonorként és C-forrásként szerves anyagokat hasznosítanak (pl. pepton, élesztő kivonat, vagy casamino-savak). Fotoautotróf módon H_2-t, fotoheterotróf életmódban különböző szerves vegyületeket használnak elektrondonorként. Hasonlóan, mint a *Rhodocyclus*ok, O_2 jelenlétében és sötétben légzési anyagcsere jellemző rájuk, de O_2 hiányában fermentációra is képesek.

A *Rhodoferax* nemzetségbe két ismert faj tartozik. A *Rhodoferax fermentans*t szennyvízből izolálták, a *Rhodoferax antarcticus*t viszont antarktiszi mikrobiális szövedékből. Mindkét faj fotoheterotróf, szaporodik fényben anaerob körülmények között és sötétben atmoszférikus O_2 tartalomnál. Sejtjeik jól növekednek szerves vegyületek jelenlétében, mint pepton, élesztő kivonat, vagy casamino-savak. A fotoszintetizálók leves tenyészetei barackos-barnás színűek, de kemotróf életmódra áttérve elvesztik színűket vagy halvány rózsaszín színűek. Biotint igényelnek növekedési faktorként. A *Rhodoferax fermentans* sötétben fermentációra is képes, piruvát és a fruktóz ilyenkor a legjobb szubsztrát számukra.

A *Rhodoferax fermentans* sejtek fő abszorpciós spektruma kb. 800 és 850 nm-nél van. Sejtjeik tartalmaznak belső (core) ((LH I) és perifériális (LH II) fénygyűjtő komplexeket. A *Rhodoferax antarcticus* sejtek abszorpciós maximumai 800, 820 és 860 nm-nél vannak. A *Rhodoferax antarcticus* jól adaptálódott a kis hőmérsékletekhez (optimális 12-20 °C), de képes 0 °C-on is szaporodni.

10.12/2. táblázat. Bíbor nemkén baktérium nemzetségek és jellemző tulajdonságaik

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Filogenetikai csoportok és jellemzők	Nemzetségek
Alphaproteobacteria	
spirillum, poláris csilló	*Rhodospirillum* *Phaeospirillum* *Rhodovibrio* *Rhodothalassium* *Roseospira* *Rhodospira* *Roseospirillum*
pálcika, poláris csilló, sarjadzással szaporodó	*Rhodopseudomonas* *Rhodoplanes*
pálcika, harántirányú kettéosztódás, ovalistól a pálcika alakú sejtekig	*Rhodobium* *Rhodobacter*
ovális, peritrich csilló, sarjadzó és hifát képző	*Rhodovulum* *Rhodomicrobium*
nagy méretű kokkusz, acidofil (optimum pH 5)	*Rhodopila*
kis méretű kokkusz, alkalofil (optimális pH 9)	*Rhodobaca*
Betaproteobacteria	
gyűrű alakú, vagy spirillum	*Rhodocyclus*
görbült pálcika	*Rubrivivax*
görbült pálcika	*Rhodoferax*

10.13. Heliobaktériumok (Makk Judit)

A heliobaktériumok kis G+C tartalmú Gram-pozitív sejtfalas, endospóra képző fototróf baktériumok. Anoxikus fototróf anyagcserére képesek és csak rájuk jellemző a bakterioklorofill-*g* tartalom. A Heliobacteriaceae családba 4 nemzetség tartozik: *Heliobacterium, Heliophilum, Heliorestis* és *Heliobacillus*. A bakterioklorofill-*g* tartalmon túl a heliobaktériumok belső fotomembrán rendszereket nem tartalmaznak. A fotokémiai apparátusuk a citoplazmamembránban helyezkedik el.

A bakterioklorofill-*g* szerkezete hasonlít a növényi klorofill-*a*-hoz, és a bíbor és zöld baktériumok különböző bakterioklorofilljaihoz. Azonban a bakterioklorofill-*g* porfirin vázának II. pirrol gyűrűje redukált, és a bakterioklorofill-*a*- és *b*-re jellemző fitanol vagy geranil-geraniol helyett farnezol alkohol észteresíti. A bakterioklorofill-*g* tartalmuknak köszönhetően a heliobaktériumok egyedülálló módon tudják hasznosítani a rendelkezésükre álló fénysugarakat. Abszorpciós maximumuk 788 nm körül van. A reakciócentrumuk tartalmazza a fénygyűjtésben szerepet játszó elkülönült antenna pigment-fehérje komplexeket. A heliobaktériumoknál a fényhasznosítás során az elsődleges elektrondonor a bakterioklofill-*g* és az elsődleges elektronakceptor egy klorofill (nem bakterioklorofill)-*a* molekula (hidroxi-klorofill-*a*). A reakciócentrumuk a zöld növények I fotocentrumához hasonlít, FeS-típusú. A pigmentek bioszintézisében szereplő gének molekuláris összehasonlító vizsgálatai alapján is kiderült, hogy a heliobaktériumok és az oxigéntermelő fototrófok között közeli filogenetikai rokonság van.

Az egyedülálló bakterioklorofill-*g*-n kívül a heliobaktériumok egyedi karotinoidokat is hordoznak. A heliobaktériumok mindegyike kis mennyiségben 40 C-atomos neurosporén karotinodot tartalmaz, de néhány heliobaktérium vizsgálata során kiderült, hogy 5 féle, strukturálisan hasonló felépítésű 30 C-atomos karotinoidokat tartalmaznak nagyobb mennyiségben: főként 4,4´-diaponeurosporént. A heliobaktériumok 30 C-atomos karotinoid tartalmukkal is egyedülállók a 40 C-atomos karotinoid származékokat tartalmazó fototróf szervezetek között.

Sejtjeik 1 µm x 6-10 µm méretű nagy pálcikák. Az alkalofil *Heliorestis daurensis* rövid 8-20 µm hosszúságú fonalakat képez. A legtöbb heliobaktérium poláris, vagy peritrich csillókkal aktív mozgásra képes. A *Heliobacterium gestii* 7-10 µm hosszúságú spirillum alakú. Hasonlóan, mint a *Bacillus*-ok és *Clostridium*-ok, kedvezőtlen körülmények között Ca^{2+}-ionokban és Ca-dipikolinátban gazdag endospórát hoznak létre.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Obligát anaerob szervezetek. Foto- és kemotróf növekedésre egyaránt képesek. Anoxikus környezetekben fototróf módon élnek fény és szerves C-források jelenlétében, mint fotoheterotrófok. Ellentétben a bíbor nemkén baktériumokkal, viszonylag kevés szerves szubsztrátot hasznosítanak fotoheterotróf életmódjukhoz: pl. piruvátot, laktátot, acetátot, butirátot (+ CO_2), etanolt (+ CO_2) és élesztő kivonatot, a *Heliobacterium gestii* néhány cukrot is.

A piruvátot, mint egyedüli szénforrást a heliobaktériumok univerzálisan hasznosítják. Sötétben piruváton alapuló kemotróf életmód jellemző a legtöbb heliobaktériumra. Kemotrófként tenyészthetők anaerob környezetben, nagy piruvát tartalmú, növekedési faktorként biotint tartalmazó és erősen pufferolt táptalajokon. A piruvát fermentációjára is képesek. A fotoheterotróf növekedést lehetővé tevő más szénforrásokat nem hasznosítanak kemohetrotróf életmódjuk során. Piruvát tartalmú táptalajokon acetátot halmoznak fel nagy mennyiségben. Így valószínűleg kemotróf növekedésük során piruvátot fermentálnak, a piruvátot acetil-koenzimA-n keresztül acetáttá alakítja, miközben ATP is szintetizálódik szubsztrát szintű foszforilációval.

Néhány faj redukált kénformákat is igényel bioszintetikus folyamataihoz. A táptalajaikat kis mennyiségű tioszulfáttal, ciszteinnel, metioinnal, tioglikoláttal, szulfiddal, vagy élesztő kivonattal szükséges kiegészíteni emiatt.

Fotoautróf növekedést nem tudtak kimutatni a heliobaktériumok között. Sok heliobaktérium szulfiddal szemben toleráns. Az 1-2 mM szulfid koncentrációjú fotoheterotróf növekedést lehetővé tevő táptalajokon képes a szulfid elemi kénné történő oxidációjára (a kén a táptalajban halmozódik fel). Azonban szulfid és C-forrásként CO_2 vagy bikarbonát jelenlétében sem sikerült fotoautotróf anyagcserét kimutatni náluk. A molekuláris hidrogént (H_2) sem képesek hasznosítani elektrondonorként. Sejtjeikből a Calvin-ciklus kulcs enzimének (ribulóz-biszfoszfát-karboxiláz-oxigenáz, RuBisCO) és más autotróf CO_2 fixációs mechanizmusokért felelős enzimek génjeit sem sikerült kimutatni molekuláris módszerekkel sem.

A heliobaktériumok szokásos előfordulási helye a talaj. A heliobaktérium endospóra képzése révén nagy túlélő a természetben, endospórás alakban életben maradnak számukra kedvezőtlen körülmények között is. Tipikus élőhelyük a rizsföldek (pl. *Heliobacterium gestii, Heliobacillus mobilis* és *Heliophilum fasciatum*). A rizs növény rizoszférájában nagyon gyakoriak, a növény számukra szerves anyagokat állít elő fotoheterotróf életmódjukhoz. A heliobaktériumokról ismert, hogy N_2-fixációra is képesek. A N_2 fixáló heliobaktériumok és a rizs növény között igazi szimbiotikus kapcsolat alakulhat ki, amikor is a baktériumok N_2 fixációjuk révén a rizs növényt N-forrással, a rizs növény pedig C-forrásokkal látja el a baktériumokat. A heliobaktériumok előfordulnak még nagyobb számban alkalikus környezetekben is, mint szóda tavakban és alkalikus talajokban (pl. *Heliorestis daurensis* és *Heliorestis baculata*). Az 50-52 C°-os optimális hőmérsékletet igénylő *Heliobacterium modesticaldum*ot viszont hőforrásokból és vulkánikus talajokból mutathatók ki.

10.14. Aerob anoxikus fototróf baktériumok (Makk Judit)

A fotoheterotróf életmódra képes aerob anoxikus fototrófok (aerobic anoxygenic phototrophic bacteria [AAPB]) széleskörben elterjedtek a környezetben. Képesek kemoorganotróf anyagcseréjük mellett oxigén jelenlétében fényenergia anoxikus módon történő hasznosításával ATP-t előállítani. A fototróf bíbor baktériumokhoz hasonlóan tartalmaznak bakterioklorofill-*a*-t és karotinoidokat, valamint citoplazmájukban belső membránrendszereket. Bakterioklorofill tartalmuk jóval kisebb, mint a bíbor baktériumoké. Respiratórikus energia előállításuk erősen függ az O_2, illetve egyes fajok (pl. *Roseobacter denitrificans*) esetén alternatív elektronakceptorok jelenlététől. Bakterioklorofillokat, illetve fényhasznosításhoz apparátust csak aerob környezetekben szintetizálnak. Jellemző tulajdonságuk, hogy csak aerob környezetekben képesek anoxikus fototróf életmódra, míg fényben és anoxikus környezetekben nem képesek növekedni, valamint fototróf anyagcseréhez pigmenteket előállítani.

A 70-es évek második felében elsőként néhány aerob tengeri környezetből izolált metilotróf baktériumnál fedezték fel, hogy mint obligát aerob kemoheterotróf baktériumok bakterioklorofill-*a* tartalmúak. Színük rózsaszíntől narancsig változott.

Anoxikus fototróf anyagcserére képes mikrobák kimutatása az aerob környezetből kezdetben szokatlannak tűnt, de ma már tudjuk, hogy széleskörben elterjedtek a környezetben, nagy számban találhatók tenyészthető és nem tenyészthető Alphaproteobacteria és Betaproteobacteria osztályok között. Valószínűleg az anoxikus bíbor nemkén baktériumok leszármazottai, de alkalmazkodtak az oxikus környezetekhez.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Gyakoriak édesvízi és tengeri környezetekben, meromitikus tavakban, hideg- és melegvizű forrásokban, savas csatornavizekben, de izolálhatók talajokból és óceánok mélyén fekete füstölőkből.

A legtöbb fajt eutróf környezetekből mutatják ki, az aerob heterotróf mikrobaközösség jelentős részét alkothatják. Gyakran találhatók hőforrások cianobaktériumos (pl. *Oscillatoria*, *Synechococcus*) szövedékében bíbor baktériumok (pl. *Thiocapsa roseopersicina*, *Rhodopseudomonas palustris*, *Rhodomicrobium vannielii* és *Rhodopseudomonas viridis*) és algák társaságában. Az *Erythromonas ursincola*t 40 °C-os, a *Roseococcus thiosulfatophilus*t 54 °C-os vízből is izolálták, de laboratóriumi tenyészkörülmények között mezofil mikroorganizmusok hőmérsékleti optimumuk 28-30 °C közötti. Két mérsékelten termofil, illetve termotróf baktériumot (*Porphyrobacter tepidarius* és *Citromicrobium bathyomarinum*) fedeztek fel ezidáig. A *Porphyrobacter tepidarius*t az Usami hőforrás (Japán) mikrobiális szövedékéből izolálták, a mintavételi hely hőmérséklete 42,7°C, pH-ja 5,8 és a szövedék főként sötétzöld fonalas cianobaktériumból állt. Számára az optimális hőmérséklet 40-48 °C, maximum 50 °C-on nő. Bakterioklorofill-*a* tartalmú aerob anoxikus fototróf baktériumokat óceánok mélyén fekete füstölőkben (2000 m mélyből, Juan deFuca Ridge, Csendes-óceán) is találtak. A *Citromicrobium bathyomarinum* JF-1 jelzetű reprezentatív törzs tenyészetben széleskörű ökológiai toleranciával rendelkezik (pH 5,5-10; 10 % NaCl; hőmérséklet 5-42 °C).

Két ismert talajból kimutatott faj a *Craurococcus roseus* és a *Paracraurococcus ruber*.

Az aerob anoxikus fototróf baktériumok legnagyobb számban és diverzitásban a tengerben találhatók. Néhány nyílt tengeri fajt (pl. *Porphyrobacter neustonensis*) édesvízi szubtrópusi tóban is megtaláltak. Acidofil, bakterioklorofill-*a*-t szintetizáló heterotróf szervezeteket (*Acidiphilium* nemzetség tagjait) izoláltak savanyú bányavizekből, szenes meddőhányókból és szénbányák vizeiből. *Acidiphilium* nemzetség tagjai számára az ideális pH 2-6 között van és gyakran együtt találhatók ilyen környezetekben az *Acidithiobacillus ferrooxidans* fajjal.

A heterotóf mikrobák jelentős hányadát teszik ki az Adriai-tengerben. Sós és rétegzett meromitikus tavakban is megtalálhatók nagy számban. A *Rubrimonas cliftonensis*t, a *Roseivivax haloduran*st és a *Roseivivax halotoleran*st izolálták csillárkamoszatokról és Ausztrália nyugati partvidékéről származó stromatolitokról is.

Az aerob anoxikus fototróf baktériumok taxonómiai besorolásakor a morfológiai és élettani tulajdonságok egyaránt meghatározóak. A szerves anyagokban gazdag tápagarokon tenyésztve a nem fototróf heterotróf mikrobák gyorsabban szaporodnak és elnyomhatják az aerob anoxikus fototróf mikrobákat. Azonban majdnem mindegyik aerob anoxikus fototróf baktérium erősen pigmentált kolóniákat képez aerob környezetekben. A színes kolóniák jelzik elsősorban az aerob anoxikus fototróf mikrobák jelenlétét és ennek megerősítéseként szükséges a bakterioklorofill tartalmú sejtek abszorpciós spektrumának felvétele. A bakterioklorofill-*a* kimutatása alapján lehetséges megkülönböztetni az aerob anoxikus fototróf baktériumokat más heterotróf mikrobáktól. Vizes sejt szuszpenziókban a bakterioklorofill-*a* abszorpciós csúcsa 800 és 880 nm között van, a sejtek acetonos-etanolos kivonataiban pedig 770 nm-nél.

Az obligát fototróf anoxikus baktériumok egyik fő elkülönítő tulajdonsága a fakultatív anaerob fototróf nemkén baktériumoktól, hogy képtelenek fototróf anyagcserére anaerob körülmények között.

Az aerob fototróf anoxikus baktériumok jellegzetes színűket annak köszönhetik, hogy nagy mennyiségben tartalmaznak karotinoid pigmenteket. Az abszorpciós spektrumuk a kék és zöld tartományba (420-tól 550 nm-ig) esik. A karotinoid tartalmuk fajspecifikus bélyeg. A vöröses-narancs színű *Erythromicrobium ramosum* körülbelül 20 különböző karotinoid pigmentet tartalmaz, közülük 10-nek a pontos kémiai szerkezetét meghatározták. Ezeket a 40 C-atomos karotinoidokat 4 típusba sorolták: (1) biciklusos karotinoidok (β-karotin és hidroxil származékaik, mint zeaxantin, adonixantin, kaloxantin és nostoxantin); (2) monociklusos bakteriorubixantinál karotinoid; (3) aciklusos spirilloxantin; (4) poláros karotinoid, az eritroxantin-szulfát. Az adonixantin és a 2,3,2′,3′-tetra-hidroxi-β,β,-karotin-4 kivételével az *Erythromicrobium ramosum*hoz hasonló karotinoid tartalma van az *Erythrobacter longus*nak és *Erythrobacter litoralis*nak is. Az *Erythrobacter*eknek a fő karotinoidjuk a zeaxantin, de *Erythromicrobium* fajokban a zeaxantin minor komponens és főként a bakteriorubixantinál, eritroxantin-szulfát és 2,3,2′,3′-tetra-hidroxi-β,β,-karotin-4-et tartalmaznak. A biciklusos karotinoidokat, mint a β-karotint és hidroxil származékait *Erythrobacter* és *Erythromicrobium* fajokban mutatták ki, továbbá *Erythromonas* és *Sandaracinobacter* nemzetségbe tartozók színe jelzi, hogy karotin típusú karotinoidot tartalmaznak. A bíbor fototróf baktériumokban ritkán találhatók karotinok (a β-karotin kivételesen a *Rhodomicrobium vannieli*ből mutatható ki kis mennyiségben). Poláros karotinoid-szulfátot viszont ezidáig egyedülállóan csak az aerob anoxikus fototrófokban mutattak ki.

A rózsaszínes-vöröses színű *Roseococcus* fajoknak a karotinoid összetétele nem annyira változatos, mint az *Erythrobacter* és *Erythromicrobium* fajoknak, de mindenképp szokatlan. A *Roseococcus thiosulfatophilus* főként

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

két poláros vörös pigmentet tartalmaz, a 30 C-atomos karotin-dioátot (4,4′-diapokarotin-4,4′-dioát) és ennek diglükozil észterét (di[β-D-glükopyranozil]-4,4′-diapokarotin-4,4′-dioát). Együtt a teljes karotinoid tartalom 95%-át adják. Erősen poláros 30 C-atomos karotinoidok nem találhatók a bíbor fototróf baktériumokban, a diglükoziles formát a *Methylobacterium rhodinum* faj törzsei tartalmazzák.

A *Roseobacter*ekben a leggyakoribb karotinoid a szferoidenon, ami az anoxikus bíbor baktériumokban (pl. *Rhodobacter*) a fő karotinoid. Az *Acidiphilium rubrum*ban az egyetlen karotinoid a spirilloxantin, ami számos bíbor fototróf baktériumban is megtalálható.

Az aerob anoxikus fototróf baktériumokra tipikusan jellemző, hogy relatíve kisebb mennyiségű bakterioklorofill-*a*-t tartalmaznak, mint karotinoidokat (ebben a tulajdonságban eltérnek a bíbor fototróf baktériumoktól).

A *Roseococcus thiosulfatophilus* és *Erythromicrobium ramosum* esetén a bakterioklorofill karotinoidokhoz viszonyított moláris aránya 1:4, illetve 1:7. De valójában a tisztított pigment-fehérje komplexekben ez az arány lecsökken 1:1,4-re a *Roseococcus thiosulfatophilus*oknál, 1:1-0,3-ra *Erythromicrobium ramosum*oknál. Az *Erythrobacter longus* sejtek vizsgálatai során kimutatták, hogy a teljes karotinoid tartalom több mint 70%-a nem funkcionál fénygyűjtő pigmentként. A fény hatása a pigmentek szintézisére nagyjából hasonló mind az aerob, mind az anaerob fototróf baktériumokban, bár mennyiségi különbségek mutatkoznak. Általában a fény stimulálja a növekedésüket és gátolja az aerob légzésüket a fotoszintetikus elektrontranszport működtetése révén. Az anaerob fototróf baktériumokban a nagy fényintenzitás represszálja a bakterioklorofillok szintézisét, míg a mérsékelt és kis fényintenzítás stimulálja a maximális bakterioklorofill szintézist. Az aerob anoxikus fototróf baktériumokban az alacsony fényintenzitás gátolja a bakterioklorofill szintézisét.

Az acidofil *Acidiphilium rubrum*nál Zn-tartalmú bakterioklorofill-*a*-t fedeztek fel, ami fitol lánccal van észteresítve. Az *Acidiphilium rubrum* sejtkivonatában a Zn-bkl:Mg-bkl:bakteriofeofitin arány 13:2:1-nek mutatkozott. Az *Erythrobacter longus*ból és *Roseobacter denitrificans*ból származó bakterioklorofill-*a*-k fitol alkohollal észteresítettek, hasonlóan a legtöbb bíbor fototróf baktériumhoz. Azonban sok fajnál még nem ismert, hogy a bakterioklorofill milyen alkohollal van észteresítve.

Az *Erythrobacter*, *Erythromicrobium*, *Roseococcus*, *Porphyrobacter*, *Erythromonas,* vagy *Citromicrobium* nemzetségbe tartozó sejtek ultravékony metszetes elektronmikroszkopós felvételein intracitoplazmatikus mebránrendszer nem látható. Viszont a *Roseobacter denitrificans* törzsek vizsgálatai során néha vezikulum-szerű, a *Sandaracinobacter sibiricus*nál (régebbi neve *Erythrobacter sibiricum*) vezikulum-szerű, illetve húrok-szerű citoplazma betüremkedések mutattak ki az elektronmikroszkópos vizsgálatok során.

Bár az aerob anoxikus fototróf baktériumok és a fototróf bíbor nemkén baktériumok fényhasznosító apparátusa, az elektronszállítók, a reakciócentrum és a fénygyűjtő rendszer I. polipeptidjei hasonlóak, de az aerob anoxikus fototrófok csak aerob körülmények között képesek fényenergia hasznosításra. Az aerob anoxikus fototróf baktériumok fényhasznosító apparátusának fotokémiai aktivitását több laboratóriumban megvizsgálták, különböző technikákkal eltérő fajok esetén. Eredmények azt mutatatták, hogy *Erythrobacter*, *Roseobacter*, *Roseococcus*, *Erythromicrobium*, *Erythromonas* és *Sandaracinobacter* nemzetségekbe tartozó fajoknál fény indukálta ciklikus elektrontranszfer működik aerob körülmények között. Ezek a baktériumok oxigén hiányában képtelenek voltak fény-függő fotofoszforilációra. A *Roseobacter denitrificans*, *Erythrobacter litoralis*, *Erythromicrobium ramosum*, *Erythromonas ursincola*, *Sandaracinobacter sibiricus* és *Roseococcus thiosulfatophilus* sejteiben anaerob viszonyok között nem működött a fényhajtotta elektrontranszport, feltehetőleg a reakciócentrumban az elsődleges elektronakceptor, a kinon (Q_A) nagy redoxpotenciálja miatt. A Q_A redoxpotenciál közép értéke pH 7,8-nál + 150, + 80, + 25 és + 5 mV volt *Erythrobacter litoralis*, *Erythromicrobium ramosum*, *Erythromonas ursincola* és *Sandaracinobacter sibiricus* fajoknál. Ezek az értékek jóval nagyobbak, mint az anaerob fototróf bíbor nemkén baktériumoknál (pl. *Rhodobacter sphaeroides*, *Rhodospirillum rubrum*, *Rhodocyclus tenuis* és *Rhodopseudomonas viridis*). Az aerob anoxikus fototróf baktériumokban a Q_A redukált állapotban (dihidro-kinol) van anaerob körülmények között, és O_2 szükséges, hogy hatására oxidálódva képes legyen kinon formában elektronakceptorként viselkedni.

Az aerob anoxikus fototrófok közül csak a *Roseobacter denitrificans* képes anaerob denitrifikációra, illetve alternatív elektronakceptorként használja a trimetil-amin-N-oxidot (TMAO). A többi aerob anoxikus fototróf szervezet O_2 jelenlétét igényli élettevékenységéhez. O_2 szükséges a bakterioklorofillok és karotinoidok szintéziséhez is.

Az aerob anoxikus fototrófok nem képesek autotróf életmódra, a Calvin-ciklus kulcs enzimét (RubisCO) egyetlen képviselőjükből sem sikerült kimutatni.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Az aerob anoxikus fototrófok a szerves C-források széles skáláját (pl. élesztő kivonat, pepton, kazein) képesek hasznosítani kemotróf anyagcseréjükhöz. Legtöbb faj képes hasznosítani cukrokat, zsírsavakat, trikarboxilsavakat és aminosavakat. Az *Erythromicrobium* nemzetségbe tartozók közül néhányan az etanolt kis koncentrációban képes egyedüli C-forrásként metabolizálni. Lipolitikus aktivitást is kimutattak sok faj esetén, Tween tartalmú táptalajokon. Néhány faj keményítő és zselatin hidrolízisére is képes. Az *Acidiphilium* nemzetségbe tartozók viszont kivételesen csak relatív alacsony tápanyag koncentrációjú környezeteket kedvelnek. Hasonlóan a fekete füstölőkből izolált *Citromicrobium*ok is oligotróf körülményeket kedvelnek. A glutamát, butirát és az élesztő kivonat a *Citromicrobium*ok számára a legjobb C-forrás, acetát és glükóz tartalmú táptalajokon gyenge növekedést mutatnak.

10.15. Cianobaktériumok (Makk Judit)

A Cyanobacteria törzs az egyik különálló és legnépesebb csoportja a Bacteria doménnek. A 16S rRNS gén bázissorrend meghatározás alapján legközelebbi rokonaik a filogenetikai törzsfán a kis G+C tartalmú Gram-pozitív baktériumok (pl. *Clostridium innocuum* és *Bacillus subtilis*).

A legősibb prokarióta szervezetek közé tartoznak. A földi élet legkorábbi (3,5-3,2 milliárd éves) bizonyítékaiként a mikrofossziliáik a kora-archaikumból kerültek elő Dél-Afrikában és Nyugat-Ausztráliában. Maradványaikat kőzetek csiszolataiból mutatták ki (cianobaktérium sejtjeihez hasonló, 0,5-2 µm sejtátmérőjű és 300 µm hosszúságot is elérő fonalas formák).

A cianobaktériumok voltak az első oxigéntermelő fotoszintézist folytató élőlények. A földtörténet során jelentős szerepet töltöttek be a légkör oxigénnel való dúsításában. A Föld eredeti reduktív légkörét ezek az élőlények alakították át oxidatív légkörré mintegy 2,2-2,4 milliárd évvel ezelőtt. Az oxigén lehetővé tette az aerob légzés evolúcióját. Ismert, hogy a szerves vegyületek O_2-alapú lebontása energetikai szempontból jóval hatékonyabb, mint az anaerob fermentáció. Az aerob légző szervezetek megjelenése a többsejtű szervezetek kifejlődésének előfeltétele lehetett. A cianobaktériumok körében jelent meg először a légköri nitrogén megkötésének képessége is, így a Föld mai légkörének kialakításában a szén, az oxigén, és a nitrogén körforgása révén alapvető fontosságú volt ezen oxigéntermelő baktériumok megjelenése.

A cianobaktériumok membrán rendszere hasonló a növények és algák kloroplasztiszaihoz, hiszen rendelkeznek külső és belső membránnal, illetve tilakoid membránrendszerrel. A cianobaktériumokban a növényi kloroplasztiszokhoz hasonlóan O_2 felszabadulással járó fotoszintézis zajlik. Az endoszimbiózis elmélet szerint a cianobaktériumokat a kloroplasztiszok őseinek tekintik, tulajdonképpen a növények és algák kloroplasztiszai a bekebelezett cianobaktériumok leszármazottai.

10.15.1. A cianobaktériumok sejtfelépítése

A cianobaktériumok sejtfala Gram-negatív, melynek peptidoglikán rétege vastagabb, mint általában a Gram-negatív sejtfalas baktériumoké. Ez a vastag peptidoglikán főként a mechanikai védelmet szolgálja. Sejtjeikre morfológiai sokféleség jellemző (lásd. 3.2.1. alfejezet). Magányos sejteket képzők, kolóniákban élő, illetve fonalas formák egyaránt ismertek. Egyesek csak szigorúan magányos sejtes formában fordulnak elő, sejtjeik alakja lehet gömb, henger, vagy tojás forma. Mások a szaporodás során időlegesen kolónia formában együtt marad(hat)nak. A nyálkaburokba (tokba, glikokalixba) ágyazódott kolóniák lehetnek laposak, gömb alakúak, vagy szabálytalan aggregátumok. A legkisebb cianobaktériumok sejtátmérője 0,5-1 µm körüli (pl. *Prochlorococcus*ok), de ismertek akár 100 µm hosszú fonalakat alkotó (*Oscillatoria* spp.), vagy szabad szemmel is észrevehető sejtaggregátumokba rendeződött alakok. A sejtek által kiválasztott nyálkás anyag legtöbbször poliszacharid, de ismerünk fehérje tartalmú tokos formákat is. A fonálképzők esetén a sejtfonalak (trichoma) a sejtek egy osztódási sík mentén hasadva jönnek létre. Egyes fajoknál a fonalakat nyálkás burok borítja. A fonalasok fejleszthetnek speciális sejteket, mint például nitrogén-fixációban fontos heteroci(sz)tákat. A fonalak egyes fajoknál elágazhatnak. Morfológiai bélyegek alapján a cianobaktériumokat 5 nagyobb csoportba szokták sorolni: (1) magányos sejteket képzők, haránt irányú kettéosztódással szaporodók; (2) egysejtesek, többszörös hasadással osztódók; (3) fonalasok és tartalmaznak speciális sejteket [pl. N_2 fixációban szerepet játszó heteroci(sz)tákat]; (4) heteroci(sz)tákat nem tartalmazó fonalas formák; (5) elágazó fonalas formák.

Az egysejtű cianobaktériumok kettéosztódással szaporodnak. Az osztódás során a sejt középső része befűződik, centripetális növekedéssel fokozatosan kialakul az új sejtfal. A kolóniás és fonalas formák hasonlóan szaporodnak, a kolónia, vagy a fonál pedig feldarabolódik és különválik. A trichomák feldarabolódó részeit hormogóniumoknak

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

nevezzük. Létrejöhet azáltal, hogy a fonálon belül két szomszédos sejt fala elválik, vagy egy trichomán belüli sejt elhal. Egyes csoportoknál (pl. *Pleurocapsa fluviatilis*) viszont baeocita képzés figyelhető meg, amikor is az anyasejtben sok apró leánysejt képződése többszörös hasadással (multiple fission) történik (baeocita képzők).

Legtöbb cianobaktériumnál fimbriák (pilusok) előfordulnak. Csillókkal nem rendelkeznek. Néhány egysejtű forma (pl. *Cyanothece aeruginosa*) és kocsonyás tokkal körülvett fonalas cianobaktérium (pl. *Oscillatoria* fajok) viszont az aljzaton mozgásra képes (**10.15/2. animáció**). A sikló mozgás mechanizmusa nem teljesen ismert. Újabban azt tartják, hogy a murein rétegen kívül számos mikrofibrillum található, mely spirálisan kígyózik (hullámzik) a sejt vagy a fonál körül, s ez a hozza mozgásba a sejtet. Az *Oscillatoria*k jellegzetes (kígyószerű) mozgása felületükre kinyúló kontraktilis mikrofibrillumok összehúzódásának eredményeképp jön létre. A mozgásképesség a fajok számára azért is fontos, mert sokuk alzat felszínén, bevonatokban, üledék, vagy talaj felszínén él, s így a számukra optimális környezetet könnyebben elérhetik.

A cianobaktériumok membránfelépítése hasonló kloroplasztiszokhoz. Membrán rendszerüket háromféle membrán alkotja: a külső membrán, a citoplazmamembrán, valamint a tilakoidmembrán. A külső membrán, amely a Gram-negatív sejtfal része, főként fehérjéket, kisebb arányban karotinoidokat tartalmaz. A külső membránban sokféle transzporter fehérje található, amelyek passzív, illetve facilitált diffúziót lehetővé tevő csatornák, valamint aktívtranszport-komplexek. A sejtfalon belül található citoplazma- és tilakoidmembrán lipidösszetétele hasonló. A citoplazmamembrán fehérjéi között találunk transzport fehérjéket, pl. nitrát- és nitrit specifikus aktív transzport rendszereket, valamint a légzési elektrontranszportlánc és az oxidatív foszforiláció fehérjéit.

A *Prochloron*ok kivételével a cianobaktériumok tilakoidmembránjai (fotoszintetikus lemezei) morfológiailag nem hasonlítanak a növények tilakoidjaihoz, mert nem alkotnak többlemezes kötegeket, nem gránumos szerkezetűek. Szabadon helyezkednek el a citoplazmában. Az elektronmikroszkópos ultravékony keresztmetszeti felvételeken az intracelluláris elhelyezkedésű tilakoidmembránok a sejtfallal párhuzamosan futó rétegek formájában láthatók, egyenletes eloszlásban. Nem tapadnak össze, egymástól 60-70 nm távolságra, párosával helyezkednek el.

A pigment tartalmuk miatt a sejtek színe széles skálán mozog: a kékeszöldtől az ibolyás vörösig terjed. A fotoszintetikus pigment komplexek tilakoidokon találhatók, apró szemcsék (fikobiliszómák) formájában. A fikobiliproteinek apró félgömb, vagy félkorong alakú testecskéik sorokban rendezetten helyezkednek el a tilakoidok felszínén (lásd 8.3. alfejezetben). A fikobiliszómák fikobiliproteinjei fénygyűjtő komplexként funkcionálnak és nagy hatásfokkal továbbítják a fényenergiát a fotoszintetikus reakciócentrumoknak. A *Gleobacter* egysejtes cianobaktériumoknál viszont hiányzik a tilakoid. Náluk a fotoszintetikus apparátus a citoplazmamembránon található és a rúdalakzatba rendeződött fikobiliszómái merőlegesen állnak a citoplazmamembránon sorba rendeződve.

A tipikus felépítésű fikobiliszóma központi részében található az allofikocianin (APC), a tilakoidmembrán felszínén, és kapcsolatban van a II fotorenszer klorofill-*a*-jával és a rúdalakba rendeződött fikocianinokkal (PC). Ha a fikoeritrocianin (PEC), vagy fikoeritrin (PE) jelen van, akkor a rúdalakba rendeződött fikobilipropteinek legkülső korongjai.

A cianobaktériumok citoplazmájában igen sok citoplazmatikus zárványt, vagy éppen vezikulumot lehet megkülönböző mikroszkópos technikákkal, sokszor csak bonyolult minta előkészítési technikák után a transzmissziós elektronmikroszkópos (TEM) vizsgálatok segítségével.

A glikogén, mint tartalék tápanyag gyakori a cianobaktériumokban. Ovoid, vagy megnyúltabb, inkább pálcika formában fordul elő a tilakoid lemezek között. Ismert néhány polihidroxi-butirát granulumokat felhalmozó faj is. Kizárólag a cianobaktériumokra jellemzőek a nitrogén raktárként szolgáló cianoficin szemcsék, amelyek arginin és aszparaginsav kopolimerjei. Nitrogén hiányos környezetekben a polimer felhasználódik. A szemcsék fénymikroszkópos vizsgálatokkal is jól kimutathatók, mert viszonylag nagy méretűek, általában 500 nm átmérőjű granulumok, a sejt 10%-át is kitölthetik. A cianoficin szemcsék energia raktárként is szolgálhatnak. A cianoficinből származó arginin ornitinná való alakulása közben ATP szintetizálódik arginin-dihidroláz enzim közreműködésével:

$$\text{arginin} + \text{ADP} + P_i + H_2O \rightarrow \text{ornitin} + 2\ NH_3 + CO_2 + \text{ATP}$$

Arginin-dihidroláz enzim sok cianobaktériumban megtalálható és ATP forrást biztosít sötét periódusok alatt (lásd. 3.8. alfejezet).

Jellegzetes citoplazma zárványaik a karboxiszómák is. Polihedrális alakúak, a CO_2 fixáláshoz szükséges Calvin-ciklus kulcs enzimét a ribulóz-1,5-biszfoszfát-karboxiláz-oxigenáz enzimet (RuBisCO) tartalmazzák. A

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

foszforforrásként szolgáló polifoszfát granulumok (volutin szemcsék) a citoplazmában 100-300 nm átmérőjű szemcsék formájában láthatók. A fényellátottsághoz való alkalmazkodásban fontos szerepet töltenek be a sok fajnál megfigyelhető gázvakuólumok. A gázzal telt hólyagocskák fala 2 nm vastag fehérje réteg, a sejtek fajsúlyának szabályzását végzik, elősegítik a sejtek lebegését. Főként planktonikus cianobaktériumokban fordulnak elő, ezzel képes magasabbra emelkedni, vagy mélyebbre süllyedni a vízben, így megtalálni a szaporodásához optimális fényviszonyokat.

A fonalas cianobaktériumok egy részére a speciális funkciókat ellátó sejtek is jellemzőek, mint a heteroci(sz)ta, akinéta, hormogónium. Ezek a sejtek a vegetatív sejtek differenciálódásával jönnek létre (lásd. 3.2.3. alfejezet).

A cianobaktériumok egy része képes a légköri N_2 megkötésére. A nitrogén molekulákat nitrogenáz-enzim komplexeik segítségével közvetlenül ammónium-ionná (NH_4^+) alakítják. Aerob környezetekben a nitrogén fixálás heteroci(sz)tát képző fonalas fajoknál (pl. *Anabaena* [**10.15/1. animáció**], *Nostoc, Calothrix*, *Nodularia*) jellemző. Azonban heteroci(sz)tát nem tartalmazó cianobaktérium fajok (pl. *Trichodesmium*ok) is képesek nitrogén kötésre (lásd 7.1.3. alfejezetben). Ezek közül néhányan csak sötétben és anaerob körülmények között fixálnak nitrogént. Ugyanakkor egyesek képesek a nitrogén aerob körülmények közötti megkötésére is, ezeknél a nitrogén fixálás és a fotoszintézis (pontosabban a fotoszintetikus oxigéntermelés) időbeli eltolását (nappal és éjszaka) figyelték meg.

Sok heteroci(sz)tás cianobaktérium akinetákat (nyugvó formákat) is képez. A vegetatív sejtekből differenciálódnak, sejtfaluk megvastagszik a régi sejtfal körül. Az akinéta spóraanalóg, kiszáradással, fagyással szemben rezisztens, cianoficin szemcsékben, glikogénben, lipidekben és karotinoid pigmentekben gazdag képlet. Kedvezőtlen tápanyag tartalmú és/vagy fény limitált körülmények között képződnek, a túlélést teszik lehetővé, illetve a fajok levegőben történő terjedését is segítik. Akinéta formájában a cianobaktériumok több évig is üledékek felszíni rétegeiben, fénymentes környezetben várják a növekedésükhöz kedvező feltételeket.

Egyes fonalas fajok (pl. *Oscillatoria*k) a fonalak végén ún. hormogóniumokat, vékony nyálka burokkal körbevett szaporító képleteket képeznek. Az 5-15 sejtből álló hormogóniumok sejtátmérője kisebb, mint a vegetatív sejteké. Jól elhatárolható reproduktív részei a fonálnak. Szabadulásuk után aktív csúszó mozgásra képesek, a szülői fonálról levált sejtek elterjedésüket szolgálja.



10.15/1. animáció. A spirálisan csavarodott fonalas *Anabaena* cianobaktériumról készült felvételek

A fonalak végén látható megnagyobbodott színtelen sejtek a heteroci(sz)ták, amelyek nitrogén fixációt végeznek (Felvétel: Lovas Béla).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



10.15/2. animáció. A fonalat képző *Oscillatoria* cianobaktériumok mozgása

Az *Oscillatoria* cianobaktériumok fonalai nem elágazóak, imbolygó mozgást végeznek (Felvétel: Lovas Béla).



10.15/3. animáció. A kékes-zöld színű, dugóhúzó formájú, fonalat képző *Arthrospira*-szerű cianobaktériumról készült felvételek

A háttérben kisebb méretű mozgó baktériumok láthatóak (Felvétel: Lovas Béla).

10.15.2. A cianobaktériumok élettani tulajdonságai

Két fotocentrumosak (PS I és PS II) és vizet (H_2O) használják elektrondonorként a fotoszintézisükhoz, miközben O_2-t szabadítanak fel. Legtöbbjük reakciócentruma csak klorofill-*a*-t tartalmaz. A prokloronok kivételével a fikobiliszómákat képező fikobiliproteinek a fő fénygyűjtő pigmentek a cianobaktériumnál.

Legtöbbjük obligát oxigéntermelő fototróf. Azonban jó néhány oxigéntermelő cianobaktériumról (pl. *Oscillatoria limnetica*) kimutatták, hogy szulfid jelenlétében anoxikus fotoszintézisre képes váltani. Ilyenkor a II. fotorendszer részben, vagy teljes mértékben gátlódik, az elektronok a szulfidról származnak és az I. fotorendszer és a hozzá kapcsolódó elektrontranszport lánc működik.

Legtöbb cianobaktérium obligát fotoautotróf. CO_2 fixációs mechanizmusuk Calvin-ciklussal történik. A cianobaktériumoknak csak kis száma képes sötétben aerob heterotrófként életben maradni. Ilyenkor főként cukrokat, mint pl. glükózt, szacharózt és fruktózt bontanak.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

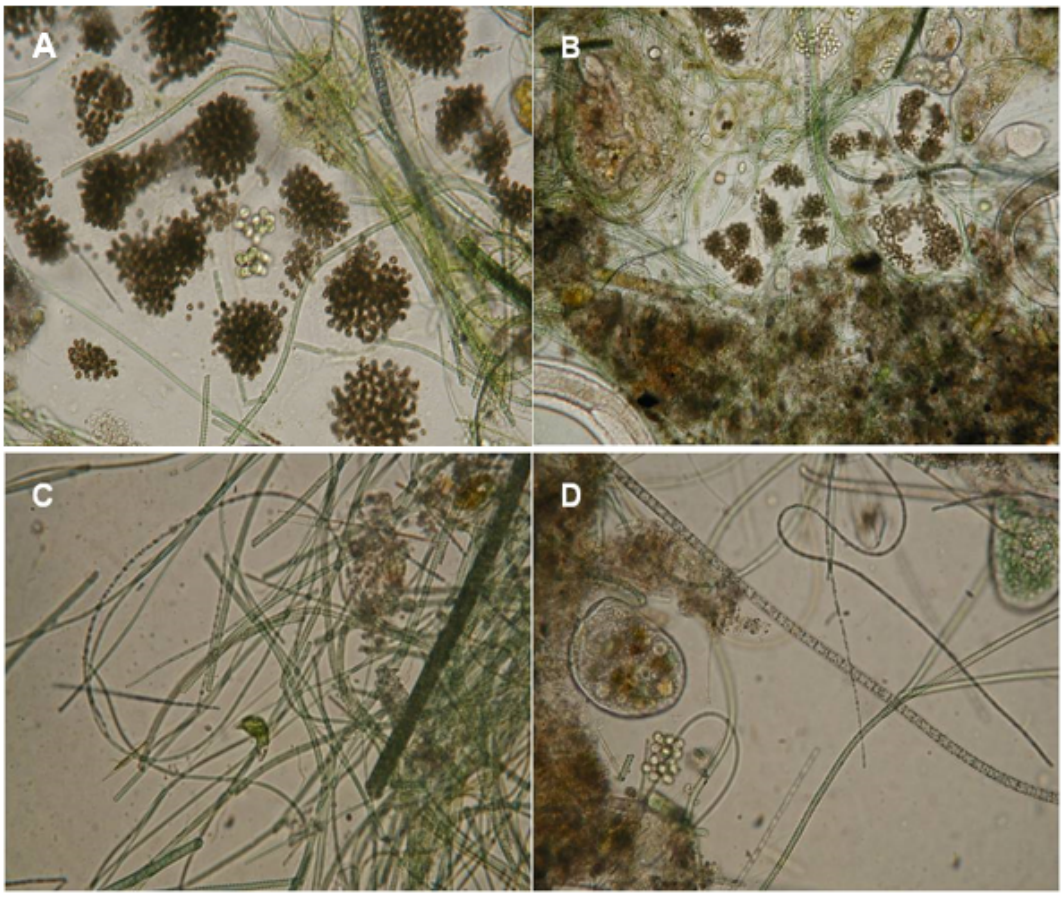
Vitaminokat nem igényelnek. N-forrásként nitrátot és ammóniát képesek hasznosítani. A N_2 fixálás gyakori a cianobaktériumoknál.

A cianobaktériumok néhány anyagcsere terméke gyakorlati szempontból jelentős. Sok cianobaktérium képes potenciális neurotoxinokat termelni vízvirágzásuk során (lásd későbbi bekezdésben bővebben), amely a vízben felhalmozódva, élőlényekbe jutva akár pusztulásukat is okozhatja. Sok cianobaktérium választ ki "föld szagú és aromájú" komponenseket. Ezek geozmin (transz-1,10-dimetil-transz-9-dekalol) tartalmú anyagok. Ez miatt van kellemetlen "iszap íze" a geozmint termelő cianobaktériumokban gazdag halastóban nevelt halak (pl. ponty vagy harcsafélék), vagy ilyen tó környékén élő vízi szárnyasok húsának.

10.15.3. A cianobaktériumok előfordulása

A cianobaktériumok az egész Földön elterjedtek. Nagy egyedszámban előforduló prokarióta szervezetek, amelyek rendkívül jó alkalmazkodóképességük révén szélsőséges környezeti feltételek között is megélnek.

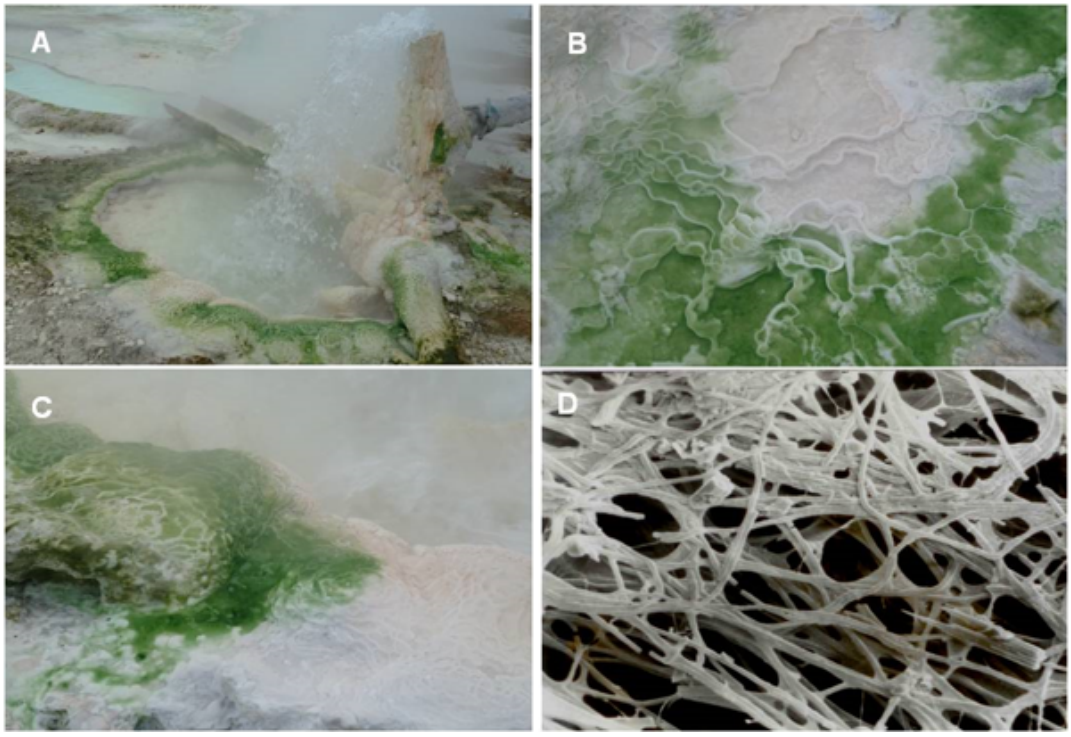
Gyakorlatilag minden víztípusban megtalálhatók, akár a víz szalinitását, akár hőmérsékletét tekintjük. Nagy tömegben, változatos színekben és formákban gyűjthetőek vizekből, üledék felszínről (**10.15/1A-D. képek**). Gyakran ott élnek, ahol más (eukarióta) szervezetek már nem képesek megtalálni az életműködésükhöz szükséges feltételeket. A hévizek, hőforrások jellemző szervezetei. A cianobaktériumok több mint 20 faja termofil. Egyesek akár még 70 °C-os vízben is képesek élni és szaporodni. Hazánkban például Egerszalókon a hőforrás közvetlen környezetében egész évben nagy tömegben találunk cianobaktériumokban gazdag életközösséget (**10.15/2A-D. képek**).



10.15/1A-D. kép. A Velencei-tó üledékfelszínén képződött zöld színű mikrobiális szövedékről készült fénymikroszkópos felvételek

A szövedékben változatos morfológiájú mikrobák figyelhetők meg, mint pl. a kolóniákban élő *Microcystis aeruginosa* cianobaktériumok [pl. A és B], fonalas cianobaktériumok (pl. *Arthrospira, Lyngbia*) [**A**, **B**, **C** és **D**], kénoxidáló baktériumok (pl. *Beggiatoa* nemzetség tagjai [**D**]) és állati egysejtűek [pl. **B** és **D**] (Fotó: Reskóné Nagy Mária).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

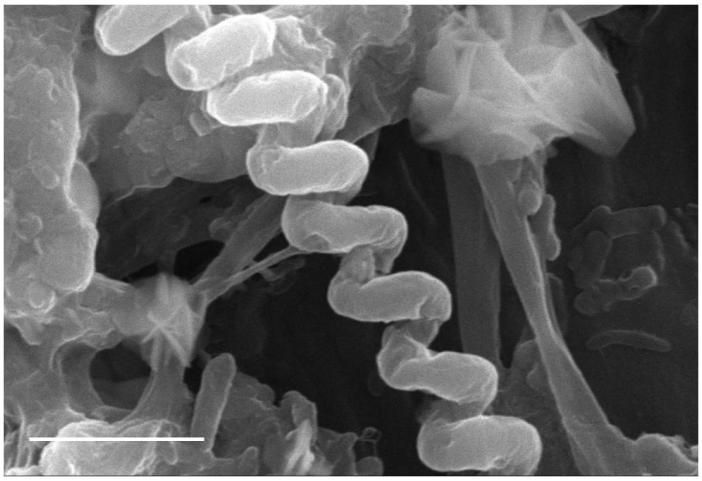


10.15/2A-D. kép. Az egerszalóki hőforrás kútjánál a mészkő kiválás felszínén zöld színű cianobaktériumokban gazdag biofilmekről készült felvételek (A, B és C), valamint erről a zöld színű cianobaktériumos biofilmről készített pásztázó elektronmikroszkópos (SEM) felvétel

A **D** képen fonalas baktériumokból álló sűrű szövedék látható. Az elektronmikroszkópos vizsgálathoz a cianobaktériumos minta 5 %-os glutáraldehides oldatban történő fixálást követően foszfát pufferes mosás után a fagyasztás folyékony nitrogénben, majd a kiszárítás liofilizálással történt (Fotók: Makk Judit).

Elviselik a szélsőségesen nagy pH-értékű vizeket, de a savanyú, 4,5-ös pH alatti vizekből általában hiányoznak. A nagy sókoncentrációt is tolerálják. A jellegzetes morfológiájú szabályos dugóhúzószerű fonalakat képző *Spirulina* (új elnevezése *Arthrospira***)** nemzetség tagjai szikes (**10.15/3. kép; 10.15/3. animáció**) és trópusi tavakban nagy tömegben találhatók. Kelet-Afrika sekély sós tavaiban a Szahara déli peremén, a Csád-tó környékén sűrű szövésű kosarakkal meregetik az ott élők a *Spirulina*kban gazdag vizet. A kosár szövedékén fennmaradó zöld színű fonaltömeget aztán kiszárítva, a helyiek zöld színű „lepényként" élelmiszerként fogyasztják.

A *Spirulina* különleges ásványi anyag tartalma és esszenciális aminosav összetétele miatt élelemként is fogyasztható prokarióta szervezet, már az aztékok is ismerték és fogyasztották. Napjainkban a keleti konyhában is gyakran használt élelmiszer, továbbá tabletta és por formájában élelmiszer-kiegészítőként is megvásárolható.



XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

10.15/3. kép. A szikes vizű Velencei-tó nádfelszíni biofilmjéről készült pásztázó elektronmikroszkópos (SEM) felvételen jellegzetes morfológiájú, dugóhúzószerű fonalat képző *Arthrospira* cianobaktérium látható

Az elektronmikroszkópos vizsgálathoz a nádbiofilm mintát 5 %-os glutáraldehides oldatban fixálták, foszfát pufferes mosás után a fagyasztás folyékony nitrogénben, majd a kiszárítás liofilizálással történt (méretarány 5 µm) (Fotó: Makk Judit).

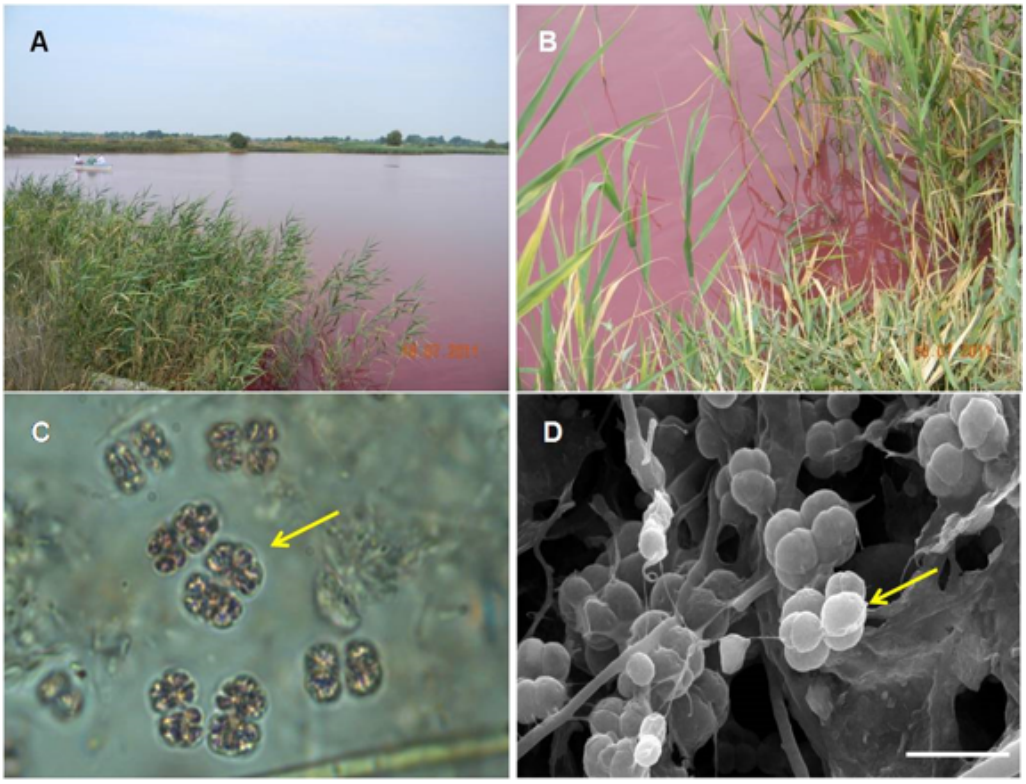
A cianobaktériumok széleskörben előfordulnak a talajok felületén (gyakran első betelepülő szervezetek) és felső rétegében, illetve sziklákon és azok felszíne alatt. A nyálkás burokkal rendelkező oscillatoria formák (*Microcoleus vaginatus*, „*Schizothrix*" spp.) gyakran heteroci(sz)tás formákkal (*Nostoc, Scytonema*) együtt mutathatók ki száraz, illetve félsivatagos élőhelyekről. Egyes cianobaktériumok képesek alkalmazkodni a kis vízaktivitású környezetekhez, kiszáradással szemben rezisztens, szárazság tűrő (xerotoleráns), szárazság kedvelő (xerofil) mikrobák közé tartoznak. Számukra a víz eső, vagy harmat formájában elérhető. Másik fontos terresztriális élőhely a cianobaktériumok számára kőzetek felszíne, illetve felszín alatti rétegei, repedései. 1961-ben Negev sivatag homokkő és mészkő darabokban a felszín alatt 1-2 mm-rel rétegesen elhelyezkedő endolitikus mikroba közösségeket fedeztek fel, amelyben a *Chlorosarcinopsis negevensis* cianobaktérium volt domináns. Későbbiekben hasonló endolitikus mikrobiális közösségeket kimutattak az Antarktiszon található egyes kőzetek belsejéből is. Jellegzetesen néznek ki azok a sziklák, amelyek élőlényeket zárnak magukba, a felületükön a "réteges hámlás" nyomai jól észrevehetők: foltosak, a színűk a fehértől a barnáig változik. Általában a mikrobák által lakott zóna a szikla felszínén 4-5 mm vastag. A felső fekete és az alatta lévő fehér réteg gombák és algák együttéléséből létrejött zuzmótársulás. A harmadik, legalsó réteget zöldalgák és cianobaktériumok népesítik be és ez zöld színű. Ezek a néha több ezer éves életközösségek a lét és nemlét határán billegnek, mert nincs semmi tartalékuk. Jobbára fagyott állapotban tengődnek, aktív életműködésük évente mintegy 500 órára tehető.

A cianobaktériumok lehetnek planktonikusak és bentikusak. A plankton közösség tagjai az óceánok parti és nyílt vízi régióiban, édesvízi és sós tavakban. Az óceáni planktonban a fikoeritrin tartalmú *Synechococcus*ok gyakran a primer producensek jelentős frakcióját képezik. A *Prochlorococcus*okról is ezt mutatták ki. Ahhoz képest, hogy a cianobaktériumok nagy számban fordulnak elő édesvizek planktonjában, nagyon sós környezetekben, és a nyílt óceánban viszont kis diverzitással, de sokszor domináns szervezeteként találhatók. A leghidegebb térségek kivételével minden óceán fotikus zónájában a kis méretű, többnyire mozgásra nem képes, nem nitrogénkötő *Synechococcus* nemzetségbe tartozók a dominánsak. Jellemző tulajdonságuk, hogy sejtjeik járulékos pigmentként fikoeritrint tartalmaznak, ami miatt fluorescens mikroszkópos vizsgálatokban narancsszínű autofluoreszcenciát mutatnak. Hasonló fenotipikai tulajdonságaik ellenére a tengeri *Synechococcus* fajok genotipikailag heterogének.

A cianobaktériumok között jó néhány a vízvirágzások jellegzetes, tömeges faja. A gázvakuólummal rendelkező fajok gyakran okoznak vízvirágzást. Sokszor a vízvirágzást okozó fajok a nyári időszakban szaporodnak el tömegesen. A trópusi és szubtrópusi óceánok fitoplanktonjának fontos tagjai a fonalas *Trichodesmium* fajok. Kötegeket és aggregátumokat képző *Trichodesmium* fajok kilométer hosszúságú vízvirágzásokat okoznak az oligotróf trópusi és szubtrópusi óceánok felszíni vizeiben. A műholdakról készült fényképeken is jól látható jellegzetes színük. A heteroci(sz)tákat nem tartalmazó *Trichodesmium*ok hatékony N_2 fixálók, jelentős szerepük van a globális N körforgalomban.

A Szarvas melletti tározó tó (Term Organ Kft. hűtő tározója) jellegzetes bíbor-rózsaszín színét is cianobaktériumok okozzák. A tározó tó különleges élőhelynek számít, miután energetikai célra hasznosított és szerves anyagokkal (pl. fenol származékok) terhelt termálvíz tározására használják. A fény és elektronmikroszkópos vizsgálatokkal egyaránt kiderült, hogy a tározó tó bíbor-rózsaszín színű elszíneződését *Gloeocapsa*-szerű kocsonya burokba ágyazott cianobaktériumok tömeges elszaporodása (**10.15/4A-D. képek**) okozza.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



10.15/4A-D. kép. Cianobaktériumos vízvirágzás a Therm-Organ Kft. hűtő-tározójában, Szarvas külterületén

A tározótó vize bíbor-rózsaszín színűnek látszik (**A** és **B**). A fény (**C**) és elektronmikroszkópos felvételeken (**D**, méretarány 5 µm) egyaránt látható, hogy a tározó tó bíbor-rózsaszín elszíneződését a lila színű, kocsonya burokba ágyazott *Gloeocapsa*-szerű cianobaktériumok (citromsárga nyíl, **C** és **D)** tömeges elszaporodása okozta. Az elektronmikroszkópos vizsgálathoz membránszűrőre koncentrált mintát 5 %-os glutáraldehides oldatban fixálták, foszfát pufferes mosás után a fagyasztás folyékony nitrogénben, majd a kiszárítás liofilizálással történt (Fotók: **A** és **B**, Borsodi Andrea; **C** és **D**, Makk Judit).

Egyes cianobaktériumok túlzott elszaporodása veszélyes is lehet, mert toxikus anyagokat termelhetnek nagy mennyiségben. A cianotoxinok mind kémiai, mind toxikológiai szempontból a természetes toxinok meglehetősen változatos csoportját képviselik. Legtöbbször a gerincesekre gyakorolt hatások alapján csoportosítják. Vannak köztük májkárosító hepatotoxinok (mikrocisztinek, nodularin, cilindrospermopszin), idegrendszeri funkciókat befolyásoló anyagok (anatoxinok, szaxitoxinok), bőr irritációt kiváltó dermatotoxinok (lyngbyatoxin, aplysiatoxin) vagy gasztrointesztinális tűneteket okozók (enterotoxin). A cianotoxinok felszíni vizekben, vagy ivóvízhálózatokba kerülve többféle betegséget is előidézhetnek, például gasztroenteritiszt, hepatomegáliát, veseelégtelenséget, gyomor- és bélgyulladást, májrákot, lép megbetegedéseket, bőr irritációt, vagy allergiás reakciókat. A legújabb kutatási eredmények azt bizonyítják, hogy hatással lehetnek fito- és zooplankton képviselőire, és növényekre is. A vizekben toxintermelő törzsek azonosítását megnehezíti, hogy ugyanazon törzs többféle hatásmechanizmusú toxint is termelhet, továbbá nem teljesen tisztázottak azon körülmények, hogy egy potenciálisan toxintermelő cianobaktérium faj toxintermelését milyen tényezők indukálják.

Hazánkban a 60-as évek végétől a Balaton és a Velencei-tó eutrofizációja okozott komoly gondot. A tavakban potenciális toxintermelő cianobaktérium fajok (*Aphanizomenon flos-aquae, Cylindrospermopsis raciborskii, Microcystis aeruginosa*) tömeges elszaporodása volt jellemző. A 90-es évek elején a Velencei-tóban az egysejtű és kolóniákat alkotó *Microcystis aeruginosa* cianobaktérium tömeges elszaporodásával kapcsolatos megbetegedésekről is írtak. A fürdőzőknek bőrbántalmaik lettek. A tó déli partján a *Microcystis aeruginosa* toxikus törzseinek tömegprodukcióját sikerült kimutatni. A törzsekből izolált mikrocisztin erős méregnek bizonyult a különböző tesztvizsgálatok során. Ugyanakkor a tó északi területén ugyanennek a fajnak a nem mérgező törzsét is izolálták. A mikrocisztinek endotoxinok. Nagy koncentrációi elsősorban a vízterek parti régióiban alakulhatnak ki, ahol a vízvirágzások során a hullámzás a cianobaktériumokat a parti sekély részre összehordja, majd ott a sejtek elpusztulnak, lizálnak. A sejtekből kiszabaduló mikrocisztinek stabil ciklikus heptapeptid szerkezetűek, sokáig kimutathatók a vízmintákból. A *Microcystis* mellett hazánkban mint potenciális mérgező és gyakorta nagy tömeget

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

elérő faj az *Anabaena flos-aquae* (mérge alkaloid, és a botulizmushoz hasonló tünetekkel járó erős mérgezést okozhat), az *Aphanizomenon flos-aquae* (toxinjai májkárosító, idegrendszert károsító hatásúak), vagy a Balatonban is előforduló *Cylindrospermopsis raciborskii* (alkaloid természetű cilindrospermopszint termel, kóros elváltozásokat okoz főként a májban, de a vesét, a szívet, a timuszt és a lépet is károsítja, és neurotoxikus hatása is ismert) emelhető ki. Bár utóbbi fajok hazai mérgezéséről nem tudunk, de nem kizárt, hogy a botulizmus rovására írt mérgezések egy részét az *Anabaena flos-aquae* okozta.

A heteroci(sz)tás nitrogénkötő cianobaktériumok (pl. *Anabaena, Nodularia, Aphanizomenon*) is gyakran nagy kiterjedésű vízvirágzásokat okoznak mezotrófikus és eutrofikus édesvizekben, vagy brakkvizekben. Utóbbi időben a Föld különböző területein ezekről jó felbontású műholdas felvételek is készültek. A cianobaktériumok N_2 megkötő képességének köszönhetően növekedésüknek nem szab gátat, ha az élőhelyükön (vízben, talajban) elfogy a szervetlen N-forrás, mert képesek a hiány pótlására. A vizeink eutrofizálódásáért gyakran a foszfát is felelős, ami főleg a műtrágyákból és foszfor tartalmú mosószerekből kerül vizeinkbe. Leggyakrabban a foszfát tartalom korlátozza az algák szaporodását, és nem véletlen, hogy nitrogénkötésre képes cianobaktériumok hozzák létre a vízvirágzásokat. Ugyanis ha a foszforból elegendő van a vízben, és az ásványi N-források kimerültek, akkor a cianobaktériumok nitrogénkötése által a légköri nitrogénből pótlódik a hiány.

Sok cianobaktérium más élőlényekkel szimbiózisban él. Hüvelyes növények cianobaktériumokkal is szimbiotikus kapcsolatban állhatnak (pl. *Trifolium*ok *Nostoc*kal*)*. A gyökér közelében élő cianobaktériumok felvehető formában biztosítják a szárazföldi növények számára is az egyik legfontosabb tápanyagot, a N-forrást. Egyes *Chroococcidiopsis*, '*Chroococcus*', *Gloeothece, Gloeocapsa*, *Calothrix*, *Scytonema*, *Stigonema*, *Fischerella* és *Nostoc* fajok zuzmók szimbiontái. Egyes *Nostoc* és *Anabaena* fajokról ismert, hogy májmohák (*Blasia*), vízipáfrányok, cikászok, zárvatermők testében élnek, ahol a nitrogénkötésben játszanak szerepet. Nem heterocisztás cianobaktériumok intracelluláris szimbiotái szubtrópusi szivacsoknak ('*Aphanocapsa*', *Oscillatoria*, *Synechocystis*, *Prochloron*), zöld algáknak (*Phormidium*), és dinoflagellátáknak (nem identifikált fajok). A *Prochloron*ok és *Synechocystis*ek extracelluláris szimbiózisban élnek szubtrópusi és trópusi zsákállatokkal. *Nostoc* fajokról még ismert, hogy intracelluláris szimbiotája a *Geosiphon pyriforme* talajlakó gombának.

Az élet legősibb nyomai között számon tartott sztromatolitok a legősibb mikrofossziliák, 3500 millió éve jelentek meg. Réteges üledékes kőzetek kialakulásában elsődleges szerepük van a fonalas cianobaktériumok metabolitikus aktivitásának. A horizontálisan finoman redőzött, rétegzett kupola alakú, vagy oszlopszerű mészkőszerkezetek a cianobaktériumok nyálkás burkukban történő karbonát-kiválasztása és az üledék felhalmozódása révén keletkeznek. Sztromatolitok ma is képződnek sekély tengeröblökben (pl. Nyugat-Ausztrália, Mexikó nyugati partjai, Perzsa öböl, Bahama szigetek).

10.15.4. A cianobaktériumok rendszerezése

A cianobaktériumok rendszertana napjainkban még meglehetősen vitatott, a botanikai és bakteriológiai megközelítésben lényeges eltérések vannak. Míg az előbbi terepen gyűjtött minták morfológiai tulajdonságain alapul, addig az utóbbi axénikus tenyészetek morfológiai, biokémiai, ökológiai, fiziológiai, kemotaxonómia és genotipikai vizsgálatán. A kétféle taxonómiai megközelítés csak kivételes esetben találkozik, ezért a cianobaktériumok taxonómiája ellentmondásos. Sok törzs esetében kizárólag morfológiai bélyegek állnak rendelkezésre, mert e fajok esetén még nem sikerült tiszta tenyészeteiket előállítani a fiziológiai-élettani és a molekuláris vizsgálatokhoz. Természetes mintákból molekuláris vizsgálat alapján egy vagy két gén bázissorrendjének ismerete alapján kapott információkat nehéz megfeleltetni a mikroszkópban látható élőlényekkel. Az is ismert, hogy csupán a morfológiai alapon történő rendszerezés ma már tudományosan kellően nem megalapozott. A morfológiai jellemzők nagy része nem állandó tulajdonsága az adott fajnak vagy nemzetségnek, variábilis és változó lehet különböző környezeti feltételek mellett.

A cianobaktériumoknak közel 500 faja létezik axénikus tenyészetként törzsgyűjteményekben, de ez csak kis hányad a klasszikus morfológiai megközelítés alapján eddig leírt 2-3000 fajhoz képest. A tenyésztett fajok DNS-ének G+C tartalma ismert. Az egysejtes formák DNS-ének százalékos GC tartalma 35 és 71 % közötti, ami jelzi, hogy e csoporton belül a genetikai rokonság mértéke kicsi. A G+C tartalomban a legkisebb eltérés (38-46%) a heterocisztás formáknál mutatkozott. Molekuláris filogenetikai vizsgálatok eredményeként (pl. 16S rDNS bázissorrend elemzés) a fonalas heterocisztás és a nem heteroci(sz)tás alakok különálló csoportokba kerültek, hasonlóan, mint az elágazó formák. Az egysejtes és morfológiai bélyegekben szegényes cianobaktériumok diverzebbek, különböző reprezentatív törzseik eltérő morfológiai tulajdonságú csoportokhoz mutattak legközelebbi filogenetikai rokonságot.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

10.15.5. Prochloron, Prochlorococcus, Prochlorothrix

A *Prochloron, Prochlorococcus*, *Prochlorothrix* nemzetségbe tartozó baktériumokra jellemző, hogy oxigéntermelő fototróf szervezetek, klorofill-*a*-t és *b*-t is tartalmaznak, de fikobiliszómákat nem. A zsákállatok bőre alól szimbiontaként elsőként felfedezett típus törzset először tévesen zöldalgának hitték, majd későbbiekben részletesebb vizsgálatok alapján tengeri cianobaktériumként írták le (*Synechocystis didemni*ként, majd átnevezték *Prochloron didemni*nek). Az utóbbi években tenyészeteken végzett morfológiai, fiziológiai, biokémiai, kemotaxonómiai, valamint tenyészetek és természetes minták tenyésztéstől független molekuláris vizsgálatai alapján kiderült, hogy ezek a nemzetségek különálló nemzetségeket képeznek a Cyanobacteria törzsön belül. A 16S rRNS gének bázissorrend elemzései alapján jobban hasonlítanak egyes cianobaktérium nemzetségekhez, mint a *Prochloron,* a *Prochlorococcus*, a *Prochlorothrix* nemzetségek egymáshoz.

Színük élénk zöld és kiegészítő pigmentek nem fedik el a klorofill színét. Kiegészítő pigmentjeik a β-karotin, zeaxantin (mint más cianobaktériumoknál), és a *Prochlorococcus*ra egyedülállóan jellemző az α-karotin. A fikobilin-proteinek és fikobiliszómák hiányoznak. A fotoszintetikus pigmentek tilakoidokban találhatók, amelyek szabadon helyezkednek el a citoplazmában, általában perifériku elhelyezkedésűek, gyakran kettesével, többedmagukkal összekapcsolódva, az eukarióta algák és növények tilakoid kapcsolódására hasonlítanak.

Három nemzetség közül kettőbe tengerben élő fajok tartoznak (*Prochloron, Prochlorococcus*). A *Prochloron*ok főként (szub)trópusi zsákállatok külső szimbiotáiként ismertek (pl *Didemnum ternatanum* kloakális üregének falába süllyedve vagy *D. carneolentum* felszínén kolóniákban élők), viszonylag nagyméretű (7-25 µm) egysejtes formák, és nem tenyészthetők.

A *Prochlorococcus*ok a nyílt óceánok gyakori legkisebb méretű (0,5–0,8 µm) kokkusz, illetve kissé megnyúlt gömb alakú fototróf szervezetei. A *Prochlorococcus*ok tulajdonképpen klorofill-*a*-t nem tartalmaznak, hanem a klorofill-*a* egy módosított formáját, a divinil-klorofill-*a*-t. Óceánokban 10^5/ml-nél is nagy sejtszámban kimutathatók, ökológiai szempontból az óceánok legfontosabb producens szervezetei. A *Prochlorococcus*ok mind mérsékelt övi, mind trópusi nyílt óceánok oligotróf vízeiben gyakoriak. Genetikailag két csoportba oszthatók: (1) az óceánok fotikus zónájának kisebb fényintenzitású mélyebb régióihoz és (2) az óceánok nagy fényintenzitású felszínhez közeli eufotikus zónáihoz alkalmazkodók. A *Prochlorococcus*ok eltérő klorofill tartalmával magyarázható az eltérő fényviszonyokhoz való alkalmazkodás.

A *Prochlorothrix*ek fonalas morfológiájú, cianobaktériumokban gazdag eutróf édesvizekből kimutatott szervezetek. Ezidáig két leírt fajuk van. Az elsőként felfedezett *Prochlorothrix hollandica*t Hollandiában egy eutróf, sekély tóból (Loosdrecht-tó rendszer, Amsterdam mellett) erőteljes vízvirágzásból mutatták ki, a *Prochlorothrix scandica*t pedig Svédországban izolálták a Mälaren tóból (Stockholm közelében). A *Prochlorothrix*ekhoz közel rokon DNS-ket későbbiekben a világ különböző pontjairól gyűjtött vízmintákban is sikeresen azonosítottak (pl. Balti tenger, New Orleans térségéből származó vízmintákból a Katrina és Rita hurrikánok után).

10.15.6. Klorofill-d és f tartalmú cianobaktériumok

Ma már 5 féle klorofill molekula ismert, amelyek elnevezése felfedezésük időrendi sorrendjének megfelelően abc sorrendben történt. 1943-ban Strain és Manning fedezte fel a negyedik fajta klorofill molekulát, a klorofill-*d*-t (klorofill-*a* molekula 1-es gyűrűjén található vinilcsoport (CH_2=CH-) helyett egy aldehidcsoport (O=CH-) taratalmaz) vörösalgában. Ez a klorofill molekula egyedi spektrummal rendelkezik: *in vivo* abszorpciós tartománya 700-730 nm-ig terjed, kb. 720 nm-nél jelentkező maximummal. Ez az abszorpciós spektrum azidáig azonosított *in vivo* klorofill abszorpciók közül a legtávolabbi tartományban található. Egyedül a kloroszómás baktériumok bakterioklorofill-e *in vivo* abszorpciója fed le hasonló tartományt, azonban az klorofill-*a*, *b* és *c* molekulák egyike sem képes 700 nm-nél távolabbi vörösben történő fényelnyelésre. Azonban a klorofill-*d* létezéséről a tudósok sokáig vitatkoztak, sokan pigment extrakciós műterméknek tartották, mert hogy későbbiekben ezt a pigmentet nem tudták újra kimutatni vörösalgákból. A klorofill-*d* létezésével kapcsolatos bizonytalanságok Miyashita és munkatársainak 1996-os felfedezésével megszűntek, mert egy zsákállat szimbiontájaként találtak egy olyan cianobaktériumot, az *Acaryochloris marina*t, amely fő pigmentként klorofill-*d*-t tartalmaz (95%-ban) a klorofill-*a* mellett.

Az *Acaryochloris marina*t először egy tengeri zsákállat, a *Tridemnum paracyclops* felszínéről izolálták, ahol biofilm réteget képzett az állat hasi oldalán, miközben a zsákállat felszínéhez közelebbi részében a klorofill-*a*-ra alapozott fotoszintézist folytató cianobaktériumokból, a *Prochloron*okból álló réteg volt. Az adott életkörülményekből

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

kifolyólag az *Acaryochloris marina* számára hasznosítható fény intenzitása és tartománya limitált: a zsákállat szövetein, valamint a klorofill-*a* tartalmú cianobaktériumos rétegen a látható spektrumból elsősorban a távoli vörös fény jutott keresztül. Kimutatták, hogy az *Acaryochloris marina* reakciócentrumai egyedi *in vivo* abszorpciós maximummal rendelkeznek: PS II 713 nm (P713), PS I pedig 740 nm (P740). Az *Acaryochloris marina* oly mértékben adaptálódott a távoli vörös fényben gazdag élettérhez, hogy a klorofill-*d*-t nemcsak fénybegyűjtő pigmentként használja, hanem a PSI központi klorofilljeként is. Így az *Acaryochloris marina* egyedülálló kromatikus adaptációnak köszönhetően klorofill-*d* használatával távoli vörös fény hasznosítására is specializálódott.

Sokáig azt gondolták, hogy az oxigénfejlesztő fotoszintézist folytató élőlények körében a klorofill-*a*, mint elsődleges fotoaktív pigmentmolekula használata általános. Ma már azonban tudjuk, hogy az óceáni klorofill-*a* tartalmú elsődleges termelőkhöz képest jelen vannak klorofill-*d* tartalmú élőlények is. Az *Acaryochloris marina*hoz közelrokon, és nem szimbiotikus kapcsolatban élő mikrobák is széleskörben elterjedtek a környezetben, például megtalálhatók tengerekben a vörösalgák felszínén, mint epifita mikrobák, vagy korall zátonyokban zsákállatok társaságában egyéb mikrobákkal (cianobaktériumok, diatómák, zöldalgák) együtt. Klorofill-*d* tartalmuk következtében infravörös sugarakban gazdag (700-750 nm) élőhelyeken mutathatok ki.

A közelmúltban (2010-ben) egy további klorofill fajta létezését is detektálták a természetben. A cianobaktériumok által létrehozott jellegzetes szerkezetű tengeri sztromatolitból (Cápa öböl, NY-Ausztrália) izolálták az klorofill-*f*-t (a klorofill-*a* C-2-es pozíciójában metil csoport helyett formil csoport található, 2-formil-klorofill-*a*), amelynek metanolos extraktuma 706 nm-en jelentkező fényelnyelési maximummal bír. Az eddig azonosított távoli vörösben elnyelő klorofill-*din vitro* abszorpciós maximuma is csak 696 nm, tehát az klorofill-*f* a legtávolabbi tartományban fényelnyelésre képes klorofill. Sikerült kitenyészteni és *Halomicronema hongdechloris*ként írták le a klorofill-*f* tartalmú fonalas cianobaktériumot. A klorofill-*f* fiziológiai, illetve ökológiai szerepe azonban még nem teljesen tisztázott. Az azonban ismert, hogy a *Halomicronema hongdechloris* 4 fő karotinoidot és kétféle klorofillt, *a*-t és *f*-t tartalmaz. Tenyésztéses kísérletekkel igazolták, hogy vörös fénnyel megvilágított tenyészetek sejtjeiben a klorofill-*a*/klorofill-*f* arány 1:8, ez azonban fehérfényű megvilágítás hatására reverzibilis módon megváltozik. Fehér fénnyel megvilágított tenyészetekben a klorofill-*f* nem mutatható ki. Fikobiliproteinjeik azonban fehér fényű megvilágított tenyészetekben indukálódnak. A klorofill-*f* fluoreszcens emissziós csúcsa 748 nm van. Ezek alapján feltételezik, hogy a klorofill-*f* vörös fény indukálta klorofill.

10.16. Metanogén ősbaktériumok (Tóth Erika)

A lápi lidércfényeket látva ősidőktől fogva tapasztalhatta az ember a metán biológiai keletkezését, anélkül, hogy annak hátterét ismerte volna. Régi források említik, hogy Asszíriában a Kr.e. X. században illetve Perzsiában a XVI. században már biogázt használtak fürdővíz melegítésére, és hogy Marco Polo két-háromezer évesre tehető fedett hulladéktárolókról számolt be Kínából. Az első megbízható dokumentumaink az európai újkorból származnak: 1600 táján Van Helmont flamand orvos és kémikus állapította meg először, hogy bomló szerves anyagból gyúlékony gáz szabadul fel, majd 1776-ban Alessandro Volta olasz fizikus ismerte fel a bomló szerves anyag illetve a keletkező gáz mennyisége közötti összefüggést. Az éghető gázban a metánt John Dalton és Humphrey Davy egymástól függetlenül azonosították 1804–1808 között. 1868-ban a francia Antoine Béchamp ismerte fel a metántermelődés mikrobiológiai hátterét, majd a század ’90-es éveiben Vaszilij Leonyidovics Omelianskij szentpétervári mikrobiológus izolált hidrogén- illetve ecet- és vajsavtermelő baktériumokat anaerob módon bontott cellulózból, s ő vetette fel először, hogy a metán mikrobiális katalízis révén szén-dioxidból és hidrogénből keletkezhet. N. L. Söhngen holland mikrobiológus az ő kísérleteit ismételve igazolta ezt 1910 körül, s a metán másik, acetát dekarboxilezésével történő keletkezését is felismerte, bár ez sokáig nem vált elfogadottá. Az első metanogén baktériumot H. A. Barker tenyésztette ki 1936-ban *Methanobacillus omelianskii* néven., 1967-ben kiderült, hogy ez két, szoros szintrófiában élő baktériumok kevert tenyészete volt. A metanogén baktériumok az Archaea doménjébe sorolt polifiletikus élőlénycsoport. Az ide tartozó baktériumok közös tulajdonsága a metántermelés. Szigorúan anaerob körülmények között élnek, gyakran szoros asszociációban anaerob eubaktériumokkal. A csoportot morfológiai és ökológiai sokféleség jellemzi. Filogenetikailag mindannyian az **Euryarchaeota** regnumhoz tartoznak**.**

10.16.1. A metanogén baktériumok általános jellemvonásai

A metanogén ősbaktériumok, mint egyéb Archaea társaik számos, a klasszikus baktériumokétól eltérő tulajdonsággal rendelkeznek. Sejtfaluk sosem tartalmaz valódi mureint (3.4. fejezet): a Methanobacteriaceae család pszeudomureint,

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

a Methanomicrobiaceae és Methanococcaceae család tagjai általában kristályos fehérjét vagy glikoprotein sejtfalat, míg a Methanosarcinaceae család tagjai poliszacharid mátrixból álló, az eukarióta kondroitinhez hasonló struktúrát tartalmaznak. A *Methanosaeta* és a *Methanospirillum* nemzetségek jellegzetesen fonalas tagjai külső fehérjehüvellyel is rendelkeznek.

A metanogén baktériumok sejtmembránja is különbözik *Bacteria* társaikétól, hisz tipikus ősmembrán (3.3. fejezet).: éterkötésű, jellegzetes difitanil-gliceril-diétereket vagy dibifitanil-gliceril-tetraétereket tartalmaz. A membránban található egyéb, nem poláris lipidek általában izoprenoid illetve hidroizoprenoid szénhidrogének.

Habár a megjelenése hasonló, a metanokokkuszok és az egyéb ősbaktériumok csillója/csillózata jelentősen különbözik Eubacteria társaikétól. A flagellum átmérője kisebb (10-14 nm), felépítésében a klasszikus kampó az alapi testtel nem figyelhető meg, habár egy kampó önmagában náluk is fellelhető. A filamentet felépítő flagellin fehérje inkább a IV. típusú pílusokkal mutat hasonlóságot, a csilló felépülése pedig a csilló aljáról történik, központi csatorna nincs. Nagy valószínűséggel a csillóműködés az Archaea domén tagjainál ATP terhére történik, nem proton mozgató erővel zajlik.

A metanogén baktériumok környezeti toleranciája élőhelytől függően változik. Sok mezofil mikroba található meg a metanogén szervezetek között, bár a *Methanocaldococcus jannaschii* faj volt az első hipertermofil szervezet, amelyet mélytengeri hévforrásból izoláltak. Ugyanez a mikroba (izolálási körülményeinek megfelelően) a nagy nyomást is jól tolerálja. Tengeri környezetekből pedig számos sótűrő fajukat izolálták.

Szénmetabolizmusukat tekintve ismert, hogy a metanogén szervezetek csupán egyszerű szénforrásokat képesek hasznosítani energia forrásként. Ezen baktériumok kb. fele képes autotróf növekedésre, ezáltal a szén-dioxid, mint egyedüli szénforrás asszimilálására. Széndioxid fixációs mechanizmusuk a Ljungdahl-Wood útvonal, amelyben a primer intermedier az acetil-CoA. A szén-dioxid fixációs útvonaluk szorosan összefügg a metanogenezis útvonalával (8.1 fejezet). Emellett a metanogén baktériumok a klasszikus, anabolikus citromsav ciklust használják szénvegyületeik felépítésére acetil-CoA-ból (habár a ciklus működése csoportonként eltérhet): a *Methanosarcina barkeri* az α-ketoglutarátot oxidatív úton állítja elő, míg a a *Methanospirillum*, *Methanococcus* és *Methanobacterium* nemzetség tagjai a tipikus reduktív útvonalat használják ugyanerre. A hexózok acetátból történő előállítása a klasszikus glükoneogenezissel történik. Általános tartalék tápanyaguk a glikogén. Arról, hogy a metanogén baktériumok hogyan katabolizálják a rendelkezésükre álló poliszacharidokat, csak kevés ismerettel rendelkezünk, eddig nem ismert olyan metanogén baktérium, amely külső forrásból származó cukrokat képes lenne hasznosítani. A heterotróf metanogén szervezetek főleg külső acetát forrásra alapozzák működésüket.

Növekedésükhöz nitrogénforrásként leggyakrabban ammóniát használnak, habár némely metanogén baktérium néhány egyéb nitrogén forrás (pl. glutamát, urea, purinok) hasznosítására is képes lehet. Néhány fajuk képes lehet a légköri nitrogén megkötésére (pl. *Methanosarcina barkeri*). Kénforrásként leginkább szulfidot használnak, néhány faj az elemi ként, a szulfitot vagy a tioszulfátot. A metanogén baktériumokban ezen komponensek felhasználása kizárólag asszimilatórikus útvonalakon történik. Szerves kénforrásként némelyek képesek lehetnek a metionin vagy a cisztein lebontására is.

A metanogén baktériumok számos antibiotikumra rezisztensek, hiszen sokszor hiányzik azon mechanizmusaiknak egy része, amely az egyéb prokarióták esetén az adott antibiotikum hatóhelye. Egyrészt az általában a sejtfal bioszintézisére ható antibiotikumok az Archaea-knál nem hatásosak, hiszen sejtfalukból hiányzik a murein. Mivel DNS függő RNS polimerázuk inkább az eukariótákéhoz hasonlít, több, eubaktériumokban hatásos RNS polimeráz gátlószer sem alkalmas a metanogén baktériumok szaporodásának felfüggesztésére.

10.16.2. A metanogén baktériumok izolálása, azonosítása

A metanogén baktériumok első tenyésztési technikáját Hungate dolgozta ki, amikor 1969-ben a bendő anaerob baktériumait igyekezett kitenyészteni. Tenyésztésük nem egyszerű feladat, hiszen az oxigénre extrém módon érzékeny csoportról van szó. Fontos, hogy az anaerob körülmények teljes eléréséhez ne csupán redukáló ágenseket használjanak, hanem már a táptalaj készítése során is redukáló környezetet biztosítsanak.

A metanogén baktériumok izolálását alapvetően két körülmény könnyíti meg:

- A dúsításos tenyésztési kísérletek általában azért bizonyulnak sikeresnek, mert a metanogének által használt fő szubsztrátok nagy részét más mikroorganizmusok nem képesek hasznosítani. Ráadásul a kén és szulfátredukáló, a denitrifikáló és bizonyos anaerob fototróf baktériumok (amelyek normál körülmények között versenghetnének

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

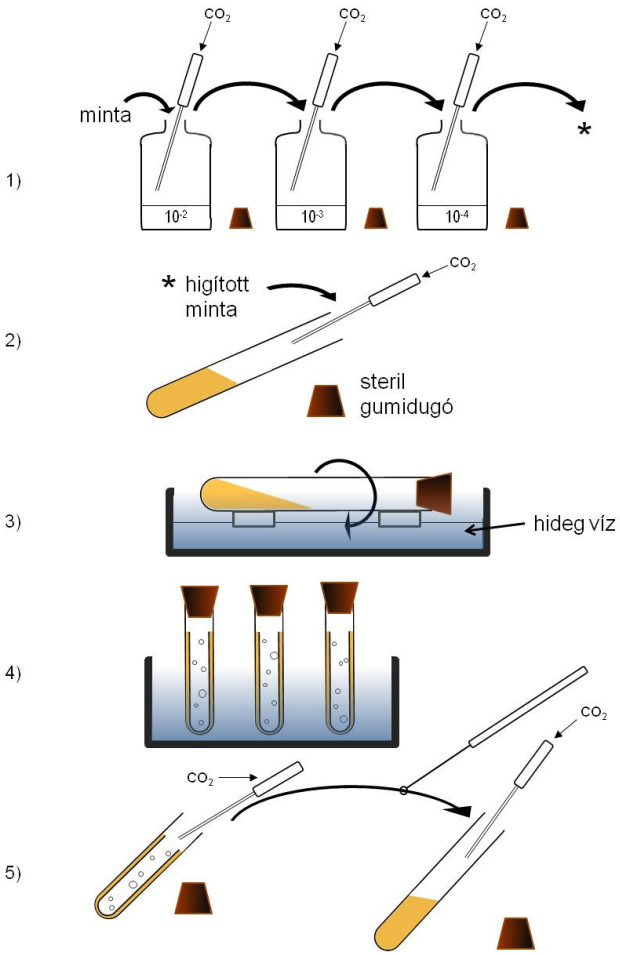
a metanogén csoportokkal) a megfelelő egyéb szubsztrátok (szulfát, nitrát, kén stb.) hiányában nem képesek növekedni a metanogén táptalajokon sötétben inkubálva.

- Emellett a metanogén baktériumok izolálásakor gyakran alkalmaznak szelektív antibiotikumokat: a legtöbb eubaktériumot gátló anyagcsere szer, mint említettük, eltérő sejtfal és anyagcsere enzimaktivitások miatt nem hat a metanogén ősaktériumokra. Leggyakrabban a vankomicin, cefalotin, cikloszerin, penicillin vagy a kanamicin különböző koncentrációjú oldatát alkalmazzák dúsító táptalajaikban.

A metanogén baktériumok szelektív dúsításánál további szempont, hogy az egyéb környezetei feltételeket (megfelelő hőmérséklet, pH, ionkoncentráció stb), amely természetes élőhelyükön is megtalálható, biztosítsuk számukra. Az autotróf metanogén szervezetek tenyésztéséhez általában minimál táptalaj szükséges, azonban mivel ezen szervezetek általában néhány növekedési faktort is igényelnek (pl. aminosavak, vitaminok), ezért tenyésztésükre a komplex táptalajok mégis alkalmasabbak. Az igazán kényes metanogén baktériumokat meg lehet próbálni 30% bendőkivonatot is tartalmazó táptalajon dúsítani. Ilyenkor a kísérő baktériumokat antibiotikumokkal célszerű gátolni.

Azt, hogy az adott tápközegben a metanogén célszervezetek feldúsultak-e két módon lehet ellenőrizni. Egyrészt gázkromatográfiával nyomon lehet követni elsődleges termékük, a metán termelődését, másrészt fluoreszcens mikroszkóp segítségével ezen szervezetek egyszerűen kimutathatók: 350-420 nm hullámhossznál a metanogén baktériumok a metanogenezis során működő F_{420} koenzim miatt autofluoreszcenciát mutatnak.

A metanogén baktériumok dúsításukat követően a tenyészközegből általában anaerob kamrában szilárd táptalajon is izolálhatók, tiszta tenyészeteik előállíthatók. Ehhez a szilárd táptalajt általában egy speciális, forgatott technikával készítik el (**10.16/1. ábra**), illetve anaerob rendszerben készült Petri csészék is alkalmasak lehetnek rá. Minden esetre a táptalajok készítését is az oxigén kizárásával kell végezni.



10.16/1. ábra. Anaerob táptalajok készítése és a mintából obligát anaerob baktériumok tenyésztése forgatott technikával

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A metanogén baktériumok tiszta tenyészeteinek fenntartására ezután már a megfelelő anaerob tenyésztési technikák alkalmasak, hosszú távú fenntartásukra a többi mikrobához hasonlóan a folyékony nitrogénben történő tárolás illetve a liofilizálás alkalmas.

10.16.3. A metanogén baktériumok főbb anyagcsere típusai

A metanogén baktériumok metánképzésüket illetően alapvetően két, egymástól jól elhatárolható anyagcseretípust képviselnek. (Metanogenezis pontos leírása lásd 8.1. fejezet). Az acetoklasztikus (vagy acetotróf) metanogénekből ismerünk kevesebbet: A *Methanosarcina* és *Methanosaeta* (régebben: *Methanothrix*) nemzetségekben találjuk képviselőiket, illetve a *Methanococcus*ok között találták még meg a csoport egyéb tagjaitól eltérően acetiklasztikus *Methanococcus mazei*t. Bár az acetoklasztikus metanogenezis nem feltétlenül kizárólagos, így acetotrófiára alkalmas metanogének képesek lehetnek hidrogén és szén-dioxid vagy más C1 vegyületek felhasználására is a metanogenezisben, in vitro jól mérhető preferenciát mutatnak az ecetsav irányába.

A metanogenezis, mint már említettük, többféle kiindulási anyagból is megvalósulhat, ahogy a **10.16/1. táblázat** is mutatja.

10.16/1. táblázat. A metanogenezis kiindulási anyagai, a reakciók nettó egyenlete és a folyamatokat kísérő standard szabadenergia változások

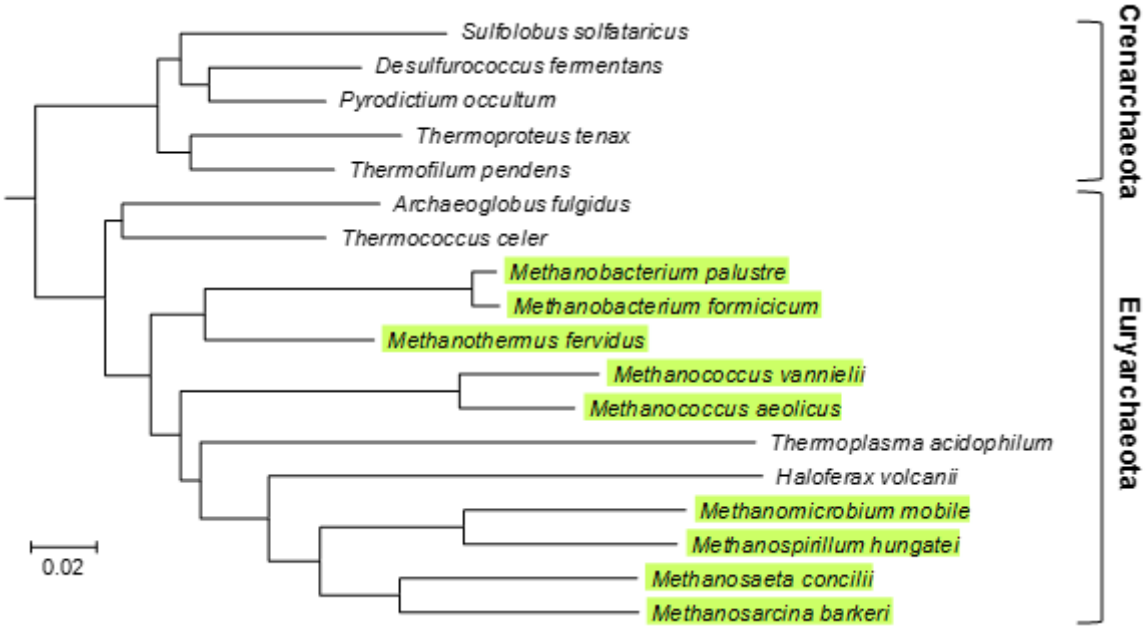
Szubsztrát	**Reakció**	**$\Delta G^{0,}$**
Hidrogén/CO_2	$4\ H_2 + HCO_3^- \rightarrow CH_4 + 3\ H_2O$	-135
Formiát	$4\ HCOO^- + 4\ H^+ \rightarrow CH_4 + 3\ CO_2 + 2\ H_2O$	-145
Szénmonoxid	$4\ CO + 5\ H_2O \rightarrow CH_4 + 3HCO_3\text{-} + 3\ H^+$	-196
Etanol	$2\ CH_3CH_2OH + HCO_3^- \rightarrow 2\ CH_3COO^- + H^+ + CH_4 + H_2O$	-116
H_2/Metanol	$CH_3OH + H_2 \rightarrow CH_4 + H_2O$	-113
Metanol	$4\ CH_3OH \rightarrow 3\ CH_4 + HCO_3^- + H_2O + H^+$	-105
Trimetilamin	$4\ CH_3NH^+ + 3\ H_2O \rightarrow 3\ CH_4 + HCO_3^- + 4\ NH_4 + 3H^+$	-76
Dimetilszulfid	$2\ (CH3)_2S + 3\ H_2O \rightarrow 3\ CH_4 + HCO_3^- + 2\ H_2S + H^+$	-49
Acetát	$CH_3COO^- + H_2O \rightarrow CH_4 + HCO_3^-$	-31
Piruvát	$4\ CH_3COCOOH + 2\ H_2O \rightarrow 5\ CH_4 + 7\ CO_2$	-31

Az ecetsav bontására nem képes metanogén baktériumokat gyakran a hidrogenotróf kifejezéssel illetjük, mivel mindegyikük képes hidrogénből és szén-dioxidból metán létrehozására. Ez energetikailag is jól megtérülő, gyakran preferált s a szintrófia miatt közösségileg is igen fontos anyagcsereútjuk. A metanogén baktériumok minden csoportjában megtaláljuk őket. A metanogenezisben egyéb szubsztrátjaik lehetnek az etanol, illetve a hangyasav, metanol, metilaminok és a metán tiolok is. Az utóbbi C1 vegyületek felhasználóit szokás metilotróf metanogéneknek is nevezni, nem különítve el élesen a hidrogenotrófoktól. Körülményektől függően ugyanis képesek lehetnek szubsztrátok közötti váltásra is. A metanogén baktériumok többsége általában egy-néhány szubsztráttípus közt képes „válogatni". Bár feltételezések szerint ez a „metilotróf" metanogenezis inkább a Föld őskorában lehetett igazán domináns táplálkozási mód, minthogy akkoriban nagy koncentrációban álltak rendelkezésre alkalmas prekurzorok (pl. metanol). Jelentősége ma is megnőhet olyan szubsztrátok esetén, amelyek lebontásakor metanol (pektinből), vagy metil-aminok (pl. kolinból, betainból) képződnek nagy mennyiségben. A metilált szufidok metánná alakításának jelentősége kicsi, és nem is minden „metilotróf" metanogén képes rá.

10.16.4. A metanogén baktériumok taxonómiája, a csoportok általános jellemzése és előfordulása

A metanogén baktériumok eddig ismert kivétel nélkül az Archaea domén Euryarchaeota divíziójának képviselői, ám e csoporton belül már nem alkotnak egységes leszármazási vonalat (**10.16/2. ábra**).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



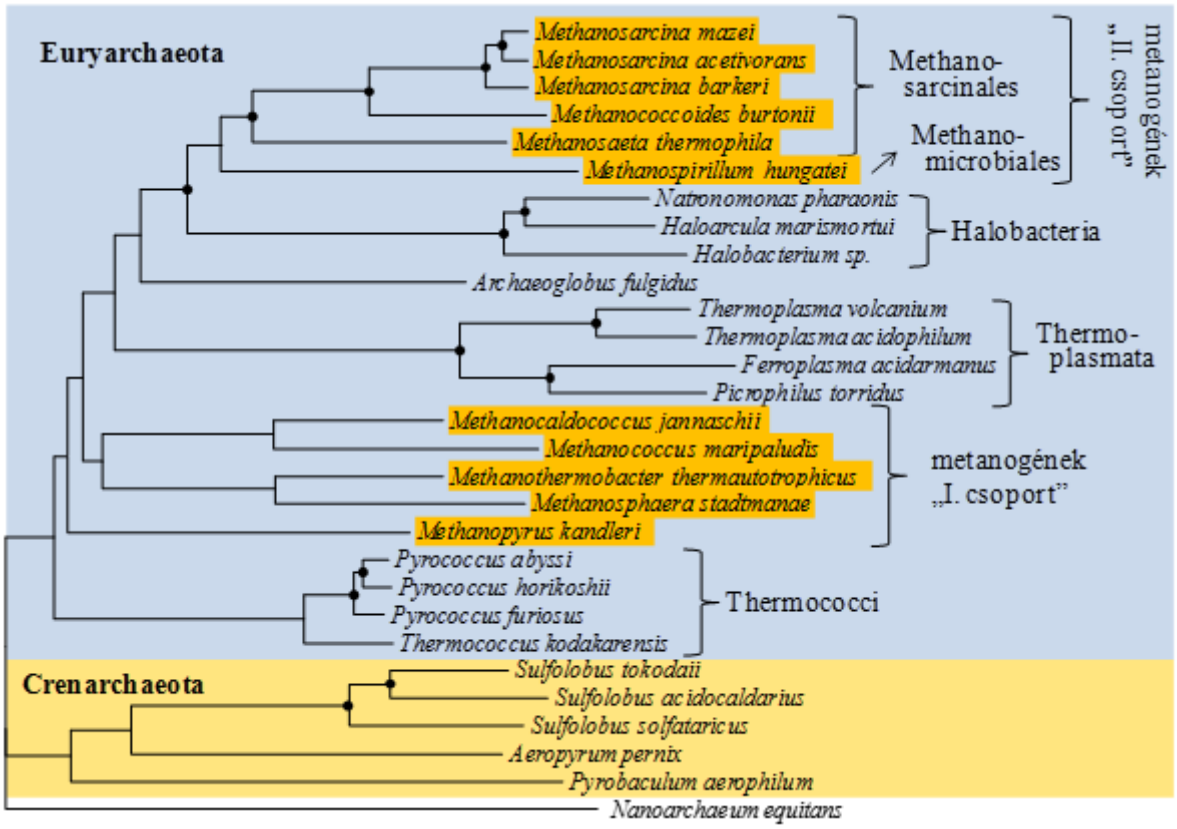
10.16/2. ábra. A metanogén baktériumok elhelyezkedése az Archaea körében.

Neighbor joining fa, Kimura2 paraméter, bar, 100 bázisonként egy szubsztitúciót jelöl.

Konzervatív génszekvenciáik alapján két osztályra osztjuk őket, az I. osztály tartalmazza a *Methanococcales*, *Methanobacteriales* és *Methanopyrales* rendeket, a II. osztály a *Methanosarcinales* és *Methanomicrobiales* rendeket. A szekvencia-összehasonlítások alapján feltételezhető, hogy a II. osztály tagjai monofiletikus csoportot alkotnak, az I. osztályról azonban ez nem mondható el.

Vannak ugyanakkor más szisztematikai megközelítések is, amelyek szekvenciahasonlóság helyett fehérje-alapú összehasonlítást vesznek alapul. Utóbbi módszer például - bár ugyancsak két osztály létét valószínűsíti - a *Methanopyrales* és *Methanobacteriales* rendeket a *Methanosarcinales* renddel csoportosítja össze, nem pedig a *Methanococcales* renddel (**10.16/3. ábra**).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



10.16/3. ábra. Az Archaea domén filogenetikai konszenzusfája 31 konzervált fehérje-szekvencia alapján Gao és Gupta (2007) alapján

Sárgával a metanogén fajokat jelöltük. Neighbor joining fa, az elágazási pontoknál a számok a neighbor joining (NJ) / maximum parsimony (MP) / és maximum likelihood (ML) módszerek alapján adódó bootstrap értékek.

A *Methanobacteriales* rendhez tartoznak a pálcika alakú *Methanobrevibacter* (termeszek utóbeléből izolálták először), a *Methanothermus* (szolfatara kénes kigőzölgéséből izolálták),és a *Methanobacterium* (mezofil, termofil tőzeglápok, mocsarak, szennyvíztisztítókból izolálták) nemzetségek képviselői valamint a kokkusz alakot mutató *Methanosphaera* (emberi féceszből, nyúl bélrendszeréből izolálták) nemzetség tagjai. A rend tagjai többnyire autotrófok (hidrogént és szén-dioxidot hasznosítanak), a *Methanosphaera* nemzetség tagjai a hidrogénen kívül metanolt is felhasználhatnak. Mindannyiuk sejtfalának jellegzetes összetevője a pszeudomurein.

A *Methanococcales* rendbe tartoznak a *Methanococcus* és a belőle 2002-ben különvált *Methanocaldococcus* nemzetségek, a *Methanororris* (típustörzsét egy fekete füstölgőből izolálták) és a *Methanothermococcus* nemzetségek. Általánosan jellemző rájuk a szabályos vagy szabálytalan kokkoidális forma, általában lofotrich csillózattal mozgásra képesek. Sejtfalukra leginkább glikoproteinek jellemzőek. Általában tengeri autotróf baktériumok tartoznak ide, számos közülük (pl. *Methanothermococcus thermolitotrophicus*) termofil növekedést mutat, de mezofil képviselőik is akadnak (pl. *Methanococcus voltae*).

A *Methanomicrobiales* rend képviselőinek sejtalakja gyakran szabálytalan kokkusz, de spirillumok is akadnak közöttük, jellegzetes fehérje sejtfaluk van. Ide tartoznak az először szarvasmarha bendőből izolált *Methanomicrobium* fajok, a tavi és tengeri üledékekben fellelhető *Methanoculleus* nemzetség tagjai, a szennyvíziszapból izolált *Methanospirillum*, az Antarktiszról és egyéb tengeri és tavi üledékekben jellegzetes *Methanogenium* nemzetség tagjai, a tengeri olajmezőkről, mocsarakból valamint tengeri csillósokból is izolált, szabálytalan korong alakú *Methanoplanus* genusz tagjai, az eddig halastóból izolált *Methanofollis* baktérium, a tengeri üledékből előkerült *Methanolacinia* (korábban *Methanomicrobium*) és az először egy szennyvíz iszapból előkerült *Methanocorpusculum* nemzetség tagjai is. A legtöbb a rendhez tartozó baktériumok közül autotróf (hidrogént és szén-dioxidot hasznosítanak), de elektron donorként több használhat formiátot, 2-propanolt, 2-butanolt, a Methanocorpusculum nemzetség több tagja képes metanolt, metilamint és acetátot is felhasználni.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A *Methanosarcinales* rendhez az alábbi nemzetségek tartoznak: *Methanosaeta* (obligát acetát értékesítő, hüvelyes pálca), a metanokondroitin burkot növesztő *Methanosarcina*, az obligát "metil"-hasznosító *Methanolobus*, a különböző tengeri és mélytengeri, sós tavakból és mocsarakból izolált halofil nemzetségek, a *Methanohalobium*, a *Methanosalsum* és a *Methanophilus* valamint az eredetileg csótány középbélből izolált *Methanomicrococcus*. Ezen rendhez elég nagy anyagcsere diverzitással jellemezhető baktériumok tartoznak: vannak autotrófok, acetátot, metanolt, metilált aminokat, piruvátot és dimetilszulfidot is hasznosító baktériumok is közöttük. Sejtalakjuk gyakran szabálytalan kokkusz vagy pszeudosarcina. Sejtfalukat első sorban fehérjék építik fel.

A *Methanopyrales* rendhez jelenleg csupán a *Methanopyrus* nemzetség tagjai tartoznak. Hüvelyes, pálcika alakú baktériumok, autotrófok, geotermális tengeri üledékből kerültek elő (növekedésük hőmérsékleti optimum 98°C).

Az előbb említettekből látszik, hogy a metanogén baktériumok számos anaerob élőhelyen előfordulnak (tengeri és édesvízi üledékekben, különböző állatok bélrendszerében - lehetnek pl. xilofág termeszek vagy kérődzők partnerei, de előfordulnak az emberi bélrendszerben is, esetleg egysejtűek endoszimbiontáiként), sok esetben az anaerob lebontási útvonalak kulcs elemeinek számítanak (pl. szintróf közösségekben, anaerob bioreaktorokban stb.). Minden olyan élőhelyen számíthatunk megjelenésükre, ahol az anaerob körülmények között képződött fermentációs végtermékek elérhetőek

Az atmoszférába jutó metán biológiai forrásait a **10.16/2. táblázat**ban foglaljuk össze. Általában elmondható, hogy egy anaerob „táplálkozási láncban" a metanogén baktériumok a legvégső szervezetekként jelennek meg, ugyanakkor ismert az is, hogy bizonyos környezetekben a geokémiai úton képződött hidrogént és szén-dioxidot hasznosítják. Ez leginkább tengeri környezetekben fordul elő, ahol is a képződött metán a tengervízbe buborékol, majd ott egyéb szervezeteknek (pl. metilotróf baktériumok) szolgál táplálékul. Ilyen esetekben a metanogén baktériumok a „táplálkozási lánc" első tagjai.

10.16/2. táblázat. Az atmoszférikus metán lehetséges biológiai forrásai

Metán forrása	Kibocsátott metán mennyisége (Tg metán/év)
Lápok, mocsarak	92
Rizsföldek	88
Állatállomány bélrendszere	81
Trágya dekompozíció	14
Termeszek	25-150
Szemétlerakó	15-81
Óceánok	38-308
Tundra	42

10.16.5. A metanogén baktériumok molekuláris biológiája

A metanogén baktériumok cirkuláris kromoszómájának mérete fajtól függően 1,6 x 10^6-3,0 x 10^6 bázispár méretű. A fajok G+C aránya 23-62% között változik, ez az arány általában azon fajoknál magasabb, amelyek nagy hőmérsékletű helyeken élnek.

A metanogén baktériumok, mint ősbaktériumok, számos genetikai tulajdonságban hasonlítanak Eubacteria társaikhoz, ugyanakkor több tekintetben hasonlatosak az Eukarya domén tagjaihoz is. Genetikai állományukban fellelhető sajátságokat az Eukarya és a Bacteria domén tükrében az **10.16/3. táblázat** mutatja. Génjeik egyéb prokarióta baktériumokhoz hasonlóan operonokba szerveződnek, replikációjuk egy vagy több helyen is elkezdődhet. A relatíve kis genom méret azt sugallja, hogy a replikáció mechanizmusa számos ponton az Eubacteria domén tagjaihoz hasonlít, ugyanakkor néhány metanogén baktériumnál kimutatták, hogy az afidikolin (eukarióta DNS replikáció specifikus inhibitora) gátolja bizonyos DNS polimerázok működését (pl. *Methanococcu vannielii*). Néhány fajnál inszerciós elemeket is kimutattak (pl. *Methanobrevibacter smithii*), több esetben feltételezik transzpozázok jelenlétét. Extrakromoszomális DNS elemek plazmidokként, vírusokként vagy vírus-szerű elemekként jelentkezhetnek náluk. Jelenleg a metanogén baktériumok 4 nemzetségéből összesen 11 plazmid ismert (4,4-20 kb bázispárnyi méretben).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Ezek, csakúgy, mint a plazmidok replikációs mechanizmusa nem ismert. Több fajnál (pl. *Methanobrevibacter smithii*) lítikus vírusokat mutattak ki, amelyek a tipikus „rolling circle” mechanizmussal replikálódnak.

A metanogén baktériumok transzkripciója számos ponton mutat hasonlóságot az eukariótákéval, pl. az iniciációs és terminációs szekvenciák tekintetében, DNS függő RNS polimeráz szerkezetében, promóterek összetételében (tipikus „TATA” boksz ismert a metanogén baktériumoknál is). Ugyanakkor az archaeális operonok, Eubacteria társaikéhoz hasonlóan gyakran policisztronos RNS-sé íródnak át.

Riboszómáik tipikus prokarióta típusúak, 70S méretűek, amelyek egy 30S és egy 50S alegységgel jellemezhetőek. A metanogén baktériumok riboszomális fehérjéi ugyanakkor szokatlanul savas karakterűek, amiben jelentősen eltérnek mind pro, mind eukarióta társaiktólT-RNS molekuláik nem mutatnak lényeges eltérést egyéb bakteriális és eukarióta társaikéhoz képest, bár a t-RNS-t kódoló génekben esetenként intronok találhatóak.

Néhány metanogén baktériumnál kimutatták az egyébként eukariótákra jellemző poli-A farokkal jellemezhető mRNS molekulákat, de az átlagos hossza ennek általában mindössze 12 bázisnyi.

A metanogén baktériumok fehérje kódoló génjei nem speciálisak, az ATG, a GTG és a TGG gyakran iniciációs kodonként szerepelnek. A transzláció konkrét mechanizmusáról kevés ismerettel rendelkezünk, de valószínűnek látszik, hogy a metanogének iniciációs faktorai homológiát mutatnak mind az eubakteriális, mind az eukarióta iniciációs faktor fehérjékkel. A *M. jannaschii*nál inteineket is kimutattak, amely arra utal, hogy a metanogén baktériumok egy részénél splicing mechanizmus is működik. Több esetben kimutatták a fehérjék poszt transzlációs módosulását is (pl. fehérje foszforilációt a tirozinnál).

10.16/3. táblázat. Az élővilág doménjeinek genetikai állományában fellelhető különbségek

Tulajdonság	Eukarya	Bacteria	Archaea
Genom	lineáris	cirkuláris	cirkuláris
Kromatin állomány stabilizálása	hisztonok által	nem hisztonok által	hisztonok által
Extrakromoszomális DNS	plazmidok, vírusok, IS elemek	plazmidok, vírusok, IS elemek	plazmidok, vírusok, IS elemek
RNS polimeráz	komplex, 3 osztály	1 osztály	komplex, 1 osztály
Gének szerveződése	egyedi gének	operonok	operonok
Transzkripciós promóter	TATA box	-35/-10 szekvenciák	TATA box
Riboszomális RNS	28S-5,5S/18S	23S-5S/16S	23S-5S/16S
Transzlációs kezdeményezés	5’ sapka	riboszomális kötőhely	riboszomális kötőhely
Iniciátor t-RNS	metionin	formil-metionin	metionin

10.16.6. A metanogén baktériumok ipari jelentősége

A fosszilis energiahordozók elégetésén alapuló energiatermelés nem csak a limitált források miatt problematikus, hanem az ez által a környezetünkbe kerülő megnövekedett mennyiségű szén-dioxid klímaváltozásra gyakorolt hatása miatt is aggodalomra ad okot. Ezen gondok ösztönözték a fenntartható, megújuló energiaforrásokon alapuló technológiák fejlesztését, így a biogáz termelést is, amelyben egyértelműen a metanogén baktériumoké a legnagyobb szerep. A biogázból termelt elektromos áram az ipari hasznosítás egyik legjelentősebb feladata. A biogáz termelésre felhasznált mezőgazdasági hulladékok ugyanakkor gyakran gazdagok lignocellulóz tartalmú biomasszában (lignin, hemicellulóz és cellulóz összetevőkkel), így leginkább közösségi szinten megvalósuló feladat (amit a korábbiakban már elemeztünk, 8.1 és 9.1. fejezetek).

Az is jelentős szempont, hogy a metanogén baktériumok segítségével megvalósítható a kommunális szennyvizek és bizonyos háztartási hulladékok kezelése / hasznosítása is, ekkor ugyancsak közösségek szoros együttműködése alakul ki, a metanogének ipari szempontból fontos végterméke természetesen itt is a metán lesz.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A metanogén baktériumok másik felhasználási területét a xenobiotikumok bontásában lehet keresni: a közönséges halogénezett aromás és alifás szénhidrogének degradálása kapcsán, amelynek képesek lehetnek reduktív dehalogénezésére (pl. tatraklóretilén átalakítása triklór etilénné). Metanogén konzorciumok képesek lehetnek a haloaromás komponensek reduktív dehalogénezésére is.

Megjegyzendő ugyanakkor, hogy a metanogén baktériumok részt vehetnek a biokorrózióban, a szulfát redukáló baktériumokhoz hasonlóan, amikor is az elektrokémiai korrózió folyamatában az elemi vas az anódon oxidálódik, míg a katódon hidrogén képződik. A metanogén baktériumok a hidrogén fogyasztásával katódos depolarizációt okozva képesek a korrózió folyamatát felgyorsítani és fenntartani.

10.17. Extrém halofil ősbaktériumok (Borsodi Andrea)

Valamennyi ez idáig ismert extrém halofil ősbaktérium (más néven haloarchaea) az Euryarchaeota filogenetikai törzs Halobacteriales rendjének Halobacteriaceae családjába tartozik. A Halobacteriaceae család rendszerezése a 16S rRNS gén bázissorrendjének elemzésén és a poláris lipidösszetétel vizsgálatán alapul. A haloarchaeák monofiletikus csoportot képeznek, a 16S rRNS gén szekvenciák még a legtávolabbi rokon fajok között is legalább 83,2%-os hasonlóságot mutatnak egymással. A Halobacteriaceae családba jelenleg 20 nemzetség tartozik: a *Halalkalicoccus*, a *Haloarcula*, a *Halobacterium*, a *Halobaculum*, a *Halobiforma*, a *Halococcus*, a *Haloferax*, a *Halogeometricum*, a *Halomicrobium*, a *Halorhabdus*, a *Halorubrum*, a *Halosimplex*, a *Haloterrigena*, a *Natrialba*, a *Natrinema*, a *Natronobacterium*, a *Natronococcus*, a *Natronolimnobius*, a *Natronomonas* és a *Natronorubrum*.

Halofil ősbaktériumokat számos különböző sókoncentrációjú környezetből izoláltak már. A mesterséges sókristályosító tavakat, a tengerről lefűződött sekély sós tavakat és a természetes sóbepárló medencéket elsősorban a *Halobacterium*, a *Halorubrum*, a *Haloarcula*, a *Halogeometricum* és a *Haloquadratum* nemzetségek képviselői uralják. Az ősi, esetenként több mint 200 millió éves (a perm időszakból származó) sólerakódásokat és a magnéziumiont szokatlanul nagy koncentrációban tartalmazó Holt-tengerből elsősorban a *Haloarcula*, a *Halobacterium*, a *Halococcus*, a *Haloferax* és a *Halorubrum* nemzetségek képviselőit tenyésztették ki. A halofil ősbaktériumok további jellegzetes élőhelyei közé tartoznak az olyan neutrális vagy alkalikus hipersós tavak, mint például az USA-ban a Nagy Sós-tó északi része, a Dzsibutiban található Assal-tó, vagy a Kelet-afrikai Árokrendszerben fekvő Magadi-tó, ahonnan főként a *Haloarcula*, a *Natronococcus* és a *Natronomonas* nemzetségek képviselőit mutatták ki. A *Halobiforma*, a *Halomicrobium*, a *Halogeometricum* és a *Haloterrigena* nemzetségek képviselőit inkább a kevésbé sós óceáni partvidékekről, mocsarakból és talajokból izolálták. A legrégebb óta ismert halofil ősbaktériumokat, például a *Halobacterium* nemzetség tagjait sózással tartósított élelmiszerekből (pl. halakból) és állati bőrök felületéről izolálták.

A Halobacteriaceae családba tartozó fajok sejtjei nagyon változatos alakot ölthetnek: a pálcika alaktól (pl. a *Halobacterium* fajok), a szférikus alakon át (pl. a *Natronococcus* vagy a *Halococcus* fajok) egészen a lapos pleomorf megjelenésig (pl. a *Haloferax* fajok). Egyes nehezen tenyészthető szervezetek rendkívül lapos három- vagy négyszögletes alakot vehetnek fel (pl. a *Haloarcula japonica*). Az ilyen sejtlemezek kialakulásának a pontos okát még nem ismerjük. Egyes feltételezések szerint az oxigén diffúzióját könnyíti meg a nagy felület, mivel a sós vizek általában oxigénhiányosak. Egy másik elképzelés szerint a szögletes sejteknek a fényenergia hasznosításában résztvevő bakteriorodopszin miatt a vízfelszín közelében kell elhelyezkedniük, és ezt a baktériumsejtek a lemezes sejtszerkezet segítségével energia befektetést igénylő csillómozgás nélkül tudják megtenni. A nem kokkoidális sejtmorfológia a környezet sótartalmától függően változhat, például a sótartalom csökkenése bunkó alakú, duzzadt, görbült pálcika vagy gömb alakú sejtek megjelenéséhez vezet. Ilyenkor a környezet csökkenő nátrium koncentrációja miatt csökken a sejtfelszíni hexagonális kristályos szerkezetű fehérje réteg (S-layer) stabilitása, ami az eredeti sejtalak torzulásához, majd akár a sejt pusztulásához is vezethet.

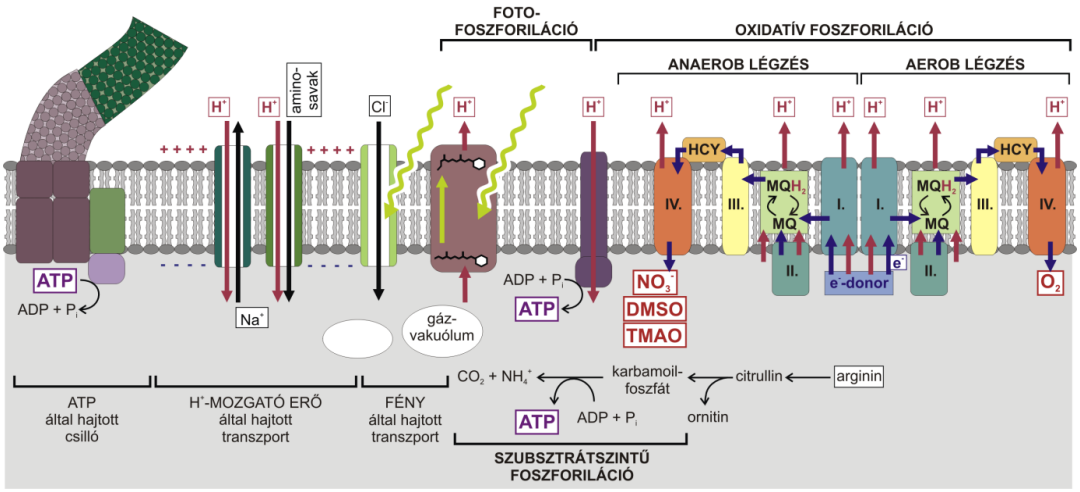
A Halobacteriaceae család tagjainak a membránja az ősbaktériumokra jellemző, elágazó C_{20}-(fitanil), néhány esetben C_{25}- (szeszter-terpén) láncokból felépülő lipideket tartalmaz, melyekhez a glicerin molekulák éterkötésekkel kapcsolódnak. A diéter központi, ún. maglipid a 2,3-di-*O*-fitanil-*sn*-glicerin ($C_{20}C_{20}$), mely a halofil ősbaktériumokban a legtöbb poláris lipid struktúra alapjául szolgál. Néhány fajban azonban további aszimmetrikus 2-O-szeszter-terpén-3-*O*-fitanil-*sn*-glicerin ($C_{25}C_{20}$) molekulák is előfordulhatnak.

A legtöbb halofil ősbaktérium piros, narancssárga, esetleg rózsaszín telepeket hoz létre, de képezhetnek színtelen, illetve fehér telepeket is, sőt egyesek bíbor árnyalatúak is lehetnek a membránjukba épülő bakteriorodopszin miatt.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A bakteriorodposzin egy kromoprotein, amely egy fehérjemolekulából (bakterio-opszin), és egy hozzá kovalensen kötődő kromforból (retinál) áll. A halofil ősbaktériumokra jellemző pirosas-narancssárgás pigmentáció a bennük lévő karotinoid vegyületeknek köszönhető. Ezek a vegyületek fényvédő funkciójuk révén elnyelik a káros UV-sugarakat, és így meggátolják a membránlipidek oxidációját. A legnagyobb mennyiségben előforduló karotinoidok az 50 szénatomos bakterioruberinek, de kisebb mennyiségben a β-karotin és a likopin is jelen lehet a sejtekben.

A legtöbb halofil ősbaktérium fakultatív anaerob szervezet, vagyis aerob és anaerob légzésre egyaránt képes. Ez az anyagcsere változatosság előnyt jelent számukra, hiszen természetes élőhelyükön a nagy sókoncentráció miatt (ami az oxigén oldhatóságát csökkenti) gyakran alakulnak ki mikroaerofil vagy anoxikus körülmények. Ilyenkor a halofil ősbaktériumok az oxigén helyett végső elektronakceptorként például a dimetil-szulfoxidot, a trimetil-amint, a fumarátot, a nitrogén-oxidot, illetve néhány esetben a nitrátot használják. Egyes haloarchaea fajok az arginin fermentációjával is képesek energiát előállítani (**10.17/1. ábra**). Szénforrásként valamennyi nemzetség tagja képes aminosavakat és szerves savakat hasznosítani, egyesek cukrok, a glicerin, sőt akár szénhidrogének értékesítésére is képesek.



10.17/1. ábra. A halofil ősbaktériumok általános anyagcsere tulajdonságai

Bizonyos halofil ősbaktériumok (pl. a *Haloarcula*, a *Halobacterium* és a *Halorubrum* nemzetségek képviselői) a citoplazmamembránjukban található bakteriorodopszin segítségével fényhajtotta protonpumpát is működtethetnek. (A folyamat részletes leírása a 8.3.3. fejezetben található.) A környezet oxigén limitációjára és nagy fényintenzitására adott válaszként a baktériumsejtekben képződött nagy mennyiségű bakteriorodopszin kétdimenziós kristályrácsszerű szerkezetben, az ún. bíbormembránban rendeződik el. A membrán bíbor színe a bakterio-opszinhoz kapcsolódó kromofór molekula, a retinál fényabszorpciója miatt alakul ki. A baktériumsejtek így megfelelő fényintenzitás esetén az ATP-t a fényenergia felhasználásával létrehozott protonmozgató erő segítségével is előállíthatják (**10.17/1. ábra**). Érdekességként megjegyezhetjük, hogy a baktériumsejtekben található retinál hasonlít az emlősök látópigmentjének részét képező fényfelfogó molekulára. Egyes halofil ősbaktériumokban egy másik, a bakteriorodopszinhoz hasonló protein is előfordul. Ez az ún. (szenzor) érzékelő rodopszin, melynek révén a baktériumsejtek (a zöld fény irányába mutató pozitív, vagy a kék illetve az UV fénytől távolodó negatív) fototaktikus válaszreakció kialakítására képesek. A halofil ősbaktériumokban egy harmadik típusú rodopszint is kimutattak. Ez az ún. halorodopszin tulajdonképpen egy fényhajtotta klorid-ion pumpa, melynek segítségével a sejtek a citoplazmájukba szállítják az ozmotikus egyensúly fenntartásához szükséges klorid-ionokat.

Az extrém halofil ősbaktériumok természetes környezetük nagy (akár 5 mól NaCl-os) sókoncentrációját a citoplazmájukban történő sófelhalmozás révén egyenlítik ki. A haloarchaea sejtek a belső nagy KCl és a relatíve kicsi NaCl koncentrációt a citoplazmamembránon keresztül végbemenő nátrium-proton antiport és az ATP hajtotta kálium felvételi rendszer segítségével tartják fenn. A baktériumsejtek által a citoplazmában felhalmozott KCl ugyan csökkenti az ozmotikus stresszt, de újabb problémákat (pl. oldhatóság, denaturáció vagy precipitáció) jelent a biológiai szempontból fontos citoplazmatikus makromolekulák számára. A nagy sókoncentráció káros hatása ellen a halofil ősbaktériumok úgy védekeznek, hogy például a belső sókoncentráció növekedésekor a DNS egyes szakaszaiban nő a GC bázisok aránya, ami az ún. balmenetes Z-DNS kialakulását eredményezi.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A halofil ősbaktériumok citoplazmamembránjának két oldala közt fennálló nátrium mozgató erőnek fontos szerep jut például az aminosavak felvételében. A genomikai elemzések arra mutattak rá, hogy a savas karakterű fehérjék rendszerint nagy mennyiségben vannak jelen a sejtekben főleg az evaporációhoz köthető egyre fokozódó szalinitás idején. A szerkezeti elemzések azt is igazolták, hogy a felszíni negatív töltések elősegítik a fehérjék körül a vízburok kialakulását, ezáltal fokozzák azok oldhatóságát, és mérséklik aggregálódásukat és kicsapódásukat. Az intenzív napsugárzásnak kitett élőhelyeken élő halofil ősbaktériumokban a sugárzással szembeni toleranciát aktív DNS hibajavító mechanizmusok (pl. a fény jelenlétében működő fotoliáz enzim, vagy sötétben a nukleotid kimetszések) biztosítják.

A halofil ősbaktériumokat vagy anyagcsere termékeiket számos biotechnológiai folyamatban alkalmazzák, de napjainkban is számos kísérlet folyik további lehetséges felhasználásukkal kapcsolatban. Az általuk szintetizált potenciálisan biotechnológiai célra is alkalmazható vegyületek közé tartozik például a bakteriorodopszin, a különféle extracelluláris poliszacharidok, exoenzimek (pl. amilázok, cellulázok, xilanázok, lipázok, proteázok), a poli-β-hidroxialkaonát, melyeknek ipari alkalmazásai azonban még kezdetlegesek.

A celluláz enzimet termelő fajok a *Halobacterium*, a *Halorubrum*, a *Haloarcula* és a *Natrinema* nemzetségekbe tartoznak. A cellulázok nagyon fontos gazdasági szerepet tölthetnek be a növényi biomassza üzemanyagokká és különböző vegyi anyagokká történő átalakításában, de az élelmiszer- és mosószeriparban történő hasznosításuk lehetőségei még felfedezésre várnak. A *Haloferax mediterranei* extracelluláris poliszacharidjait olajkutakból történő olajkinyerésre használják, de ipari mértékű kiaknázásuk még kezdeti stádiumban van.

Kísérletek folynak a halofil ősbaktériumok által termelt β-hidroxialkanoát biológiailag lebomló műanyagként történő felhasználására is. A *Haloferax mediterranei* nagy mennyiségben állít elő β-hidroxibutirát és β-hidroxivalerát kopolimert, amelyet a polietilénhez hasonló kitűnő tulajdonságokkal (pl. nagy szilárdsággal, alacsony olvadásponttal) rendelkező hőre lágyuló műanyagok („biológiai poliészterek”) előállítására lehet felhasználni. A kozmetikai palackok gyártására alkalmazott poli-β-hidroxialkanoát alapú hőre lágyuló műanyagot (Biopol) jelenleg a nem halofil *Ralstonia eutropha* segítségével állítják elő. A *Haloferax mediterranei* ugyanannyi β-hidroxialkanoát előállítására képes, mint a *Ralstonia*, és képes a keményítőt, mint olcsó szén- és energiaforrást hasznosítani. Ha keményítőn növekszik, akkor a képződő polimer minimum 9%-a β-hidroxivalerát, ami szintén kiválóan alkalmazható a műanyaggyártásban. A halofil baktériumsejtek só hiányában szétesnek, ami egyszerű lehetőséget biztosít a polimer kinyerésére. Ráadásul mivel a tápközegnek nagy a sókoncentrációja, kicsi a felülfertőződés veszélye.

A *Haloferax mediterranei* nagy mennyiségben termel anionos exopoliszacharidokat is. Ezek a vegyületek például zselésítő szerként, sűrítőanyagként, stabilizátorként hasznosíthatók. A *Haloferax* fajok által előállított szulfatált savas heteropoliszacharidok reológiai tulajdonságai kiválóak (kis koncentrációban nagy viszkozitásúak), továbbá ellenállnak a szélsőséges pH-nak és hőmérsékletnek. Alkalmazásukat ezért a kis termelékenységű olajkutaknál az olajkitermelés fokozására javasolják. Ezen kívül az ősbaktériumok membránlipidjei, mint felületaktív anyagok, javítják a víz olajszállító tulajdonságait.

A *Halobacterium salinarum* bakteriorodopszinját holografikus tároló anyagként, számítógépes memóriákban és fotoelektromos konverterekben is hasznosítják, bár ezen alkalmazások még kísérleti stádiumban vannak. A bakteriorodopszin retinál molekulája fény hatására gerjesztett állapotba kerül, melynek során megváltozik a színe (sárga színű lesz). A reakciósor végén, amikor visszakerül alapállapotába, eredeti színét is visszanyeri (ismét bíbor színű lesz). A fény gerjesztő hatására nemcsak színét, hanem egyéb optikai tulajdonságait (pl. optikai törésmutatóját) is képes átmenetileg megváltoztatni. Ráadásul különböző genetikai mechanizmusokkal számos jellemzője (pl. a színe, az alapállapotba való visszatérés ideje) megváltoztatható. E tulajdonságok alapján felmerül annak a lehetősége, hogy filmként, optikai adathordozóként is felhasználható legyen.

A Távol-Keleten egyes hagyományosan erjesztett élelmiszerek (mint pl. a szójaszósz, vagy a halszósz) előállításában aktívan részt vesznek különféle halofil vagy erősen halotoleráns ősbaktériumok. A folyamat mikrobiológiai szempontból rosszul kontrollálható, mivel nem tiszta tenyészetek felhasználásával történik.

10.18. Hipertermofil baktériumok (Felföldi Tamás)

Azokat az élőlényeket, amelyeknek növekedési hőmérséklet optimuma meghaladja a 45°C-ot termofileknek, míg azokat, amelyeké meghaladja a 80°C-ot hipertermofileknek nevezzük. A talajok a napsugárzás hatására és a

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

komposztálódó anyagok a mikrobiális aktivitás hatására maximum 80-90°C-ig hevülhetnek. Az igazán nagy hőmérsékletű helyek többnyire vulkanikus aktivitáshoz vagy egyéb geotermális jelenségekhez kapcsolhatók. A hőforrások, hévizek hőmérséklete akár a forrásban lévő vízét is elérheti, míg az óceánok mélyén található forró vizes feláramlások hőmérséklete meghaladhatja a 350 °C-ot is. Hipertermofil szervezetek előfordulását az utóbbi időben kimutatták földalatti kőlolaj lelőhelyeken és mélyen fekvő bányákban is.

A 65°C-ot meghaladó hőmérsékleten már kizárólag a baktériumok életképesek **(10.18/1. táblázat)**. A forró vizes élőhelyek eltérő fizikokémiai paramétereihez filogenetikai, fiziológiai és morfológiai tekintetben is nagyon sokféle Archaea és Bacteria adaptálódott **(10.18/2. táblázat)**, meglepő módon gyors növekedési képességgel, esetenként mindössze 1 órás generációs idővel rendelkező sejtekkel. Egyes hipertermofil ősbaktériumok növekedési optimuma 100°C fölötti. Az ilyen mikroorganizmusok laboratórium tenyésztéséhez nyomás alatt lévő tenyészedények szükségesek, hogy a tápleves hőmérséklete a víz forrása fölötti értékre emelkedhessen (a hidrotermális forrásoknál a nyomás 20-45 MPa). A legnagyobb hőmérsékleten növekedni képes baktériumfaj, a *Methanopyrus kandleri* sejtjei akár 122°C-os közegben is életképesek. Még egyszer hangsúlyozzuk: ezen a hőmérsékleten a sejtek osztódnak, a fent említett faj ennél nagyobb hőmérsékleten is képes túlélni bizonyos ideig és sejtjei 1 órás 121°C-on végzett autoklávozást is kibírnak.

10.18/1. táblázat. Különböző élőlények növekedésének hőmérsékleti maximum értékei

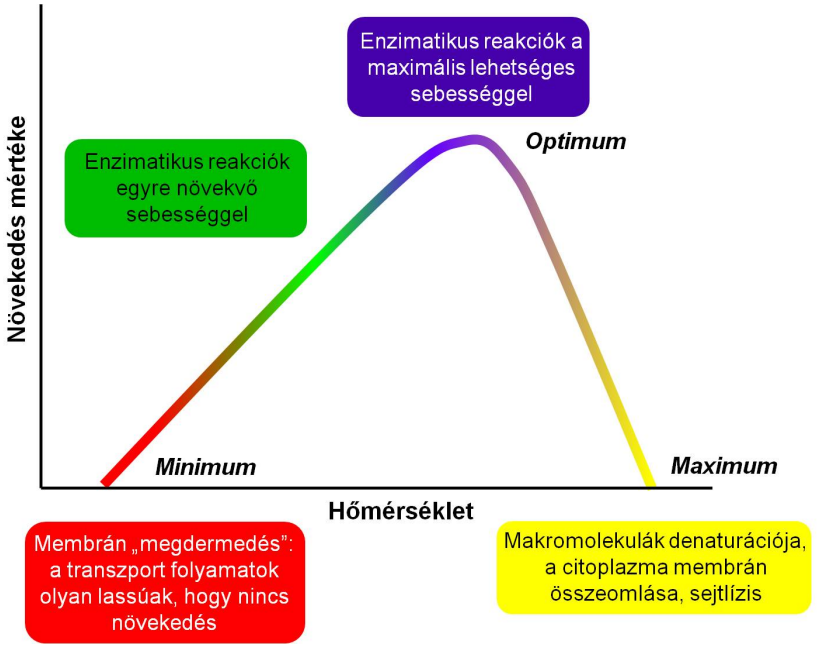
Élőlénycsoport	Hőmérsékleti maximum (°C)
Vízi gerincesek	38
Rovarok	45-50
Rákok	49-50
Edényes növények	45-60
Mohák	50
Protozoa	56
Algák	55-60
Gombák	60-62
Cianobaktériumok	73
Anoxigénikus fototróf baktériumok	70-73
Egyéb Bacteria	100
Kemoorgantróf prokarióták	110
Archaea	122

10.18/2. táblázat. Néhány hipertermofil baktérium alapvető anyagcsere jellemzője

Nemzetség	Anyagcsere típusa	Elektron akceptor	Hőmérsékleti optimum / maximum (°C)
Archaea / Crenarchaeaota			
Aeropyrum	kemoorganoheterotróf	O_2	95 / 100
Desulfurococcus	kemoorganoheterotróf	H^+, S^0	85 / 95
Hyperthermus	kemoorganoheterotróf (fermentáció is)	S_0	101 / 108
Ignicoccus	kemolitoautotróf	S_0	90 / 98
Pyrobaculum	kemoorganoheterotróf, fakultatív autotróf	Fe(III), FeO, NO_3^-, S^0, $S_2O_3^{2-}$	100 / 103
Pyrodictium	kemolitoautotróf, kemoorganoheterotróf	FeO, S^0, $S_2O_3^{2-}$, SO_3^{2-}	105 / 110

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Pyrolobus	kemolitoautotróf	FeO, NO_3^-, O_2, $S_2O_3^{2-}$	106 / 113
Sulfolobus	kemoorganoheterotróf, kemolitoautotróf	O_2	81 / 90
Thermoproteus	kemoorganoheterotróf, kemolitoautotróf	S^0	88 / 97
Archaea / Euryarchaeaota			
Archaeoglobus	kemolitoautotróf (fakultatív autotróf)	SO_4^{2-}	83 / 95
Ferroglobus	kemolitoautotróf	FeO, NO_3^-, $S_2O_3^{2-}$	85 / 95
Methanopyrus	kemolitoautotróf	CO_2	98 / 122
Archaea / Nanoarchaeaota			
Nanoarchaeum	kemoorganoheterotróf	S^0	90 / 98
Bacteria			
Aquifex	kemolitoautotróf	NO_3^-, O_2	85 / 95
Thermotoga	kemoorganoheterotróf	FeO, H^+, S^0	80 / 90
Geothermobacterium	kemolitoautotróf	FeO	90 / 100



10.18/1. ábra. A mikrobák növekedésének hőmérséklettel összefüggő jellemzői

Az extrém nagy hőmérséklet értékeket a sejtalkotó molekuláknak nemcsak ki kell bírniuk, hanem a sejtben betöltött funkciójukat (pl. reakciók katalízise) is teljes körűen el kell látniuk **(10.18/1. ábra).** Több hőstabil enzim vizsgálata során bebizonyosodott, hogy nem speciális aminosavak jelenléte okozza ezt a különleges tulajdonságukat, hanem csupán néhány eltérés a fehérje aminosav sorrendjében a normál hőmérsékleten működő, azonos reakciót katalizáló társaikhoz képest. Ez a néhány eltérés azonban elegendő ahhoz, hogy a fehérje „feltekeredése” máshogy menjen végbe, és ezáltal a hőmérsékleti hatásoknak sokkal ellenállóbb térszerkezet jöjjön létre. Az ilyen fehérjékben lényegesen több ionos kötés található a savas és bázikus aminosavak között, és maga a fehérje belseje is erősen hidrofób, ami pedig megakadályozza a vizes oldatokban történő széttekeredést. Mindezek mellett egyes hipertermofil szervezetek a fehérjék stabilizálódását segítő anyagokat halmoznak fel a citoplazmában, úgymint mannozil-glicerátot, di-inozitol-foszfátot vagy diglicerin-foszfátot. A legnagyobb hőmérsékleten is növekedni képes archaeák esetében

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

a denaturált fehérjék megfelelően működő konformációjának visszanyerését segítő, ún. hősokk (chaperonin) fehérjék egy különleges komplexe található, a termoszóma.

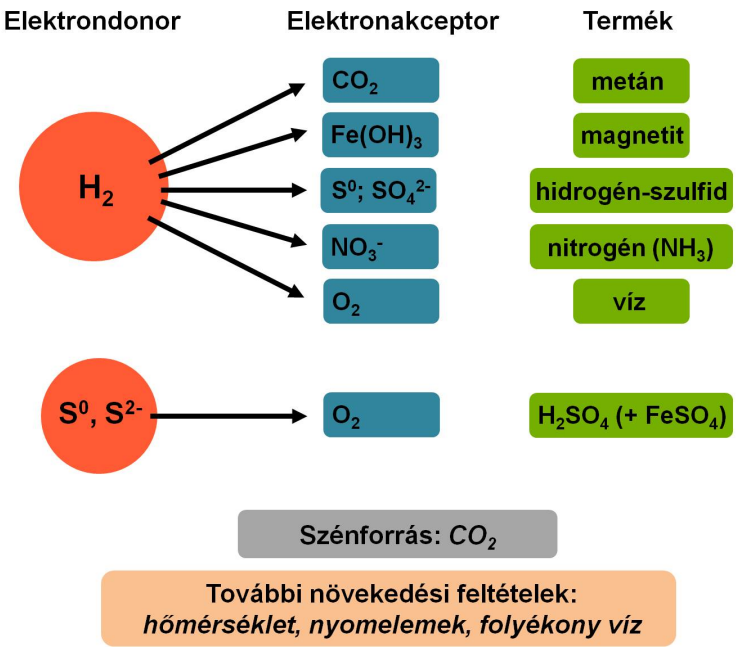
A membránok stabilitását a telített zsírsavak nagy arányával érik el a Bacteria domén hipertermofil baktériumai. A hipertermofil archaeák membránja diglicerol tetraéterekből felépülő egyrétegű membrán (lipid monolayer), ahol a „két réteg" molekulái kovalens kötésekkel összekapcsolódnak, ami lehetetlenné teszi kettéválásukat. Néhány hipertermofil, Bacteria doménbe tartozó nemzetségnél is előfordulhatnak hasonló, éter kötéssel kapcsolódó izoprén vázas oldalláncok a membránban a zsírsavakkal vegyesen. Természetesen a membrán stabilitásának megőrzése mellett nagyon fontos az is, hogy a membrán funkciók ellátásához szükséges fluiditás megfelelő szintje biztosítva legyen.

Nagy hőmérsékleten a DNS molekulákban változások mehetnek végbe, például hidrolizálhatnak a nukleotidokról a bázisok (depurináció és depirimidizáció), amik mutációs eseményekhez vezetnek. Bizonyos kémiai anyagok védő szerepet töltenek be az ilyen káros hatásokkal szemben és segítik megőrizni a DNS stabilitását, ilyenek például a kálium-(ciklikus)-2,3-difoszfoglicerát, a kálium-di-mio-inozitol-foszfát és egyes poliaminok (putreszcin, spermidin). Ez utóbbiak a riboszómák stabilitásának megőrzésében is szerepet játszanak. Emellett minden hipertermofil szervezetben megtalálható a reverz DNS-giráz nevű, topoizomerázok közé tartozó enzim, ami pozitív DNS szuperhélixet hoz létre (a többi baktériumban található negatív szuperhélixszel szemben). A DNS spontán széttekeredése ezáltal gátlódik, ami segíti a DNS hőstabilitását. Továbbá, egyes Archaea fajokban kimutattak az eukarióták hisztonjaihoz hasonló, bázikus tulajdonságú DNS-kötő fehérjéket, amik a DNS-t nukleoszóma-szerű képletekké tömörítik, és segítik megtartani kétszeresen feltekeredett állapotban. A nukleinsavak másik típusánál, az RNS-eknél is megfigyelhetőek a nagy hőmérsékleti viszonyokhoz történt adaptáltság jelei. A riboszómális RNS-ekben nagy arányban fordulnak elő a GC bázisok, hiszen az AU-val ellentétben ezeket hármas hidrogénhíd kötés kapcsolhatja össze, megőrizve ezáltal a riboszómák stabilitását és a fehérjeszintézis zökkenőmentességét nagy hőmérsékelteken. Ezzel szemben a hipertermofil mikrobák genomi DNS-e összességében nem feltétlenül gazdagabb GC bázisokban a mezofil szervezetekhez képest, jelezve, hogy ebben az esetben a fentebb említett, stabilitást elősegítő megoldások sokkal nagyobb jelentőséggel bírnak.

A föld élet elméleti hőmérsékleti felső határát 140-150 °C-ra becsülik. Mélytengeri hőforrások ilyen hőmérsékletű vizéből ugyanis még sikerült kimutatni az élő sejteket alkotó makromolekulákat. Laboratóriumi kísérletekben igazolták, hogy 150 °C fölött az ATP már teljesen elbomlik. Ennek ellenére elvileg létezhetnek olyan, jelenleg még nem ismert molekulák, amelyeknek jelenléte a sejtben stabilizálhatja az összes fontos sejtalkotót különlegesen nagy hőmérsékleteken is.

Korábban már említettük, hogy vélhetőleg a földi élet kialakulása az óceánok mélyéről feltörő forró vizes környezetekhez kapcsolható, ahol a vas- [Fe(II)] és kénvegyületek (S_0, S^{2-}) mellett a molekuláris hidrogén is bőven rendelkezésre állt **(2.1/1. ábra)**. Az ősi és a Földünkön jelenleg élő hipertermofil szervezetek közötti kapcsolatot jelzi, hogy ez utóbbiak anyagcsere folyamataiban is meghatározó szerepet játszanak a fent említett vegyületek **(2.1/3. ábra,10.18/2. ábra, 10.18/1. táblázat)**. A hidrogén oxidációjára nagyon sok ma élő hipertermofil baktérium képes (*Archaeoglobus, Pyrobaculum, Sulfolobus* stb.), ez általában Fe(III), SO_4^{2-}, S^0, NO_3^-, CO_2 és ritkábban O_2 redukciójával párosul, ez utóbbi szervezetek általában mikroaerofilek. Ennek megfelelően a 80 °C fölött élő mikroorganizmusok körében meglehetősen változatos anyagcseretípusok fordulnak elő, vannak közöttük aerob légzők (pl. *Sulfolobus*), anaerob légzők (pl. *Pyrodictium*), szulfát-redukálók (pl. *Archaeoglobus*), vas-oxidálók (pl. *Ferroglobus*), kén-oxidálók (pl. *Ignicoccus, Thermoproteus*), metanogének (pl. *Methanopyrus*), fermentálók (pl. *Hyperthermus*), denitrifikálók (pl. *Pyrobaculum*) stb., viszont fototrófok nincsenek. Többségük obligát anaerob, a legnagyobb hőmérsékleten növő szervezetek pedig kivétel nélkül kemolitoautotrófok. A jelenleg ismert hipertermofil szervezetek többsége az Archaea doménbe tartozik, azon belül is a Creanarchaeota törzsbe. Érdekesség, hogy az ebbe a törzsbe tartozó *Sulfolobus* nemzetség képviselői nemcsak hipertermofilek, hanem emellett acidofilek is, 1-5 pH tartományban képesek növekedni.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/



10.18/2. ábra. A kemolitoautotróf hipertermofil baktériumok fő anyagcsere jellemzői

A termofil és hipertermofil baktériumokból származó enzimek számos magas hőmérsékleten zajló ipari és biokémiai folyamatok során is felhasználásra kerülnek, hiszen sokkal stabilabbak és ezáltal hosszabb féléletidővel rendelkeznek, mint alacsonyabb hőmérsékleten élő baktériumokból származó társaik. Ilyen például a termofil *Thermus aquaticus*-ból származó DNS polimeráz. Az ezt az enzimet használó polimeráz láncreakció (PCR, 'polymerase chain reaction') technika forradalmasította a molekuláris biológiát a múlt század végén. A mosószeripar szintén használ számos termofil és hipertermofil szervezetből származó hőstabil enzimet (pl. hidrolázokat), amik nagy hőmérsékleten is hatékonyan működnek.

10.19. Alkalofil baktériumok (Borsodi Andrea)

Az első endospórát képező, alkalofil baktériumokat a múlt század első felében Vedder (1934) tenyésztette ki. A *Bacillus alcalophilus* fajként leírt baktériumok pH >9,0 értéken mutattak optimális növekedést, és pH <7,0 értékeken már nem szaporodtak. Napjainkban a lúgos környezeti feltételekhez alkalmazkodott mikroorganizmusokat két csoportra osztjuk. Az alkalitoleráns szervezetek pH optimuma a semleges körüli tartományba esik, de több-kevesebb növekedést mutatnak lúgos kémhatású közegben is. Az alkalofil szervezetek számára a pH 9,0 vagy e feletti értékek a legkedvezőbbek. Közülük az obligát alkalofilek pH 8,5 alatti növekedésre már nem képesek, míg a fakultatív alkalofilek neutrális körülmények között is képesek szaporodni.

A természetes alkalikus környezetek változatos élőhelyeket kínálnak az alkalofil mikrobaközösségek számára. A szóda és nátron tavak (pl. a törökországi Van-tó, a Kelet-afrikai-árokrendszer nagy tavai, az egyiptomi Wadi Natron, a kínai Baer-tó) a mérsékelt vagy trópusi éghajlati övezetben, száraz, illetve mérsékelten száraz lefolyástalan területeken alakultak ki. A keletkezésüket meghatározó körülmények hasonlítanak az atalasszohalin (a tengerektől független keletkezésű) sós tavak képződése során megfigyelt tényezőkhöz, azzal az eltéréssel, hogy ezekben az extrém haloalkalikus vizekben a karbonát (CO_3^{2-}) a fő oldott anion. A tavak vizének lúgossága a környező területeken az alkáliföldfém kationok, azaz a Ca^{2+} és a Mg^{2+} ionok hiányára vezethető vissza. Ha a Ca^{2+}, illetve a Mg^{2+} ionok koncentrációja meghaladná a CO_3^{2-} ionokét, akkor a CO_3^{2-}, kalcit ($CaCO_3$), magnezit ($MgCO_3$), illetve dolomit [$MgCa(CO_3)_2$] formájában kicsapódna az oldatból, és nem alakulna ki a lúgos kémhatás. A szóda tavakban (pl. a kelet-afrikai Magadi-tóban) azonban a CO_3^{2-} ionok koncentrációja jóval meghaladja a Ca^{2+}, illetve a Mg^{2+} ionokét, ezáltal a $CO_2/HCO_3^-/CO_3^{2-}/OH^-$ egyensúly eltolódása miatt kialakul a lúgos kémhatás. Ugyanitt a nagy mennyiségű Na^+ ion jelenléte is jellemző. A nagymértékű párolgás következtében a tavakban a Na^+ ionok a Cl^- ionokkal együtt koncentrálódnak, és így alakul ki a szóda tavakra jellemző lúgos sós víz. Egyes szóda tavak, mint pl. a kaliforniai Mono-tó, illetve a törökországi Van-tó esetében megfigyelhető, hogy a Ca^{2+}-ban gazdag talajvíz beszivárog a tavak lúgos vizébe, és ezáltal úgynevezett „mésztufa" oszlopok formájában lokális Ca^{2+} kicsapódás jön létre. A szóda tavak kialakulásában a kémiai tényezőkön kívül a geomorfológiai és az éghajlati körülmények is fontos

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

szerepet játszanak. A Kelet-Afrikán keresztül húzódó Nagy-hasadékvölgy területén a tektonikus aktivitás következtében olyan lefolyástalan, zárt medencék jöttek létre, amelyekben a felszín alatti vizek, továbbá a környező magasabb területekről érkező időszakos patakok állóvizeket hoztak létre. A trópusi éghajlat miatt itt a felszíni párolgás mértéke meghaladja a tóba beáramló víz mennyiségét, így a főleg Na^+, Cl^- és CO_3^{2-} ionokat tartalmazó szóda tavak vizének kémhatása pH 8,5 (leghígabb tavak) és 12 (hiperszalin tavak) értékek között változik. A Kelet-afrikai-árokrendszer szóda tavai közül a hígabb északi tavak, mint pl. a Bogoria-tó, a Nakuru-tó, illetve az Elmenteita-tó sótartalma kisebb. A déli hiperszalin tavak, mint pl. a Nátron-tó, valamint a Magadi-tó vize ugyanakkor nagy, akár a telítetthez közeli sókoncentrációkat is elérheti. Amíg a tavak sótartalma az időjárási viszonyoktól függően jelentős mértékben változik, addig a tóvíz kémhatása többé-kevésbé állandó. A Magadi-tó és a Nátron-tó a Nagy-hasadékvölgy legidősebb tavai, melyekben megfigyelhető a tróna, azaz a nátrium-szekvikarbonát ásvány aktív lerakódása, míg a hígabb tavak evolúciós szempontból fiatalabb képződmények.

Európában a szikes vizek legnyugatibb tagjai a Kárpát-medencében találhatók, amelyek egyedülálló geológiai, hidrológiai, botanikai, zoológiai tulajdonságaiknak köszönhetően jelentős természetvédelmi értéket képviselnek. A magyarországi szikes vizek többsége a nagytavak és a szárazföldek közötti átmeneti jellegű vizes élőhelyek (wetlands) csoportjába sorolható. Víztér tipológiai szempontból jól elkülöníthető az állandó vízborítottságú, viszonylag nagy kiterjedésű két fertő típusú szikes vizünk, a Fertő és a velencei-tó, valamint a kopolya típusú holtmedernek minősülő Szelidi-tó. A hazánkban előforduló többi szikes víz a kistavak (ezeket szokták a köznapi szóhasználatban „szikes tavakként említeni, pl. a kiskunsági kelemen-szék és Böddi-szék, a tiszántúli Nagy-Vadas), szikes mocsarak és kisvizek kategóriákba sorolható. A világ más szikes vizes élőhelyeihez képest a hazai szikes vizeket a lúgosság (pH 9-10) mellett a viszonylag kisebb sótartalom jellemzi. Alföldi sekély szikes kistavainkat a víz színe alapján két típusba különítjük el. Az élőhelyek szukcessziós folyamatában a „fehér vizű tavak" a fiatalabb képződmények, tejfehér vizük a kolloid mészsóktól állandóan zavaros. Itt a napfény csak a felső pár centiméteres rétegbe tud behatolni. A „fekete vizű tavak" lebegő anyagban szegények, a víz átlátszó és az oldott szerves anyagoktól sötét (sárgásbarna) színű. Ezekben a víztestekben már gazdag vízi és mocsári növényzet jelenik meg.

A szikes és nátron tavak a világ legproduktívabb vizes élőhelyei közé tartoznak, melyeket túlnyomórészt prokarióta szervezetek népesítenek be. A tavak karbonátokban gazdag vize, a magas hőmérséklet, az intenzív napsugárzás és a nagy napfénytartam ideális környezetet biztosítanak az oxigéntermelő fotoszintetizáló cianobaktériumok számára. A vizekben lévő nagy mennyiségű szulfidion és a gyakran kialakuló anoxikus környezet ugyanakkor kedvező feltételeket teremthet a haloalkalofil fototróf bíbor kén és bíbor nemkén baktériumok tömeges elszaporodásának is. A hatalmas mértékű primer produkcióra (>10 g C m^{-2} nap^{-1}) többek között az alkalofil és alkalitoleráns aerob és anaerob kemoorganotróf baktériumok 10^5-10^6 CFU/ml csíraszám értéket is elérő, változatos közössége épül.

A kevésbé alkalikus vizek legjellemzőbb fototróf szervezetei a nitrogénkötő cianobaktériumok (pl. a *Spirulina*, a *Chroococcus* vagy a *Cyanospira* nemzetségek képviselői), míg az erősen lúgos vagy sós vizekben a cianobaktériumok mellett az anoxikus fototróf baktériumok (pl. az *Ectothiorhodospira* vagy a *Halorhodospira* nemzetségek tagjai) is megjelennek. Az aerob kemoorganotróf anyagcserét folytató szervezetek között a Gram-pozitívok és a Gram-negatívok rendszerint egyaránt abundánsak. Az Actinobacteria filogenetikai törzset például főként a *Streptomyces*, a *Dietzia* és a *Nesterenkonia* nemzetségek képviselik, míg a Firmicutes filogenetikai törzsbe általában az alkalofil *Bacillus* és közel rokon fajok tartoznak. Az aerob Gram-negatív kemoorganotrófok többségében a Gammaproteobacteria osztály *Halomonas*, *Pseudomonas*, *Aeromonas* és *Alteromonas* nemzetségeiből kerülnek ki. A szikes tavakban zajló nagymértékű szerves anyag lebontás gyakran oxigénhiányhoz vezet, ami a fakultatív vagy obligát anaerob anyagcserét folytató szervezetek aktivitásának kedvez. Az anaerob kemoorganotróf közösségek domináns biopolimer bontó képviselői (az ún. elsődleges fermentálók) között főként a *Clostridium* és a *Spirochaeta* nemzetségek tagjait azonosították. Az általuk termelt hidrogént alkalofil szulfátredukálók (pl. a *Desulfonatronovibrio*, a *Desulfonatronum* és a *Desulfonatronospira* nemzetségek tagjai), valamint haloalkalofil metanogének (pl. a *Methanohalophilus zhilinae*) és homoacetogén szervezetek (pl. a *Natrionella acetigena*) is hasznosíthatják. A szóda tavakból eddig tenyésztésbe vont metanogén ősbaktériumok főleg obligát metilotrófok, melyek különböző egy szénatomos vegyületeket, például metanolt, metil-amint, és dimetil-szulfidot hasznosítanak, és a *Methanolobus*, valamint a *Methasnosalsus* nemzetségekbe tartoznak. A szikeseket benépesítő kemolitotróf anyagcserét folytató baktériumközösségek összetétele még kevésbé feltárt, de a szóda tavakból kimutattak már obligát autotróf kénoxidáló baktériumokat (pl. a *Thioalkalimicrobium*, a *Thioalkalivibrio* és a *Thioalkalisipra* nemzetségek képviselőit), alkalofil metánoxidálókat (pl. a *Methylobacter alcaliphilus*), ammóniaoxidáló (pl. *Nitrosomas halophila*) és nitritoxidáló (pl. *Nitrobacter alkalicus*) nitrifikálókat is.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A Duna-Tisza közi szikes vizekben a fitoplankton biomassza túlnyomó részét az átlagosan 1 μm átlagos méretű egysejtű coccoid pikocianobaktériumok (pl. *Cyanobium*, *Synechococcus*) és pikoeukarióta algák (pl. *Choricystis*) teszik ki. Az elsődleges termeléshez kisebb mértékben ugyan, de hozzájárulhatnak az anoxikus fotoszintetizáló pl. bíbor nemkén (*Rhodoplanes*, *Rhodovibrio*, *Rhodobacter*) és bíbor kén (*Thiorhodococcus*, *Ectothiorhodospira*) baktériumok is, melyek az anaerob körülmények között a szulfátredukáló szervezetek által termelt kénhidrogént hasznosítják elektrondonorként. Erre utalhat az is, hogy a Böddi-székben 2008 nyarán egy algavirágzás alkalmával az anoxikus bíbor baktériumok tömegprodukcióját lehetet megfigyelni, ami az üledék felszínén bíbor színű élőbevonat kialakulást eredményezte. A kiskunsági Kelemen-szék, Böddi-szék és Zab-szék korábbi mikrobiológiai vizsgálata során az üledék felső rétegéből kitenyésztett alkalitoleráns vagy alkalofil, illetve mérsékelten alkalofil baktériumtörzsek többsége a *Bacillus* és közelrokon nemzetségek (*Halobacillus* és *Marinibacillus*) körébe tartozott, melyek között két a tudományra nézve új baktériumfaj (*Bacillus aurantiacus* és *Bacillus alkalisediminis*) került leírásra. A Gram-negatív kemoorganotróf szervezeteket főként a *Halomonas* nemzetség, kisebb számban a *Pseudomonas* képviselték. Jelen voltak még a *Micrococcus*, a *Nesterenkonia* és az *Agromyces* nemzetségekbe sorolt baktériumok is. A tenyésztéstől független, molekulátris biológiai módszerekkel végzett vizsgálatok a Proteobacteria törzsbe (pl. a vas-légző *Geopsychrobacter, Geoalkalibacter*, a szulfát-redukáló *Desulfuromonas*, a metanotróf *Methylocaldum tepidum* és a kénoxidáló *Thiohalophilus* szervezetekkel rokon klónok) és az obligát anaerob anyagcserét folytató *Sprirochaeta* nemzetségbe tartozó filotípusok jelentős abundanciáját mutatták ki. Emellett a szikes vízterekben jelen voltak még a Bacteroidetes és az Actinobacteria, míg szórványosan további 4 filogenetikai törzs (a Nitrospira, a Planctomycetes, a Gemmatimonadetes és a Chloroflexi) képviselői is. A tenyésztéssel és tenyésztéstől független vizsgálatokkal kimutatott szervezetek többek között a korábban közép-ázsiai (pl. a kínai Baer-tó), a kelet-afrikai szóda tavakból (pl. Lake Bogoria, Lake Magadi), valamint a kaliforniai Mono-tóból kitenyésztett haloalkalofil baktériumfajokkal mutatták a legnagyobb genetikai rokonságot.

Az alkalofil baktériumokban az extrém környezethez való alkalmazkodást egy a sejt és környezete között kialakuló fordított pH gradiens biztosítja, miáltal a citoplazmatikus pH rendszerint legalább két egységgel alacsonyabb, mint a külső környezet pH értéke. Ennek a pH gradiensnek a létrehozásában és fenntartásában a Na^+/H^+ anitportnak jut fontos szerep, aminek révén az intracelluláris Na^+ külső H^+-ra cserélődik.

Az utóbbi két évtizedben elsősorban a lehetséges ipari alkalmazásoknak köszönhetően újra fokozott érdeklődés kíséri az alkalofil baktériumok izolálását. Az alkalofil baktériumok, különösképpen a *Bacillus* fajok által termelt extracelluláris enzimek nemcsak hogy nagy stabilitást mutatnak a lúgos pH értékeken, de optimális aktivitásuk is ebbe a tartományba esik. A legjobban ismert enzimek közé soroljuk az alkalikus proteázokat, pl. a *Bacillus subtilis* és más *Bacillus* fajok által termelt szubtilizineket. Az alkalofil enzimek egyik fő előnye, hogy a szennyező fehérjék kis aránya miatt könnyen kristályosíthatók, optimális pH-juk 11,5-12,0 között van és 60°C-on 10 percig stabilak. Az alkalistabil proteázokat ezért széles körben használják, pl. mosószerek előállításánál, az állati nyersbőrök kikészítésénél vagy az élelmiszeriparban. Alkalofil *Bacillus* fajokból, aktinobaktériumokból, *Pseudomonas* és *Natronococcus* törzsekből számos alkalistabil (pH optimum 10,5) α-amilázt izoláltak. Az alkalofil *Bacillus* fajok által termelt ciklodextrin-glükanotranszeferáz szoros értelemben véve nem alkalikus enzim, mert csak pH 10,0 értékig stabil. Optimális pH tartománya széles: 4,5-től 10,0-ig tart. A keményítőt 75-80%-os hatékonysággal alakítja át ciklodextrinné, meghaladva a *Bacillus macerans* fajból izolált enzim 50%-os működését. Keményítővel keverve e tulajdonságai tették lehetővé a ciklodextrin direkt kristályosítását ipari méretekben. Az alkalikus cellulázok (karbiximetil-cellulázok) felfedezésével vált lehetővé a cellulóz származékok hatékony lebontása. Számos alkalofil *Bacillus* faj termel olyan enzimeket, amelyek pH 9,0-10,0 értékeken bontanak cellulóz származékokat. A növényi biopolimerek fő tömegét képező cellulóz mellett az alkalistabil xilanázok a xilán, a pektinázok pedig a pektin bontásának képességével szintén fontos ipari jelentőségre tartanak számot, pl. a papíripari rostpépek előállításánál.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

11. fejezet - A prokarióta nemzetségek rendszertani besorolása a Bergey's manual of systematic bacteriology 2-5 kiadása alapján

Form nemzetség = Alaktan nemzetség = Morphogenus: Olyan, hasonló fenotípusos karakterekkel jellemezhető mikróbák csoportja, amelyek 16S rRNS génjük szekvenciája alapján nem mutatnak közeli rokonságot.

Candidatus: Ideiglenes rendszertani státusz, melyet tenyésztésbe ezidáig nem vonható fajok alkotnak.

Incertae sedis: Vitatott rendszertani pozíciót jelent.

A baktérium szó a prokarióta megfelelője, rendszertani értelemben két birodalma van, melyek felépítésbeli sajátságaik hasonlósága ellenére filogenetikailag egymástól távol állnak.

BIRODALOM: ARCHAEA

Ősbaktériumok. Lipidjeik és sejtfaluk szerkezete jelegzetes, eltér a Bacteria birodalom legtöbb képviselőjétől. Gyakran extrém élőhelyek benépesítői.

I. TÖRZS: CRENARCHAEOTA

Morfológiailag változatos (pálca, kokkusz, fonalas és korong forma), Gram-negatív, obligát termofil (növekedés 70-113 °C), acidofil szervezetek csoportja. Aerob, fakultatív anaerob vagy szigorúan anaerob, kemolitoautotróf, illetve kemoheterotróf fajok. A többségük képes az elemi kén elektrondonorként való hasznosítására. Kemoheterotróf képviselőik között vannak kénlégzők is.

1. Osztály: Thermoprotei

Alakjuk és méretük igen változatos. Gram-negatívan festődő, termofil szervezetek, növekedésük optimuma 65 és 100 °C között van. Kemolitoautotróf, fakultatív kemolitoautotróf vagy organotróf archaeák. Jellemző a kén redukálása vagy oxidálása, illetve különböző szerves szubsztrátok bontása kénlégzés mellett. Világszerte előfordulnak savas hőforrásokban és lápokban, valamint tengerfenéki hévforrások környezetében.

1. Rend: Thermoproteales

1. Család: Thermoproteaceae

1. Nemzetség: Thermoproteus

2. Nemzetség: Caldivirga

3. Nemzetség: Pyrobaculum

4. Nemzetség: Thermocladium

5. Nemzetség: Vulcanisaeta

2. Család: Thermofilaceae

1. Nemzetség: Thermofilum

2. Rend: Caldisphaerales

1. Család: Caldisphaeraceae

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1. Nemzetség: Caldisphaera

3. Rend: Desulfurococcales

1. Család: Desulfurococcaceae

1. Nemzetség: Desulfurococcus

2. Nemzetség: Acidilobus

3. Nemzetség: Aeropyrum

4. Nemzetség: Ignicoccus

5. Nemzetség: Staphylothermus

6. Nemzetség: Stetteria

7. Nemzetség: Sulfophobococcus

8. Nemzetség: Thermodiscus

9. Nemzetség: Thermosphaera

2. Család: Pyrodictiaceae

1. Nemzetség: Pyrodictium

2. Nemzetség: Hyperthermus

3. Nemzetség: Pyrolobus

4. Rend: Sulfolobales

1. Család: Sulfolobaceae

1. Nemzetség: Sulfolobus

2. Nemzetség: Acidianus

3. Nemzetség: Metallosphaera

4. Nemzetség: Stygiolobus

5. Nemzetség: Sulfurisphaera

6. Nemzetség: Sulfurococcus

II. TÖRZS: EURYARCHAEOTA

Morfológiailag változatos (előfordulnak kokkuszok, szabálytalan kokkuszok, pálcák, lándzsa, spirillum, korong, háromszög valamint négyzet alakú sejtek), Gram-pozitív vagy Gram-negatív festődésű (a pszeudomurein sejtfalban való megléte vagy hiánya nyomán) szervezetek tartoznak ide. Bizonyos képviselőik sejtfala teljes egészében fehérjéből áll vagy teljes egészében hiányzik (*Thermoplasma*). Élettani jellemzőik alapján öt fő csoport különíthető el: a metanogén, az extrém halofil, a sejtfallal nem rendelkező, a szulfátredukáló, valamint az extrém termofil kénhasznosítók.

1. Osztály: Methanobacteria

Nem mozgó, pálca, lándzsa vagy kokkusz formájú metanogének. Sejtfaluk pszeudomureint tartalmaz. Sejtmembránjuk kaldarheol és mio-inozitol tartalmú lipidekből áll. Szigorúan anaerobok, minden képviselőjük hasznosítja elektrondonorként a molekuláris hidrogént. Hangyasavat, másodrendű alkoholokat szintén képesek

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

oxidálni. Elektronakceptoruk általában a CO_2, de néhányuk metanol redukálására is képes. Széles körben elterjedtek a természetben különböző anaerob környezetekben, üledékekben, talajban, állatok emésztőrendszerében.

1. Rend: Methanobacteriales

1. Család: Methanobacteriaceae

1. Nemzetség: Methanobacterium

2. Nemzetség: Methanobrevibacter

3. Nemzetség: Methanosphaera

4. Nemzetség: Methanothermobacter

2. Család: Methanothermaceae

1. Nemzetség: Methanothermus

2. Osztály: Methanococci

Tengeri környezetekből származó metanogén kokkuszok, de pálca és spirillum alakok is előfordulnak. Legtöbbjük sejtfala fehérjékből áll. Peptidoglikán és pszeudomurein sejtfalukban nincs, lipidjeik a glicerinhez éter-kötéssel kapcsolódó, izoprén egységekből álló hosszú láncok. Szigorúan anaerobok, CO_2 redukálásával metánt termelnek, amelyhez H_2-t, hangyasavat vagy alkoholokat használnak elektrondonorként. Metán előállítására különböző, metil-csoportot tartalmazó vegyületek redukálásával is képesek (metilamin, metántiol, stb.). Némelyek ecetsavat bontanak metánná és szén-dioxiddá. Széles körben elterjedtek a természetben anaerob környezetekben, üledékekben, talajban, állatok emésztőrendszerében.

1. Rend: Methanococcales

1. Család: Methanococcaceae

1. Nemzetség: Methanococcus

2. Nemzetség: Methanothermococcus

2. Család: Methanocaldococcaceae

1. Nemzetség: Methanocaldococcus

2. Nemzetség: Methanotorris

3. Osztály: Methanomicrobia

Kokkusz, pálca vagy spirillum formájú képviselőik fehérje sejtfallal bírnak, néhányuk burokkal rendelkezik. A peptidoglikán és a pszeudomurein egyaránt hiányzik képviselőiből. Szigorúan anaerob metántermelők, a metánt CO_2 redukálásával, H_2, hangyasav vagy alkoholok elektrondonorként való felhasználásával állítanak elő. Széles körben elterjedtek a természetben anaerob környezetekben, üledékekben, talajban, állatok emésztőrendszerében.

1. Rend: Methanomicrobiales

1. Család: Methanomicrobiaceae

1. Nemzetség: Methanomicrobium

2. Nemzetség: Methanoculleus

3. Nemzetség: Methanofollis

4. Nemzetség: Methanogenium

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

5. Nemzetség: Methanolacinia

6. Nemzetség: Methanoplanus

2. Család: Methanocorpusculaceae

1. Nemzetség: Methanocorpusculum

3. Család: Methanospirillaceae

1. Nemzetség: Methanospirillum

Genera Incertae sedis

2. Nemzetség: Methanocalculus

2. 2. Rend: Methanosarcinales

1. Család: Methanosarcinaceae

1. Nemzetség: Methanosarcina

2. Nemzetség: Methanococcoides

3. Nemzetség: Methanohalobium

4. Nemzetség: Methanohalophilus

5. Nemzetség: Methanolobus

6. Nemzetség: Methanomethylovorans

7. Nemzetség: Methanimicrococcus

8. Nemzetség: Methanosalsum

2. Család: Methanosaetaceae

1. Nemzetség: Methanosaeta

4. Osztály: Halobacteria

Változatos formájú, pálca, kokkusz, valamint különböző pleomorf alakok jellemzőek az osztály képviselőire. Gram-negatív vagy Gram-pozitív festődésű, aerob vagy fakultatív anaerob (nitráttal vagy más elektronakceptorral légző) szervezetek. A C_{50} karotinoidnak köszönhetően a legtöbb törzs kolóniái a vörös különböző árnyalait mutatják. Képviselőik jellemzően nagy sókoncentrációjú környezetekben fordulnak elő, úgy, mint sós tavak, szóda-tavak, valamint sófinomítók.

1. Rend: Halobacteriales

1. Család: Halobacteriaceae

1. Nemzetség: Halobacterium

2. Nemzetség: Haloarcula

3. Nemzetség: Halobaculum

4. Nemzetség: Halobiforma

5. Nemzetség: Halococcus

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

6. Nemzetség: Haloferax

7. Nemzetség: Halogeometricum

8. Nemzetség: Halomicrobium

9. Nemzetség: Halorhabdus

10. Nemzetség: Halorubrum

11. Nemzetség: Halosimplex

12. Nemzetség: Haloterrigena

13. Nemzetség: Natrialba

14. Nemzetség: Natrinema

15. Nemzetség: Natronobacterium

16. Nemzetség: Natronococcus

17. Nemzetség: Natronomonas

18. Nemzetség: Natronorubrum

5. Osztály: Thermoplasmata

Két sejtfal nélküli Archaea csoportot (*Thermoplasma, Ferroplasma*), valamint az extrém acidofil, termofil *Picropilus* nemzetséget felölelő osztály. Csaknem minden képviselőjük termofil, acidofil szervezet, növekedési optimumuk kb. 60 °C-on, valamint 2-es pH alatt van.

1. Rend: Thermoplasmatales

1. Család: Thermoplasmataceae

1. Nemzetség: Thermoplasma

2. Család: Picrophilaceae

1. Nemzetség: Picrophilus

3. Család: Ferroplasmaceae

1. Nemzetség: Ferroplasma

6. Osztály: Thermococci

Képviselői Gram-negatív festődésű, szabálytalan kokkuszok. Legtöbbjük hipertermofil heterotróf szervezet, amelyek növekedésükhöz többnyire kén molekulát igényelnek. Növekedési optimumuk 75-100 °C körüli érték. Mélytengeri-, illetve sekély tengerek hidrotermális kürtőiben, valamint Új-Zélandon, szárazföldi hőforrások területén fordulnak elő.

1. Rend: Thermococcales

1. Család: Thermococcaceae

1. Nemzetség: Thermococcus

2. Nemzetség: Palaeococcus

3. Nemzetség: Pyrococcus

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

7. Osztály: Archaeoglobi

Szabályostól az erőteljesen szabálytalan kokkuszokig variál alakjuk. Szigorúan anaerob, Gram-negatív festődésű szervezetek. Hipertermofil (optimum 80 °C körüli értéknél), neutrofil archaeák. Képviselői növekedése elemi kén jelenlétében gátolt.

1. Rend: Archaeoglobales

1. Család: Archaeoglobaceae

1. Nemzetség: Archaeoglobus

2. Nemzetség: Ferroglobus

3. Nemzetség: Geoglobus

8. Osztály: Methanopyri

Szigorúan anaerob Gram-pozitív festődésű pálcák. Sejtfaluk pszeudomureinből épül fel. Kemoautotróf szervezetek, H_2/CO_2 metánná alakításával nyernek energiát. Növekedési optimumuk 100 °C körül van, nem nőnek 80 °C alatt.

1. Rend: Methanopyrales

1. Család: Methanopyraceae

1. Nemzetség: Methanopyrus

BIRODALOM: BACTERIA

Egysejtű, többnyire néhány mikrométeres, változatos alakú szervezetek, melyek a Föld minden élőhelyén megtalálhatók. Ennek magyarázata anyagcseréjük óriási változatossága.

I. TÖRZS: AQUIFICAE

Gram-negatív, pálca formájú, mérsékelten termofil, hipertermofil szervezetek. Képviselőiket tengeri és szárazföldi hőforrások vizéből, környezetéből izolálták. Vannak köztük mikroaerofil kemolitotróf hidrogénoxidáló, valamint kemoorganotróf szervezetek. Legtöbb tagjuk mozgásképes. A *Hydrogenobacter acidophilum* faj kivételével pH 6.0-8.0 közötti optimummal rendelkeznek.

1. Osztály: Aquificae

Az osztály leírása az *Aquificae* törzsével megegyező.

1. Rend: Aquificales

1. Család: Aquificaceae

1. Nemzetség: Aquifex

2. Nemzetség: Calderobacterium

3. Nemzetség: Hydrogenobaculum

4. Nemzetség: Hydrogenobacter

5. Nemzetség: Hydrogenothermus

6. Nemzetség: Persephonella

7. Nemzetség: Sulfurihydrogenibium

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

8. Nemzetség: Thermocrinis

Genera Incertae sedis

1. Nemzetség: Balnearium

2. Nemzetség: Desulfurobacterium

3. Nemzetség: Thermovibrio

II. TÖRZS: THERMOTOGAE

Extrém termofil pálca formájú, nem spóraképző, Gram-negatív szervezetek. Bő külső burok/membrán veszi körül őket, amelyre nevük („toga") is utal. A törzs képviselői kivétel nélkül anaerobok és fermentálók.

1. Osztály: Thermotogae

Az osztály leírása a *Thermotogae* törzsével megegyező.

1. Rend: Thermotogales

1. Család: Thermotogaceae

1. Nemzetség: Thermotoga

2. Nemzetség: Fervidobacterium

3. Nemzetség: Geotoga

4. Nemzetség: Marinitoga

5. Nemzetség: Petrotoga

6. Nemzetség: Thermosipho

III. TÖRZS: THERMODESULFOBACTERIA

Gram-negatív pálcák, külső membránjukon gyakran nyúlványok, tarajok fordulhatnak elő. Termofil, szigorúan anaerob, kemoheterotróf, disszimilatórikus szulfátredukciót mutató szervezetek.

1. Osztály: Thermodesulfobacteria

Gram-negatív, magánosan vagy párosával, illetve fiatal tenyészetek esetén láncban álló pálcák, idősebb kultúrában pleomorf alakok jellemzőek. Általában nem mozognak, habár néhány fajuknál előfordul a mozgásképesség. Termofil, neutrofil, kemoorganotróf, szigorúan anaerob baktériumok, piroszőlősavat fermentálnak. Az elsődleges fermentációs végtermékek az ecetsav, a CO_2 és a hidrogén. Légző anyagcseréjükhöz szulfátot és tioszulfátot hasznosítanak elektronakceptorként, tejsavat és piroszőlősavat pedig elektrondonorként. Termofil rothasztókban, hévforrásokban, valamint forró kőolaj tárolókban egyaránt megtalálhatók.

1. Rend: Thermodesulfobacteriales

1. Család: Thermodesulfobacteriaceae

1. Nemzetség: Thermodesulfobacterium

2. Nemzetség: Thermodesulfatator

IV. TÖRZS: DEINOCOCCUS-THERMUS

Gram-pozitív festődésű (bár Gram-negatív sejtfalú) (a *D. grandis* kivételével), gömb vagy pálca formájú, nem mozgó szervezetek. Mezofil vagy termofil fajainak növekedési optimuma 25-35 °C, illetve 45-50 °C körül alakul. Aerob, kataláz pozitív szervezetek. A3ß típusú, L-ornitint tartalmazó peptidoglikán sejtfallal rendelkeznek, fő

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

légzési kinonjuk a menakinon 8 (MK-8). Telített vagy egyszeresen telített zsírsavaik vannak. Kemoorganotróf, légző szervezetek. Számos fajuk ellenáll az ionizáló sugárzások meglehetősen nagy dózisának (15 kGy).

1. Osztály: Deinococci

Az osztály leírása a *Deinococcus* törzsével megegyező.

1. Rend: Deinococcales

1. Család: Deinococcaceae

1. Nemzetség: Deinococcus

2. Rend: Thermales

1. Család: Thermaceae

1. Nemzetség: Thermus

2. Nemzetség: Marinithermus

3. Nemzetség: Meiothermus

4. Nemzetség: Oceanithermus

5. Nemzetség: Vulcanithermus

V. TÖRZS: CHRYSIOGENETES

Gram-negatív görbült pálcák, minden képviselőjük mozgásképes, egyetlen poláris csillóval rendelkeznek. Növekedésük hőmérsékleti optimuma 25-30 °C között alakul. Szigorúan anaerob szervezetek, anaerob légzésük során ecetsavat használnak elektrondonorként és szénforrásként, valamint arzénsavat elektronakceptorként.

1. Osztály: Chrysiogenetes

Az osztály leírása a *Chrysiogenetes* törzsével megegyező.

1. Rend: Chrysiogenales

1. Család: Chrysiogenaceae

1. Nemzetség: Chrysiogenes

VI. TÖRZS: CHLOROFLEXI

Gram-negatív festődésű, csúszó mozgást végző, fonalas szervezetek. Peptidoglikánjuk diamino sava az L-ornitin, lipopoliszacharid tartalmú külső membránnal nem rendelkeznek.

1. Osztály: Chloroflexi

Két rendjük van, amelyek közül a *Chloroflexales* rend fajai fonalas, obligát vagy fakultatív fototróf szervezetek, fotoszintézisük során nem keletkezik oxigén. Fakultatív aerobok, melyek szerves szubsztrátokat használnak mind fototróf, mind kemotróf anyagcseréjük során. A *Herpetosiphonales* rend képviselői, a *Chloroflexales* rend tagjaira jellemző bakterioklorofill és karotinoid pigmentek közül, csak utóbbival rendelkeznek. Aerob, kemoheterotróf szervezetek.

1. Rend: Chloroflexales

1. Család: Chloroflexaceae

1. Nemzetség: Chloroflexus

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

2. Nemzetség: Chloronema

3. Nemzetség: Heliothrix

4. Nemzetség: Roseiflexus

2. Család: Oscillochloridaceae

1. Nemzetség: Oscillochloris

2. Rend: Herpetosiphonales

1. Család: Herpetosiphonaceae

1. Nemzetség: Herpetosiphon

2. Osztály: Anaerolineae

Gram-negatív, színtelen, csúszó mozgást nem végző, többsejtű, fonalas szervezetek. Spóraképzés nincs, nem fotoszintetizálnak. Szigorúan anaerob, kemoorganotróf szervezetek. Légzési kinonokkal nem rendelkeznek.

1. Rend: Anaerolineales

1. Család: Anaerolineaceae

1. Nemzetség: Anaerolinea

2. Nemzetség: Caldilinea

VII. TÖRZS: THERMOMICROBIA

Gram-negatív, rövid, szabálytalan, nem spóraképző, nem mozgó pálcák. Peptidoglikánjuk nem tartalmaz számottevő mértékű diamino savat. Hipertermofil szervezetek. Növekedésük hőmérsékleti optimuma 70-75 °C. Obligát aerob, kemoorganotróf szervezetek.

1. Osztály: Thermomicrobia

Az osztály leírása a *Thermomicrobia* törzsével megegyező.

1. Rend: Thermomicrobiales

1. Család: Thermomicrobiaceae

1. Nemzetség: Thermomicrobium

VIII. TÖRZS: NITROSPIRAE

Gram-negatív, görbült, vibroid vagy spirális formák, rendszerint nem mozognak. Az intracitoplazmatikus membrán hiányzik ezen szervezetekből. Anyagcsere sajátságait tekintve változatos csoport, a legtöbb Nemzetség: tagjai aerob, kemolitotróf, nitrifikáló, disszimilatórikus szulfátredukciót mutató szervezetek. Vannak köztük magnetotaxist mutató baktériumok. A *Thermodesulfovibrio* nemzetség képviselői termofil, obligát acidofil, anaerob baktériumok. Legtöbb képviselőjüket óceánokból, illetve fűtőrendszerekből izolálták, de előfordulnak talajban, édesvízben és eleveniszapban egyaránt.

1. Osztály: Nitrospira

Az osztály leírása a *Nitrospirae* törzsével megegyező.

1. Rend: Nitrospirales

1. Család: Nitrospiraceae

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1. Nemzetség: Nitrospira

2. Nemzetség: Leptospirillum

3. Nemzetség: Magnetobacterium

4. Nemzetség: Thermodesulfovibrio

IX. TÖRZS: DEFERRIBACTERES

Hajlott pálca vagy vibroid sejtalak jellemző, Gram-negatív, spórát nem képző mezofil és termofil szervezetek, amelyek növekedési optimuma 35 és 60 ^{o}C között van. Heterotróf, anaerob légzők, amelyek különböző szerves szubsztrátok elektrondonorként történő felhasználásához Fe(III), Mn(IV), illetve nitrát elektronakceptort használnak. Vannak köztük fermentálók is.

1. Osztály: Deferribacteres

Az osztály leírása a *Deferribacteres* törzsével megegyező.

1. Rend: Deferribacterales

1. Család: Deferribacteraceae

1. Nemzetség: Deferribacter

2. Nemzetség: Denitrovibrio

3. Nemzetség: Flexistipes

4. Nemzetség: Geovibrio

Genera Incertae sedis

1. Nemzetség: Synergistes

2. Nemzetség: Caldithrix

X. TÖRZS: CYANOBACTERIA

Gram-negatív, fotoszintetizáló szervezetek, melyek legfőbb jellemzője a két fotokémiai rendszer (PSI és PSII) megléte. Noha fakultatív foto- vagy kemoheterotróf szervezetek is előfordulnak köztük, minden képviselőjük képes a fotoautotróf anyagcserére. Számos képviselőjük rendelkezik poliszacharidokból vagy polipeptidekből álló glikokálix-szal, mely számos fonalas cianobaktérium faj esetében tartalmaz sárgás-barna, ritkábban vörös vagy kék pigmentanyagokat.

1. Osztály: Cyanobacteria

Az osztály leírása a *Cyanobacteria* törzsével megegyező.

1. Alosztály

1. Család

1. Form Nemzetség: Chamaesiphon

2. Form Nemzetség: Chroococcus

3. Form Nemzetség: Cyanobacterium

4. Form Nemzetség: Cyanobium

5. Form Nemzetség: Cyanothece

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

6. Form Nemzetség: Dactylococcopsis

7. Form Nemzetség: Gloeobacter

8. Form Nemzetség: Gloeocapsa

9. Form Nemzetség: Gloeothece

10. Form Nemzetség: Microcystis

11. Form Nemzetség: Prochlorococcus

12. Form Nemzetség: Prochloron

13. Form Nemzetség: Synechococcus

14. Form Nemzetség: Synechocystis

1. Alosztály

1. Család

1. Form Nemzetség: Cyanocystis

2. Form Nemzetség: Dermocarpella

3. Form Nemzetség: Stanieria

4. Form Nemzetség: Xenococcus

2. Család

1. Form Nemzetség: Chroococcidiopsis

2. Form Nemzetség: Myxosarcina

3. Form Nemzetség: Pleurocapsa

3. Alosztály

1. Család

1. Form Nemzetség: Arthrospira

2. Form Nemzetség: Borzia

3. Form Nemzetség: Crinalium

4. Form Nemzetség: Geitlerinema

5. Nemzetség: Halospirulina

6. Form Nemzetség: Leptolyngbya

7. Form Nemzetség: Limnothrix

8. Form Nemzetség: Lyngbya

9. Form Nemzetség: Microcoleus

10. Form Nemzetség: Oscillatoria

11. Form Nemzetség: Planktothrix

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

12. Form Nemzetség: Prochlorothrix

13. Form Nemzetség: Pseudanabaena

14. Form Nemzetség: Spirulina

15. Form Nemzetség: Starria

16. Form Nemzetség: Symploca

17. Nemzetség: Trichodesmium

18. Form Nemzetség: Tychonema

4. Alosztály

1. Család

1. Form Nemzetség: Anabaena

2. Form Nemzetség: Anabaenopsis

3. Form Nemzetség: Aphanizomenon

4. Form Nemzetség: Cyanospira

5. Form Nemzetség: Cylindrospermopsis

6. Form Nemzetség: Cylindrospermum

7. Form Nemzetség: Nodularia

8. Form Nemzetség: Nostoc

9. Form Nemzetség: Scytonema

2. Család

1. Form Nemzetség: Calothrix

2. Form Nemzetség: Rivularia

3. Form Nemzetség: Tolypothrix

5. Alosztály

1. Család

1. Form Nemzetség: Chlorogloeopsis

2. Form Nemzetség: Fischerella

3. Form Nemzetség: Geitleria

4. Form Nemzetség: Iyengariella

5. Form Nemzetség: Nostochopsis

6. Form Nemzetség: Stigonema

XI. TÖRZS: CHLOROBI

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Gram-negatív, gömb, ovális, egyenes vagy görbült pálcák. Szigorúan anaerob, obligát fototróf szervezetek. Képviselői leginkább egyszerű szerves vegyületek fotoasszimilációja mellett növekednek. Néhány fajuk képes szulfid, illetve tioszulfát fotoredukciós elektrondonorként való hasznosítására, melyet CO_2 fixáláshoz használnak. Szulfid és fény jelenlétében kén szemcséket halmoznak fel sejtjeiken kívül, amit nagyon ritkán oxidálnak tovább szulfáttá. A legtöbb Nemzetség: képviselői kemoheterotróf anyagcserét mutatnak mikroaerob, illetve aerob körülmények között. Nitrogén forrásként ammóniát, valamint elemi nitrogént használnak. Több Nemzetség: fajai egy vagy több növekedési faktort igényelnek, általában biotint, tiamint, niacint vagy β-aminobenzoesavat. Gyakran élnek szimbiotikus kapcsolatban színtelen, nem fotoszintetizáló mikróbákkal.

1. Osztály: Chlorobia

Az osztály leírása a *Chlorobi* törzsével megegyező.

1. Rend: Chlorobiales

1. Család: Chlorobiaceae

1. Nemzetség: Chlorobium

2. Nemzetség: Ancalochloris

3. Nemzetség: Chlorobaculum

4. Nemzetség: Chloroherpeton

5. Nemzetség: Pelodictyon

6. Nemzetség: Prosthecochloris

XII. TÖRZS: PROTEOBACTERIA

Jelenleg a legnagyobb (nem monofiletikus) csoportot képezi a Bacteria doménen belül. Gram-negatív sejtfalú szervezetek csoportja. Fenotípusos karaktereik alapján csoportosíthatók, amelyek közül az aerob/mikroaerofil, mozgó, helikális vagy vibroid szervezetek mindegyik osztályon belül előfordulnak. Ezek képviselői poláris csillóval mozognak. A csoporton belül előfordul anaerob légzés is, fumársav vagy nitrát, mint terminális elektronakceptor használata mellett. A legtöbb ide tartozó Nemzetség: képviselői kemoorganotrófok, de vannak köztük H_2-t elektrondonorként hasznosító autotróf fajok is. Ezen csoportba tartozó fajok előfordulnak talajban, édesvízben és tengervízben egyaránt, továbbá növényi gyökerekben, illetve különböző állati és emberi szervekben.

1. Osztály: Alphaproteobacteria

Tagjai morfológiai, anyagcsere és ökológiai jellemzőiket illetően változatos csoportot alkotnak. Képviselőik több fenonba sorolhatók. Gyakoriak a Gram-negatív aerob vagy mikroaerofil pálcák és kokkuszok, amelyek legtöbbször kemoorganotróf heterotrófok, bár néhányuk a H_2 elektrondonorként való használatával képes az autotrófiára is. Ezen csoportba tartozó fajok előfordulnak talajban, édesvízben és tengervízben egyaránt, továbbá növényi gyökerekben, illetve különböző állati és emberi szervekben. Néhány fajuk patogén. Az osztályon belül előfordulnak még oxigént nem termelő fototróf szervezetek, amelyek egyszerű szerves vegyületek fotoasszimiláció útján történő hasznosítása mellett mutatnak növekedést, vagy aerob körülmények mellett élő kemoheterotrófok. Néhány rendben jellemző a bimbózással szaporodó vagy valamilyen függeléket képző, nem fototróf szervezetek jelenléte is. Vannak köztük továbbá gerinctelen és gerinces élőlények parazitáiként élő, valamint szimbionta baktérium fajok. Végezetül nem vagy ritkán mozgó, hajlott, Gram-negatív pálcák is jellemzőek, melyek aerob, kemoorganotróf, heterotróf, szaprotróf szervezetek.

1. Rend: Rhodospirillales

1. Család: Rhodospirillaceae

1. Nemzetség: Rhodospirillum

2. Nemzetség: Azospirillum

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

3. Nemzetség: Inquilinus

4. Nemzetség: Magnetospirillum

5. Nemzetség: Phaeospirillum

6. Nemzetség: Rhodocista

7. Nemzetség: Rhodospira

8. Nemzetség: Rhodovibrio

9. Nemzetség: Roseospira

10. Nemzetség: Skermanella

11. Nemzetség: Thalassospira

12. Nemzetség: Tistrella

2. Család: Acetobacteraceae

1. Nemzetség: Acetobacter

2. Nemzetség: Acidiphilium

3. Nemzetség: Acidisphaera

4. Nemzetség: Acidocella

5. Nemzetség: Acidomonas

6. Nemzetség: Asaia

7. Nemzetség: Craurococcus

8. Nemzetség: Gluconacetobacter

9. Nemzetség: Gluconobacter

10. Nemzetség: Kozakia

11. Nemzetség: Muricoccus

12. Nemzetség: Paracraurococcus

13. Nemzetség: Rhodopila

14. Nemzetség: Roseococcus

15. Nemzetség: Rubritepida

16. Nemzetség: Stella

17. Nemzetség: Teichococcus

18. Nemzetség: Zavarzinia

2. Rend: Rickettsiales

1. Család: Rickettsiaceae

1. Nemzetség: Rickettsia

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

2. Nemzetség: Orientia

2. Család: Anaplasmataceae

1. Nemzetség: Anaplasma

2. Nemzetség: Aegyptianella

3. Nemzetség: Cowdria

4. Nemzetség: Ehrlichia

5. Nemzetség: Neorickettsia

6. Nemzetség: Wolbachia

7. Nemzetség: Xenohaliotis

3. Család: Holosporaceae

1. Nemzetség: Holospora

Genera Incertae sedis

1. Nemzetség: Caedibacter

2. Nemzetség: Lyticum

3. Nemzetség: Odyssella

4. Nemzetség: Pseudocaedibacter

5. Nemzetség: Symbiotes

6. Nemzetség: Tectibacter

3. Rend: Rhodobacterales

1. Család: Rhodobacteraceae

1. Nemzetség: Rhodobacter

2. Nemzetség: Ahrensia

3. Nemzetség: Albidovulum

4. Nemzetség: Amaricoccus

5. Nemzetség: Antarctobacter

6. Nemzetség: Gemmobacter

7. Nemzetség: Hirschia

8. Nemzetség: Hyphomonas

9. Nemzetség: Jannaschia

10. Nemzetség: Ketogulonicigenium

11. Nemzetség: Leisingera

12. Nemzetség: Maricaulis

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

13. Nemzetség: Methylarcula

14. Nemzetség: Oceanicaulis

15. Nemzetség: Octadecabacter

16. Nemzetség: Pannonibacter

17. Nemzetség: Paracoccus

18. Nemzetség: Pseudorhodobacter

19. Nemzetség: Rhodobaca

20. Nemzetség: Rhodothalassium

21. Nemzetség: Rhodovulum

22. Nemzetség: Roseibium

23. Nemzetség: Roseinatronobacter

24. Nemzetség: Roseivivax

25. Nemzetség: Roseobacter

26. Nemzetség: Roseovarius

27. Nemzetség: Rubrimonas

28. Nemzetség: Ruegeria

29. Nemzetség: Sagittula

30. Nemzetség: Silicibacter

31. Nemzetség: Staleya

32. Nemzetség: Stappia

33. Nemzetség: Sulfitobacter

4. Rend: Sphingomonadales

1. Család: Sphingomonadaceae

1. Nemzetség: Sphingomonas

2. Nemzetség: Blastomonas

3. Nemzetség: Erythrobacter

4. Nemzetség: Erythromicrobium

5. Nemzetség: Erythromonas

6. Nemzetség: Novosphingobium

7. Nemzetség: Porphyrobacter

8. Nemzetség: Rhizomonas

9. Nemzetség: Sandaracinobacter

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

10. Nemzetség: Sphingobium

11. Nemzetség: Sphingopyxis

12. Nemzetség: Zymomonas

5. Rend: Caulobacterales

1. Család: Caulobacteraceae

1. Nemzetség: Caulobacter

2. Nemzetség: Asticcacaulis

3. Nemzetség: Brevundimonas

4. Nemzetség: Phenylobacterium

6. Rend: Rhizobiales

1. Család: Rhizobiaceae

1. Nemzetség: Rhizobium

2. Nemzetség: Agrobacterium

3. Nemzetség: Allorhizobium

4. Nemzetség: Carbophilus

5. Nemzetség: Chelatobacter

6. Nemzetség: Ensifer

7. Nemzetség: Sinorhizobium

2. Család: Aurantimonadaceae

1. Nemzetség: Aurantimonas

2. Nemzetség: Fulvimarina

3. Család: Bartonellaceae

1. Nemzetség: Bartonella

4. Család: Brucellaceae

1. Nemzetség: Brucella

2. Nemzetség: Mycoplana

3. Nemzetség: Ochrobactrum

5. Család: Phyllobacteriaceae

1. Nemzetség: Phyllobacterium

2. Nemzetség: Aminobacter

3. Nemzetség: Aquamicrobium

4. Nemzetség: Fluvibacter

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

5. *Nemzetség: Candidatus "Liberibacter"*

6. *Nemzetség: Mesorhizobium*

7. *Nemzetség: Nitratireductor*

8. *Nemzetség: Pseudaminobacter*

6. Család: Methylocystaceae

1. *Nemzetség: Methylocystis*

2. *Nemzetség: Albibacter*

3. *Nemzetség: Methylopila*

4. *Nemzetség: Methylosinus*

5. *Nemzetség: Terasakiella*

7. Család: Beijerinckiaceae

1. *Nemzetség: Beijerinckia*

2. *Nemzetség: Chelatococcus*

3. *Nemzetség: Methylocapsa*

4. *Nemzetség: Methylocella*

8. Család: Bradyrhizobiaceae

1. *Nemzetség: Bradyrhizobium*

2. *Nemzetség: Afipia*

3. *Nemzetség: Agromonas*

4. *Nemzetség: Blastobacter*

5. *Nemzetség: Bosea*

6. *Nemzetség: Nitrobacter*

7. *Nemzetség: Oligotropha*

8. *Nemzetség: Rhodoblastus*

9. *Nemzetség: Rhodopseudomonas*

9. Család: Hyphomicrobiaceae

1. *Nemzetség: Hyphomicrobium*

2. *Nemzetség: Ancalomicrobium*

3. *Nemzetség: Ancylobacter*

4. *Nemzetség: Angulomicrobium*

5. *Nemzetség: Aquabacter*

6. *Nemzetség: Azorhizobium*

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

7. Nemzetség: Blastochloris

8. Nemzetség: Devosia

9. Nemzetség: Dichotomicrobium

10. Nemzetség: Filomicrobium

11. Nemzetség: Gemmiger

12. Nemzetség: Labrys

13. Nemzetség: Methylorhabdus

14. Nemzetség: Pedomicrobium

15. Nemzetség: Prosthecomicrobium

16. Nemzetség: Rhodomicrobium

17. Nemzetség: Rhodoplanes

18. Nemzetség: Seliberia

19. Nemzetség: Starkeya

20. Nemzetség: Xanthobacter

10. Család: Methylobacteriaceae

1. Nemzetség: Methylobacterium

2. Nemzetség: Microvirga

3. Nemzetség: Protomonas

4. Nemzetség: Roseomonas

11. Család: Rhodobiaceae

1. Nemzetség: Rhodobium

2. Nemzetség: Roseospirillum

7. Rend: Parvularculales

1. Család: Parvularculaceae

1. Nemzetség: Parvularcula

2. Osztály: Betaproteobacteria

Tagjai morfológiai, anyagcsere és ökológiai jellemzőiket illetően változatos csoportot alkotnak. Képviselői több fenonba sorolhatók. Gyakoriak a Gram-negatív aerob vagy mikroaerofil pálcák és kokkuszok, amelyek legtöbbször kemoorganotróf heterotrófok, bár néhányuk a H_2 elektrondonorként való használatával képes az autotrófiára is. Ezen csoportba tartozó fajok előfordulnak talajban, édesvízben és tengervízben egyaránt, továbbá növényi gyökerekben, illetve különböző állati és emberi szervekben. Néhány fajuk patogén. Képviselőik között vannak még egyenes vagy görbült, illetve helikális alakú Gram-negatív, anaerob, kemoorganotróf, heterotróf pálcák. Az osztályon belül előfordulnak oxigént nem termelő fototróf szervezetek is, amelyek egyszerű szerves vegyületek fotoasszimiláció útján történő hasznosítása mellett mutatnak növekedést. Vannak továbbá nem fotosztintetizáló, termőtestet nem képző, csúszó mozgást végző baktériumok, amelyekre a pálca vagy fonalas alak jellemző. Ezen csoporton belül csak a *Betaproteobacteria* osztályban fordulnak elő kemoorganotróf, aerob, cukorbontó szervezetek,

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

ezek állandó testhőmérsékletű gerincesek szájában élnek. Ezen felül vannak még nem fototróf, aerob, kemolitotróf képviselőik, melyek közül a nitrifikáló szervezetek tartoznak ide. Az utolsó fenotípusos csoportba a nem fototróf, aerob, csúszó mozgást nem végző, tokkal rendelkező baktériumok tartoznak.

1. Rend: Burkholderiales

1. Család: Burkholderiaceae

1. Nemzetség: Burkholderia

2. Nemzetség: Cupriavidus

3. Nemzetség: Lautropia

4. Nemzetség: Limnobacter

5. Nemzetség: Pandoraea

6. Nemzetség: Paucimonas

7. Nemzetség: Polynucleobacter

8. Nemzetség: Ralstonia

9. Nemzetség: Thermothrix

10. Nemzetség: Wautersia

2. Család: Oxalobacteraceae

1. Nemzetség: Oxalobacter

2. Nemzetség: Duganella

3. Nemzetség: Herbaspirillum

4. Nemzetség: Janthinobacterium

5. Nemzetség: Massilia

6. Nemzetség: Oxalicibacterium

7. Nemzetség: Telluria

3. Család: Alcaligenaceae

1. Nemzetség: Alcaligenes

2. Nemzetség: Achromobacter

3. Nemzetség: Bordetella

4. Nemzetség: Brackiella

5. Nemzetség: Derxia

6. Nemzetség: Kerstersia

7. Nemzetség: Oligella

8. Nemzetség: Pelistega

9. Nemzetség: Pigmentiphaga

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

10. Nemzetség: Sutterella

11. Nemzetség: Taylorella

4. Család: Comamonadaceae

1. Nemzetség: Comamonas

2. Nemzetség: Acidovorax

3. Nemzetség: Alicycliphilus

4. Nemzetség: Brachymonas

5. Nemzetség: Caldimonas

6. Nemzetség: Delftia

7. Nemzetség: Diaphorobacter

8. Nemzetség: Hydrogenophaga

9. Nemzetség: Hylemonella

10. Nemzetség: Lampropedia

11. Nemzetség: Macromonas

12. Nemzetség: Ottowia

13. Nemzetség: Polaromonas

14. Nemzetség: Ramlibacter

15. Nemzetség: Rhodoferax

16. Nemzetség: Variovorax

17. Nemzetség: Xenophilus

Genera Incertae sedis

1. Nemzetség: Aquabacterium

2. Nemzetség: Ideonella

3. Nemzetség: Leptothrix

4. Nemzetség: Roseateles

5. Nemzetség: Rubrivivax

6. Nemzetség: Schlegelella

7. Nemzetség: Sphaerotilus

8. Nemzetség: Tepidimonas

9. Nemzetség: Thiomonas

10. Nemzetség: Xylophilus

2. Rend: Hydrogenophilales

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1. Család: “Hydrogenophilaceae”

1. Nemzetség: Hydrogenophilus

2. Nemzetség: Thiobacillus

3. Rend: Methylophilales

1. Család: Methylophilaceae

1. Nemzetség: Methylophilus

2. Nemzetség: Methylobacillus

3. Nemzetség: Methylovorus

4. Rend: Neisseriales

1. Család: Neisseriaceae

1. Nemzetség: Neisseria

2. Nemzetség: Alysiella

3. Nemzetség: Aquaspirillum

4. Nemzetség: Chromobacterium

5. Nemzetség: Eikenella

6. Nemzetség: Formivibrio

7. Nemzetség: Iodobacter

8. Nemzetség: Kingella

9. Nemzetség: Laribacter

10. Nemzetség: Microvirgula

11. Nemzetség: Morococcus

12. Nemzetség: Prolinoborus

13. Nemzetség: Simonsiella

14. Nemzetség: Vitreoscilla

15. Nemzetség: Vogesella

5. Rend: Nitrosomonadales

1. Család: Nitrosomonadaceae

1. Nemzetség: Nitrosomonas

2. Nemzetség: Nitrosolobus

3. Nemzetség: Nitrosospira

2. Család: Spirillaceae

1. Nemzetség: Spirillum

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

3. Család: Gallionellaceae

1. Nemzetség: Gallionella

6. Rend: Rhodocyclales

1. Család: Rhodocyclaceae

1. Nemzetség: Rhodocyclus

2. Nemzetség: Azoarcus

3. Nemzetség: Azonexus

4. Nemzetség: Azospira

5. Nemzetség: Azovibrio

6. Nemzetség: Dechloromonas

7. Nemzetség: Dechlorosoma

8. Nemzetség: Ferribacterium

9. Nemzetség: Propionibacter

10. Nemzetség: Propionivibrio

11. Nemzetség: Quadricoccus

12. Nemzetség: Sterolibacterium

13. Nemzetség: Thauera

14. Nemzetség: Zoogloea

7. Rend: Procabacteriales

1. Család: Procabacteriaceae

1. Nemzetség: Procabacter

3. Osztály: Gammaproteobacteria

Tagjai morfológiai, anyagcsere és ökológiai jellemzőiket illetően változatos csoportot alkotnak. Képviselői több fenonba sorolhatók. Gyakoriak a Gram-negatív aerob vagy mikroaerofil pálcák és kokkuszok, amelyek legtöbbször kemoorganotróf heterotrófok, bár néhányuk a H_2 elektrondonorként való használatával képes az autotrófiára is. Ezen csoportba tartozó fajok előfordulnak talajban, édesvízben és tengervízben egyaránt, továbbá növényi gyökerekben, illetve különböző állati és emberi szervekben. Néhány fajuk patogén. Képviselőik között vannak még egyenes vagy görbült, illetve helikális felépítésű Gram-negatív, anaerob, kemoorganotróf heterotróf pálcák. Az osztályon belül előfordulnak továbbá oxigént nem termelő fototróf szervezetek, amelyek szulfid vagy kén molekulát használnak, mint egyedüli elektrondonort. Vannak továbbá nem fotosztintetizáló, termőtestet nem képző, csúszó mozgást végző baktériumok, melyekre a pálca vagy fonalas alak jellemző. Ezen csoporton belül csak a *Gammaproteobacteria* osztályban fordulnak elő kemoorganotróf, aerob és fakultatív vagy obligát anaerob, pálca formájú, gyakran pleomorf szervezetek, továbbá többnyire fonalas, kénoxidáló, kemoorganotróf és kemolitotróf (esetenként mixotróf) altípusok. Ezen felül vannak még nem fototróf, aerob kemolitotróf képviselőik, melyek közül a nitrifikáló szervezetek tartoznak ide. Előfordulnak még bimbózással szaporodó vagy valamilyen függeléket képző nem fototróf szervezetek, végül vannak köztük még gerinctelen és gerinces élőlények parazitáiként élő, valamint szimbionta baktérium fajok is.

1. Rend: Chromatiales

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1. Család: Chromatiaceae

1. Nemzetség: Chromatium

2. Nemzetség: Allochromatium

3. Nemzetség: Amoebobacter

4. Nemzetség: Halochromatium

5. Nemzetség: Isochromatium

6. Nemzetség: Lamprobacter

7. Nemzetség: Lamprocystis

8. Nemzetség: Marichromatium

9. Nemzetség: Nitrosococcus

10. Nemzetség: Pfennigia

11. Nemzetség: Rhabdochromatium

12. Nemzetség: Rheinheimera

13. Nemzetség: Thermochromatium

14. Nemzetség: Thioalkalicoccus

15. Nemzetség: Thiobaca

16. Nemzetség: Thiocapsa

17. Nemzetség: Thiococcus

18. Nemzetség: Thiocystis

19. Nemzetség: Thiodictyon

20. Nemzetség: Thioflavicoccus

21. Nemzetség: Thiohalocapsa

22. Nemzetség: Thiolamprovum

23. Nemzetség: Thiopedia

24. Nemzetség: Thiorhodococcus

25. Nemzetség: Thiorhodovibrio

26. Nemzetség: Thiospirillum

2. Család: Ectothiorhodospiraceae

1. Nemzetség: Ectothiorhodospira

2. Nemzetség: Alcalilimnicola

3. Nemzetség: Alkalispirillum

4. Nemzetség: Arhodomonas

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

5. Nemzetség: Halorhodospira

6. Nemzetség: Nitrococcus

7. Nemzetség: Thioalkalispira

8. Nemzetség: Thialkalivibrio

9. Nemzetség: Thiorhodospira

3. Család: Halothiobacillaceae

1. Nemzetség: Halothiobacillus

2. Rend: Acidithiobacillales

1. Család: Acidithiobacillaceae

1. Nemzetség: Acidithiobacillus

2. Család: Thermithiobacillaceae

1. Nemzetség: Thermithiobacillus

3. Rend: Xanthomonadales

1. Család: Xanthomonadaceae

1. Nemzetség: Xanthomonas

2. Nemzetség: Frateuria

3. Nemzetség: Fulvimonas

4. Nemzetség: Luteimonas

5. Nemzetség: Lysobacter

6. Nemzetség: Nevskia

7. Nemzetség: Pseudoxanthomonas

8. Nemzetség: Rhodanobacter

9. Nemzetség: Schineria

10. Nemzetség: Stenotrophomonas

11. Nemzetség: Thermomonas

12. Nemzetség: Xylella

4. Rend: Cardiobacteriales

1. Család: Cardiobacteriaceae

1. Nemzetség: Cardiobacterium

2. Nemzetség: Dichelobacter

3. Nemzetség: Suttonella

5. Rend: Thiotrichales

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1. Család: Thiotrichaceae

1. Nemzetség: Thiothrix

2. Nemzetség: Achromatium

3. Nemzetség: Beggiatoa

4. Nemzetség: Leucothrix

5. Nemzetség: Thiobacterium

6. Nemzetség: Thiomargarita

7. Nemzetség: Thioploca

8. Nemzetség: Thiospira

2. Család: Francisellaceae

1. Nemzetség: Francisella

3. Család: Piscirickettsiaceae

1. Nemzetség: Piscirickettsia

2. Nemzetség: Cycloclasticus

3. Nemzetség: Hydrogenovibrio

4. Nemzetség: Methylophaga

5. Nemzetség: Thioalkalimicrobium

6. Nemzetség: Thiomicrospira

6. Rend: Legionellales

1. Család: Legionellaceae

1. Nemzetség: Legionella

2. Család: Coxiellaceae

1. Nemzetség: Coxiella

2. Nemzetség: Aquicella

3. Nemzetség: Rickettsiella

7. Rend: Methylococcales

1. Család: Methylococcaceae

1. Nemzetség: Methylococcus

2. Nemzetség: Methylobacter

3. Nemzetség: Methylocaldum

4. Nemzetség: Methylomicrobium

5. Nemzetség: Methylomonas

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

6. Nemzetség: Methylosarcina

7. Nemzetség: Methylosphaera

8. Rend: Oceanospirillales

1. Család: Oceanospirillaceae

1. Nemzetség: Oceanospirillum

2. Nemzetség: Balneatrix

3. Nemzetség: Marinomonas

4. Nemzetség: Marinospirillum

5. Nemzetség: Neptunomonas

6. Nemzetség: Oceanobacter

7. Nemzetség: Oleispira

8. Nemzetség: Pseudospirillum

9. Nemzetség: Thalassolituus

2. Család: Alcanivoraceae

1. Nemzetség: Alcanivorax

2. Nemzetség: Fundibacter

3. Család: Hahellaceae

1. Nemzetség: Hahella

2. Nemzetség: Zooshikella

4. Család: Halomonadaceae

1. Nemzetség: Halomonas

2. Nemzetség: Carnimonas

3. Nemzetség: Chromohalobacter

4. Nemzetség: Cobetia

5. Nemzetség: Deleya

6. Nemzetség: Zymobacter

5. Család: Oleiphilaceae

1. Nemzetség: Oleiphilus

6. Család: Saccharospirillaceae

1. Nemzetség: Saccharospirillum

9. Rend: Pseudomonadales

1. Család: Pseudomonadaceae

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1. Nemzetség: Pseudomonas

2. Nemzetség: Azomonas

3. Nemzetség: Azotobacter

4. Nemzetség: Cellvibrio

5. Nemzetség: Chryseomonas

6. Nemzetség: Flavimonas

7. Nemzetség: Mesophilobacter

8. Nemzetség: Rhizobacter

9. Nemzetség: Rugamonas

10. Nemzetség: Serpens

2. Család: Moraxellaceae

1. Nemzetség: Moraxella

2. Nemzetség: Acinetobacter

3. Nemzetség: Psychrobacter

3. Család: Incertae sedis

1. Nemzetség: Enhydrobacter

10. Rend: Alteromonadales

1. Család: Alteromonadaceae

1. Nemzetség: Alteromonas

2. Nemzetség: Aestuariibacter

3. Nemzetség: Alishewanella

4. Nemzetség: Colwellia

5. Nemzetség: Ferrimonas

6. Nemzetség: Glaciecola

7. Nemzetség: Idiomarina

8. Nemzetség: Marinobacter

9. Nemzetség: Marinobacterium

10. Nemzetség: Microbulbifer

11. Nemzetség: Moritella

12. Nemzetség: Pseudoalteromonas

13. Nemzetség: Psychromonas

14. Nemzetség: Shewanella

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

15. Nemzetség: Thalassomonas

2. Család: Incertae sedis

1. Nemzetség: Teredinibacter

11. Rend: Vibrionales

1. Család: Vibrionaceae

1. Nemzetség: Vibrio

2. Nemzetség: Allomonas

3. Nemzetség: Catenococcus

4. Nemzetség: Enterovibrio

5. Nemzetség: Grimontia

6. Nemzetség: Listonella

7. Nemzetség: Photobacterium

8. Nemzetség: Salinivibrio

12. Rend: Aeromonadales

1. Család: Aeromonadaceae

1. Nemzetség: Aeromonas

2. Nemzetség: Oceanimonas

3. Nemzetség: Oceanisphaera

4. Nemzetség: Tolumonas

2. Család: Incertae sedis: Succinivibrionaceae

1. Nemzetség: Succinivibrio

2. Nemzetség: Anaerobiospirillum

3. Nemzetség: Ruminobacter

4. Nemzetség: Succinimonas

13. Rend: Enterobacteriales

1. Család: Enterobacteriaceae

Nemzetség: Escherichia

Nemzetség: Alterococcus

Nemzetség: Arsenophonus

Nemzetség: Brenneria

Nemzetség: Buchnera

Nemzetség: Budvicia

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Nemzetség: Buttiauxella

Nemzetség: Calymmatobacterium

Nemzetség: Cedecea

Nemzetség: Citrobacter

Nemzetség: Edwardsiella

Nemzetség: Enterobacter

Nemzetség: Erwinia

Nemzetség: Ewingella

Nemzetség: Hafnia

Nemzetség: Klebsiella

Nemzetség: Kluyvera

Nemzetség: Leclercia

Nemzetség: Leminorella

Nemzetség: Moellerella

Nemzetség: Morganella

Nemzetség: Obesumbacterium

Nemzetség: Pantoea

Nemzetség: Pectobacterium

Nemzetség: Phlomobacter

Nemzetség: Photorhabdus

Nemzetség: Plesiomonas

Nemzetség: Pragia

Nemzetség: Proteus

Nemzetség: Providencia

Nemzetség: Rahnella

Nemzetség: Raoultella

Nemzetség: Saccharobacter

Nemzetség: Salmonella

Nemzetség: Samsonia

Nemzetség: Serratia

Nemzetség: Shigella

Nemzetség: Sodalis

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Nemzetség: Tatumella

Nemzetség: Trabulsiella

Nemzetség: Wigglesworthia

Nemzetség: Xenorhabdus

Nemzetség: Yersinia

Nemzetség: Yokenella

14. Rend: Pasteurellales

1. Család: Pasteurellaceae

1. Nemzetség: Pasteurella

2. Nemzetség: Actinobacillus

3. Nemzetség: Gallibacterium

4. Nemzetség: Haemophilus

5. Nemzetség: Lonepinella

6. Nemzetség: Mannheimia

7. Nemzetség: Phocoenobacter

4. Osztály: Deltaproteobacteria

Morfológiailag változatos, Gram-negatív, nem spóraképző, aerob vagy anaerob növekedést mutató szervezetek összessége. Legtöbb anaerob tagjuk képes szervetlen elektronakceptorok használatára, mely az energia anaerob respiráció útján történő konzerválását teszi lehetővé. Ezen felül anaerob fermentáló képviselőik is ismertek. A csoport számos képviselője kulcsszerepet játszik a főbb elemek biogeokémiai körforgalmában. Számos aerob, más baktériumokat emésztő tagjuk pedig talajok és természetes vizek mikrobiótájának fontos alkotója.

1. Rend: Desulfurellales

1. Család: Desulfurellaceae

1. Nemzetség: Desulfurella

2. Nemzetség: Hippea

2. Rend: Desulfovibrionales

1. Család: Desulfovibrionaceae

1. Nemzetség: Desulfovibrio

2. Nemzetség: Bilophila

3. Nemzetség: Lawsonia

2. Család: Desulfomicrobiaceae

1. Nemzetség: Desulfomicrobium

3. Család: Desulfohalobiaceae

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1. Nemzetség: Desulfohalobium

2. Nemzetség: Desulfomonas

3. Nemzetség: Desulfonatronovibrio

4. Nemzetség: Desulfothermus

4. Család: Desulfonatronumaceae

1. Nemzetség: Desulfonatronum

3. Rend: Desulfobacterales

1. Család: Desulfobacteraceae

1. Nemzetség: Desulfobacter

2. Nemzetség: Desulfatibacillum

3. Nemzetség: Desulfobacterium

4. Nemzetség: Desulfobacula

5. Nemzetség: Desulfobotulus

6. Nemzetség: Desulfocella

7. Nemzetség: Desulfococcus

8. Nemzetség: Desulfofaba

9. Nemzetség: Desulfofrigus

10. Nemzetség: Desulfomusa

11. Nemzetség: Desulfonema

12. Nemzetség: Desulforegula

13. Nemzetség: Desulfosarcina

14. Nemzetség: Desulfospira

15. Nemzetség: Desulfotignum

2. Család: Desulfobulbaceae

1. Nemzetség: Desulfobulbus

2. Nemzetség: Desulfocapsa

3. Nemzetség: Desulfofustis

4. Nemzetség: Desulforhopalus

5. Nemzetség: Desulfotalea

3. Család: Nitrospinaceae

1. Nemzetség: Nitrospina

4. Rend: Desulfarcales

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1. Család: Desulfarculaceae

1. Nemzetség: Desulfarculus

5. Rend: Desulfuromonales

1. Család: Desulfuromonaceae

1. Nemzetség: Desulfuromonas

2. Nemzetség: Desulfuromusa

3. Nemzetség: Malonomonas

4. Nemzetség: Pelobacter

2. Család: Geobacteraceae

1. Nemzetség: Geobacter

2. Nemzetség: Trichlorobacter

6. Rend: Syntrophobacterales

1. Család: Syntrophobacteraceae

1. Nemzetség: Syntrophobacter

2. Nemzetség: Desulfacinum

3. Nemzetség: Desulforhabdus

4. Nemzetség: Desulfovirga

5. Nemzetség: Thermodesulforhabdus

2. Család: Syntrophaceae

1. Nemzetség: Syntrophus

2. Nemzetség: Desulfobacca

3. Nemzetség: Desulfomonile

4. Nemzetség: Smithella

7. Rend: Bdellovibrionales

1. Család: Bdellovibrionaceae

1. Nemzetség: Bdellovibrio

2. Nemzetség: Bacteriovorax

3. Nemzetség: Micavibrio

4. Nemzetség: Vampirovibrio

8. Rend: Myxococcales

1. Alrend: Cystobacterineae

1. Család: Cystobacteraceae

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1. Nemzetség: Cystobacter

2. Nemzetség: Anaeromyxobacter

3. Nemzetség: Archangium

4. Nemzetség: Hyalangium

5. Nemzetség: Melittangium

6. Nemzetség: Stigmatella

2. Család: Myxococcaceae

1. Nemzetség: Myxococcus

2. Nemzetség: Corallococcus

3. Nemzetség: Pyxicoccus

2. Alrend: Sorangiineae

1. Család: Polyangiaceae

1. Nemzetség: Polyangium

2. Nemzetség: Byssophaga

3. Nemzetség: Chondromyces

4. Nemzetség: Haploangium

5. Nemzetség: Jahnia

6. Nemzetség: Sorangium

3. Alrend: Nannocystineae

1. Család: Nannocystaceae

1. Nemzetség: Nannocystis

2. Nemzetség: Plesiocystis

2. Család: Haliangiaceae

1. Nemzetség: Haliangium

3. Család: Kocueriaceae

1. Nemzetség: Kocueria

5. Osztály: Epsilonproteobacteria

Az aktívan növő sejtekre általában a görbült vagy spirális forma jellemző (kivéve a *Thiovulum* nemzetséget). Változatos anyagcseréjű és ökológiai igényű szervezetek. Vannak nem fototróf, aerob kemolitotróf képviselőik, amelyen belül a nitrifikáló szervezetek tartoznak ide. Előfordulnak továbbá fakultatív anaerob, Gram-negatív kemoorganotróf, heterotróf pálcák, amelyek a H_2 elektrondonorként való használatával képesek az autotrófiára is. Anaerob növekedésre is képesek, fermentációs anyagcsere utat használva. Vannak köztük állati és humán patogének, de anaerob tengeri termofil fajaik is ismertek.

1. Rend: Campylobacterales

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1. Család: Campylobacteraceae

   1. Nemzetség: Campylobacter

   2. Nemzetség: Arcobacter

   3. Nemzetség: Dehalospirillum

   4. Nemzetség: Sulfurospirillum

2. Család: Helicobacteraceae

   1. Nemzetség: Helicobacter

   2. Nemzetség: Sulfurimonas

   3. Nemzetség: Thiovulum

   4. Nemzetség: Wolinella

3. Család: Nautiliaceae

   1. Nemzetség: Nautilia

   2. Nemzetség: Caminibacter

4. Család: Hydrogenimonaceae

   1. Nemzetség: Hydrogenimonas

XIII. TÖRZS: FIRMICUTES

Változatos, nagy csoport, a három ide tartozó osztályban számos fenon különíthető el. Ezek közül a szabályos, nem spóraképző, Gram-pozitív, mezofil, kemoorganotróf szervezetek mindegyik osztályon belül előfordulnak.

1. Osztály: Bacilli

Képviselői között vannak anaerob, egyenes, görbült vagy helikális struktúrájú, kemoorganotróf, heterotróf anyagcseréjű Gram-negatív festődésű pálcák. Ezen kívül előfordulnak nem fotoszintetizáló, csúszó mozgást végző, egyszerű sejtciklust mutató pálcák vagy fonalas szervezetek, valamint aerob, nem fotoszintetizáló, kemolitotróf, redukált szervetlen kénvegyületeket oxidálók is. Gerinctelen és gerinces élőlények szimbionta partnerei vagy parazita élősködői is lehetnek. Vannak köztük továbbá nem spóraképző, kemoorganotróf, mezofil, Gram-pozitív kokkuszok, és szabályos, nem spóraképző, mezofil, kemoorganotróf, Gram-pozitív pálcák. Végül előfordulnak köztük szabálytalan, nem spóraképző, Gram-pozitív pálcák, illetve termofil, Gram-pozitív, fonalas, endospórát képző baktériumok is.

1. Rend: Bacillales

1. Család: Bacillaceae

   1. Nemzetség: Bacillus

   2. Nemzetség: Alkalibacillus

   3. Nemzetség: Amphibacillus

   4. Nemzetség: Anoxybacillus

   5. Nemzetség: Cerasibacillus

   6. Nemzetség: Filobacillus

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

7. Nemzetség: Geobacillus

8. Nemzetség: Gracilibacillus

9. Nemzetség: Halobacillus

10. Nemzetség: Halolactibacillus

11. Nemzetség: Lentibacillus

12. Nemzetség: Marinococcus

13. Nemzetség: Oceanobacillus

14. Nemzetség: Paraliobacillus

15. Nemzetség: Pontibacillus

16. Nemzetség: Saccharococcus

17. Nemzetség: Tenuibacillus

18. Nemzetség: Thalassobacillus

19. Nemzetség: Virgibacillus

2. Család: Alicyclobacillaceae

1. Nemzetség: Alicyclobacillus

3. Család: Listeriaceae

1. Nemzetség: Listeria

2. Nemzetség: Brochothrix

4. Család: Paenibacillaceae

1. Nemzetség: Paenibacillus

2. Nemzetség: Ammoniphilus

3. Nemzetség: Aneurinibacillus

4. Nemzetség: Brevibacillus

5. Nemzetség: Cohnella

6. Nemzetség: Oxalophagus

7. Nemzetség: Thermobacillus

5. Család: Pasteuriaceae

1. Nemzetség: Pasteuria

6. Család: Planococcaceae

1. Nemzetség: Planococcus

2. Nemzetség: Caryophanon

3. Nemzetség: Filibacter

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

4. Nemzetség: Jeotgalibacillus

5. Nemzetség: Kurthia

6. Nemzetség: Marinibacillus

7. Nemzetség: Planomicrobium

8. Nemzetség: Sporosarcina

9. Nemzetség: Ureibacillus

7. Család: Sporolactobacillaceae

1. Nemzetség: Sporolactobacillus

8. Család: Staphylococcaceae

1. Nemzetség: Staphylococcus

2. Nemzetség: Jeotgalicoccus

3. Nemzetség: Macrococcus

4. Nemzetség: Salinicoccus

9. Család: Thermoactinomycetaceae

1. Nemzetség: Thermoactinomyces

2. Nemzetség: Laceyella

3. Nemzetség: Mechercharimyces

4. Nemzetség: Planifilum

5. Nemzetség: Seinonella

6. Nemzetség: Shimazuella

7. Nemzetség: Thermoflavimicrobium

10. Család: Incertae sedis

1. Nemzetség: Thermicanus

11. Család: Incertae sedis

1. Nemzetség: Gemella

12. Család: Incertae sedis

1. Nemzetség: Exiguobacterium

2. Rend: Lactobacillales

1. Család: Lactobacillaceae

1. Nemzetség: Lactobacillus

2. Nemzetség: Paralactobacillus

3. Nemzetség: Pediococcus

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

2. Család: Aerococcaceae

1. Nemzetség: Aerococcus

2. Nemzetség: Abiotrophia

3. Nemzetség: Dolosicoccus

4. Nemzetség: Eremococcus

5. Nemzetség: Facklamia

6. Nemzetség: Globicatella

7. Nemzetség: Ignavigranum

3. Család: Carnobacteriaceae

1. Nemzetség: Carnobacterium

2. Nemzetség: Alkalibacterium

3. Nemzetség: Allofustis

4. Nemzetség: Alloiococcus

5. Nemzetség: Atopobacter

6. Nemzetség: Atopococcus

7. Nemzetség: Atopostipes

8. Nemzetség: Desemzia

9. Nemzetség: Dolosigranulum

10. Nemzetség: Granulicatella

11. Nemzetség: Isobaculum

12. Nemzetség: Marinilactibacillus

13. Nemzetség: Trichococcus

4. Család: Enterococcaceae

1. Nemzetség: Enterococcus

2. Nemzetség: Melissococcus

3. Nemzetség: Tetragenococcus

4. Nemzetség: Vagococcus

5. Család: Leuconostocaceae

1. Nemzetség: Leuconostoc

2. Nemzetség: Oenococcus

3. Nemzetség: Weissella

6. Család: Streptococcaceae

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1. Nemzetség: Streptococcus

2. Nemzetség: Lactococcus

3. Nemzetség: Lactovum

2. Osztály: Clostridia

Fenotípusos, kemotaxonómiai, élettani, valamint ökológiai szempontból is változatos csoport. Egyaránt vannak Gram-pozitív és Gram-negatív festődésű képviselőik is. Vannak termofil és hipertermofil fajai, továbbá anaerob, egyenes, görbült vagy helikális alakú, kemoorganotróf, heterotróf anyagcseréjű Gram-negatív pálcák. Előfordulnak még oxigént nem termelő fototróf szervezetek, szigorúan anaerob fotoheterotrófok (csak a *Heliobacteriaceae* családra jellemző). Vannak továbbá disszimilatórikus szulfát- vagy szulfitredukáló, kemoorganotróf, heterotróf, anaerob légzők, melyek szintén egyetlen nemzetség (*Desulfotomaculum*) fajaira jellemző tulajdonságok. Az *Acidaminococcaceae* családon belül találhatók szigorúan fermentatív anyagcseréjű, Gram-negatív festődésű, kemoorganotróf, heterotróf kokkuszok. Vannak még nem spóraképző, kemoorganotróf, aerob, illetőleg fakultatív anaerob/mikroaerofil, mezofil, Gram-pozitív kokkuszok is.

1. Rend: Clostridiales

1. Család: Clostridiaceae

1. Nemzetség: Clostridium

2. Nemzetség: Alkaliphilus

3. Nemzetség: Anaerobacter

4. Nemzetség: Anoxynatronum

5. Nemzetség: Caloramator

6. Nemzetség: Caloranaerobacter

7. Nemzetség: Caminicella

8. Nemzetség: Natronincola

9. Nemzetség: Oxobacter

10. Nemzetség: Sarcina

11. Nemzetség: Thermobrachium

12. Nemzetség: Thermohalobacter

13. Nemzetség: Tindallia

2. Család: Eubacteriaceae

1. Nemzetség: Eubacterium

2. Nemzetség: Acetobacterium

3. Nemzetség: Alkalibacter

4. Nemzetség: Anaerofustis

5. Nemzetség: Garciella

6. Nemzetség: Pseudoramibacter

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

3. Család: Gracilibacteraceae

1. Nemzetség: Gracilibacter

4. Család: Heliobacteriaceae

1. Nemzetség: Heliobacterium

2. Nemzetség: Heliobacillus

3. Nemzetség: Heliophilum

4. Nemzetség: Heliorestis

5. Család: Lachnospiraceae

1. Nemzetség: Lachnospira

2. Nemzetség: Acetitomaculum

3. Nemzetség: Anaerostipes

4. Nemzetség: Bryantella

5. Nemzetség: Butyrivibrio

6. Nemzetség: Catonella

7. Nemzetség: Coprococcus

8. Nemzetség: Dorea

9. Nemzetség: Hespellia

10. Nemzetség: Johnsonella

11. Nemzetség: Lachnobacterium

12. Nemzetség: Moryella

13. Nemzetség: Oribacterium

14. Nemzetség: Parasporobacterium

15. Nemzetség: Pseudobutyrivibrio

16. Nemzetség: Roseburia

17. Nemzetség: Shuttleworthia

18. Nemzetség: Sporobacterium

19. Nemzetség: Syntrophococcus

6. Család: Peptococcaceae

1. Nemzetség: Peptococcus

2. Nemzetség: Cryptanaerobacter

3. Nemzetség: Dehalobacter

4. Nemzetség: Desulfitobacterium

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

5. Nemzetség: Desulfonispora

6. Nemzetség: Desulfosporosinus

7. Nemzetség: Desulfotomaculum

8. Nemzetség: Pelotomaculum

9. Nemzetség: Sporotomaculum

10. Nemzetség: Syntrophobotulus

11. Nemzetség: Thermincola

7. Család: Peptostreptococcaceae

1. Nemzetség: Peptostreptococcus

2. Nemzetség: Filifactor

3. Nemzetség: Tepidibacter

8. Család: Ruminococcaceae

1. Nemzetség: Ruminococcus

2. Nemzetség: Acetanaerobacterium

3. Nemzetség: Acetivibrio

4. Nemzetség: Anaerofilum

5. Nemzetség: Anaerotruncus

6. Nemzetség: Faecalibacterium

7. Nemzetség: Fastidiosipila

8. Nemzetség: Oscillospira

9. Nemzetség: Papillibacter

10. Nemzetség: Sporobacter

11. Nemzetség: Subdoligranulum

9. Család: Syntrophomonadaceae

1. Nemzetség: Syntrophomonas

2. Nemzetség: Pelospora

3. Nemzetség: Syntrophospora

4. Nemzetség: Syntrophothermus

5. Nemzetség: Thermosyntropha

10. Család: Veillonellaceae

1. Nemzetség: Veillonella

2. Nemzetség: Acetonema

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

3. Nemzetség: Acidaminococcus

4. Nemzetség: Allisonella

5. Nemzetség: Anaeroarcus

6. Nemzetség: Anaeroglobus

7. Nemzetség: Anaeromusa

8. Nemzetség: Anaerosinus

9. Nemzetség: Anaerovibrio

10. Nemzetség: Centipeda

11. Nemzetség: Dendrosporobacter

12. Nemzetség: Dialister

13. Nemzetség: Megasphaera

14. Nemzetség: Mitsuokella

15. Nemzetség: Pectinatus

16. Nemzetség: Phascolarctobacterium

17. Nemzetség: Propionispira

18. Nemzetség: Propionispora

19. Nemzetség: Quinella

20. Nemzetség: Schwartzia

21. Nemzetség: Selenomonas

22. Nemzetség: Sporomusa

23. Nemzetség: Succiniclasticum

24. Nemzetség: Succinispira

25. Nemzetség: Thermosinus

26. Nemzetség: Zymophilus

11. Család: Incertae sedis

1. Nemzetség: Anaerococcus

2. Nemzetség: Finegoldia

3. Nemzetség: Gallicola

4. Nemzetség: Helcococcus

5. Nemzetség: Parvimonas

6. Nemzetség: Peptoniphilus

7. Nemzetség: Sedimentibacter

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

8. Nemzetség: Soehngenia

9. Nemzetség: Sporanaerobacter

10. Nemzetség: Tissierella

12. Család: Incertae sedis

1. Nemzetség: Acidaminobacter

2. Nemzetség: Fusibacter

3. Nemzetség: Guggenheimella

13. Család: Incertae sedis

1. Nemzetség: Anaerovorax

2. Nemzetség: Mogibacterium

14. Család: Incertae sedis

1. Nemzetség: Anaerobranca

15. Család: Incertae sedis

1. Nemzetség: Aminobacterium

2. Nemzetség: Aminomonas

3. Nemzetség: Anaerobaculum

4. Nemzetség: Dethiosulfovibrio

5. Nemzetség: Thermanaerovibrio

16. Család: Incertae sedis

1. Nemzetség: Carboxydocella

17. Család: Incertae sedis

1. Nemzetség: Sulfobacillus

2. Nemzetség: Thermaerobacter

18. Család: Incertae sedis

1. Nemzetség: Symbiobacterium

19. Család: Incertae sedis

1. Nemzetség: Acetoanaerobium

2. Rend: Halanaerobiales

1. Család: Halanaerobiaceae

1. Nemzetség: Halanaerobium

2. Nemzetség: Halocella

3. Nemzetség: Halothermothrix

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

2. Család: Halobacteroidaceae

1. Nemzetség: Halobacteroides

2. Nemzetség: Acetohalobium

3. Nemzetség: Halanaerobacter

4. Nemzetség: Halonatronum

5. Nemzetség: Natroniella

6. Nemzetség: Orenia

7. Nemzetség: Selenihalanaerobacter

8. Nemzetség: Sporohalobacter

3. Rend: Thermoanaerobacterales

1. Család: Thermoanaerobacteraceae

1. Nemzetség: Thermoanaerobacter

2. Nemzetség: Ammonifex

3. Nemzetség: Caldanaerobacter

4. Nemzetség: Carboxydothermus

5. Nemzetség: Gelria

6. Nemzetség: Moorella

7. Nemzetség: Thermacetogenium

8. Nemzetség: Thermanaeromonas

2. Család: Thermodesulfobiaceae

1. Nemzetség: Thermodesulfobium

2. Nemzetség: Coprothermobacter

3. Család: Incertae sedis

1. Nemzetség: Caldicellulosiruptor

2. Nemzetség: Thermoanaerobacterium

3. Nemzetség: Thermosediminibacter

4. Nemzetség: Thermovenabulum

4. Család: Incertae sedis

1. Nemzetség: Mahella

3. Osztály: Erysipelotrichia

Gram-pozitív, nem mozgó, keskeny pálcák. Endospóra képzés nincs. Aerob, fakultatív anaerob szervezetek, kemoorganotróf anyagcserével. Lehetnek légzők és gyengén fermentálók. Citokrómok és izoprenoid kinonok hiányoznak.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1. Rend: Erysipelotrichales

1. Család: Erysipelotrichaceae

1. Nemzetség: Erysipelothrix

2. Nemzetség: Allobaculum

3. Nemzetség: Bulleidia

4. Nemzetség: Catenibacterium

5. Nemzetség: Coprobacillus

6. Nemzetség: Holdemania

7. Nemzetség: Solobacterium

8. Nemzetség: Turicibacter

XIV. TÖRZS: ACTINOBACTERIA

Gram-pozitív sejtfalú, Gram-pozitív vagy Gram-variábilis festődésű, aerob, fakultatív anaerob vagy anaerob szervezetek. Merev sejtfaluk muraminsavat tartalmaz, néhányuknál teichosavak is jellemzőek. Legtöbb fajuk kemoorganotróf és neutrális pH mellett mutat növekedést, ugyanakkor vannak acidofil és alkalofil fajaik is. Halofil és termofil képviselőik szintén ismertek. Morfológiájukat tekintve is igen változatos csoportot alkotnak. DNS-ük G+C tartalma nagy, 50-70 mol % közötti. Tagjai vízi és szárazföldi élőhelyeken is széles körben elterjedtek.

1. Osztály: Actinobacteria

Rendkívül nagy morfológiai- és anyagcsere-változatosságot mutató osztály. A prokariótákon belül ezen taxon képviselői az ember által hasznosított természetes anyagcseretermékek, mint például az antibiotikumok, legfőbb termelői. Fajai vízi és szárazföldi élőhelyeken is széles körben elterjedtek, de extrém élőhelyeken (mélytengeri, sivatagi környezetek) is megtalálhatók. Vannak köztük továbbá patogének (*Actinomadura*, *Mycobacterium*, *Nocardia*), emésztőrendszerben élő szimbionta szervezetek (*Bifidobacterium*) és növények kommenzalista partnereiként élő fajok is (*Leifsonia*).

1. Rend: Actinomycetales

1. Család: Actinomycetaceae

1. Nemzetség: Actinomyces

2. Nemzetség: Actinobaculum

3. Nemzetség: Arcanobacterium

4. Nemzetség: Mobiluncus

5. Nemzetség: Varibaculum

2. Rend: Bifidobacteriales

1. Család: Bifidobacteriaceae

1. Nemzetség: Bifidobacterium

2. Nemzetség: Aeriscardovia

3. Nemzetség: Falcivibrio

4. Nemzetség: Gardnerella

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

5. Nemzetség: Parascardovia

6. Nemzetség: Scardovia

3. Rend: Catenulisporales

1. Család: Catenulisporaceae

1. Nemzetség: Catellatospora

2. Család: Actinospicaceae

1. Nemzetség: Actinospica

4. Rend: Corynebacteriales

1. Család: Corynebacteriaceae

1. Nemzetség: Corynebacterium

2. Nemzetség: Turicella

2. Család: Dietziaceae

1. Nemzetség: Dietzia

3. Család: Mycobacteriaceae

1. Nemzetség: Mycobacterium

4. Család: Nocardiaceae

1. Nemzetség: Nocardia

2. Nemzetség: Gordonia

3. Nemzetség: Millisia

4. Nemzetség: Rhodococcus

5. Nemzetség: Skermania

6. Nemzetség: Smaragdicoccus

7. Nemzetség: Williamsia

5. Család: Segniliparaceae

1. Nemzetség: Segniliparus

6. Család: Tsukamurellaceae

1. Nemzetség: Tsukamurella

5. Rend: Frankiales

1. Család: Frankiaceae

1. Nemzetség: Frankia

2. Család: Acidothermaceae

1. Nemzetség: Acidothermus

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

3. Család: Cryptosporangiaceae

1. Nemzetség: Cryptosporangium

2. Nemzetség: Fodinicola

4. Család: Geodermatophilaceae

1. Nemzetség: Geodermatophilus

2. Nemzetség: Blastococcus

3. Nemzetség: Modestobacter

5. Család: Nakamurellaceae

1. Nemzetség: Nakamurella

2. Nemzetség: Humicoccus

6. Család: Sporichthyaceae

1. Nemzetség: Sporichthya

6. Rend: Glycomycetales

1. Család: Glycomycetacae

1. Nemzetség: Glycomyces

2. Nemzetség: Stackebrandtia

7. Rend: Jiangellales

1. Család: Jiangellaceae

1. Nemzetség: Jiangella

8. Rend: Kineosporiales

1. Család: Kineosporiaceae

1. Nemzetség: Kineosporia

2. Nemzetség: Kineococcus

3. Nemzetség: Quadrisphaera

9. Rend: Micrococcales

1. Család: Micrococcaceae

1. Nemzetség: Micrococcus

2. Nemzetség: Acaricomes

3. Nemzetség: Arthrobacter

4. Nemzetség: Citricoccus

5. Nemzetség: Kocuria

6. Nemzetség: Nesterenkonia

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

7. Nemzetség: Renibacterium

8. Nemzetség: Rothia

9. Nemzetség: Yaniella

10. Nemzetség: Zhihengliuella

2. Család: Beutenbergiaceae

1. Nemzetség: Beutenbergia

2. Nemzetség: Salana

3. Nemzetség: Serinibacter

3. Család: Bogoriellaceae

1. Nemzetség: Bogoriella

2. Nemzetség: Georgenia

4. Család: Brevibacteriaceae

1. Nemzetség: Brevibacterium

5. Család: Cellulomonadaceae

1. Nemzetség: Cellulomonas

2. Nemzetség: Actinotalea

3. Nemzetség: Demequina

4. Nemzetség: Oerskovia

5. Nemzetség: Tropheryma

6. Család: Dermabacteraceae

1. Nemzetség: Dermabacter

2. Nemzetség: Brachybacterium

3. Nemzetség: Demetria

4. Nemzetség: Dermacoccus

5. Nemzetség: Kytococcus

7. Család: Dermatophilaceae

1. Nemzetség: Dermatophilus

2. Nemzetség: Kineosphaera

8. Család: Intrasporangiaceae

1. Nemzetség: Intrasporangium

2. Nemzetség: Arsenicicoccus

3. Nemzetség: Humihabitans

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

4. Nemzetség: Janibacter

5. Nemzetség: Knoellia

6. Nemzetség: Kribbia

7. Nemzetség: Lapillicoccus

8. Nemzetség: Ornithinicoccus

9. Nemzetség: Ornithinimicrobium

10. Nemzetség: Oryzihumus

11. Nemzetség: Phycicoccus

12. Nemzetség: Serinicoccus

13. Nemzetség: Terrabacter

14. Nemzetség: Terracoccus

15. Nemzetség: Tetrasphaera

9. Család: Jonesiaceae

1. Nemzetség: Jonesia

2. Nemzetség: Kribbella

10. Család: Microbacteriaceae

Nemzetség: Microbacterium

Nemzetség: Agreia

Nemzetség: Agrococcus

Nemzetség: Agromyces

Nemzetség: Clavibacter

Nemzetség: Cryobacterium

Nemzetség: Curtobacterium

Nemzetség: Frigoribacterium

Nemzetség: Frondihabitans

Nemzetség: Gulosibacter

Nemzetség: Humibacter

Nemzetség: Labedella

Nemzetség: Leifsonia

Nemzetség: Leucobacter

Nemzetség: Microcella

Nemzetség: Microterricola

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Nemzetség: Mycetocola

Nemzetség: Okibacterium

Nemzetség: Phycicola

Nemzetség: Plantibacter

Nemzetség: Pseudoclavibacter

Nemzetség: Rathayibacter

Nemzetség: Rhodoglobus

Nemzetség: Salinibacterium

Nemzetség: Subtercola

Nemzetség: Yonghaparkia

11. Család: Promicromonosporaceae

1. Nemzetség: Promicromonospora

2. Nemzetség: Cellulosimicrobium

3. Nemzetség: Isoptericola

4. Nemzetség: Myceligenerans

5. Nemzetség: Xylanibacterium

6. Nemzetség: Xylanimicrobium

7. Nemzetség: Xylanimonas

12. Család: Rarobacteraceae

1. Nemzetség: Rarobacter

13. Család: Ruaniaceae

1. Nemzetség: Ruania

2. Nemzetség: Haloactinobacterium

14. Család: Sanguibacteraceae

1. Nemzetség: Sanguibacter

10. Rend: Micromonosporales

1. Család: Micromonosporaceae

1. Nemzetség: Micromonospora

2. Nemzetség: Actinocatenispora

3. Nemzetség: Actinoplanes

4. Nemzetség: Asanoa

5. Nemzetség: Catellatospora

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

6. Nemzetség: Catenuloplanes

7. Nemzetség: Couchioplanes

8. Nemzetség: Dactylosporangium

9. Nemzetség: Krasilnikovia

10. Nemzetség: Longispora

11. Nemzetség: Luedemannella

12. Nemzetség: Pilimelia

13. Nemzetség: Polymorphospora

14. Nemzetség: Salinispora

15. Nemzetség: Spirilliplanes

16. Nemzetség: Verrucosispora

17. Nemzetség: Virgisporangium

11. Rend: Propionibacteriales

1. Család: Propionibacteriaceae

1. Nemzetség: Propionibacterium

2. Nemzetség: Aestuariimicrobium

3. Nemzetség: Brooklawnia

4. Nemzetség: Friedmanniella

5. Nemzetség: Granulicoccus

6. Nemzetség: Luteococcus

7. Nemzetség: Microlunatus

8. Nemzetség: Micropruina

9. Nemzetség: Propionicicella

10. Nemzetség: Propionicimonas

11. Nemzetség: Propioniferax

12. Nemzetség: Propionimicrobium

13. Nemzetség: Tessaracoccus

2. Család: Nocardioidaceae

1. Nemzetség: Nocardioides

2. Nemzetség: Actinopolymorpha

3. Nemzetség: Aeromicrobium

4. Nemzetség: Hongia

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

5. Nemzetség: Marmoricola

12. Rend: Pseudonocardiales

1. Család: Pseudonocardiaceae

1. Nemzetség: Pseudonocardia

2. Nemzetség: Actinoalloteichus

3. Nemzetség: Actinokineospora

4. Nemzetség: Actinopolyspora

5. Nemzetség: Actinosynnema

6. Nemzetség: Amycolatopsis

7. Nemzetség: Crossiella

8. Nemzetség: Goodfellowiella

9. Nemzetség: Kibdelosporangium

10. Nemzetség: Kutzneria

11. Nemzetség: Lechevalieria

12. Nemzetség: Lentzea

13. Nemzetség: Prauserella

14. Nemzetség: Saccharomonospora

15. Nemzetség: Saccharopolyspora

16. Nemzetség: Saccharothrix

17. Nemzetség: Streptoalloteichus

18. Nemzetség: Thermocrispum

19. Nemzetség: Umezawaea

13. Rend: Streptomycetales

1. Család: Stretomycetaceae

1. Nemzetség: Streptomyces

Nemzetség: Incertae sedis Kitasatospora

Nemzetség: Incertae sedis Streptacidiphilus

14. Rend: Streptosporangiales

1. Család: Streptosporangiaceae

1. Nemzetség: Streptosporangium

2. Nemzetség: Acrocarpospora

3. Nemzetség: Herbidospora

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

4. Nemzetség: Microbispora

5. Nemzetség: Microtetraspora

6. Nemzetség: Nonomuraea

7. Nemzetség: Planobispora

8. Nemzetség: Planomonospora

9. Nemzetség: Planotetraspora

10. Nemzetség: Thermopolyspora

2. Család: Nocardiopsaceae

1. Nemzetség: Nocardiopsis

2. Nemzetség: Streptomonospora

3. Nemzetség: Thermobifida

3. Család: Thermomonosporaceae

1. Nemzetség: Thermomonospora

2. Nemzetség: Actinocorallia

3. Nemzetség: Actinomadura

4. Nemzetség: Spirillospora

Actinobacteria Rend Incertae sedis

1. Nemzetség: Thermobispora

2. Osztály: Acidimicrobiia

Nagyszámú, eddig nem tenyészthető baktériumot sorolnak az osztályba. Nagy morfológiai változatosságot mutató csoport. Acidofil és neutrofil fajai egyaránt ismertek, ugyanakkor vannak termofil, termotoleráns és mezofil képviselői is. A vas(II) iont oxidálják, autotróf vagy obligát heterotróf anyagcserét folytatnak, és az élesztő kivonat segíti növekedésüket. Képviselőit savas bányavizekből, illetve termálvizekből izolálták.

1. Rend: Acidimicrobiales

1. Család: Acidimicrobiaceae

1. Nemzetség: Acidimicrobium

2. Nemzetség: Ferrimicrobium

3. Nemzetség: Ferrithrix

3. Osztály: Coriobacteriia

Gram-pozitív pálca vagy magánosan, illetve párban álló kokkusz alak jellemző. A csoport tagjainál sem spórák, sem csillók nem fordulnak elő. Szigorú (pl. NO_3^- elektronakceptorral) vagy fakultatív anaerob légző szervezetek vagy obligát fermentálók, melyek képesek cukrok fermentációjára is.

1. Rend: Coriobacteriales

1. Család: Coriobacteriaceae

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1. Nemzetség: Coriobacterium

2. Nemzetség: Atopobium

3. Nemzetség: Collinsella

4. Nemzetség: Cryptobacterium

5. Nemzetség: Denitrobacterium

6. Nemzetség: Eggerthella

7. Nemzetség: Olsenella

8. Nemzetség: Slackia

4. Osztály: Rubrobacteria

Gram-pozitív, nem mozgó, spórát nem képző, szabálytalan pálcák. Peptidoglikánjuk diaminosava az L-lizin, fő légzési kinonjuk 8 izoprén egységből álló menakinon (MK-8).

1. Rend: Rubrobacterales

1. Család: Rubrobacteraceae

1. Nemzetség: Rubrobacter

5. Osztály: Thermoleophilia

Jellemzően kisméretű pálcák, vannak peritrich csillóval mozgó (*Conexibacteraceae*) és nem mozgó (*Solirubrobacteraceae*) képviselőik is. Fajaira spóraképzés általában nem jellemző. Peptidoglikánjuk fő diaminosava a (mezo-) diamino-pimelinsav. Obligát aerob, kemoorganotróf légző szervezetek.

1. Rend: Thermoleophilales

1. Család: Thermoleophilaceae

1. Nemzetség: Thermoleophilum

2. Rend: Solirubrobacterales

1. Család: Solirubrobacteraceae

1. Nemzetség: Solirubrobacter

2. Család: Conexibacteraceae

1. Nemzetség: Conexibacter

3. Család: Patulibacteraceae

1. Nemzetség: Patulibacter

XV. TÖRZS: PLANCTOMYCETES

Gram-negatív, sarjképző, gömb, tojásdad, vagy hagyma alakú szervezetek, melyek egy vagy két, gyökérszerű nyúlványban végződő függeléket fejlesztenek. Ezekkel felületekhez vagy egymáshoz tapadnak. Peptidoglikánjuk hiányzik, továbbá néhány fajuk (Gemmata és Pirellula nemzetségből) membránnal körbezárt nukleoidot képez. A törzs legelső ismert faját, a *Planctomyces békefi*t 1924-ben Gimesi Nándor ciszterci szerzetes a Feneketlen-tóból írta le. Gimesi utóbb az ELTE Növényélettani Tanszékének vezetője (1944-1952) volt. Rövid ideig a Botanikus kertet is vezette.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1. Osztály: Planctomycetacia

Az osztály leírása a *Planctomycetes* törzsével megegyező.

1. Rend: Planctomycetales

1. Család: Planctomycetaceae

1. Nemzetség: Planctomyces

2. Nemzetség: Blastopirellula

3. Nemzetség: Gemmata

4. Nemzetség: Isosphaera

5. Nemzetség: Pirellula

6. Nemzetség: Rhodopirellula

7. Nemzetség: Schlesneria

8. Nemzetség: Singulisphaera

2. Rend: "Brocadiales"

1. Család: "Brocadiaceae"

1. Nemzetség: 'Candidatus Brocadia'

2. Nemzetség: 'Candidatus Anammoxoglobus'

3. Nemzetség: 'Candidatus Jettenia'

4. Nemzetség: 'Candidatus Kuenenia'

5. Nemzetség: 'Candidatus Scalindua'

XVI. TÖRZS: CHLAMYDIAE

Nem mozgó, obligát parazita, Gram-negatív vagy Gram-variábilis (*Parachlamydia*) festődésű kokkuszok, melyek emlős és madár gazdasejtek citoplazmájának vakuólumaiban élősködnek. Sejtfaluk nem vagy csak nyomokban tartalmaz muraminsavat. Komplex életciklusuk van, patogének.

1. Osztály: Chlamydiae

Az osztály leírása a *Chlamydiae* törzsével megegyező.

1. Rend: Chlamydiales

1. Család: Chlamydiaceae

1. Nemzetség: Chlamydia

1. Nemzetség: Chlamydophila

2. Család: "Clavichlamydiaceae"

1. Nemzetség: 'Candidatus Clavichlamydia'

3. Család: "Criblamydiaceae"

1. Nemzetség: "Criblamydia"

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

4. Család: Parachlamydiaceae

   1. Nemzetség: Parachlamydia

   2. Nemzetség: Neochlamydia

   3. Nemzetség: "Protochlamydia"

5. Család: "Piscichlamydiaceae"

   1. Nemzetség: 'Candidatus Piscichlamydia'

6. Család: "Rhabdochlamydiaceae"

   1. Nemzetség: 'Candidatus Rhabdochlamydia'

7. Család: Simkaniaceae

   1. Nemzetség: Simkania

   2. Nemzetség: 'Candidatus Fritschea'

8. Család: Waddliaceae

   1. Nemzetség: Waddlia

XVII. TÖRZS: SPIROCHAETES

Jellegzetesen egységes morfológiájúak. Minden fajuk Gram-negatív, helikális szerkezetű, nagymértékben rugalmas sejtfallal rendelkező, periplazmatikus flagellummal mozgó szervezetek. Anaerob, mikroaerofil, fakultatív anaerob vagy aerob, kemoorganotróf baktériumok. Szabadon élnek, vagy gazdaszervezethez (ízeltlábú, puhatestű, emlős) kötötten szaporodnak, néhány fajuk patogén.

1. Osztály: Spirochaetes

Az osztály leírása a *Spirochaetes* törzsével megegyező.

1. Rend: Spirochaetales

1. Család: Spirochaetaceae

   1. Nemzetség: Spirochaeta

   2. Nemzetség: Borrelia

   3. Nemzetség: Cristispira

   4. Nemzetség: Treponema

2. Család: "Brachyspiraceae"

   1. Nemzetség: Brachyspira

3. Család: "Brevinemataceae"

   1. Nemzetség: Brevinema

4. Család: Leptospiraceae

   1. Nemzetség: Leptospira

   2. Nemzetség: Leptonema

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

3. Nemzetség: Turneriella

5. Család: Incertae sedis

1. Nemzetség: Clevelandina

2. Nemzetség: Diplocalyx

3. Nemzetség: Hollandina

4. Nemzetség: Pillotina

XVIII. TÖRZS: TENERICUTES

Sejtfal hiányában Gram-negatív festődésű szervezetek. A peptidoglikán prekurzorainak szintézisét szabályozó génjeik hiányoznak.

1. Osztály: Mollicutes

Képviselőinek sejtfala hiányzik. Néhány fajuk rendelkezik extracelluláris glikokálix-szal. A sejtfal hiánya nagyfokú plaszticitást kölcsönöz a sejteknek. Kis sejtméretük miatt átjutnak a 0.45 µm pórusátmérőjű membránszűrőn, sőt néhány képviselőjük még a 0.22, illetve a 0.1 µm-es pórusú membránfilteren is átszűrődik. Sejtmorfológiájukat illetően alakjuk variál a kokkusz, helikális és fonalas formák között. Állati, illetve növényi paraziták.

1. Rend: Mycoplasmatales

1. Család: Mycoplasmataceae

1. Nemzetség: Mycoplasma

2. Nemzetség: Ureaplasma

2. Család: Incertae sedis

1. Nemzetség: Eperythrozoon

2. Nemzetség: Haemobartonella

2. Rend: Entomoplasmatales

1. Család: Entomoplasmataceae

1. Nemzetség: Entomoplasma

2. Nemzetség: Mesoplasma

2. Család: Spiroplasmataceae

1. Nemzetség: Spiroplasma

3. Rend: Acholeplasmatales

1. Család: Acholeplasmataceae

1. Nemzetség: Acholeplasma

2. Család: Incertae sedis

1. Nemzetség: "Candidatus Phytoplasma"

4. Rend: Anaeroplasmatales

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1. Család: Anaeroplasmataceae

1. Nemzetség: Anaeroplasma

2. Nemzetség: Asteroleplasma

XIX. TÖRZS: FIBROBACTERES

Gram-negatív, obligát anaerob, nem spóraképző pálcák vagy pleiomorf alakok. Kapnofilek. Kemoorganotróf, heterotróf szervezetek. Számos képviselőjük emlősök emésztőtraktusában él.

1. Osztály: Fibrobacteres

Az osztály leírása a *Fibrobacteres* törzsével megegyező.

1. Rend: Fibrobacterales

1. Család: Fibrobacteraceae

1. Nemzetség: Fibrobacter

XX. TÖRZS: ACIDOBACTERIA

A mai napig csupán néhány tenyészthető fajuk ismert, két fő fenotípusos csoportot különböztetünk meg a Törzson belül.

1. Osztály: Acidobacteria

Gram-negatív, aerob, nem spóraképző, pálca formájú, kemoorganotróf, heterotróf mezofil, acidofil szervezetek csoportja.

1. Rend: “Acidobacteriales”

1. Család: “Acidobacteriaceae”

1. Nemzetség: Acidobacterium

2. Nemzetség: Edaphobacter

3. Nemzetség: Terriglobus

2. Osztály: Holophagae

Gram-negatív, anaerob pácák. Kemoorganotróf heterotrófok, melyek az anyagcseréhez szükséges energiájukat anaerob légzés vagy fermentáció útján nyerik.

1. Rend: Holophagales

1. Család: Holophagaceae

1. Nemzetség: Holophaga

2. Nemzetség: Geothrix

2. Rend: Acanthopleuribacterales

1. Család: Acanthopleuribacteraceae

1. Nemzetség: Acanthopleuribacter

XXI. TÖRZS: BACTEROIDETES

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Nagy fenotípusos változatosságot mutató csoport. Gram-negatív, endospórát nem képző pálcák.

1. Osztály: “Bacteroidia”

Gram-negatív, spórát nem képző, egyenes vagy hosszúkás pálcák, illetve kokkuszok. Többnyire anaerob, esetenként fakultatív anaerob, elsősorban cukorbontó szervezetek, habár előfordul fehérjék és más szubsztrátok hasznosítása is fajai körében. Képviselőik nem mozognak, vagy csupán csúszó mozgást mutatnak.

1. Rend: “Bacteroidales”

1. Család: Bacteroidaceae

1. Nemzetség: Bacteroides

2. Nemzetség: Acetofilamentum

3. Nemzetség: Acetomicrobium

4. Nemzetség: Acetothermus

5. Nemzetség: Anaerorhabdus

2. Család: “Marinilabiliaceae”

1. Nemzetség: Marinilabilia

2. Nemzetség: Alkaliflexus

3. Nemzetség: Anaerophaga

3. Család: “Rikenellaceae”

1. Nemzetség: Rikenella

2. Nemzetség: Alistipes

4. Család: “Porphyromonadaceae”

1. Nemzetség: Porphyromonas

2. Nemzetség: Barnesiella

3. Nemzetség: Dysgonomonas

4. Nemzetség: Paludibacter

5. Nemzetség: Parabacteroides

6. Nemzetség: Petrimonas

7. Nemzetség: Proteiniphilum

8. Nemzetség: Tannerella

5. Család: “Prevotellaceae”

1. Nemzetség: Prevotella

2. Nemzetség: Xylanibacter

2. Osztály: “Flavobacteria”

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Több jellegzetes fenotípus jellemző képviselőire. Vannak Gram-negatív, aerob vagy mikroaerofil pálcák, többnyire kemoorganotróf heterotrófok, de némely képviselőjük képes autotróf anyagcserére a H_2, mint elektrondonor felhasználásával. Többnyire aerobok, de anaerob légzésre képes fajaik is ismertek. Számos környezetből izolálták képviselőiket, mint pl. talajból, édes- és tengervízből, növények gyökeréből, különböző emberi szervekből, szervrendszerekből. Néhány fajuk patogén. *Psychromonas* nemzetségén belül fordulnak elő Gram-negatív, anaerob pálcák, kemoorganotróf, heterotróf, anaerob légzők vagy fermentálók. Néhány fajuk a nem fotoszintetizáló, termőtestet nem képző, csúszó mozgást végző Gram-negatív baktériumok közé tartozik.

1. Rend: “Flavobacteriales”

1. Család: Flavobacteriaceae

1. Nemzetség: Flavobacterium

2. Nemzetség: Actibacter

3. Nemzetség: Aequorivita

4. Nemzetség: Aestuariicola

5. Nemzetség: Algibacter

6. Nemzetség: Aquimarina

7. Nemzetség: Arenibacter

8. Nemzetség: Bergeyella

9. Nemzetség: Bizionia

10. Nemzetség: Capnocytophaga

11. Nemzetség: Cellulophaga

12. Nemzetség: Chryseobacterium

13. Nemzetség: Cloacibacterium

14. Nemzetség: Coenonia

15. Nemzetség: Costertonia

16. Nemzetség: Croceibacter

17. Nemzetség: Dokdonia

18. Nemzetség: Donghaeana

19. Nemzetség: Elizabethkingia

20. Nemzetség: Empedobacter

21. Nemzetség: Epilithonimonas

22. Nemzetség: Flagellimonas

23. Nemzetség: Flaviramulus

24. Nemzetség: Formosa

25. Nemzetség: Fulvibacter

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

26. Nemzetség: Gaetbulibacter

27. Nemzetség: Galbibacter

28. Nemzetség: Gelidibacter

29. Nemzetség: Gillisia

30. Nemzetség: Gilvibacter

31. Nemzetség: Gramella

32. Nemzetség: Joostella

33. Nemzetség: Kaistella

34. Nemzetség: Kordia

35. Nemzetség: Krokinobacter

36. Nemzetség: Lacinutrix

37. Nemzetség: Leeuwenhoekiella

38. Nemzetség: Leptobacterium

39. Nemzetség: Lutibacter

40. Nemzetség: Lutimonas

41. Nemzetség: Maribacter

42. Nemzetség: Mariniflexile

43. Nemzetség: Marixanthomonas

44. Nemzetség: Mesoflavibacter

45. Nemzetség: Mesonia

46. Nemzetség: Muricauda

47. Nemzetség: Myroides

48. Nemzetség: Nonlabens

49. Nemzetség: Olleya

50. Nemzetség: Ornithobacterium

51. Nemzetség: Persicivirga

52. Nemzetség: Polaribacter

53. Nemzetség: Psychroflexus

54. Nemzetség: Psychroserpens

55. Nemzetség: Riemerella

56. Nemzetség: Robiginitalea

57. Nemzetség: Salegentibacter

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

58. Nemzetség: Salinimicrobium

59. Nemzetség: Sandarakinotalea

60. Nemzetség: Sediminibacter

61. Nemzetség: Sediminicola

62. Nemzetség: Sejongia

63. Nemzetség: Stenothermobacter

64. Nemzetség: Subsaxibacter

65. Nemzetség: Subsaximicrobium

66. Nemzetség: Tamlana

67. Nemzetség: Tenacibaculum

68. Nemzetség: Ulvibacter

69. Nemzetség: Vitellibacter

70. Nemzetség: Wautersiella

71. Nemzetség: Weeksella

72. Nemzetség: Winogradskyella

73. Nemzetség: Yeosuana

74. Nemzetség: Zeaxanthinibacter

75. Nemzetség: Zhouia

76. Nemzetség: Zobellia

77. Nemzetség: Zunongwangia

2. Család: “Blattabacteriaceae”

1. Nemzetség: Blattabacterium

3. Család: Cryomorphaceae

1. Nemzetség: Cryomorpha

2. Nemzetség: Brumimicrobium

3. Nemzetség: Crocinitomix

4. Nemzetség: Fluviicola

5. Nemzetség: Lishizhenia

6. Nemzetség: Owenweeksia

3. Osztály: “Sphingobacteria”

Több jellegzetes fenotípus jellemző képviselőire. Vannak Gram-negatív, aerob vagy mikroaerofil pálcák, többnyire kemoorganotróf heterotrófok, de némely képviselőjük képes autotróf anyagcserére a H_2, mint elektrondonor felhasználásával. Többnyire aerobok, de anaerob légzésre képes fajaik is ismertek. Számos környezetből izolálták

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

képviselőiket, mint pl. talajból, édes- és tengervízből, növények gyökeréből, különböző emberi szervekből, szervrendszerekből. Néhány fajuk patogén, továbbá vannak nem fotoszintetizáló, termőtestet nem képző, csúszó mozgást végző, Gram-negatív baktériumok közöttük. Ezen felül van néhány hüvellyel rendelkező faja, melyek aerob, nem fotoszintetizáló szervezetek. Pálca alakú sejtjeik fonalak formájában együtt maradhatnak. Egy vas-, illetve mangánoxid lerakódások miatt sárgás barnára színeződött hüvelyben csúszkálnak. Egyedül álló sejtjeik poláris vagy szubpoláris csillóval mozoghatnak, de vannak nem mozgó formáik is.

1. Rend: "Sphingobacteriales"

1. Család: Sphingobacteriaceae

1. Nemzetség: Sphingobacterium

2. Nemzetség: Mucilaginibacter

3. Nemzetség: Nubsella

4. Nemzetség: Olivibacter

5. Nemzetség: Parapedobacter

6. Nemzetség: Pedobacter

7. Nemzetség: Pseudosphingobacterium

2. Család: "Chitinophagaceae"

1. Nemzetség: Chitinophaga

2. Nemzetség: Flavisolibacter

3. Nemzetség: Niabella

4. Nemzetség: Niastella

5. Nemzetség: Sediminibacterium

6. Nemzetség: Segetibacter

7. Nemzetség: Terrimonas

3. Család: "Saprospiraceae"

1. Nemzetség: Saprospira

2. Nemzetség: Aureispira

3. Nemzetség: Haliscomenobacter

4. Nemzetség: Lewinella

4. Osztály: "Cytophagia"

Képviselői Gram-negatív, rövid vagy hosszúkás pálcák vagy fonalas szervezetek. A *Sporocytophaga* nemzetség kivételével nem fordul elő spóra vagy bármilyen kitartó képlet képzése. Telepeik rendszerint pigmentáltak. Mozoghatnak csilló segítségével vagy csúszó mozgással, de előfordulnak nem mozgó szervezetek is. Növekedésük általában szigorúan aerob, de előfordulnak mikroaerofil, illetve anaerob fajok is. Kemoorganotróf, legtöbbször mezofil baktériumok, habár vannak pszichrofil és termofil fajaik is.

1. Rend: Cytophagales

1. Család: Cytophagaceae

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1. Nemzetség: Cytophaga

2. Nemzetség: Adhaeribacter

3. Nemzetség: Arcicella

4. Nemzetség: Dyadobacter

5. Nemzetség: Effluviibacter

6. Nemzetség: Emticicia

7. Nemzetség: Flectobacillus

8. Nemzetség: Flexibacter

9. Nemzetség: Hymenobacter

10. Nemzetség: Larkinella

11. Nemzetség: Leadbetterella

12. Nemzetség: Meniscus

13. Nemzetség: Microscilla

14. Nemzetség: Persicitalea

15. Nemzetség: Pontibacter

16. Nemzetség: Rudanella

17. Nemzetség: Runella

18. Nemzetség: Spirosoma

19. Nemzetség: Sporocytophaga

2. Család: “Cyclobacteriaceae”

1. Nemzetség: Cyclobacterium

2. Nemzetség: Algoriphagus

3. Nemzetség: Aquiflexum

4. Nemzetség: Belliella

5. Nemzetség: Echinicola

6. Nemzetség: Rhodonellum

3. Család: “Flammeovirgaceae”

1. Nemzetség: Flammeovirga

2. Nemzetség: Fabibacter

3. Nemzetség: Flexithrix

4. Nemzetség: Fulvivirga

5. Nemzetség: Limibacter

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

6. Nemzetség: Perexilibacter

7. Nemzetség: Persicobacter

8. Nemzetség: Rapidithrix

9. Nemzetség: Reichenbachiella

10. Nemzetség: Roseivirga

11. Nemzetség: Sediminitomix

2. Rend: Incertae sedis

1. Család: “Rhodothermaceae”

1. Nemzetség: Rhodothermus

2. Nemzetség: Salinibacter

3. Rend: Incertae sedis

1. Nemzetség: Balneola

4. Rend: Incertae sedis

1. Nemzetség: Thermonema

5. Rend: Incertae sedis

1. Nemzetség: Toxothrix

XXII. TÖRZS: “VERRUCOMICROBIA”

A törzs kevés tenyészthető faja Gram-negatívan festődő, aerob vagy fakultatív aerob, kemoheterotróf szervezet. Peptidoglikánjuk diamino-pimelinsavat tartalmaz, néhány fajuk prosztékát, illetve fimbriát képez. Binárisan, vagy asszimetrikusan osztódnak, de előfordul bimbózás is.

1. Osztály: Verrucomicrobiae

Az osztály leírása a *Verrucomicrobiae* törzsével megegyező. Képviselőik édesvízből, tengervízből vagy talajból származnak.

1. Rend: Verrucomicrobiales

1. Család: Verrucomicrobiaceae

1. Nemzetség: Verrucomicrobium

2. Nemzetség: Prosthecobacter

2. Család: “Akkermansiaceae”

1. Nemzetség: Akkermansia

3. Család: “Rubritaleaceae”

1. Nemzetség: Rubritalea

2. Nemzetség: Persicirhabdus

3. Nemzetség: Roseibacillus

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

2. Osztály: Opitutae

Többségében eddig nem tenyészthető, tengeri környezetből és talajból származó, Gram-negatív szervezetek jellemzik.

1. Rend: Opitutales

1. Család: Opitutaceae

1. Nemzetség: Opitutus

2. Nemzetség: Alterococcus

2. Rend: Puniceicoccales

1. Család: Puniceicoccaceae

1. Nemzetség: Puniceicoccus

2. Nemzetség: Cerasicoccus

3. Nemzetség: Coraliomargarita

4. Nemzetség: Pelagicoccus

3. Osztály: "Spartobacteria"

Legtöbb képviselőjük talajban él, de néhány tagjukat fonálférgek endoszimbionta partnereiként azonosították. Gram-negatív szervezetek.

1. Rend: "Chthoniobacterales"

1. Család: "Chthoniobacteraceae"

1. Nemzetség: "Chthoniobacter"

2. Nemzetség: 'Candidatus Xiphinematobacter'

MEGJEGYZÉS:

Az ELTE Mikrobiológiai Tanszék munkatársainak közreműködésével leírt új nemzetségek és fajok listája:

Nemzetségek:

Aquipuribacter

Hephaestia

Ignatzschineria

Pannonibacter

Phreatobacter

Syphobacter

Tahibacter

Wohlfahrtiimonas

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Fajok:

Aquipuribacter hungaricus

Bacillus alkalisediminis

Bacillus aurantiacus

Cellulomonas phragmiteti

Chryseobacterium hungaricum

Hephaestia caeni

Ignatzschineria larvae

Nocardioides daphniae

Nocardioides hungaricus

Ottowia pentelensis

Pannonibacter phragmitetus

Phreatobacter oligotrophus

Syphobacter aquaclari

Tahibacter aquaticus

Thermobifida cellulolytica

Wohlfahrtiimonas chitiniclastica

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

12. fejezet - Kislexikon (Borsodi Andrea, Felföldi Tamás, Jáger Katalin, Makk Judit, Márialigeti Károly, Tóth Erika)

Acetilén redukciós teszt A nitrogenáz enzim *in vivo* (talajokból, vizekből, tenyészetekből, stb.) mérhető aktivitásának kimutatására szolgáló gázkromatográfiás módszer, melyben az enzim természetes szubsztrátját, az elemi nitrogént acetilénnel helyettesítik. Az acetilént a nitrogenáz etilénné redukálja.

Acetil-koA reakcióút Az obligát anaerob anyagcserét folytató prokarióták (metanogének, acetogének, szulfát-redukálók) körében széles körben elterjedt autotróf szén-dioxid fixációs és acetát-oxidációs reakcióút.

Acetogén baktérium Azok a baktériumok, amelyek az acidogenezis (savtermelés) során acetátot állítanak elő.

Acetogenezis Olyan anyagcsere, melynek során, vagy felépítő (anabolikus) folyamatokban hidrogénből és szén-dioxidból, vagy lebontó (katabolikus) folyamatokban (pl. hosszabb szénláncú szerves savakból ecetsav (acetát) képződik.

Acetotróf szervezet Ecetsavat (acetátot) elektrondonorként és szénforrásként hasznosító szervezet.

Acidofil szervezet Az az élőlény, amelyik erőteljesebb növekedést mutat savanyú pH értéken.

Aerob szervezet Oxigén jelenlétében növekedő, szaporodó élőlény, lehet obligát, fakultatív vagy mikroaerofil.

Aerotoleráns anaerob szervezet Olyan anaerob anyagcseréjű élőlény, amelyet az oxigén nem gátol, bár anyagcseréje során az oxigént nem hasznosítja.

Alkalofil szervezet Olyan mikroorganizmus, amelyiknek a növekedési optimuma pH ≥9 értéken van.

Allofikocianin A fénygyűjtő fikobiliproteinek kékes színű pigment típusa (650-655 nm körüli abszorpciós maximummal).

Anaerob szervezet Oxigén hiányában növekedő, szaporodó élőlény. Lehet obligát, melyek számára az oxigén kifejezetten toxikus vagy aerotoleráns.

Anaerob légzés Azon respiratórikus (légzési) anyagcsereutak összefoglaló neve, amelyekben a terminális elektronakceptor nem molekuláris oxigén, hanem valamilyen más, legnagyobb részt szervetlen anyag.

Antiszeptikum Olyan anyag, amely a kórokozó mikrobákat elpusztítja az élő szervezetben, bőrön és nyálkahártyán.

Antiszeptikus hatás Olyan eljárás, amelyet a kórokozó mikroorganizmusok számának. csökkentésére és szétterjedésének meggátlására alkalmaznak. Az antiszeptikus beavatkozás nem toxikus a kezelésben részesülő élőlényre (pl. emberre, állatra).

Aktív transzport folyamat Olyan membránon át történő anyagtranszport, amely energia felhasználás terhére történik.

Akinéta Egyes cianobaktériumok vegetatív sejtből képződő vastag falú, mozdulatlan kitartó képlete.

Aktinospóra Az Actinobacteria törzsre jellemző kitartó képlet (artrospóra).

Alapi test A baktériumok csillójának a citoplazmamembránban és a sejtfalban lévő és a forgómozgás létrehozásáért felelős része.

Alfaj (subspecies) Mikrobiológiában a fajon belül a hasonló fenotípusos és/vagy genotípusos tulajdonságokkal egymástól markánsan elkülönülő törzsek csoportja (a legalacsonyabb taxonómiai kategória, amire még a nomenklatúra szabályai vonatkoznak).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Ammónia asszimiláció Az ammóniának szerves kötésbe történő beépítése a sejt növekedése és anyagcseréje számára szükséges szerves nitrogén vegyületek előállításához.

Ammonifikáció Ammónia képződés szerves anyagok ásványosítása vagy disszimilatórikus nitrát vagy nitrit redukció során.

Anammox mikroba, anyagcsere Anaerob ammóniaoxidáló anyagcserét folytató, különleges baktériumok csoportja. Energiatermelő anyagcseréjük protonmozgató erő létrehozásával összekapcsolt anaerob ammónia oxidáció egyidejű nitrit redukcióval nitrogénné.

Anammoxoszóma Az anaerob ammóniaoxidáló baktériumok sejtjében található specifikus membránnal határolt képződmény, az anaerob ammónia oxidáció helye.

Autokláv Sterilizáló készülék, amelynek légtelenített munkaterében létrehozott túlnyomásos, telített vízgőz hatására, [az előírt fizikai jellemzők (nyomás, hőmérséklet, és időtartam) betartása mellett] jön létre a munkatérbe behelyezett anyagok (ún. rakomány) sterilitása, vagyis csíramentessége.

Autotróf Olyan élőlény, amelyik testének szerves anyagait szervetlen C-forrásokból építi fel.

ABC (ATP-kötő kazetta) transzporter Membrán transzport rendszer, amely három fehérje közreműködését igényli: egy szubsztrát kötő fehérjét, egy transzmembrán fehérjét és egy ahhoz kapcsolódó ATP hasító fehérjét. Az ATP energiája segítségével juttatja át a szubsztrátot a membránon.

Baktericid hatás Baktériumölő hatás, a baktériumok növekedésének és szaporodóképességének irreverzibilis felfüggesztése, a sejt a hatás megszűnte után sem képes életműködésre, szaporodásra.

Bakteriorodopszin A fényenergia hasznosítására képes extrém halofil ősbaktériumok citoplazmamembránjában található fényhasznosításért felelős retinált tartalmazó fehérje.

Bakterioklorofill Az anoxikus fototróf baktériumok klorofillhoz nagyon hasonló pigmentje.

Bakteriosztatikus hatás Reverzibilis szaporodásgátlás, amikor a baktériumok életben maradnak és a hatás megszűnte után szaporodni képesek.

Biocid A különféle élőlényeket elpusztító anyagok (pl. a gombaölő fungicidek, a rovarölő inszekticidek, a baktériumölő bakteriocidek, a vírusölő virucidek) összefoglaló neve.

Biotípus (biovar) Egy fajon belül hasonló biokémiai vagy fiziológiai tulajdonságokkal rendelkező törzsek csoportja.

Bentikus A víz fenekén (aljzaton) élő (élőlény, közösség, folyamat, stb.).

Béta-laktám antibiotikum Négytagú heterociklusos gyűrűt tartalmazó antibiotikum, pl. a penicillin.

Bíbor kénbaktérium Bakterioklorofill-*a* és *b* tartalmú anoxikus fotoautotróf baktériumok, melyek litotróf anyagcseréjük révén képesek kén-hidrogén kénné történő oxidációjára is. A képződő elemi ként sejten belül halmozzák fel (kivétel *Ectothiorhodospira* és *Halorhodospira* nemzetségek tagjai, amelyek sejten kívül halmozzák fel). A kenet tovább is oxidálják kénhidrogén hiányában.

Bíbor nemkén baktériumok Bakterioklorofill-*a* és *b* tartalmú anoxikus fototróf baktériumok, főként fotoheterotróf életmódra képesek. A kénhidrogént csak kis koncentrációban tolerálják, litotróf anyagcseréjük során az elemi kén formát kikerülve oxidálják.

Calvin-ciklus Autotróf szén-dioxid fixációs körfolyamat, egyes kemolitotróf és fotolitotróf anyagcserét folytató baktériumokra jellemző, karboxilációs, redukciós és regenerációs szakaszokra bontható.

Cellulóz β-glükóz monomerek alkotta cellobióz egységekből β-1,4 glikozidos kötésekkel felépülő poliszacharid.

Cianobaktériumok Oxigéntermelő fotoautotróf prokarióta szervezetek. Legtöbbjük csak klorofill-*a*-t és fikobiliszómákat tartalmaz.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Cianoficin granulum Aszparaginsav és arginin aminosavak polimerjéből felépülő, főként nitrogén raktározására szolgáló szemcsék (metakromatikus granulumok) cianobaktériumokban.

Csilló (flagellum) Egyes prokariótákra jellemző, az aktív mozgásáért felelős, a sejtek felületéről a környezetbe nyúló vékony, fonalas szerkezet, amely egyedülálló forgómozgásával hajtja a sejteket.

Denitrifikáció Olyan anaerob légzés, amelyben a nitrát, mint végső elektronakceptor nitriten, nitrogén-monoxidon és dinitrogén-oxidon keresztül nitrogénné, valamint kisebb mennyiségben nitrózus gázokká redukálódik.

Diszproporcionáció Olyan kémiai reakció, amelynek során egy vegyület egyidejűleg két új vegyületté oxidálódik és redukálódik, a kiindulási vegyületből kisebb és nagyobb oxidációs számú termékek keletkeznek.

Diviszóma A prokarióta sejtek osztódását irányító fehérje komplex.

Endospóra Gram-pozitív sejtfalú baktériumok vegetatív sejtjén belül kialakuló, hő és egyéb kedvezőtlen hatásokkal szemben ellenálló, módosult sejt (kitartóképlet).

Endoszimbiózis Egy sejt másik által történő bekebelezése, és a két sejt ezt követő stabil, kölcsönös (funkcionális) előnyökkel járó együttélése.

Eukarióta Membránnal körülvett sejtmaggal és (általában) egyéb autonóm sejtorganellumokkal rendelkező sejttípus, illetve ilyenekből felépülő élőlény.

Extrém halofil Olyan élőlény, amelyik szélsőségesen sós körülményeket igényel. Mikroorganizmus, amelyiknek a növekedési optimuma ≥15% (w/v) NaCl koncentrációnál van.

Extremofil Olyan élőlény elnevezése, amelyiknek optimális növekedése, szaporodása egy vagy több, fizikai vagy kémiai tényező vonatkozásában szélsőséges értékekkel jellemezhető.

Fekete füstölgő Mélytengeri hidrotermális forrás, amelynek feláramló, 250-400°C-os vize oldott ásványi sókkal jellemezhető. Az ásványi sók a hideg tengervízzel érintkezve „fekete” csapadék (fém-szulfidok) kiválását eredményezik.

Feofitin A klorofill egyik alakja, melyben a magnézium-iont két hidrogén-ion helyettesíti. A fényenergia kémiai energiává alakításának döntő fontosságú lépésében (a reakciócentrum primer elektronakceptora) vesz részt.

Fermentáció Szerves anyagok anaerob bontása, a redukált koenzimek visszaoxidálódását biztosító folyamatok elnevezése. Az erjesztés során az energia előállítása kevés kivétellel szubsztrát szintű foszforilációval történik.

Fimbria A pilusoknál rövidebb és vékonyabb sejtfelszíni globuláris fehérjékből felépülő, fonálszerű képződmények. Jellemzően több tucat található belőlük egy sejt felszínén, fontosak a sejtek különböző felületekhez kötődésében.

Fikobiliproteinek Fikobilineket tartalmazó fénygyűjtő pigmentek a cianobaktériumokban és néhány algában (Rhodophyta, Cryptophyta és Picobiliphyta csoportoknál), a fikobiliszóma strukturális alkotója. Három típusa van, allofikocianin (APC), fikocianin (PC) és fikoeritrin (PE).

Fikobiliszóma A cianobaktériumokban és vörösalgákban előforduló, a fotoszintézisben résztvevő tilakoidok felszínén elhelyezkedő félgömb, vagy félkorong alakú szerkezetek, fikobiliproteinekből felépülő fotoszintetikus antennák. A II fotorendszerhez (PS II) kapcsolódnak.

Fikocianin Fénygyűjtő fikobiliproteinek kékes színű pigment típusa (615-640 nm körüli abszorpciós maximummal).

Fikoeritrin Fénygyűjtő fikobiliproteinek vöröses színű pigment típusa (495-575 nm körüli abszorpciós maximummal).

Filogenetika Az élőlények evolúciós történetének tudománya, törzsfejlődéstan.

Foszfolipid Olyan lipid, amelyikben a glicerinhez két zsírsav molekula és egy foszfát csoport kapcsolódik.

Fotoautotróf Olyan élőlény, amely a fényenergia hasznosításával szén-dioxidot (más szervetlen szénforrást) szerves vegyületekké redukálja.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Fotofoszforiláció ATP előállítás fototróf anyagcsere során.

Fotoheterotróf Olyan élőlény, amelyik alapvetően kemoheterotróf életmódja során (szerves vegyületeket hasznosít C- és energiaforrásként) többlet ATP-t termel fototróf módon.

Fotoszintézis Anyagcsere típus, amelynek során az élőlény fényenergiát hasznosít, és szervetlen C-forrás redukciójával (CO_2 fixálás) szerves anyagokat állít elő.

Fototaxis A baktériumsejteknek a fény által kiváltott helyváltoztató mozgása.

Fototróf Olyan élőlény, amely fényenergiát képes hasznosítani ATP termelésre.

Generációs idő Egy sejtpopuláció sejtszámának megkettőződéséhez szükséges idő.

Glikolízis Glükózbontó anyagcsereút (Embden-Meyerhof-Parnas anyagcsere). Egy molekula glükózból 2 piruvát képződik, miközben 2 NAD^+ redukálódik és nettó 2 molekula ATP képződik.

Gram-festés Differenciáló festési eljárás, amelyben a (glikán jellegű) sejtfal (elemek) vastagságától függően a sejtek vagy megőrzik az alapfesték (kristályibolya festék) színét (Gram-pozitív), vagy alkohollal elszínteleníthetők, és akkor a kontrasztfesték (szafranin) színét mutatják (Gram-negatív.

Halofil Olyan élőlény, amelyik szaporodásához meghatározott mennyiségű sót (rendszerint NaCl-ot) igényel.

Heliobaktérium Bakterioklorofill-*g* tartalmú, anoxikus fotoheterotróf élőlény.

Heteroci(sz)ta Egyes fonalas cianobaktériumok nitrogén fixációra differenciálódott sejtje.

Hidrogenáz A baktériumokban széles körben elterjedt enzim (pl. a nitrogenáz, vagy más vas-tartalmú Fe-S fehérjék), amelyik hidrogén felvételére (hidrogén oxidálására) vagy leadására (protonok redukálására) képes.

Hidroxi-propionát reakcióút A *Chloroflexus* nemzetség tagjaira és egyes ősbaktériumokra jellemző autotróf szén-dioxid fixációs anyagcsereút.

Hipertermofil szervezet 80°C fölötti növekedési hőmérséklet optimummal rendelkező élőlény.

Homogalakturonát α-1,4-glikozidos kötésekkel kapcsolódó D-galakturonsav molekulák alkotta lineáris homopolimer. A pektin alkotórésze.

Járulékos (kiegészítő) pigment Fototróf élőlények esetében olyan pigmentféleség, amely abszorbeálja a fényt és továbbítja azt a reakciócentrumban lévő klorofillhoz.

Karboxiszóma A baktériumsejtekben a Calvin-ciklus karboxilációs lépésének kulcsenzimét, a kristályos RuBisCO-t tartalmazó, sokszögletű intracelluláris zárvány.

Karotinoidok A fototróf szervezetekben megtalálható kísérő, vagy más néven járulékos pigmentek. Konjugált kettős kötéseket tartalmazó poliizoprén származékok.

Keményítő α-1,4 glikozidos kötésekkel, D-glükóz egységekből felépülő poliszacharid.

Kemolitotróf Olyan mikroorganizmus, amelyik szervetlen vegyület(ek) oxidálásával nyer energiát.

Kemosztát Folyamatos tenyésztést lehetővé tevő, tenyészeteket tartalmazó nyílt rendszer, amelyben a kihígulás mértékének és a limitáló tápanyag koncentrációjának szabályozása együtt biztosítja az állandó tenyészkörülményeket.

Kemotaxis Kémiai inger által kiváltott helyváltoztató mozgás.

Kemotaxonómia A mikrobasejtek kémiai összetételét taxonómiai céllal vizsgáló rendszertani tudományterület.

Kétkomponensű szabályozó rendszer A (baktérium)sejtekben általában jellemző, két részből, a citoplazmamembránhoz kötött szenzor kinázból és a citoplazmatikus regulátor fehérjéből álló szabályozó rendszer.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Kitin N-acetil-D-glükózamin molekulák β-1,4-glikozidos kötéssel felépülő lineáris polimerje.

Klasszifikáció Az élő szervezeteknek kölcsönös hasonlóság és/vagy evolúciós rokonság alapján csoportokba (taxonokba) rendezésével foglalkozó tudomány.

Klorofill Fényabszorpcióra szolgáló Mg tartalmú porfirin vázas pigmentek baktériumokban, (algákban), növényekben.

Kloroszóma A fénygyűjtő pigmenteket (bakterioklorofill-*c*, -*d*, -*e*) tartalmazó, a citoplazmamembrán belső oldalához simuló hólyagszerű képletek zöld kénbaktériumokban és zöld nemkén baktériumokban.

Kolonizáció Mikroorganizmusok szaporodása, miután valamely gazdaszövethez vagy felülethez tapadtak.

Kolónia Sejtek makroszkópikusan is megfigyelhető populációja szilárd tápközeg felületén, általában egyetlen anyasejtből származik.

Komplex tápközeg Olyan tenyészközeg, amelynek kémiai összetételét, összetevőit sem mennyiségi, sem minőségi szempontból nem ismerjük pontosan.

Konídiospóra Gombák aszexuális spórái.

Laktóz Egy glükóz és egy galaktóz egységből felépülő diszacharid.

Lofotrich Polárisan multiflagellált baktérium csillózati típus.

Magnetotaxis A baktériumsejteknek a Föld mágneses tere által irányított helyváltoztató mozgása.

Magnetoszóma A magnetotaktikus baktériumok sejtjein belül található, a geomágneses tér érzékelésére szolgáló, apró, legtöbbször magnetit (Fe_3O_4) zárványok.

Metakromatikus granulumok A citplazmától eltérő festődési tulajdonsággal rendelkező szemcsék a sejten belül (pl. metilénkékkel vörös színűre festődnek).

Metanogén baktérium Metántermelő ősbaktérium.

Mikroaerofil szervezet Olyan élőlény, amely az oxigént szaporodásához a légköri oxigén parciális nyomásánál kisebb mennyiségben igényli.

Mixotróf 1. Alapvető anyagcseretípusok között „váltani" képes élőlények megnevezése (pl. fototróf és kemotróf energiatermeléssel is jellemezhető, vagy heterotróf és autotróf szénforrás értékesítésére is képes élőlény). 2. A szénvegyületek energiaforrásként illetve szénforrásként történő hasznosításában „ellentmondó" anyagcserét folytató élőlényi (pl. a kemoorgano autotróf metilotrófok szerves szenet használnak energia és redukálóerő előállítására, de mégis szén-dioxidot fixálnak, más esetben pl. fotoorganotrófia).

Monotrich Polárisan vagy laterálisan monoflagellált baktérium csillózati típus.

Morfotípus (morfovar) Hasonló alaktani tulajdonságokkal rendelkező törzsek csoportja.

Neutrális lipidek A zsírsavak glicerinnel alkotott észterei.

Neutrofil Olyan élőlény, amelyiknek a növekedési pH optimuma a semleges érték körül van.

Nitrifikáció Olyan anyagcsere, amelynek során az ammónia nitritté, majd nitráttá oxidálódik. A két folyamatot az ammóniaoxidáló és a nitritoxidáló szervetek külön csoportjai végzik. Lehetnek autotrófok és heterotrófok, illetve litotrófok és organotrófok is.

Nitrogén fixáció (diazotrófia) Csak prokarióta szervezetekre jellemző anyagcsereút, melyben a légköri nitrogén gáz nitrogenáz enzimmel ammóniává redukálódik.

Nomenklatúra A taxonómiai csoportok az elnevezésére vonatkozó szabályrendszer.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Numerikus taxonómia Élőlények fenotípusos jellemzése eredményeinek összehasonlító, (számítógépes) statisztikai értékelésén alapuló taxonómia.

Nukleoid A prokarióták kromoszómáját alkotó genomi DNS fizikai megjelenése a sejten belül.

Oxikus fotoszintézis Olyan fotoszintézis, amelynek elektrondonorja a víz, ezért oxigén termelődik a fotoszintézis során.

Ökotípus A hasonló környezeti feltételekhez (ökológiai niche-hez), vagy „egy fajba tartozó populációk", vagy „törzsek" adaptálódott csoportja.

Patotípus (patovar) Bizonyos gazdaszervezetekhez adaptált hasonló kórokozó tulajdonságokkal rendelkező törzsek csoportja.

Pentóz-foszfát-út A glükóz bontásának három-, négy-, öt-, hat- és hét-szénatomos cukorfoszfátokon keresztül zajló folyamata.

Peritrich Multiflagellált csillózati típus, a csillók baktériumsejt teljes felületén elszórtan találhatók.

Pilus Pilin fehérjékből felépülő, fonalszerű bakteriális sejtfelszíni képlet. Egy-egy sejten akár egyetlen, de legfeljebb tucatnyi található. Elsődleges szerepe a baktériumok felületekhez tapadásának biztosítása, illetve a sejtek közötti génátadás (konjugációs vagy szex pilus). Jó antigén tulajdonságú.

Plankton A vizekben lebegő életmódot folytató élőlények összessége, amelyek altív mozgásánál lényegesebb a vízzel való sodródás a helyváltoztatás során.

Plazmid Autonóm replikációval rendelkező, legtöbbször cirkuláris extrakromoszómális genetikai anyag, amely nem szükséges elengedhetetlenül a sejtek növekedéséhez. A plazmidok integrálódni képesek a kromoszómába. A horizontális (törzsek, fajok közötti) génátadás lényeges elemei.

Prokarióta Sejtes szerveződésű élőlény, amely nem rendelkezik (membránnal határolt) sejtmaggal és membránnal körülhatárolt sejtszervecskékkel.

Reakciócentrum Fototróf élőlényekben „fotomembránba" beágyazott pigment-fehérje-komplex, amely tartalmazza a klorofillokat, a bakterioklorofillokat és az ezekhez közvetlenül kapcsolódó elektrontranszportlánc elemeket.

Reduktív citrát-ciklus Elsősorban a zöld kénbaktériumokra jellemző autotróf szén-dioxid fixációs anyagcsereút.

Reverz elektrontranszport Az elektrontranszportláncban végbemenő fordított irányú, energiaigényes elektronáramlás.

Ribotipizálás A restrikciós enzimekkel hasított (bakteriális) genomi DNS hibridizálása riboszómális RNS specifikus próbákkal és az így kimutatott genomi DNS darabok összehasonlító elemzésének a módszere, amely többnyire fajok elkülönítését célozza.

RuBisCO A Calvin-ciklus egyik kulcsenzimének, a ribulóz-1,5-biszfoszfát-karboxiláz-oxigenáz enzimnek a megjelölésére használt betűszó.

Sejtfal A citoplazma membránon kívül elhelyezkedő, általában merev, egy vagy több rétegű a sejtet körbevevő sejtalkotó, amely a sejt szerkezeti integritását biztosítja, és megvédi az ozmotikus stressztől, egyfajta szűrőként is működik.

Sporuláció Kitartóképletek (endospóra, konidiospóra, stb.) képződésének a folyamata.

Szacharóz Diszacharid, melyben egy glükóz és egy fruktóz kapcsolódik glikozidos kötéssel.

Szerotípus (szerovar) Hasonló antigén tulajdonságokkal rendelkező törzsek csoportja.

Szisztematika (rendszertan) Az élőlények sokféleségével és rokonsági viszonyaival foglalkozó tudomány, két fő területe a filogenetika és a taxonómia.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Szintrófia Olyan szerves anyag lebontási folyamat, amely két vagy több mikroba faj együttműködésén alapul. A lebontás egyes lépései termodinamikailag nem mehetnének végbe ($\Delta G^0 > 0$), a fajok együttműködése mégis lehetővé teszi. Legtöbbször hidrogénelvonáson alapul.

Sterilizálás Olyan eljárás, amely során különböző fizikai, kémiai hatásokkal, vagy ezek kombinált alkalmazásával a csíramentesítésre kerülő anyagon és anyagban elpusztítják, illetve inaktiválják a mikrobákat.

Sztomatolit Fototróf mikroorganizmusok anyagcseréje hatására létrejövő réteges (lamináris) üledékképződmény, amelyben mikrobákat tartalmazó és pusztán ásványi anyagok rétegei rakódnak egymásra. Recens előfordulásuk sekély tengerek árapályövezetében jellemző, sok a fosszilis előfordulás.

Szulfát- és kénredukáló baktériumok Anaerob légzési anyagcseréjükhöz elektronakceptorként szulfátot, vagy elemi ként használnak, miközben kén vagy kén-hidrogén keletkezik végtermékként.

Táptalaj Olyan tápoldat(ok), tenyészközegek, amelyeket mikroorganizmusok, szövetek, szervek, stb. tenyésztésére használnak.

Taxometria Numerikus taxonómiai eljárás, amely több tucat vagy akár néhány száz fenotípusos bélyeg statisztikai módszerekkel történő összehasonlításán alapul. Autentikus törzsek (típustörzsek) bevonása esetén a törzsek faji szintű automatikus azonosítására alkalmas.

Taxonómia A fajazonosítás (identifikáció), csoportosítás (klasszifikáció) és nevezéktan (nomenklatúra) tudománya.

Tenyészet (kultúra) Egy törzsnek vagy mikroorganizmus közösségnek adott laboratóriumi tenyészkörülmények között (tenyészedényben, tápközegben) növő „példánya”.

Termofil 45 és 80°C közötti növekedési hőmérséklet optimummal rendelkező élőlény.

Termoszóma A hő hatására denaturált fehérjék megfelelően működő konformációjának visszanyerését segítő, hősokk (ún. chaperonin) fehérjéknek egy különleges komplexe a hipertermofil szervezeteknél.

Termőtest Általában makroszkópikusan is megfigyelhető reproduktív struktúra, gombák és néhány baktérium képzik.

Típustörzs A fajmeghatározás alapját képező törzs, általában annak a tenyészetnek a leszármazottai, amelyről az adott fajt leírták, törzsgyűjteményből hozzáférhető.

Törzs Közös eredetű (egyetlen sejtből vagy telepképző egységből származó), azonos jelzéssel ellátott, folyamatos átoltással fenntartott tenyészetek összessége.

Turbidosztát Folyamatos tenyésztést lehetővé tevő rendszer, amelyben a kihígulás mértékének és a tenyészet zavarosságának meghatározott értéken tartása együtt biztosítja az állandó tenyészkörülményeket.

Zöld kénbaktérium Anoxikus fotoautotróf élőlények, kloroszómát és fénygyűjtő bakterioklorofill-*c*-t, *d*-t és *e*-t tartalmaznak. Fény hajtotta elektrontranszportjuk jellemző elektrondonora a kénhidrogén, amelyet elemi kénné oxidálva környezetükben felhalmoznak. Kénhidrogén hiányában kenet, tioszulfátot, szulfitot is tovább oxidálnak.

Vízvirágzás Az eukarióta algák, egyes fototróf baktériumfajok (zömmel cianobaktériumok) szabad szemmel is látható tömeges elszaporodása, amely során a víz észrevehetően elszíneződik (gyakran zöld vagy vörös színű).

Xerofil mikroorganizmus Olyan mikroba, amely kis vízaktivitás értéken (A_v = 0,7-0,6) szaporodik.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

13. fejezet - Tesztfeladatok (Felföldi Tamás, Romsics Csaba)

„IGAZ-HAMIS”

(*Döntse el, hogy igaz vagy hamis az adott állítás!*)

A PROKARIÓTÁK EVOLÚCIÓJA, SOKFÉLESÉGE ÉS RENDSZEREZÉSE

1. A Föld kialakulását követően az évmilliárdok során alapvető fizikai és geológiai változások történtek, amelyekhez a különböző életformáknak folyamatosan alkalmazkodniuk kellett.

2. A Föld kialakulását követően az évmilliárdok során az élőlények döntő mértékben megváltoztatták a bolygónkon fennálló életkörülményeket.

3. A földtörténet eseményeinek időbeli elhelyezése sok esetben mindmáig feltételezéseken nyugszik.

4. A geológiai és molekuláris biológiai bizonyítékok, valamint analitikai kémiai eredmények segítik a földi élet kialakulásáról és jelenlegi sokféleségének létrejöttéről szóló elfogadható kép kialakítását.

5. Földünk mintegy 5,5 milliárd éve alakult ki a Napot körülvevő por- és gázfelhő anyagából.

6. A radioaktív bomlásból származó energia-felszabadulás hozzájárult ahhoz, hogy a korai Föld izzó, olvadt állapotban volt.

7. A korai, olvadt állapotban lévő Földön tapasztalható gravitációs hatás megszabta a bolygó alakját és hozzájárult a sűrűség szerinti rétegződés kialakulásához.

8. Földünk legkülső rétege az ásványos földköpeny.

9. A Föld felszínén akár már 4,5 milliárd éve is megtalálható volt cseppfolyós víz.

10. A korai Földön található víz egy része a becsapódó jeges üstökösökből, másik része pedig vulkanikus kigőzölgésekből származott.

11. Laboratóriumi körülmények között már az 1850-es években sikerült kémiai úton az ősi légkörre jellemző szervetlen anyagok (metán, hidrogén, ammónia és víz) segítségével aminosavakat előállítani elektromos kisülések energiájával.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

12. Valószínűsíthető, hogy a földi élet az óceánok mélyen, hidrotermális források közelében fejlődött ki, hiszen az élet kialakulásához szükséges mennyiségű szerves molekulák porózus ásványi struktúrákban koncentrálódva rendelkezésre állhattak ebben a környezetben.

13. A mélytengeri hőforrásokban feláramló 90-100°C-os víz a nagy nikkeltartalmú, redukáltabb, hideg tengervízzel keveredve különböző ásványi anyagok kiválásához vezetett.

14. A vas- és szelén-tartalmú szilikátok reakciója hidrogénnel és egyéb anyagokkal vezetett el az első szerves molekulák abiotikus szintéziséhez.

15. A montmorillonit a tengervízben található foszfátból képződött nukleotidok polimerizációját katalizálhatta.

16. A kőzetekből feláramló H_2 és H_2S folyamatos redukáló erőt, és ezáltal energiát biztosított a prebiotikus kémiai reakciókhoz.

17. A vas-kén-alapú féligáteresztő, membrán-szerű képződmények két oldalán létrejövő redox- és pH-gradiens protonmozgató erőt is biztosíthatott az élet hajnalán.

18. Az önreprodukcióra képes rendszerek létrejöttére vonatkozó egyik legnépszerűbb hipotézis a DNS világ elmélete.

19. Az RNS-ek saját molekuláik szintézise mellett különböző egyszerű szerves molekulákat is képesek megkötni.

20. A DNS-nél sokkal stabilabbak az RNS molekulák.

21. A legősibb földi anyagcseretípus valószínűleg aerob és autotróf lehetett.

22. Az élővilág leszármazási viszonyait tükröző filogenetikai törzsfa legkorábbi elágazásain autotróf és hipertermofil nemzetségek találhatók, amelyek nagy része képes a molekuláris hidrogént elektrondonorként felhasználni.

23. A hidrogén viszonylag kevés, membránhoz kapcsolódó enzim segítségével ATP szintézisére fordítható szulfid redukálása mellett.

24. A földi élet alapvető jellemzői a kompartmentalizáció, az anyagcsere, a növekedés és az evolúció.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

25. Az első életformák legrégebbi fosszilis maradványainak korát 3,5 milliárd évesre becsülik.

26. Az ősi sztromatolitok fonalas fototróf baktériumok és ásványi anyagok különböző rétegeinek fosszilizálódott, lamináris képződményei.

27. A LUCA rövidítés utolsó egységes közös őst (’last uniform common ancestor’) jelent.

28. A LUCA-t valószínűleg a genetikai és anyagcsere jellegek intenzív keveredése jellemezte.

29. Az oxigéntermelő fotoszintézis megjelenése a felhalmozódó atomos oxigénnek köszönhetően nemcsak bolygónk légkörének összetételét változtatta meg, hanem a Földi élet evolúciós folyamataira vonatkozólag is meghatározó jelentőséggel bírt.

30. A Bacteria és Archaea domének elkülönésére 2,8-2,7 milliárd éve kerülhetett sor.

31. A fototrófia vélhetőleg az Archaea doménen belül alakult ki körülbelül 3,3 milliárd évvel ezelőtt.

32. Körülbelül 2,7-3 milliárd éve jelentek meg Földünkön a cianobaktériumok.

33. A molekuláris oxigén megjelenése tette lehetővé az aerob légzés kialakulását.

34. A cianobaktériumok fotoszintézise során keletkező oxigén kezdetben - az aerob légkör kialakulásakor - az óceánok vizében található nagy mennyiségű redukált vegyülettel reagált.

35. Mintegy 1 milliárd ezelőttre tehető a légkör oxigéntartalmának 21%-ra emelkedése.

36. Az oxigén a sejten belül toxikus anyagokká, ún. reaktív oxigénformákká (szinglet oxigén, szuperoxid gyökök, hidrogén-peroxid) alakulhat, amik erősen károsítják a sejtet alkotó molekulákat.

37. Az anaerob sejtek a toxikus oxigénformák eltávolításának különböző módszereit fejlesztették ki, pl. kataláz, peroxidáz, szuperoxid-dizmutáz enzimek által.

38. Nagy mennyiségű légköri nitrogén-oxid megjelenésének köszönhetően kialakult az ózonréteg.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

39. A kétatomos molekuláris oxigén (O_2) UV sugárzás hatására négyatomos molekulává alakul.

40. Az ózon a sztratoszférában halmozódott fel.

41. Az ózon a Napból érkező UV sugárzás jelentős részének elnyeléséért felelős.

42. Az UV sugárzás bizonyos tartománya DNS károsító hatású, ezért az ózonréteg védő szerepe lehetővé tette azt, hogy az élet a szárazföldek felszínét is meghódítsa.

43. Körülbelül 2,8 milliárd évvel ezelőtt jelentek meg az első eukarióta sejtek bolygónkon.

44. A morfológiai, fiziológiai és genetikai hasonlóságok alapján az eukarióta sejttípus létrejötte prokarióta ősök sejtjeinek „egyesülésével” magyarázható, amit az endoszimbiózis elmélete ír le.

45. Az endoszimbiózis kialakulásának hajtóereje az oxigén toxikus hatásának elkerülése, kivédése mellett a nagyobb mennyiségű energia megtermelése is lehetett.

46. A mai eukarióták mitokondriuma egy fototróf prokarióta sejt, míg a kloroplasztisz egy anaerob légző sejt beépüléséből eredeztethető.

47. Az organellumok az evolúció során elvesztették 16S rRNS génjeiket.

48. A legrégebbi többsejtes mikrofosszíliák kora 900-500 millió évesre becsülhető.

49. Az élővilág univerzális törzsfáját leggyakrabban a 23S riboszómális RNS gén alapján szokták ábrázolni.

50. Az élővilág univerzális törzsfáján a mitokondriumokból származó gének a Bacteria doménen belüli Mitochondribacteria törzsbe tartozó fajokkal rokoníthatóak.

51. A biológiai rendszerezés célja, hogy csoportokba rendezze az élőlényeket és ezeket a csoportokat jellemezze.

52. A szisztematika tudománya az élőlények sokféleségével és rokonsági viszonyaival foglalkozik.

53. A szisztematika két fő területe a filogenetika és taxonómia.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

54. A filogenetika az élőlények külső bélyegeinek összehasonlításán alapuló tudomány.

55. A taxonómia az identifikáció, klasszifikáció, nomenklatúra és determináció egységéből épül fel.

56. A klasszifikáció az élő szervezetek taxonokba rendezésével foglalkozik a kölcsönös hasonlóságok és/vagy evolúciós rokonságuk alapján.

57. A nomenklatúra az alaktani csoportok az elnevezésére vonatkozó szabályrendszert jelenti.

58. A taxonok hierarchikus rendszert alkotnak.

59. A faj alatti kategóriákban már nem találhatunk evolúciós szempontból rokon élőlényeket tartalmazó taxonokat.

60. Ideális esetben egy faj feletti kategória a törzsfa egy polifiletikus csoportját jelenti, vagyis a legrégebbi közös ős valamennyi leszármazottját tartalmazza.

61. Az alfaj a hasonló fenotípusos és/vagy genotípusos tulajdonságokkal rendelkező törzsek csoportja.

62. A törzs ismert, közös eredetű, azonos jelzéssel ellátott, folyamatos átoltással fenntartott tenyészetek összessége.

63. A típustörzs a fajmeghatározás alapját képező törzs, általában annak a tenyészetnek a leszármazottai, amelyről az adott fajt leírták.

64. Az ökotípus hasonló környezeti feltételekhez adaptálódott prokarióta fajok csoportja.

65. A szerovar hasonló alaktani tulajdonságokkal rendelkező törzsek csoportja.

66. A biotípus hasonló biokémiai, vagy fiziológiai tulajdonságokkal rendelkező törzsek csoportja.

67. A morfotípus hasonló alaktani tulajdonságokkal rendelkező törzsek csoportja.

68. A patotípus hasonló kórokozó tulajdonságokkal rendelkező törzsek csoportja.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

69. A tenyészet egy törzsnek, vagy mikroorganizmus közösségnek adott laboratóriumi tápközegben növő „példánya”.

70. A prokarióta nomenklatúra lényegesen eltér a Linné által javasolt, az eukarióták elnevezésénél is használt kettős nevezéktantól.

71. A prokarióta fajok neve kizárólag görög, vagy angol eredetű szavakból állhat.

72. Az általánosan elfogadott biológiai fajfogalom szerint egy faj olyan ténylegesen, vagy potenciálisan egymással ivarosan szaporodni képes egyedek által alkotott populációk csoportját jelenti, amelyek szaporodóképes utódokat hozhatnak létre, és más élőlénycsoportoktól a szaporodás szempontjából elkülönülnek.

73. A biológiai fajfogalom korlátozottan, de alkalmazható a baktériumok esetében is.

74. Azonos prokarióta fajba 90%-nál nagyobb genomi DNS-DNS hibridizációs értéket mutató törzsek tartoznak, ami megfeleltethető a 16S rRNS gén összehasonlító bázissorrend elemzésénél tapasztalható 97%-osnál nagyobb hasonlóságnak.

75. A prokarióta fajoknak általában nem kell fenotípusos megkülönböztető bélyegekkel is rendelkezniük.

76. A prokarióta nemzetségek elkülönítésénél a 93%-os, 16S rRNS génen alapuló hasonlósági küszöb az irányadó.

77. Minden rendszertani kategóriánál megállapításra kerültek az elkülönítés alapját képező 16S rRNS génen alapuló hasonlósági értékek.

78. A fajok típustörzsei többnyire fagyasztott, vagy liofilizált formában megtalálhatók különböző törzsgyűjteményekben, amik egyrészt a mikrobiális biodiverzitás megőrzését segítik, másrészről pedig a taxonómiai összehasonlítások alapjául is szolgálnak.

79. Egy új faj leírásának előfeltétele, hogy az a közel rokon fajokkal történő összehasonlításokon alapuljon, valamint, hogy típustörzsét három különböző ország valamely nyilvános törzsgyűjteményében elhelyezzék.

80. A tudományos közösség széles körben elfogadja a Bergey’s Manual of Determinative Bacteriology kézikönyvben vázolt baktérium rendszert.

81. A numerikus taxonómia a baktériumtörzseken végzett genotípusos tesztek eredményeinek összehasonlító értékelésén alapuló taxonómia.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

82. A taxometria több tucat, vagy akár néhány száz fenotípusos bélyeg statisztikai módszerekkel történő összehasonlításán alapuló taxonómiai módszer.

83. A különböző élőlények filogenetikai viszonyai háztartási génjeik bázissorrendjének összehasonlító vizsgálata alapján meghatározhatók.

84. Az evolúció értelmezhető a genomi DNS-ben található nukteotidok szintjén bekövetkező báziscsereként.

85. Ha a DNS-t alkotó aminosavakban a változás konstans gyakorisággal történik, akkor az eltérés mértéke arányos az eltelt idővel.

86. A molekuláris kronométereknek megfelelő mérettel kell rendelkezni, hogy elegendő információ legyen belőlük nyerhető.

87. A valóságban az evolúciós változás sebessége nagyon hasonló a különböző taxonok között.

88. Molekuláris filogenetikai vizsgálatoknál leggyakrabban a riboszómális RNS nagy alegységét kódoló gént használják.

89. A multigénes és a genomvizsgálatok, genomösszehasonlítások pontosabbá tették az evolúciós események rekonstruálását.

90. Napjainkban több rendszertani (identifikációs) módszer együttes alkalmazása, az ún. multifázikus taxonómia a követendő a baktériumok rendszerezése és azonosítása során, valamint az új fajok leírásánál.

91. A mai modern taxonómia már nem használ filogenetikai eredményeket.

92. A Bacteria doménen belül legalább 350 törzs került napjainkig leírásra.

93. A legtöbb Bacteria fajt a morfológiai és anyagcsere szempontból is legváltozatosabb törzs, a Proteobacteria tartalmazza.

94. A Proteobacteria törzsbe kizárólag Gram-pozitív sejtfalú baktériumok tartoznak.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

95. A 16S rRNS gén összehasonlító vizsgálata alapján a Proteobacteria törzs hat osztályra bontható, úgymint Alpha-, Beta-, Gamma-, Delta-, Epsilon- és Lambdaproteobacteria.

96. A Gram-negatív sejtfalú baktériumok közé leginkább kemoorganotróf szervezetek tartoznak és két fő filogenetikai csoportba tömörülnek, a Firmicutes és Actinobacteria törzsekbe.

97. Az oxigéntermelő fotoszintézist végző szervezetek egy elkülönülő, monofiletikus egységet képviselnek, a Cyanobacteriales törzset.

98. Az Archaea fő törzsei a Crenarchaeota, Euryarchaeota, Korarchaeota, Thaumarchaeota és Nanoarchaeaota.

99. A Crenarchaeota csoportba nagyon sok hipertermofil szervezet tartozik.

100. A tenyésztett archaeák többségét extrém élőhelyekről sikerült izolálni, savas talajokból, hévizekből, sós tavakból stb.

101. A Korarchaeota törzsbe kizárólag olyan szervezetek tartoznak, amiknek tiszta tenyészeteit mindeddig nem sikerült laboratóriumi körülmények között előállítani.

A BAKTÉRIUMOK MORFOLÓGIAI TULAJDONSÁGAI

102. Az élet három doménes felosztása az élőlényeket az Eukarya, Bacteria és Archaea csoportokba sorolja.

103. A prokarióta sejtek felépítése és működése számos ponton eltér az eukarióta sejtekétől, membránnal körülhatárolt, autonóm sejtszervecskéket általában nem tartalmaznak.

104. A prokarióta sejtek sejtek membránjának minden olyan funkciót el kell látnia, ami egy eukarióta sejtben organellumok membránjához kötötten zajlik, pl. sejtlégzés, fotoszintézis.

105. A citoplazma membrán szerkezete megegyezik a Bacteria és Archaea domének esetén.

106. A prokarióta sejtek citoplazma funkciója a sejtszervecskék hiánya miatt kicsit egyszerűbb, mint az eukarióta sejteké.

107. A prokarióta citoplazma vizes oldat (egy átlagos baktériumsejt kb. 30%-a víz), amely számos makromolekulát, ezek építőelemeit, különböző ionokat stb. tartalmaz.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

108. A prokarióta sejtek nukleáris állománya legtöbbször egyetlen cirkuláris DNS, amelyet a sejt azonban esetenként több kópiában is tartalmazhat.

109. A prokarióta sejtek nukleáris állománya a citoplazmában található meg, membránnal határolt magban (prokarióta).

110. A plazmid a kromoszómától függő replikációval rendelkező, cirkuláris DNS.

111. A citoplazmában szabadon fordulnak elő a riboszómák, amelyek a fehérje szintézis színhelyei, prokarióták esetén 70S méretűek.

112. A prokarióták gázvakuólumai általában vízi baktériumok sajátjai, a vízben való horizontális elhelyezkedést, a lebegést biztosítják számukra.

113. A sejtfal prokarióták esetén létfontosságú sejtalkotó, minden baktérium rendelkezik vele.

114. A prokarióta sejtfalon kívül helyezkedhet el a glikokalix (tokanyag), amely nem esszenciális sejtalkotó.

115. A glikokalix leggyakrabban poliszacharidból vagy fehérjéből épül fel, funkciója a sejt védelme (ez patogén mikrobák esetén különösen fontos lehet, gyakran a tokanyag patogenitási faktorként szerepel) és bizonyos tápanyagok felvételének segítése.

116. Ha a baktériumsejt elveszíti csillózatát, akkor csak nagyon lassan képes a citoplazmatikus készletekből az egyes filamentek egyidejű felépítésére.

117. Bizonyos baktériumok kedvezőtlen környezeti körülmények között túlélő képletet, endospórát fejlesztenek.

118. A baktériumsejtek mérete kicsi, átlagos átmérőjük általában nem haladja meg az 1-2 µm-t.

119. A legkisebb ismert baktérium sejteket a *Mycoplasma* nemzetségben találjuk kb. 0,2 µm-es átmérővel rendelkezik.

120. A baktériumsejtek kicsiny méretének talán a legfontosabb előnye, hogy a sejtek felület-térfogat aránya igen nagy.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

121. A baktériumsejtek felület/térfogat aránya számos folyamatot befolyásol, mind közül talán az a legfontosabb, hogy minél nagyobb egy a sejt, a tápanyag felvétele egységnyi térfogatra számolva azonos felvételi sebesség esetén annál nagyobb.

122. Tapasztalatok szerint a 0,15 µm-nél kisebb átmérőjű baktériumok az önálló sejtes élethez szükséges funkciókat ellátni már nem képesek.

123. A baktériumsejtek alapvető morfológiai típusa a gömb (kokkusz), a pálcika (bacillus) illetve a görbült pálca alak, emellett számos egyéb, nem szabályos formájú prokarióta sejt ismert.

124. A mikrokokkuszok gömb alakú sejtjei osztódás után egyesével szétválnak.

125. A sztreptokokkuszok gömb alakú sejtjei osztódás után szőlőfürt szerűen együtt maradnak.

126. Ha a tér két irányába osztódó kokkuszok négyesével maradnak együtt tetragenuszokról beszélünk.

127. A sztafilokokkuszok gömb alakú sejtjei osztódás után láncszerűen maradnak együtt.

128. Az egy, vagy több csavarulattal és poláris csillózattal rendelkező merev falú baktériumok a vibriók.

129. A görbült pálca alakú baktériumok közül azokat, amelyek negyed, vagy fél csavarulattal jellemezhetőek spirillumoknak hívjuk.

130. Az egy, vagy több csavarulattal, valamint endoflagellummal rendelkező és nem merev falú mikroorganizmusok a spirohéták.

131. A cianobaktériumok nagyobb csoportjai morfológiai elkülönülést is mutatnak.

132. Szabálytalan pálcika alakot vehetnek fel pl. a *Corynebacterium* nemzetség tagjai: tenyészeteikben gyakoriak hajlított pálcák, bunkós végű, vagy y alakú sejtek is.

133. A nyeles, vagy nyúlványokat képző baktériumoknak többféle típusa létezik.

134. A nyeles, vagy nyúlványokat képző baktériumoknál a nyél csak a baktérium rögzülését szolgálja a megfelelő aljzaton, citoplazmát nem tartalmaz.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

135. A prokariótáknál az életciklusoknak többféle típusát lehet elkülöníteni, mindegyik többnyire a sejtek morfológiai tulajdonságainak megváltozásával is jár.

136. Az egyszerű életciklusú prokariótáknál a sejtek két állapot közötti váltását általában valamilyen környezeti tényező indukálja.

137. Az *Actinoplanes* sp. baktériumok életciklusuk során váltanak a helytülő, táplálkozó, reproduktív állapot és a mozgóképes nem szaporodó forma között.

138. A *Chlamydia*-k az intracelluláris retikuláris testecskék (nagyobb, aktívan bioszintetizáló forma) és extracelluláris elemi testecskék (túlélő, rezisztens, fertőző forma) típusú sejtek között váltanak.

139. A komplex életciklusú prokarióta mikroorganizmusoknál a növekedő/túlélő forma, a mozgó/helytülő alak valamint az egysejtű/többsejtű állapot is előfordulhat.

140. A *Myxococcus* baktériumok a környezeti feltételek kedvezővé válása esetén szabályos, Gram-negatív pálcika alakú sejtjeikből soksejtű termőtestet képeznek.

141. A fonalas baktériumok általában harántfalakkal nem tagolt hosszú, elágazó sejteket fejlesztenek, ezeket hifafonalaknak is nevezik.

142. Micéliumnak a nem elágazó hifafonalak tömegét nevezzük.

143. A légmicéliumokon a baktériumra jellemző morfológiájú spóratartók, azokban artrospórák fejlődhetnek.

144. A micélium gyakran színes, színük általában független a tenyésztésre alkalmazott táptalaj összetételétől.

145. A fotoheterotróf, bimbódzással szaporodó *Rhodomicrobium vannielii* baktérium mozgó sejtjei optimális fényintenzitás esetén bimbózó micéliumot fejlesztenek – ez a baktérium osztódó alakja.

146. A citoplazma membrán vékony struktúra, mindössze 8-10 nm vastag, a sejteket teljesen körülveszi, az élő szervezetek létfontosságú sejtalkotó eleme.

147. A citoplazma membrán, mint hidrofil építmény teljesen szeparálja a sejt hidrofób belsejét (citoplazma) környezetétől.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

148. A baktériumok esetében a citoplazma membránnak majdnem minden olyan funkciót el kell látnia, ami eukariótáknál sejtszervecskékben történik.

149. A membránok általános szerkezetének felépítésében neutrális lipidek, foszfolipidek és fehérjék vesznek részt.

150. Ha a relatíve hidrofil glicerin molekulák néhány szénatomjukon zsírsavakkal észteresítődnek neutrális lipidek (trigliceridek) jönnek létre.

151. A legtöbb valódi baktériumban (eubaktériumban) a zsírsavak 12-20 szénatomot tartalmaznak.

152. Az eukarióták membránjaiban gyakoriak a hosszabb szénatomszámú és többszörösen telítetlen molekulák, ezek a prokarióta mikroorganizmusoknál egyáltalán nem fordulnak elő.

153. Az egyes citoplazma membrán komponensek megjelenése és relatív mennyisége az adott mikroorganizmus bioszintetikus képességeit tükrözi, azonban a szénatomok száma, a metilcspoport elhelyezkedése és a kettős kötés pozíciója nem taxonómiai értékű.

154. A citoplazma membránokban előforduló poláris lipidek homogén molekulacsoportot képeznek, amelyek amfipatikus tulajdonságokkal bírnak, mert a lipid kovalensen egy hidrofil csoporthoz kapcsolódik.

155. A legközönségesebb, baktériumokban előforduló poláris lipidek glicerofoszfolipidek, amelyekben a glicerin 1. és 2. szénatomját zsírsavak észteresítik, a 3. szénatomhoz egy poláris funkciós csoport kötődik foszfodiészter kötéssel.

156. A legtöbb baktérium faj relatíve kevés különböző foszfolipid típust tartalmaz, azonban összességében a foszfolipidek variabilitása nagy.

157. A foszfolipidek vizes közegben speciális módon rendeződnek, a hidrofób részek „belülre” kerülnek, a zsírsavak egymással apoláros kölcsönhatásba lépnek, tipikus kettős membrán szerkezet alakul ki.

158. A citoplazma membránban viszonylag kevés fehérje található.

159. A citoplazma membrán szerkezetéből adódóan nem merev, hanem inkább egy folyadék mozaik membrán, amelyben flip-flop mozgások (membrán külső oldaláról belülre és fordítva) gyakoriak, viszont az oldalirányú elmozdulások ritkák.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

160. A prokarióta szervezetekben a szteránvázas vegyületek ritkák (kivétel *Mycoplasma*, metanotróf baktériumok), helyettük kisebb mennyiségben hopanoid vegyületeket találunk.

161. Az ősmembrán, az egység membránhoz képest a különböző környezeti hatásokkal szemben kevésbé ellenálló.

162. Az Archaeak között az egyetlen és két réteges membránok egyaránt előfordulhatnak, azonban a zsírsavlánc a glicerinhez mindig észterkötéssel kapcsolódik.

163. Sok Euriarchaeota (pl. metanogén baktériumok, némely extrém halofil ősbaktérium) glikolipideket is tartalmaz (a glicerinhez szénhidrát is kapcsolódik).

164. A citoplazma membrán erőteljes, szelektív gátat jelent a különböző molekulák sejtbe illetve sejtből kifelé történő áramlásában.

165. A tápanyagok transzportja létfontosságú minden sejt számára, habár néhány kicsi, hidrofób molekula diffúzióval is átjuthat a membránon, a legtöbb szubsztrát energia terhére, aktív transzport folyamattal kerül transzportálásra.

166. Passzív diffúzió során a transzportálódó anyag a koncentráció grádiensnek megfelelően egyszerűen átdiffundál a membránon.

167. Facilitált diffúzió során a transzport szintén koncentráció gradiens irányába zajlik, de az adott anyag átjutását egy, a membránban található fehérje segíti.

168. Az aktív transzport folyamatok energia befektetést igényelnek, mivel koncentráció gradiens ellenében történnek, ezért néha szükség van szállító molekulára, amelyek képesek koncentráció gradiens ellenében szállítani a szubsztrátokat – ezek a transzport fehérjék.

169. A transzport fehérjék működése a sejtek számára nélkülözhetetlen, hiszen gyakran bizonyos tápanyagokat nagyon „híg” környezetből kell felvenniük.

170. A transzportfolyamatokban részt vevő integráns membránfehérjék elsődleges és másodlagos szerkezetüket tekintve általában az adott mikroorganizmusra jellemző felépítést mutatnak.

171. A membránkötött transzporter fehérjék három alapvető módon vihetik át a molekulákat a citoplazma membránon.

172. Uniport membrántranszport folyamat esetén egyetlen anyag transzportálódik, az anyag transzlokációja másikához nem kapcsolódik.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

173. A szimport membrántranszport folyamatoknál két anyag együttes, kétirányú transzportja zajlik.

174. Az antiport folyamatok esetén egy anyag transzportja egy másik anyag ellentétes irányú transzportálásához kapcsolt.

175. A protonkoncentráció különbségében alapuló, egyszerű transzporter rendszerek mindössze kettő membránkötött szállító fehérjét igényelnek.

176. A csoport transzlokáció során a transzportálandó szubsztrát kémiailag módosult formában jut át a membránon.

177. Az aktív transzport folyamatok a legalább kettő fehérje működését igénylő ABC rendszer segítségével is megvalósulhatnak.

178. A prokariótákból több mint 200 féle ABC rendszert azonosítottak napjainkig.

179. Az ABC transzport rendszer nem alkalmas nagyon kis koncentrációban jelen lévő szubsztrát transzportjára.

180. A baktériumok sejtfala biztosítja a sejt fajra jellemző alakját, a sejtfal a citoplazmamembránon kívül helyezkedik el.

181. Sejtfal nélküli prokarióta mikroorganizmusok nem léteznek.

182. A prokarióták két doménjének (eubaktériumok, ősbaktériumok) sejtfalszerkezeti típusai eltérnek egymástól.

183. A *Bacteria* birodalom tagjai, függetlenül egyéb sejtfalszerkezeti elemeiktől, mindig tartalmaznak valódi mureint.

184. Az ősbaktériumokból a valódi murein néhány fajnál hiányzik.

185. A murein bioszintézise a citoplazmában indul uridin difoszfáthoz (UDP) kapcsoltan.

186. A murein bioszintézise során az UDP-NAG és UDP-NAM egymásután szintetizálódik: a glükóz – 1P UDP-hez kapcsolódva pirofoszfát kilépése közben UDP-glükózzá alakul.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

187. A murein bioszintézisének legvégső lépésben a lipidhez kötött UDP-NAG-NAM molekulák a sejtfalban már kiépült mureinhálózat akceptorhelyeihez kerülnek, majd a glikoziláz enzim kialakítja a ß(1-4) kötéseket.

188. A murein bioszintézise során, a párhuzamos peptid oldalláncok peptid kötésű kereszthidainak kiépülése alkalmával a transzpeptidáz enrim lehasítja az oligopeptid terminális D-alaninját, majd ezt a N-terminális véget egy másik lánc C-terminálisával köti össze.

189. A sejtfal bioszintézisére ható antibiotikumok a murein képződés valamelyik pontján hatnak.

190. A *Bacteria* birodalom tagjai sejtfalszerkezetük alapján két nagy csoportra oszthatók, a Gram-pozitív és a Gram-negatív baktériumokra.

191. A Gram-pozitív mikroorganizmusok sejtfala egyszerűbb, vékony murein réteg alkotja, összvastagsága mintegy 20 nm.

192. A Gram-negatív sejtfalú mikroorganizmusok falának jellemzői: rétegezett felépítésű sejtfal, vastag murein réteg, összvastagság mintegy 80 nm.

193. Az ősbaktériumok között is van nem egy Gram szerint pozitívan festődő csoport, noha esetükben a valódi murein hiányzik.

194. A murein alapvázát N-acetil-glükózamin (NAG) és N-acetil muraminsav (NAM) ß(1-4) glikozidos kötésű láncai alkotják.

195. A kötés lizozimmal nem hasítható, hiszen a lizozim α-glikozidáz enzim.

196. A muraminsav a glükózmin tejsavval alkotott észtere.

197. A murein szerkezetében a legnagyobb változatosságot az N-acetil muraminsavról lelógó peptid oldalláncok mutatják.

198. A mureinben található peptid oldalláncokban a természetes L-aminosavakon kívül D-aminosavak is előfordulnak, valamint diamino-monokarbonsavakat és monoamino-dikarbonsavakat is tartalmazhatnak.

199. Ha két mikroorganizmus sejtfalának diaminosav összetétele különbözik, nem tartozhatnak ugyanahhoz a nemzetséghez.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

200. Az A típusú peptidoglikánnal rendelkező mikrobák egyik glikán lánca oligopeptidjének 3. pozíciójában lévő diaminosav disztális aminocsoportja mindig hídpeptideken keresztül kapcsolódik a másik glikánról „lelógó” oligopeptid 4. pozíciójában lévő D-alaninhoz.

201. A B típusú peptidoglikánban az egyik glikán láncról lelógó oligopeptid 2. pozíciójában lévő D-glutaminsav alfa-karboxilcsoportja egy másik glikán láncon található oligopeptid 4. pozíciójában lévő D-alanin C-terminális végéhez hídpeptidek nélkül közvetlenül kötődik.

202. A Gam-negatív sejtfal murein rétege sokkal egységesebb, mint a Gam-pozitívé, általában mindössze egy molekularéteg vastagságú és jellemző diaminosavként néhány kivételtől eltekintve diamino-pimelinsav fordul elő bennük.

203. A murein esetében tapasztalt változatosság az egyes taxonómiai csoportokra (nemzetségre, esetenként fajra) jellemző (kemataxonómiai markerek), ezért tipizálása fajleírásoknál elengedhetetlen.

204. A murein bioszintézisébe antibiotikumokkal be lehet avatkozni, hiszen az eukariótákban nem találunk mureint.

205. A bakteriális sejtfal szintézisét gátló antibiotikumok közé tartoznak a β-laktám antibiotikumok.

206. A β-laktám antibiotikumok a peptidoglikán alegységek közötti peptid kötés kialakulását gátolják oly módon, hogy a kötés kialakításáért felelős transzpeptidáz enzimhez irreverzibilisen kötődnek.

207. A β -laktám antibiotikumok nem csak az osztódó sejtekre hatásosak.

208. A β -laktám antibiotikumok hatástalanok a sejtfallal nem rendelkező baktériumokra.

209. Ha a penicillin nem megfelelő mennyiségben kerül alkalmazásra a mureinnek lazább szerk

ezete jön létre, esetleg szferoplasztok, protoplasztok (sejtfal nélküli baktériumok) képződnek.

210. A Gram-negatív baktériumok penicillinre fokozottan érzékenyek.

211. Gram-pozitív sejtfal fontos alkotó elemeihez tartoznak a teikosavak (a sejtfal szárazanyag súlyának akár 50%-áig), amelyek glicerin-, vagy ribitol-foszfátok vízoldékony polimerjei.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

212. Ha a teikosavak a citoplazma membránjából indulnak (ionosan kötődnek a membrán glikolipeptidjeihez) lipoteikosavaknak hívjuk őket.

213. A teikosavak jó antigén karakterrel bírnak (H-ag).

214. Szintén Gram-pozitív sejtfaluk van a mikolsav tartalmú aktinobaktériumoknak, bár gyakran Gram szerint negatívan festődnek épp a mikolsav jelenléte, valamint a relatíve vékony murein réteg miatt.

215. A mikolsav tartalmú Gram-pozitív sejtfalakat sokkal jellegzetesebben lehet az ún. saválló festéssel kimutatni.

216. A mikolsav tartalmú Gram-pozitív sejtfallal rendelkező baktériumok anyagcseréje „nehéz”, lassú, hiszen a tápanyagoknak át kell jutniuk a sejtfalon, ezért általában lassú növekedést mutatnak.

217. A Gram-negatív sejtfal összességében vastagabb, mint a Gram-pozitív, és szerkezetében bonyolultabb.

218. A Gram-negatív sejtfal esetében az egy, vagy néhány molekula vastagságú murein réteget lipoprotein kapcsolja a citoplazma membránhoz és a külső membránhoz is.

219. A Gram-negatív sejtfal lipoprotein lipid része a membránok hidrofób régiójába merül és ott másodlagos kötéseket alakít ki, míg fehérje része a murein oligopeptidjéhez hidrogén hidakkal kötődik.

220. A Gram-negatív sejtfal igen fontos alkotó eleme a citoplazma membrán.

221. A Gram-negatív sejtfal külső membránjába épül bele kívülről a lipopoliszacharid réteg (LPS), amely a Gram-negatív sejtfal legkülső rétege, jó antigénkarakterrel bír.

222. Az LPS réteg bioszintézise a belső membránban kezdődik, a belső membrán periplazmatikus részén szintetizálódik, majd onnan transzlokálódik 2 lépésben a külső membrán külső oldalára.

223. Az ősbaktériumok sejtfala sohasem tartalmaz „valódi” mureint és még akkor sincs külső membránjuk, ha Gram szerint negatívan festődnek.

224. Az Archaea domén tagjainak sejtfala általában pszeudomureinből, heteropoliszacharidból vagy fehérjékből áll.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

225. Számos metanogén baktérium sejtfala tartalmaz pszeudomureint, amelynek szerkezete a mureinhez hasonló, de a glikánláncok összekötése ß(1-3) kötéssel valósul meg, valamint az N-acetil-muraminsav helyett N-acetil-tallózamin-uronsavat tartalmaz.

226. Számos Archaea a pszeudomurein helyett heterpoliszcharid sejtfalat tartalmaz. Ez kb. 50 nm vastag, leggyakoribb elemei az N-acetil-glükóz-amin, N-acetil-galaktóz-amin, glükóz, glukuronsav, ecetsav és a glükóz-amin-uronsav.

227. Ha az Archaea baktériumok sejtfalát Gram szerint festjük, a sejtfal anyagától, vastagságától függetlenül, a „valódi” murein hiánya miatt mindig Gram negatívként festődnek.

228. A természetben a mikrobasejtek többsége aktív mozgása révén gyakran új erőforrásokat és lehetőségeket képes hasznosítani.

229. A prokarióták körében egyféle mozgásmódot ismerünk, a folyékony közegben csillókkal végzett úszómozgás.

230. A bakteriális csillók egyik végükön a sejt meghatározott részéhez kapcsolódó vékony, 15-20 µm átmérőjű és rendszerint a sejt hosszát akár többszörösen is meghaladó hosszúságú, fehérjékből felépülő sejtfelszíni képződmények.

231. Az egyes baktériumfajok különböznek egymástól a csilló(k) számát és elhelyezkedését tekintve.

232. Az ún. csillózati típus a hagyományos rendszertani besorolásnál fontos morfológiai bélyeg.

233. Az egyetlen különálló csilló fénymikroszkóppal jól vizsgálható.

234. A csillók száma baktériumfajtól függően egy és néhány száz között változhat.

235. A csillók elhelyezkedésük alapján lehetnek polárisak (a sejt hossztengelyének végén), laterálisak (a sejt hossztengelye mentén középen), vagy a sejtfelszínen bárhol elhelyezkedők.

236. A monotrich csillózati típusra az jellemző, hogy polárisan, vagy laterálisan egy csilló található a mikroorganizmuson.

237. Az amfitrich csillózati típusra jellemző, hogy a sejt ellentétes pólusain több csilló helyezkedik el.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

238. Az amfilofotrich csillózati típusra jellemző, hogy a sejt mindkét pólusán egy-egy csilló van.

239. A peritrich csillózati típusra jellemző, hogy a csillók a sejt felszínén mindenütt megtalálhatóak.

240. A különböző csillózati típussal rendelkező baktériumok fénymikroszkóppal megfigyelhető mozgásmódja eltérő.

241. A peritrich csillózatú szervezetek általában nagyon gyors, egyenes vonalú mozgással jellemezhetők.

242. A poláris csillóval rendelkező szervezetek cikázó, egyik helyről a másikra irányuló lassú mozgást végeznek.

243. A csillómozgás sebességét általában a sejtméret határozza meg, mivel az ugyanolyan méretű, de különböző fajokba sorolt baktériumoknak megközelítőleg azonos a maximum sebessége.

244. A baktériumok csillója három részből áll: a sejtfelszínhez közvetlenül kapcsolódó alapi testből, egy kampónak nevezett rugalmas és görbült összekötő részből, továbbá a sejt felszínéről a környezetbe nyúló, a kampónál merevebb fonalból (filamentum).

245. A filamentum rendszerint közvetlenül érintkezik a baktériumsejt környezetével, bár egyes fajoknál (pl. *Vibrio cholerae, Helicobacter pylori*) egy a külső membránból származó hüvely burkolhatja.

246. A spirális alakú filamentumnak csak egy típusa található a mikroorganizmusokban.

247. A környezeti feltételek (pl. hőmérséklet, pH, a környező közeg sókoncentrációja) változása nincs hatással a filamentum alakjára.

248. Genetikai változások, pl. a flagellin fehérjében végbemenő pontmutációk hozzájárulhatnak a filamentum spirális alakjának megváltozásához.

249. A filamentum a legtöbb baktériumban egyfajta, 20-60 kDa tömegű, ún. flagellin fehérjéből épül fel.

250. Az aminosav sorrend a globuláris flagellin fehérjék mindkét terminális régiójában konzervatív, ezzel szemben a központi régió nemcsak az ugyanabba a nemzetségbe tartozó baktériumfajok, hanem az alfajok között is meglehetősen változatos, ami pl. a *Salmonella* fajok esetében több száz szerotípus kialakulását eredményezi.

251. A flagellin fehérjék centrális régióinak polimerizációja révén alakul ki a rendkívül stabil filamentum.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

252. A kampó, ahogy arra a neve is utal, élesen, csaknem derékszögben ívelt és a filamentumnál hosszabb.

253. A kampó fehérjékre, a flagellin fehérjékhez hasonlóan, a terminális konzervatív és a központi variábilis aminosav sorrend jellemző.

254. A kampó és a filamentum találkozásánál két fehérje (FlgK/HAP1 és FlgL/HAP3) található, amelyek a kampó stabilizálásában kapnak szerepet.

255. Az alapi test a kampó folytatásaként egy tengelypálcából és az erre felfűződő gyűrűkből áll.

256. A Gram-negatív sejtfalszerkezettel rendelkező baktériumok alapi teste egy pár gyűrűt tartalmaz.

257. A Gram-pozitív mikroorganizmusok alapi testében négy gyűrű található.

258. Az alapi testben található C gyűrű a csillómozgás során váltóként működik, és elsődleges szerepe az alapi test forgási irányának megváltoztatásában rejlik.

259. A C gyűrű részt vesz a csilló képződésben és a csillómozgás során a forgatónyomaték kialakításában is.

260. A csillót felépítő fehérjék közül a legnagyobb méretű (65 kDa) FliF vesz részt a citoplazmamembránban egymás felé forduló MS-gyűrűkomplex, valamint a tengelypálca egy részének felépítésében.

261. A csilló képződése során a L-gyűrű kialakulása mindig megelőzi az P-gyűrű létrejöttét.

262. A csillószintézis eredményeképpen kialakult PL-gyűrűkomplex a pH és a hőmérsékletváltozás hatásának rendkívül ellenálló.

263. Az alapi test részeként a belső gyűrűpárt kettő sor Mot fehérje veszi körül.

264. A baktériumok csillója egy forgó és egy álló részből álló parányi forgó motor.

265. A forgó rész (rotor) a tengelypálcát és a hozzá kapcsolódó gyűrűket foglalja magába, míg az álló rész (stator) a Mot fehérjékből áll.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

266. A csillómozgáshoz szükséges energia a sejtmembrán két oldala közötti protonmozgató erőből (PME) származik.

267. A protonmozgató erő (PME) csak egy energiaforrásból tevődik össze, a membrán külső és belső oldala közt kialakult töltés különbségből.

268. A bakteriális csilló esetében nem ismert pontosan, hogy a mozgáshoz szükséges forgatónyomaték kialakulását a protonoknak az alapi testen történő közvetlen áthaladása eredményezi, vagy a protonoknak a C gyűrű közelében történő áramlása által előidézett konformáció változás vezet a forgómozgás kialakulásához.

269. A napjainkban legvalószínűbbnek tartott proton turbina modell szerint a protonok a Mot fehérjék által képzett protonvezető csatornácskákon keresztül áramlanak a sejt periplazmatikus oldaláról a citoplazma felé, miközben elektrosztatikus vonzást gyakorolnak az ellentétes töltéssel rendelkező, spirális elrendeződésű rotor fehérjékre.

270. Az alapi testből kiinduló forgó mozgás a kampó segítségével továbbítódik a filamentumhoz.

271. A csilló egyszeri rotációjához átlagosan 100 000 000 protonnak a citoplazmába való beáramlására van szükség, vagyis a csillómozgás meglehetősen energiaigényes folyamat.

272. A csilló forgási sebessége korrelációt mutat a forgatónyomatékkal, és egyenesen arányos a közeg viszkozitásával.

273. A csillómotor forgatónyomatéka széles fordulatszám-tartományban állandó.

274. A poláris csillójú baktériumok gyorsabb (>100 μm/s) mozgásra képesek, mint a peritrich csillózatúak (<20 μm/s).

275. Az alapi test rotorja másodpercenként akár 300 fordulatra is képes, ami a baktériumsejtet folyékony közegben 60 sejthossz/s sebességgel hajtja előre.

276. Ha a méreteket is figyelembe vesszük, akkor egy baktériumsejt több mint kétszer olyan gyorsan tud úszni, mint amilyen gyors mozgásra a leggyorsabb állat képes.

277. A spirochaeták (pl. *Leptospira*, *Borrelia*, *Treponema* fajok) a periplazmatikus térben elhelyezkedő, ún. belső csillókkal rendelkeznek, melyek segítségével erősen viszkózus, gélszerű közegben (pl. kötőszövetben, vagy szennyvíz iszapban) is képesek mozgásra.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

278. A spirochaeták belső csillójának felépítése alapjaiban eltér a többi baktérium csillójától.

279. A csillóval végzett aktív mozgás a prokarióták között az ősbaktériumok körében is széles körben elterjedt.

280. A baktériumokhoz hasonlóan az ősbaktériumokban is egy flagellin fehérje vesz részt a filamentum felépítésében.

281. Az ősbaktériumok csillója vékonyabb, mint a baktériumoké, átmérője rendszerint 10-13 nm.

282. A *Halobacterium* nemzetségben a csillómozgáshoz szükséges energiát nem a protonmozgató erő, hanem az ATP biztosítja.

283. Valószínűsíthető, hogy a csillómozgásra való képesség a két domén (Bacteria és Archaea) mintegy 3 milliárd évvel ezelőtti szétválását követően eltérő utakon fejlődhetett.

284. A citoplazmában szintetizálódó és a filamentum felépítésében résztvevő globuláris flagellin fehérjék a tengelypálca és a kampó belsejében lévő mintegy 3 nm átmérőjű csatornán keresztül jutnak a sejt felszínére.

285. A csilló szintézise addig folytatódik, amíg a filamentum felépítésében résztvevő közel 20 000 flagellin fehérje a helyére nem kerül.

286. A prokarióta szervezetek természetes élőhelyükön gyakran találkoznak olyan fizikai és/vagy kémiai gradiensekkel, amelyekre aktív mozgással képesek válaszolni.

287. Az ingerforrások által irányított helyváltoztató mozgást taxisnak nevezzük.

288. A taxis lehet pozitív vagy negatív, attól függően, hogy az ingerforrás irányába mutat, vagy azzal ellentétes irányú.

289. A prokarióták körében megfigyelt taxisoknak az ingerforrások szerint több típusát különíthetjük el, pl. a kémiai anyagokra adott választ aerotaxisnak a fény által kiváltott mozgást fototaxisnak, az oxigén hatására bekövetkező mozgást ozmotaxisnak hívjuk.

290. A baktériumsejt csillói egyféle, az óramutató járásával ellentétes irányú forgómozgásra képesek.

291. A mindössze néhány mikrométer hosszúságú baktériumsejt nem képes arra, hogy a sejt hosszának megfelelő távolságban érzékelje az attraktáns, vagy a repellens koncentrációjának változását.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

292. A baktériumokra jellemző mozgásszabályozás a kémiai anyagok időbeni változásának, nem pedig a térbeli koncentráció különbségeknek az érzékelésén alapul.

293. Az időbeni érzékelésen alapuló kemotaxis alapja az, hogy azok a sejtek, amelyeket hirtelen attraktáns vagy repellens jelenlétének tesszük ki, egy időre felfüggesztik a csilló forgási irányának váltását, és egyenes vonalban úsznak tovább, annak ellenére, hogy az új közegben az attraktáns vagy a repellens koncentrációja nem változik.

294. A baktériumok mozgási mintázatának kialakítása szempontjából az attraktáns koncentrációjának növekedése és a repellens koncentrációjának csökkenése egymással egyenértékű.

295. A prokarióta sejtekben számos a környezetből érkező szignál (pl. a hőmérséklet, a pH, vagy az oxigénszint változása, a tápanyagok hozzáférhetősége) érzékelésén alapuló anyagcsere funkció működik az ún. kétkomponensű szabályozással.

296. A csillómotor forgási irányának szabályozásában a CheY fehérje játszik kulcsfontosságú szerepet.

297. Ha a CheY fehérje foszforilálatlan, akkor nem tud hozzákapcsolódni a csilló alapi testéhez, ezért a csillómotor bal irányú rotációja nem változik meg, és a baktériumsejt egyenes vonalban úszik.

298. Ha a CheY foszforilálttá válik (CheY-P), akkor hozzá tud kötődni a csilló alapi testéhez, ezáltal a csillómotor jobb irányú rotációba kezd, és a baktériumsejt bukfencezik.

299. A repellensek általában csökkentik a CheY foszforiláltsági szintjét, ezért repellensek hatására a baktériumsejt ritkábban bukfencezik.

300. Az attraktánsok jelenléte a baktériumsejt környezetében a CheY foszforiláltsági szintjének emelését idézi elő, aminek következtében rövidebb ideig tart a baktériumsejt egyenes vonalú úszómozgása.

301. Ha egy baktériumsejt sikeresen válaszol egy kemotaktikus ingerre, az érzékelő rendszerének egy bizonyos idő elteltével mindenképpen vissza kell kerülni az alapállapotba, hogy újabb inger felfogására is képes legyen.

302. A kemotaktikus adaptációs mechanizmus révén a baktériumsejt képes arra, hogy időről időre nyomon kövesse a környezetében lévő attraktánsok és/vagy repellensek koncentrációjának változását.

303. A szilárd felületen történő csúszó mozgás széles körben elterjedt a csillóval nem rendelkező fonalas cianobaktériumok, továbbá a *Myxococcus*, a *Flavobacterium* és a *Cytophaga* nemzetségek képviselői között.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

304. A gyors és cikázó csillómozgással ellentétben, amelynek során a baktériumsejt megáll, majd véletlenszerűen elindul egy irányba, a lassúbb (legfeljebb 10 µm/s sebességgel végbemenő) és egyenletesebb csúszó mozgás során a fonalas, vagy pálca alakú baktériumsejtek általában a hossztengelyükre merőlegesen haladnak előre.

305. A csúszó mozgás előfeltétele, hogy a baktériumsejt közvetlen kapcsolatban legyen valamilyen szilárd felülettel.

306. Laboratóriumi körülmények között jól megfigyelhető, hogy a tápagarlemezen fejlődő és csúszó mozgásra képes baktériumok telepeinek széle felszakadozik, mivel a baktériumsejtek a telep középpontjából folyamatosan annak széle felé mozognak.

307. A fototróf cianobaktériumok egy a sejt felszínére kiválasztott poliszacharidból álló nyálkaréteg segítségével csúsznak.

308. Minden baktériumnál megfigyelhető a sejtfalon kívül egy nyálkás, vagy ragadós, esetenként eltérő konzisztenciájú, főként fehérjéből álló morfológiailag, vagy funkcionálisan elkülönülő réteg.

309. A bakteriális tokot mikrokapszulának hívjuk abban az esetben, ha kompakt, a sejtfalhoz is szorosabban kapcsolódó képződményről van szó.

310. A sejtfelszíni képződmények segíthetik a mikroorganizusok különböző felszínekhez kötődését.

311. A tokkal rendelkező kórokozók sejtjeit a gazdaszervezet fagocitái általában nehezebben ismerik fel és pusztítják el.

312. A tok vonzza a bakteriofágokat, a vírusok beleragadnak, így a tokkal rendelkező baktériumok sokkal kitettebbek a fágok támadásának, mint a tokkal nem rendelkezők.

313. Tusfestésnél a sejteket körülvevő háttér festődik sötétre, mivel a tokba nem képesek behatolni a nagyméretű tusmolekulák.

314. Majdnem minden Gram-pozitív sejtfalú baktérium rendelkezik fimbriával és pilusokkal.

315. A pilusok általában a fimbriáknál vékonyabbak, rövidebbek és lényegesen több van belőlük egy-egy sejt felszínén.

316. A közismert humán patogén baktériumok körében sok esetben a fibriáknak nagyon fontos szerepe van a betegség kialakulásának folyamatában.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

317. Bár kisméretűek, de a pilusok fénymikroszkóppal is láthatók.

318. Az eukarióta sejteknek membránnal körülvett sejtmagjuk van, amiben egy kromoszóma található.

319. A prokarióták kromoszómája a sejten belül egy szabálytalan alakú régióban helyezkedik el, amit nukleoidnak neveznek.

320. A prokarióták kromoszómája általában kovalensen zárt, kör alakú (cirkuláris) és természetesen kettős szálú DNS alkotja.

321. A prokarióták DNS-e diploid és a gének többsége csak egy példányban van jelen.

322. Néhány Archaea, pl. az extrém acidofil fajok tartalmaznak az eukarióták hisztonjaival megegyező kondenzáló proteineket a DNS körül.

323. A nukleoid nem csak kizárólag DNS-t tartalmaz, átlagos összetétele: 30% DNS, 50% RNS és 20% fehérje.

324. Prokariótákban a kódoló gének száma a néhány száztól a néhány ezerig terjedhet.

325. A legkisebb kromoszómális DNS-ük a szimbionta és patogén baktériumoknak van.

326. A kromoszómális DNS-en kívül nagyon sok prokariótában találhatók kicsi, lineáris DNS-ek, ún. plazmidok.

327. A plazmidok jellemzően létfontosságú géneket kódolnak, pl. antibiotikum rezsztencia.

328. A plazmidokból egy sejten belül általában 100-30.000 példány van jelen.

329. A plazmidok távoli rokon baktériumfajok között is átadódhatnak (horizontális géntranszfer), de könnyen el is veszítheti őket a sejt, ha a kódolt funkció kifejeződésére az adott közegben már nincs szükség.

330. A metakromatikus granulumok eltérő festődést mutató szemcsék, pl. a polifoszfát szemcsék metilénkékkel vörös színűre festődnek.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

331. A prokarióták zárványainak többsége a sejtek által termelt salakanyagokat tartalmazza.

332. A zárványok képzése előnyös a sejt számára, hiszen ha a bennük található anyagok oldott formában lennének jelen a citoplazmában, az óriási ozmotikus stresszt jelentene.

333. A zárványok többnyire fénymikroszkóppal is láthatók és egyrétegű lipidmembrán veszi körül őket.

334. A poli(hidroxi-alkanoátok) 20-25 szénatomos hidroxi-alkán molekulák polimerjei.

335. Ha a környezetben a szénforrások bőségesen rendelkezésre állnak, egyes sejtek PHA granulumok felhalmozásába kezdenek.

336. A lipidzárványok leggyakoribb formája a C_{16} egységekből felépülő poli-β-hidroxibutirát.

337. A glikogén hasonlít a növények fő tartalék-tápanyagához, a cellulózhoz, hiszen ahhoz hasonlóan glükóz egységekből felépülő polimer, viszont a monomerek kapcsolódási módjában eltér.

338. A polifoszfát szemcsék a fehérje-szintézis foszforigényét fedezhetik, viszont néhány mikroorganizmus képes a polifoszfát granulumokból ATP (vagyis energia) előállításra is.

339. A kénszemcsék felhalmozása szulfát-redukáló baktériumokra jellemző.

340. Bár a mikroszkópos felvételeken úgy tűnik, hogy a kénszemcsék a sejten belül, a citoplazmában találhatók, valójában jellemzően a periplazmatikus térben halmozódnak fel.

341. Egyes cianobaktérium fajokra jellemzőek az ún. cianoficin granulumok, amelyek előfordulását számos edényes növényben is igazolták.

342. A cianoficin szemcsék aszparaginsav és lizin aminosavakból álló polimerek.

343. A cianoficin molekulák a sejt belső pH-ja és ionerőssége mellett oldhatatlanok, ezért membrán nem öleli körül ezeket a szemcséket.

344. A karboxiszóma a Calvin-ciklussal rendelkező autotróf szervezetekre jellemző.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

345. A karboxiszómák kristályos állapotú RuBisCO és karbonikus anhidráz enzimeket tartalmaznak.

346. A mágneses mező érzékeléséhez a baktériumok magnetit (Mg_3O_4) kristályokat használnak, amelyek magnetoszómának nevezett képződményekbe tömörülnek.

347. A magnetoszómák jellemzően olyan mikroorganizmusokban fordulnak elő, amelyek kis O_2 koncentrációjú vizes élőhelyeken szeretnek növekedni, ezért funkciójuk abban állhat, hogy a sejteket a mágneses erővonalak segítségével az üledék felé irányítják, ahol kevesebb az oxigén.

348. A gázvezikulumok kizárólag a vízben lebegő életmódot folytató (planktonikus) cianobaktériumokra jellemzőek.

349. A gázvezikulumok falát alkotó glikolipidek aggregálódásával a sejten belül üreges terek jönnek létre, amik fala a gázok számára szabadon átjárható, bennük a nyomás a citoplazmában oldott gáz nyomásával megegyező.

350. A gázvezikulumok elsődleges szerepe abban áll, hogy a vízoszlopban horizontális irányú mozgást tesznek lehetővé.

351. Az endospórák lehetővé teszik a baktériumok túlélését kedvezőtlen körülmények között, pl. a környezet kiszáradása, a tápanyagok kimerülése, kedvezőtlen hőmérsékleti viszonyok.

352. Endospórát csupán 10 nemzetség tagjai képesek létrehozni, amik Gram-pozitív sejtfalúak, fiziológiai tekintetben azonban változatosak, vannak közöttük anaerobok, aerobok, fototrófok és kemolitotrófok egyaránt.

353. Endospórát képző archaeák nem ismertek.

354. A legjobban tanulmányozott endospórával rendelkező nemzetségek a *Mycobacterium* és *Clostridium*.

355. Az endospóra legkülső rétege a spóraburok, ami többrétegű és spóra-specifikus fehérjékből áll.

356. A kortex laza keresztkötéseket tartalmazó peptidoglikánból épül fel, amibe zsírsavzárványok ékelődnek.

357. A spóra belsejében két, a vegetatív sejtekre nem jellemző anyag is található, a dipikolinsav és a DNS-hez kötő, kis méterű, savas közegben oldódó (SASP) fehérjék.

358. A SASP fehérjék az UV sugárzással szemben is védenek, valamint vitaminforrásként szolgálnak a germináció során.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

359. A spóra belsejére 10-25%-os víztartalom, gélszerű konzisztencia és enyhén lúgos pH jellemző.

360. A spóraprotoplaszt nagy mennyiségben tartalmaz DNS javító enzimeket.

361. A forralás nem csökkenti az endospórák életképességét, többségük azonban az autoklávban történő sterilizálás hatására elpusztul.

362. Az endospóra elhelyezkedése és alakja is változatos lehet az anyasejten belül, sőt akár deformálhatja is az anyasejtet.

363. Az endospórák kicsírázásának folyamata két részre osztható: aktiváció és kinövés.

364. A kinövés során az endospóra jelentős mennyiségű kalciumot vesz fel, megindul a DNS, RNS és fehérjék szintézise, majd a sejt „kibújik” a spóra külső rétegeiből.

365. Az endospórák gyengén fénytörőek, és a legtöbb festék számára könnyen átjárhatóak.

366. Az akinéták a cianobaktériumok kitartóképletei.

A BAKTÉRIUMOK SZAPORODÁSA ÉS SZAPORODÁS GÁTLÁSA

367. A mikrobiológia fejlődésének egyik legfontosabb lépése volt a baktériumok tiszta tenyészeteinek előállítása.

368. A tenyésztés során a mikroorganizmusokat kizárólag szilárd tápközeg segítségével laboratóriumi körülmények között növesztjük ki, lehetőleg figyelembe véve a tenyészteni kívánt szervezet eredeti élőhelyének paramétereit.

369. A hagyományos tenyésztési módszerek (pl. amikor egy mintából - hígítva vagy töményítve - egy adott táptalaj felületén illetve annak belsejében próbálnak szemmel látható kolóniákat növeszteni, vagy folyadék kultúrában tenyészteni) néha különösen szelektívek.

370. Új tenyésztési technikák alkalmazásával (minél több környezeti faktor figyelembe vétele, a környezetben általános hőmérsékletek, kis tápanyag-koncentrációk, szövet és sejttenyészetek alkalmazása stb.) egyre több baktérium vizsgálata és leírása válik lehetővé.

371. A tenyésztés sikeressége csak az alkalmazott tápanyagoktól függ.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

372. A hagyományos tenyészetekben többszörösen nagyobb mennyiségben alkalmazzák a tápanyagokat, mint amivel a mikrobák a természetes környezetükben találkoznak, ami gátló hatást fejthet ki növekedésükre.

373. A hagyományos tenyésztéses technikákkal (környezettől függően) a baktérium-populációk kb. 0,001-10 %-a vonható tenyésztésbe, annak ellenére, hogy életképesek.

374. Az úgynevezett VBNC (Viable But Non Cultivable) állapotot számos környezeti ok indukálhatja.

375. A tenyésztéses eljárások során alkalmazott táptalajok vagy dúsító közegek mindig képesek „visszaadni” az eredeti mikrobaközösségek pontos összetételét.

376. A tenyésztés sikerességét a tápközeg beoltása után olykor az inkubációs idő növelésével már nem lehet növelni.

377. A baktériumok tenyésztésére annak ellenére szükség van, hogy az egyre szélesebb körben megjelenő és alkalmazott molekuláris technikák egy környezet rejtett diverzitását a tenyésztéses eljárásoknál tágabb körben képesek feltárni.

378. Hat nem fémes elem (C, O, , N, S és P) négy fémes elemmel (K, Mg, Fe és Ca) adják a prokarióta sejtek száraz anyag tartalmának 98%-át (makroelemek).

379. A nátrium a citoplazma domináns egyértékű kationja, segít fenntartani a sejt ozmolaritását, néhány enzim kofaktora (pl. piruvát kináz, peptidil transzferáz, almasav dehidrogenáz).

380. A foszfor nukleinsavak, foszfolipidek, teichosavak, koenzimek alkotó eleme.

381. A kálcium a citoplazma domináns kétértékű kationja, néhány enzim kofaktora (pl. kinázok), riboszómák alkotó eleme, klorofill (bakteriokloro fill) alkotója.

382. Szénforrásként szerves anyagokat adhatunk egy táptalajhoz (autotróf szervezetek), vagy pl. szén-dioxid átbuborékoltatásával lehet a mikrobákhoz juttatni (heterotróf szervezetek).

383. Az oligokarbofil mikrobák tenyésztéséhez általában 1g l^{-1} szerves szénforrás szükséges, míg eukarbofil mikrobák ennél kisebb mennyiségben igénylik azt.

384. Oxigént és hidrogént általában gáz formájában adhatunk a tápközeghez.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

385. Nitrogén, kén és foszfor tartalmú vegyületeket attól függően adhatunk, hogy a tenyészteni kívánt mikroorganizmus szerves, vagy szervetlen, illetve oxidált, vagy redukált formáit képes-e ezen vegyületeknek hasznosítani.

386. Szintetikus táptalajok esetén valamennyi tápközeg alkotó elem pontosan ismert összetevőkből áll.

387. Komplex táptalajok esetén a felhasznált anyagok pontos összetétele kémiailag nem definiálható.

388. A peptonok savasan, lugosan vagy enzimatikus emésztéssel előállított aminosav hidrolizátumok.

389. A komplex tápközegek általában eleve tartalmazzák a tenyésztéshez szükséges mikro- és nyomelemeket is, ezek további adagolása nem szükséges.

390. A mangán a nitrát reduktáz, nitrogenáz, xantin dehidrogenáz, formiát dehidrogenáz enzimek alkotója.

391. A vas citokrómok, ferredoxinok, és egyéb vas-kén fehérjék alkotó eleme, néhány enzim kofaktora (pl. néhány dehidrogenáz).

392. Néhány baktérium (pl. *Lactobacillus* spp.) nem tartalmaz kimutatható mennyiségben vasat, ezeknél a szervezeteknél gyakran a mangán (Mn^{2+}) tölt be a vashoz hasonló szerepet.

393. A két és háromértékű kationok savas pH értéken gyakran képeznek oldhatatlan hidroxidokat, vagy foszfátokat, ezzel elérhetetlenné válhatnak egy tenyésztáptalajban.

394. A mikroorganizmusok tenyésztéséhez növekedési faktorok is szükségesek lehetnek: ezek általában egyszerű szerves anyagok, amelyeket a sejtek a nyomelemekhez hasonlóan igen csekély mennyiségben igényelnek.

395. A növekedési faktorok kizárólag direkt módon serkentik a mikroorganizmusok növekedését.

396. A baktériumok tenyésztéséhez alkalmazott tápközegek lehetnek szilárdak, félszilárdak vagy folyékonyak.

397. A leggyakrabban alkalmazott szilárdító anyag az agar-agar, amely tengeri vörösmoszatból nyert galaktán-galakturonsav polimerekből áll, olvadáspontja 100°C, dermedési pontja 38°C.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

398. A szilárd táptalajok agar tartalma általában 0,3 %.

399. A táptalajokat zselatinnal is lehet szilárdítani.

400. A zselatint az állatok kötőszövetéből kivont kollagén reverzibilis hidrolízisével állítják elő, táptalaj szilárdítóként hátránya, hogy 35°C-on elveszti szilárdságát, és néhány mikroorganizmus képes a bontására.

401. A gellángumi, mint táptalaj szilárdító anyag termostabil gélt képez, amely tág pH tartományban stabil, valamint a nagy szilárdság eléréséhez kis koncentrációt (kb. 0,5-1,0%) igényel.

402. A mikroorganizmusok szaporodásának sebességét a környezeti faktorok, beleértve az adott környezetben előforduló mikroorganizmusok hatását is együttesen szabályozzák.

403. A hőmérséklet minimum és maximum értékei a különböző mikroba csoportok között nagyfokú eltéréseket mutatnak.

404. Általában igaz, hogy egy adott szervezet esetén a növekedés hőmérsékleti optimuma kb. 10 Celsius fokkal tér el a növekedés hőmérsékleti maximumától.

405. A gellángumit a zselatinhoz hasonlóan sok mikroba képes bontani.

406. A pszichrofil szervezetek kis hőmérsékleti optimummal rendelkeznek, azonban a hőmérséklet emelkedését nagyon jól tolerálják.

407. A hőmérsékleti minimum értékek meghatározása nagyon nehéz, hiszen a hőmérséklet csökkenésével a szaporodás sebessége is csökken, extrém kis hőmérsékleten a generációs idő akár napokat, vagy heteket is jelenthet.

408. A mikroorganizmusok szaporodása csak folyékony víz jelenlétében lehetséges.

409. A hipetremofil mikrobák, hőmérsékleti optimuma 45-80°C között található.

410. 65°C fölött aktívan szaporodó szervezeteket a prokarióták és az eukarioták között is találunk.

411. A termodur szervezetek képesek az extrém nagy hőmérsékletek tolerálására, de ezen hőmérsékleten már nem szaporodnak.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

412. Általában a nem fototróf szervezetek nagyobb hőmérsékleteken is növekedhetnek, mint a fototróf szervezetek.

413. A membránok anyagtranszport képessége erőteljesen függ annak fluiditásától: a membránok zsírsavai hideghez adaptálódott szervezeteknél több telített kötést tartalmaznak, a szénláncaik hosszabbak, ezzel biztosítják a citoplazma membrán fluiditását kis hőmérsékleten is.

414. A hideghez adaptálódott fehérjék általában több poláris és kevesebb hidrofób aminosavat tartalmaznak, kevesebb gyenge, másodlagos kötést tartalmaznak a molekulán belül.

415. A hőmérsékleti extremitások elviselését a baktériumok hideg- illetve hősokk fehérjék termelésével segítik.

416. Azokat a mikrobákat, amelyek optimuma pH 5,5 és 7,9 közé esik, neutrofil szervezeteknek hívjuk.

417. Az acidofil szervezetek savas pH-n mutatnak maximális szaporodást, általában 5,5 pH értékek alatt képesek növekedni.

418. Azokat a mikroorganizmusokat, amelyek pH optimuma 8 fölött van, alkalofil szervezeteknek hívjuk.

419. Az alkalitoleráns szervezetek pH optimuma a neutrálishoz esik közel, de képesek a kisebb pH tartományok tolerálására is.

420. A külső környezet pH értékei széles keretek között változhatnak, azonban a sejtek intracelluláris pH értékei egy szűk spektrumon belül mutathatnak csak változatosságot, leggyakrabban a neutrálishoz állnak közel.

421. Az RNS molekulák igen sav-labilak, a DNS molekulák pedig nagyon érzékenyek a lúgos pH értékekre.

422. Erősen ásványi, vagy kis tápanyag koncentrációjú közegek általában biztosítják egy táptalaj pufferkapacitását.

423. A mikroaerofil mikroorganizmusok tolerálják az oxigén jelenlétét, de az O_2 anyagcseréjükhöz nem szükséges.

424. A fakultatív aerob szervezet szaporodásához oxigént nem feltétlenül igényel, de jobban nő aerob körülmények között.

425. Az obligát anaerob mikroorganizmusokat az oxigén gátolja, vagy esetleg elpusztítja.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

426. Egy aerotoleráns anaerob szervezet szaporodásához szükséges az oxigén, de a maximálisnál kisebb koncentrációban.

427. Oxigén jelenlétében számos toxikus vegyület képződhet: szuperoxid anion (O_2^-), hidrogén peroxid (H_2O_2) és hidroxil gyökök (OH*).

428. Az ún. oxigén szabadgyökök ellen az élő szervezeteknek védekezniük kell, amelyek erre nem képesek (fakultatív anaerob baktériumok), oxigén jelenlétében elpusztulnak.

429. Azon szervezeteket, amelyek a nyomokban fellelhető oxigénre is érzékenyek (pl. metanogén baktériumok) csak erre a célra kialakított anaerob kamrákban lehet sikeresen fenntartani.

430. A kapnikus szervezetek abban az esetben tolerálják az oxigén jelenlétét, ha mellette a szén-dioxid koncentrációja is megfelelően nagy (3-10%).

431. A vízaktivitás értéke (a_w), egyenlő az oldat gőznyomásának és a tiszta víz gőznyomásának hányadosával.

432. A tengeri prokarióták általában 1-4% NaCl koncentrációt igényelnek tenyésztésükhöz, a tengervíznél nagyobb ozmolaritással jellemezhető környezetből származó mikroorganizmusok 3-12% konyhasót igényelnek.

433. Azon mikroorganizmusokat, amelyek tolerálni képesek a sók jelenlétét, de szaporodásukhoz egyébként sót nem igényelnek, halotoleránsnak nevezzük.

434. Azokat a mikrobákat, amelyek szaporodásukhoz valamely só nagyobb koncentrációjának jelenlétét igénylik, ozmofilnek nevezzük.

435. Az első mély tengeri mikrobiológiai kutatások vezettek a nagy nyomást igénylő/toleráló (barofil/barotoleráns) szervezetek kitenyésztéséhez.

436. Valódi barofil mikroorganizmusok 2000 m mélységekben, vagy e mélység alatt találhatóak.

437. Az eddig ismert legnagyobb nyomás, ahol még mikrobaszaporodást lehetett megfigyelni 115 MPa volt.

438. A piezofil/piezotoleráns mikroorganizmusok olyan barofil/barotoleráns szervezetek, amelyek nem csak a nagy nyomáshoz alkalmazkodtak, de képesek a nyomásváltozás sebességéhez is jól alkalmazkodni.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

439. A legtöbb piezofil baktérium sötétben növekedik és ezért általában érzéketlen az UV sugárzásra.

440. A telep (kolónia) szilárd táptalaj felületén, vagy belsejében rendszerint több sejtből, vagy telepképző egységből fejlődő különálló sejttömeg.

441. A mikroorganizmusok telep morfológiája független a tenyészközegtől.

442. A laboratóriumi vizsgálatokhoz a baktériumok tiszta tenyészetét állítjuk elő, amely mentes más mikroorganizmusoktól, egyetlen sejtből, vagy telepképző egységből fejlődő sejttömeg.

443. Az ismert eredetű, azonos szám és betűjelzéssel ellátott, folyamatos átoltással létrehozott tiszta tenyészetet baktérium törzsnek nevezzük.

444. A törzsfenntartás közvetlen célja, hogy a mikroorganizmusokat életben tartsa úgy, hogy tulajdonságaik minél kevésbé változzanak.

445. A mikroorganizmus törzsek átoltását rendszeresen, a törzstől független időközönként (pár hét - hónap) kell megismételni.

446. A mikroorganizmus törzsek törzsfenntartás céljából történő átoltásának hátránya, hogy átoltáskor fennáll a fertőződés veszélye, tárolás közben a táptalaj és a tenyészetek kiszáradhatnak, illetve gyakori átoltással megnövekszik az esélye annak, hogy a törzs a fellépő mutációk és a szelekció miatt az eredetihez képest eltérő lesz.

447. Folyékony nitrogénben -196□C-on vagy nitrogén gőzben -140□C-on (ultrafagyasztás) sikeresen lehet még olyan szervezetek életképességét is évtizedekig megőrizni, amelyeket más módszerrel nem lehetséges.

448. Liofilizálás (fagyasztva szárítás) során a tenyészetekből krioprotektív anyagok (pl. tejpor, inaktivált vérsavó, inozitol, szacharóz, raffinóz stb.) hozzáadásával szuszpenziót készítünk, majd ezt megfagyasztjuk, és a jeget vákuumban elszublimáltatjuk.

449. A hozzáférhető növekedési szubsztrátok, elektron akceptorok és donorok, a pH, a különböző sók, az oxigén, a fény intenzitás, a hőmérséklet, avagy a gátló komponensek a természetben gyakran térbeli gradiens mentén oszlanak meg.

450. A diffúziós gradiens kamra alkalmas nagyméretű vízoldékony molekulák vagy gázok hosszantartó, folyamatos gradienseinek felállítására.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

451. A prokarióta sejtek többsége egyszerű bimbózással szaporodik.

452. A baktériumsejtek osztódása során nagyon fontos szerepe van az Fts fehérjéknek.

453. A DNS replikációját megelőzően a különböző típusú Fts fehérjék egy „diviszóma” nevű képletet formálnak, aminek kialakulása az FtsZ fehérjék a sejt belsejét körülölelő gyűrű formává aggregálódásával indul.

454. A kromoszómák szeparációját az FtsA fehérjék segítik.

455. Az FtsZ olyannyira központi szerepet játszik a sejtosztódásban, hogy valamennyi prokariótában, így a mitokondriumban és kloroplasztiszban is megtalálható.

456. Egy tenyészedénybe zárt folyadékkultúra esetében a baktériumok exponenciális növekedése nem folytatódhat a végtelenségig.

457. A lag fázis alatt a sejtek adaptációja történik a tenyésztési körülményekhez, ekkor a sejtek osztódásának üteme az exponenciális fázisban megfigyelhetőnek körülbelül a fele.

458. A lag fázis időtartama a tenyészet állapotától és a tenyésztés körülményeitől is függ.

459. A lag fázis minden esetben megfigyelhető.

460. A lag fázist a logaritmikus növekedés fázisa előzi meg.

461. Az exponenciális fázisban a sejtek osztódásának lényegében nincs gyakorlati korlátja, minden egyes sejtből a generációs idő elteltével négy sejt keletkezik.

462. A populáció exponenciális növekedésének rátáját döntően meghatározzák a tenyészet adottságai (pl. anyagcsere típusa) és az inkubációs körülmények.

463. A stacioner fázisban a sejtek aktív anyagcserét folytathatnak, de a tenyészet sejtszáma állandó marad, vagy azért, mert egyáltalán nem történik sejtosztódás, vagy, mert ugyanannyi sejt keletkezik, mint amennyi elpusztult.

464. A tenyészet pusztulási fázisát enyhe élősejtszám csökkenés jellemzi, az összes sejt spórák formájában hosszú ideig túlélő marad.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

465. A szaporodási görbe egyes részeinek lefutása a különböző törzsek esetében lényegében egyforma.

466. A tenyészet zavarosságának nyomon követésével az exponenciális fázis kezdete nem határozható meg egyértelműen.

467. Az állandó tenyészkörülmények elérése érdekében folyamatos tenyésztési elrendezéseket alkalmaznak, amelyek egy lombikban növesztett kultúrával ellentétben nyílt rendszerek.

468. A folyamatos tenyésztés során a baktériumsejteket tartalmazó tenyészfolyadék egy részét folyamatosan elvezetik, és szűrést követően ugyanezt a táplevest visszapótolják a rendszerbe, így a tenyészet térfogata állandó marad.

469. A kemosztát steady state állapota során a sejtek száma állandó, a tápanyagok koncentrációja viszont folyamatosan csökken.

470. A folyamatos tenyésztési rendszerek két legismertebb típusa a kemosztát és turbidosztát.

471. A kemosztátban növesztett sejtek koncentrációja nagyon precízen szabályozható ellentétben a sejtek növekedési rátájával.

472. A kemosztátban a sejtek növekedési rátája a friss tápoldat bejuttatásának sebességével vagyis a rendszer kihígulásának mértékével szabályozható.

473. A turbidosztát a kemosztáttól eltérően zárt, folyamatos tenyésztést lehetővé tevő rendszer.

474. A turbidosztátok esetében általában spektrofotométer, vagy turbidiméter alkalmazásával mérik a tenyészet optikai denzitását.

ALAPVETŐ SZERVESANYAG FELÉPÍTÉSI ÉS LEBONTÁSI FOLYAMATOK A PROKARIÓTÁKBAN

475. Autotróf szén-dioxid fixáció során a szén-dioxid molekulák a baktériumsejtekben különféle mechanizmusok révén oxidálódnak, majd a sejt szerves anyagaként asszimilálódnak.

476. Számos prokarióta szervezet képes autotróf anyagcserére, beleértve valamennyi fotolitotróf és kemolitotróf szervezetet.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

477. A hidroxi-propionát úton 4 molekula szén-dioxid fixációja megy végbe.

478. A hidroxi-propionát út feltehetően az egyik legősibb, ha nem a legősibb szén-dioxid fixációs mechanizmus.

479. A reduktív citrát-ciklus során 3 molekula szén-dioxid fixációja 1 molekula glicerinaldehid-3-foszfát képződését eredményezi.

480. A reduktív citrát-ciklusban a 3 közül 2 szén-dioxid molekula fixálása az α-ketoglutársav izocitromsav átalakulás során történik, míg a másik 1 szén-dioxid molekula fixálása a $NAD(P)H_2$ -nél negatívabb redoxpotenciálú redukált (-0,4 V) ferredoxin jelenlétét igénylő enzimkatalizált lépésekben megy végbe.

481. A reduktív citrát-ciklus legtöbb lépésében ugyanazok az enzimek vesznek részt, mint amelyek a normál citrát-ciklusban.

482. A citrát-liáz enzim csak a reduktív citrát-ciklusra jellemző, és a citromsavnak oxálecetsav és acetil-koenzimA képződésével járó, energiaigényes hasítási lépését katalizálja.

483. A reduktív pentóz-foszfát-ciklus után a Calvin-ciklus a második legszélesebb körben elterjedt autotróf szén-dioxid fixációs mechanizmus a természetben.

484. A prokarióták közül Calvin-ciklus segítségével a bíbor baktériumok, a cianobaktériumok, az aerob kemolitotróf baktériumok és egyes ősbaktériumok képesek a szén-dioxid megkötésére.

485. Egy karboxiszóma belsejében mintegy 250 kristályos szerkezetű ribulóz-1,5-biszfoszfát-karboxiláz-oxigenáz (röviden RuBisCO) enzim található.

486. A karboxiszóma a baktériumsejtben egyfajta szén-dioxid koncentráló feladatot lát el, hogy az könnyebben hozzáférhetővé legyen a RuBisCO számára.

487. A szervetlen szén felvétele a baktériumsejtbe általában hidrogénkarbonát (HCO_3^-) formájában történik, és a karboxiszómába is hidrogénkarbonát formájában lép be a karbon-anhidráz enzim közreműködésével.

488. A karboxiszóma belsejében a RuBisCO enzim szubsztrátjaként a szén-dioxid molekula vesz részt a Calvin-ciklus első, karboxilációs lépésében.

489. A karboxiszóma révén a sejt egyúttal fokozza az oxigénnek, az enzim másik szubsztrátjának a hozzáférését a RuBisCO számára.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

490. A baktériumsejt a karboxiszóma segítségével biztosítja, hogy a RuBisCO enzim a ribulóz-1,5-biszfoszfát molekulának a kevesebb energiát és redukálóképességet igénylő karboxilálását, ne pedig oxidálását katalizálja.

491. A Calvin-ciklus működéséhez a szén-dioxidon kívül redukáló erőre [NAD(P)H], energiára (ATP) és számos enzimre van szükség, melyek közül a RuBisCO és a foszforibulokináz a folyamat kulcsenzimei.

492. A Calvin-ciklus három szakaszra osztható, karboxilációra, redukcióra és regenerációra.

493. A Calvin-ciklus karboxilációs szakaszában a RuBisCO enzim segítségével a ribulóz-1,5-biszfoszfátból és a szén-dioxidból egy stabil köztiterméken keresztül 4 molekula 3-foszfoglicerinsav keletkezik.

494. A Calvin-ciklus redukciós szakaszában a 3-foszfoglicerinsavból először ATP felhasználásával glicerinsav-1,3-biszfoszfát, majd NAD(P)H_2 segítségével glicerinaldehid-3-foszfát jön létre.

495. A Calvin-ciklus legnagyobb részét kitevő harmadik szakaszban számos (3-7 szénatomos köztitermék képződésével járó) reakciólépést követően végül a szén-dioxid molekula akceptora, a ribulóz-1,5-biszfoszfát regenerálódik.

496. Az acetil-koenzimA (más néven Wood-Ljungdahl) útvonal az obligát aerob anyagcserét folytató prokariótákban terjedt el széles körben, és egyaránt szolgál az acetátnak szén-dioxiddá történő (katabolikus) oxidálására és a szén-dioxidnak acetáttá történő (anabolikus) redukciójára.

497. Az acetil-koenzimA útvonal a többi lineáris autotróf szén-dioxid fixációs útvonaltól (hidroxi-propionát út, reduktív citrát-ciklus, Calvin-ciklus) eltérően ciklikus folyamat.

498. Az acetil-koenzimA útvonal kulcsenzime a Ni-, Zn- és Fe-kofaktorokat tartalmazó szén-monoxid-dehidrogenáz (újabb nevén acetil-koenzimA-szintáz) enzim.

499. Az acetil-koenzimA útvonal során a formiát-dehidrogenáz enzim által katalizált első redukciós lépést követően, a formiát minden esetben, mint szabad köztitermék jelenik meg.

500. Acetil-koenzimA képződésekor a sejtmembrán két oldala között Na^+ mozgató erő jön létre, ami ATP szintézisét teszi lehetővé.

501. A biológiai nitrogén fixáció a nitrogén körforgalom egyik legfontosabb folyamata, hiszen az egész földi bioszféra nitrogén szükségletének ez az egyik fő forrása.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

502. A légköri nitrogéngáz megkötésére kizárólag prokarióta szervezetek (Bacteria és Archaea) képesek, amelyek kizárólag növényekkel asszociált (szimbionta) mikroorganizmusok lehetnek.

503. A szimbionta kapcsolatban élő nitrogénfixáló szervezetek közül a pillangós virágú növényekkel gyökérgümő kialakítására képes baktériumok a legismertebbek.

504. A *Frankia* nemzetség (Actinobacteria) képviselői különféle kétszikű növényekkel képesek szimbionta kapcsolat kialakítására.

505. A Nostocaceae családba tartozó fonalas cianobaktériumok mintegy szerint 150 különféle növényfajjal, beleértve a cikászféléket, az *Azolla* vízipáfrányt, vagy a kétszikű *Gunnera*-t, képeznek asszociatív szimbiózist.

506. Az általános vélekedés szerint a nitrogénfixálókkal kialakított interakció az állatok körében is meghatározó jelentőségű.

507. Az állatok csak korlátozott mennyiségben képesek a nitrogénfixáció elsődleges termékének, az ammóniának a hasznosítására.

508. Az ammónia ugyanis a legtöbb állat esetében potenciálisan toxikus anyagcsere termék.

509. Nitrogénkötő baktériumok előfordulnak számos állat normál bélmikrobiótájában és jelentőségük a gazdaszervezet szempontjából meghatározó. .

510. A nitrogénben szegény fakorhadékot fogyasztó állatok (pl. bizonyos termeszek és a *Tenebrio* lárvák), nitrogén szükségletük kielégítésére szimbionta kapcsolatot hoznak létre nitrogénfixáló baktériumokkal.

511. A nitrogénfixációhoz szükséges *nif* struktúrgének meglehetősen konzervatívok, azonban a nitrogénfixációra képes prokarióták taxonómiai, filogenetikai és anyagcsere szempontból is meglehetősen változatosak.

512. A nitrogénfixáló baktériumok a környezeti tényezők széles skálájához képesek alkalmazkodni.

513. Az elemi nitrogénnek ammóniává történő redukcióját a nitrogenáz enzimkomplex katalizálja.

514. A nitrogénfixáció során protonoknak hidrogénné történő oxidációja is végbemegy, de a nitrogenáz enzimkomplex más kettős, vagy hármas kötést tartalmazó vegyület (pl. az acetilén) redukálására is képes.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

515. A nitrogénfixációra képes prokariótákban négyféle nitrogenáz ismert, amiből három egymáshoz hasonló (Mo, V és Fe tartalmú nitrogenáz), míg a *Streptomyces thermoautotrophicus* baktériumfajban egy különleges nitrogenáz található.

516. A három hasonló szerkezetű nitrogenáz enzimkomplex feltehetően közös őstől származik, és két metalloproteinből (a MoFe, VFe, vagy FeFe tartalmú dinitrogenáz-reduktázból és a Fe tartalmú dinitrogenázból) áll.

517. A molibdént tartalmazó nitrogenáz enzim és kofaktorainak bioszintézise, az elektronszállítás és a szabályozás több mint 20 *nif* gén bevonásával történik.

518. A dinitrogenáz-reduktáz mindegyik alegységében található egy-egy Mg-ATP-kötő hely is.

519. A dinitrogenáz enzim tartalmazza a N_2 redukció katalitikus helyét, míg a dinitrogenáz-reduktáz az elektrondonor a dinitrogenáz számára.

520. A dinitrogenáz enzimre a dinitrogenáz-reduktáz enzim szintézise során is szükség van.

521. Az alternatív nitrogenázok, amelyek molibdén hiányos körülmények között szintetizálódnak, a Mo helyett kofaktorként vanádiumot (V), vagy vasat tartalmaznak.

522. Az alternatív nitrogenázok egyfajta biztonsági rendszerként funkcionálnak, hiszen korlátozott kén ellátottság esetén is lehetővé teszik a baktériumok számára a nitrogénfixációt.

523. Szerkezetileg és működését tekintve is egyedülálló nitrogenáz enzimkomplex található a *Streptomyces thermoautotrophicus* (Actinobacteria) termofil (hőmérsékleti optimuma 65°C), Gram-pozitív, fonalas baktériumban.

524. A *Streptomyces thermoautotrophicus* kemolitotróf autotróf anyagcserét folytató mikroorganizmust eddig csak faszénégető halmok belsejéből izolálták.

525. A *Streptomyces. thermoautotrophicus* nitrogenáza a többi nitrogenázhoz hasonlóan molibdént tartalmaz, és szintén rendkívül érzékeny az oxigén jelenlétére.

526. A *Streptomyces thermoautotrophicus* baktériumban egy (molibdén tartalmú) szén-monoxid-dehidrogenáz enzim által közvetített reakcióban (a szén-monoxidnak szén-dioxiddá történő oxidációja során, egyidejűleg az oxigén szuperoxiddá történő redukciójával) kerülnek a nitrogén fixációhoz szükséges elektronok a nitrogenáz enzimre.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

527. A *Streptomyces thermoautotrophicus* nitrogenáza megfelelő működéséhez oxigén jelenlétét igényli.

528. A *Streptomyces thermoautotrophicus* nitrogenáza a többi nitrogenázhoz képest kevesebb, mindössze 25-50%-nyi ATP-t igényel az általa katalizált reakcióhoz.

529. A nitrogenáz enzimkomplex a molekuláris nitrogénen kívül egy sor másik a nitrogénhez hasonló méretű és konformációjú vegyület redukcióját is képes katalizálni.

530. A dinitrogenáz-reduktáz által katalizált energiaszerző folyamattól (denitrifikáció) eltérő mechanizmussal működik a dinitrogén-oxid nitrogenáz enzimmel történő redukciója.

531. Az 1960-as évek végén fedezték fel a kutatók, hogy a nitrogenáz az acetilént (C_2H_2) is tudja redukálni etilénné (C_2H_4), ami az enzimpreparátumoktól kezdve egészen a talajmintákban lévő nitrogenáz aktivitás kimutatásáig olcsó és egyszerű gázkromatográfiás detektálására ad lehetőséget.

532. A nitrogén fixáció meglehetősen energiaigényes, ezért az adott szervezet számára rendelkezésre álló energia és redukálóképesség hozzáférhetősége gyakran a folyamat korlátozó tényezői.

533. A nitrogén fixáció szabályozó tényezői közé tartozik az oxigén, mivel a nitrogenáz enzimkomplex különlegesen érzékeny az oxigén jelenlétére, és csak anoxikus körülmények között, vagy nagyon kis oxigén parciális nyomás mellett aktív.

534. Az *Azotobacter* fajok nitrogenáz enzimkomplexe a dinitrogenáz-reduktázon és a dinitrogenázon kívül egy harmadik, ún. Shethna (FeS II) fehérjét is tartalmaz, ami ún. konformációs védelmet biztosít az enzimkomplexnek az oxigén inaktivációjával szemben.

535. Minden szabadon élő diazotróf szervezet rendelkezik az oxigénnel szembeni specifikus védelmi mechanizmussal.

536. Egyes cianobaktériumok, mint például a fonalas *Anabaena* fajok általában minden 10. vagy 12. vegetatív sejtjük helyett egy heteroci(sz)tának nevezett, nitrogén fixációra specializált sejtet képeznek.

537. A heterocisztákból hiányzik a II. fotorendszer, így a heteroci(sz)tákban zajló fotoszintézis során nem keletkezik oxigén.

538. A heterociszták megvastagodott sejtfala megakadályozza az oxigénnek a környezetből a sejtbe történő diffúzióját.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

539. Egyes fonalas cianobaktériumok, mint például a *Trichodesmium* fajok nem képeznek heteroci(sz)tákat, ennek következtében nitrogén fixációra képtelenek.

540. Az egysejtű *Gloeocapsa* fajok nappal fotoszintetizálnak, és éjjel fixálnak nitrogént.

541. A nitrogén fixáció folyamata az ammónia és az oxigén jelenlététől vagy hiányától függő, transzkripciós és poszttranszlációs szabályozás alatt áll.

542. A szabadon élő nitrogénfixáló szervezetekben az ammónia jelenléte nem gátolja a *nif* gének átíródását.

543. A szimbionta diazotrófok nitrogenáza rendszerint érzékenyebb az ammónia jelenlétére, mint a szabadonélőké.

544. A legtöbb nitrogénfixáló prokariótában a *nif* struktúrgének átírása a *nifLA* regulátorgének szabályozása alatt áll.

545. Az oxigén vagy az ammónia jelenlétére az anoxikus fototróf baktériumokban a nitrogenáz enzim aktivitásának poszttranszlációs szabályozása biztosít gyors és irreverzibilis válaszlehetőséget.

546. A baktériumsejtben a nitrogenáz által szintetizált ammónia nem gátolja a nitrogén fixációt, mivel a keletkező ammónia a bioszintetikus folyamatok során szinte azonnal beépül aminosavakba.

547. Az aerob nitrogénfixáló baktériumokban a hidrogén oxidációjára használt elektronok visszanyerése céljából működik egy ún. felvételi hidrogenáz, amelynek segítségével ezek a szervezetek képesek a nitrogén fixáció során keletkezett hidrogént visszaredukálni, és az így felszabaduló elektronokat ATP szintézisre hasznosítani.

548. A nitrogén redukciójához szükséges elektronok rendszerint közvetlenül a flavodoxinról, vagy a ferredoxinról kerülnek a dinitrogenáz-reduktázra.

549. A flavodoxinok, vagy ferredoxinok redukálását az adott prokarióta szervezet anyagcseréjétől függően például biztosíthatja a piruvát oxidatív dekarboxilációja acetil-koenzimA-vá.

550. A dinitrogenáz-reduktáz enzim oxidációs-redukciós ciklusa során minden egyes elektron felvételekor 6 molekula Mg-ATP-t is megköt.

551. A Mg-ATP-nek a dinitrogenáz-reduktázhoz való kötődése az enzim konformáció változását és redoxpotenciál értékének (-280 mV-ról -400 mV-ra) csökkenését eredményezi.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

552. A nitrogén redukciója ammóniává a redukált dinitrogenáz enzim FeMo-kofaktorának közreműködésével történik, szabad köztitermékek keletkezése során.

553. Az elemi nitrogén redukciója során az elektronok és az ATP egy része protonoknak hidrogénné történő redukciójára használódik fel, így a nitrogén fixáció során az ammónia képződése mellett számolni kell a hidrogénnek, mint melléktermeknek a keletkezésével is.

554. A mikroorganizmusok energiaforrásként a környezetükben található anyagok igen széles skáláját hasznosítják, és kiválóan alkalmazkodnak a változó környezeti viszonyokhoz.

555. A prokarióták számára fontos energiaforrást jelentő biopolimerek (poliszacharidok, fehérjék, nukleinsavak) és a nagyobb molekulaméretű komplex szerves molekulák (pl. lipidek) felvétele csak mono-, vagy oligomerjeikre, illetve komponenseikre hasításukat követően lehetséges.

556. A biopolimerek lebontásának második lépése a hidrolízis.

557. A hidrolázok a szubsztrát molekulát víz kilépésével hasítják.

558. A hidrolízis során a vízmolekula hidroxil csoportja a szubsztrát molekula egyik, míg a protonja a szubsztrát másik részére kerül.

559. A poliszacharidokban lévő glikozidos kötések lebontásáért a lipázok, a fehérjék peptidkötésének hasításáért a proteázok, míg a trigliceridekben lévő észterkötések hidrolíziséért a glikozidázok felelősek.

560. A szénhidrátok – mint tápanyagok – egyrészt, mint szénforrás, másrészt, mint energiaforrás igen ‚jelentős szerepet töltenek be a mikroorganizmusok anyagcseréjében.

561. A szénhidrátok lebontásában, hasznosításban szerepet játszó extra- és intracelluláris enzimek, a biokémiai reakciók köztestermékei és végtermékei minden mikroorganizmus esetében közel azonosak.

562. A baktériumok energiaforrásként sokféle szénhidrátot hasznosíthatnak és mindig a rendelkezésükre álló szénhidrátoknak megfelelően szintetizálják a bontáshoz szükséges enzimeket.

563. Valamennyi enzim (vagy a különböző enzimfélék) egyidejű, folyamatos termelése több energiát igényelne, mint amennyit a sejt egy energiaforrásból nyerhet.

564. A szénváz lebontásának szabályozásakor az időegység alatt felszabaduló energia mennyisége nem meghatározó.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

565. Több szénforrás esetén – a negatív szabályozásnak köszönhetően – a baktérium elsőnek mindig a számára kedvezőbbet, a könnyebben bonthatót, a nagyobb energiaértékűt hasznosítja, míg a kisebb energiaértékűek és nehezebben bonthatók hidrolíziséhez szükséges enzimek szintézise gátlódik.

566. Amennyiben egy mikroorganizmus számára laktóz és glukóz áll rendelkezésére, előbb mindig a laktózt hasznosítja, és csak amikor az már elfogyott, akkor kezdi a glukózt hidrolizálni.

567. A sejt lebontó folyamatainak szabályozását elsőként az *Escherichia coli* laktóz bontásánál tanulmányozták, amikor is a laktóz mint induktor a lac-operon strukturgénjeinek (mint β-galaktozidáz, permeáz, transzacetiláz) derepresszióját idézi elő.

568. A laktóz két cukor molekulából áll, és hidrolizise során egy molekula glukózra és egy fruktózra bomlik.

569. A β-laktóz vízben való oldhatósága jóval kisebb, mint az α-laktózé.

570. A tejcukor hidrolízise során glükózzá és galaktózzá bomlik.

571. A tejcukor hidrolízise egyrészt a sejtfalhoz kötött extracelluláris β-galaktozidáz, másrészt a laktóz permeáz és az intracelluláris β-galaktozidáz együttes működése révén történhet.

572. A laktóz membránon való átjutása többnyire proton szimport folyamatban történik.

573. A laktóz hidrolízist követően a glükóz a Leloir-út úton át glikolitikusan, a galaktóz pedig az Embden-Meyerhof-Parnas katabolikus út irányában alakul tovább és szolgál a sejtnek energiaforrásként.

574. A Leloir út előkészítő reakciójaként a D-galaktóz-mutatoráz a β-D-galaktózt α-D-galaktózzá alakítja (pl. a *Lactococcus lactis* és a *Penicillium notatum* esetén).

575. A Leloir út első - a galaktokináz katalizálta - lépésében a galaktóz UDP-glükózzá alakul.

576. A Leloir út során az UDP-glükóz-pirofoszforiláz egy pirofoszfát csoportot helyez az UDP-glükózra, (amit így elvon az ezt megelőző reverzibilis reakciókból), és a folyamatot a glükóz-6-foszfát, képzésével a glikolízis irányába tereli.

577. A Leloir út során a foszfoglükomutáz katalízise révén képződött glükóz-6-foszfát az Embden-Meyerhof-Parnas-úton át kapcsolódik be a sejt katabolikus folyamataiba.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

578. Néhány gomba, mint például a *Trichoderma reesei* és az *Aspergillus nidulans* a galaktokináztól független, reduktív úton is bontja a galaktózt.

579. A szacharóz a laktóznál könnyebben hidrolizálható, és a tejcukorral ellentétben, nagyobb szacharóz koncentrációval a bontás aktivitása fokozható.

580. A szacharóz egy redukáló diszaharid, amelyben egy aldohexóz glükóz és egy ketohexóz fruktóz kapcsolódik glikozidos kötéssel.

581. A baktériumok közül több aerob és a fakultatív anaerob szervezet is bontja a szacharózt.

582. A szacharóz mikrobiális bontásának első lépésében egy extracelluláris invertáz emzim a szacharózt glukózra és fruktózra bontja.

583. A szacharóz mikrobiális bontásának során a fruktózból D-szorbitol lesz, a glükózból pedig előbb glukono-δ-laton, majd egy molekula víz belépésével glukonsav képződik.

584. Nagy szacharóz, illetve glukóz és fruktóz koncentráció mellett, a sejt normál anyagcseréjét blokkolva, a szorbitol és glukonsav ekvimolekuláris mennyiségben áramlik ki a sejtből.

585. A keményítő D-glükóz egységekből felépülő poliszacharid, ami számos szervezetben tartalék tápanyagként szolgál, és a baktériumok számára kiváló energiaforrás.

586. A keményítőt két komponens, az amilóz és az amilopektin építi fel.

587. Az amilopektin lineáris szerkezetű, és benne a glükóz molekulák mindvégig α (1,4) glikozidos kötéssel kapcsolódnak, míg az amilózt elágazó szerkezet jellemzi, ahol az alapláncban α (1,4) glikozidos kötéssel, míg az elágazásoknál α (1,6) glikozidos kötésekkel kapcsolódnak a glükóz molekulák.

588. A mikrobák által termelt enzimek az amilózt és az amilopektint egyaránt jól és gyorsan hidrolizálják.

589. Az α-amiláz enzim kizárólag az α (1→4) glikozidos kötéseknél támad, és mindig a nem redukáló láncvégekről hasít le maltóz egységeket.

590. A β-amiláz enzim főként az α (1→4)- és némely esetben az α (1→6) glikozidos kötéseket bontja.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

591. A Szent-Györgyi-Krebs-ciklusban egyetlen glükóz molekula lebontása során 32-33 ATP keletkezhet.

592. A sejtben tartalék tápanyagként raktározott keményítőt az extracelluláris, a környezetéből tápanyagként hasznosított keményítőt pedig a baktérium intracelluláris enzimei hidrolizálják.

593. A keményítő bontó enzimek széles körben megtalálhatók a prokariótákban, tartozzanak ezek akár a *Bacteria* (pl. *Bacillus*, köztük a *Bacillus stearothermophilus*) akár az *Archaea* birodalomba.

594. A keményítőhöz hasonlóan a cellulózt is glükóz egységek építik fel, de míg a keményítő β-glükóz egységekből áll, a cellulózt α -glükóz monomerek alkotják.

595. A vízben jól oldódó, spirális térszerkezetű keményítővel ellentétben, a cellulóz molekula lánc alakú és vízben oldhatatlan.

596. A cellulóz glükóz molekulákból felépülő lineáris poliszacharid, aminek a láncában α -1,4-glükozidos kötéssel kapcsolódnak az anhidro-glükóz monomerek.

597. Monomereit tekintve a cellulózt glükóz molekulák építik fel, a lánc szerkezetének ismétlődő egysége a két glükóz maradékból álló cellobióz.

598. A cellulóz szupramolekuláris szerkezetét a láncon belül és a láncok között lévő kovalens-kötések biztosítják.

599. A cellulóz szerkezeti komplexitása és heterogenitása nagymértékben nehezíti a lebontási folyamatokat.

600. A cellulózban levő mikrofibrillák nagyszámú intermolekuláris kovalens-kötésekkel bíró kristályos, és a kevéssé rendezett amorf régióit eltérő fizikai és térbeli elrendeződés jellemzi.

601. Mind a bakteriális, mind a gomba eredetű cellulázokat bifunkciós domén-szerkezet jellemzi.

602. A cellulázok cellulózkötő doménjének feladata a poliszacharid szerkezetének fellazítása, a láncok hozzáférhetővé tétele és ezt követően a katalitikus egységnek a cellulózhoz kötése.

603. A cellulázok katalitikus aktivitással rendelkező doménjének feladata a glikozidos kötés hidrolizise.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

604. A gombák intracelluláris enzimekkel, enzimrendszerekkel bontják a cellulózt glukóz monomerekre.

605. Az endoglukonázok, vagy 1,4-β-D-glukán-glukanohidrolázok a cellulóz polimer láncain belül szigorúan meghatározott helyeken bontják a kötéseket és hasítják a láncokat.

606. A cellulózbontás során a β-glükozidáz, az előző hasítási reakciók révén keletkezett oligomerek redukáló végéről is glükóz egységeket távolít el.

607. A vízben oldhatatlan cellulózzal ellentétben, a jól oldódó glukóz - a sejt anyagcsere rendszerétől függően – az Emben-Meyerhof-Parnas-, a pentóz-foszfát- vagy az Entner Doudoroff-úton át eloxidálódhat, és energiaforrásként szolgálhat a baktérium számára.

608. Bakteriális és gomba eredetű celluláz enzimeket az iparban is sok helyütt alkalmaznak.

609. A cellulóz lebontása a szén mineralizációjának talán a legnagyobb volumenű története.

610. A pektin növényi eredetű, és rendkívül változatos felépítésű poliszacharid.

611. A pektineket szerkezetük alapján 3 csoportba sorolhatjuk.

612. A homogalakturonát, α-1,4-glikozidos kötésekkel kapcsolódó D-galakturonsav molekulák alkotta lineáris polimer.

613. A ramno-galakturonát . vázát a ramnóz és galakturonsav molekulák váltakozva építik fel, amihez még α-1,5-L-arabinóz és a β-1,4-D-galaktóz monoszacharidok kapcsolódnak.

614. A ramnogalakturonát II. fő vázát 8-10 galakturonsav egység alkotja, amelyhez 12 különböző fajta cukor, illetve ezek homo- és hetero-oligomerjei rendkívül változatos kötésekkel kapcsolódik. .

615. A pektin legfontosabb építő eleme az α-D-galakturonsav, ami jelen lehet szabad savként, metanollal észterezett formában, és tartalmazhat acetil-csoportokat is.

616. A metanol molekulák a galakturonsav hidroxil-csoportjaihoz, míg az acetil-csoportok a karboxilcsoportjához kapcsolódnak észterkötéssel.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

617. Az *Erwinia carotovora, Clostridium acetobutylicum, Clostridium puniceum* fajoknak fontos virulencia tényezője a pektinbontás képessége, a pektináz enzimek termelése.

618. A pektin bontását végző enzimek három fő csoportba – a pektinészterázok, a hidrolázok és a liázok közé - sorolhatók aszerint, hogy milyen típusú kötéseket hasítanak.

619. Az alkálikus pektinázokat a textiliparban (pamut, len, kender kikészítésénél), és a gyümölcsfeldolgozás területén hasznosítják.

620. A savas pH tartományban működő pektinbontó enzimeket főképp a papíriparban, növényolaj feldolgozásánál, valamint kávé és tea fermentációjánál alkalmazzák.

621. A kitin kémiai szerkezetét tekintve N-acetil-D-glükózamin molekulák β-1,4-glikozidos kötéssel felépülő lineáris polimerje.

622. A bontásáért, hidrolíziséért felelős kitináz rendszer mindig több, különböző méretű és specifitású enzimből tevődik össze.

623. Az endokitinázok a lánc belsejében random módon hasítanak, aminek eredményeként kitin oligomerek keletkeznek.

624. Az N-acetil-glükózaminidázok a kitin oligomereknek, illetve az intakt kitinnek redukáló láncvégeiről hidrolizálnak monomereket.

625. A kitobiozidáz kizárólag kitobióz dimereket hasít le a kitinszál redukáló végéről.

626. A glikolízis – hexóz-difoszfát-, vagy felfedezőinek tiszteletére Embden–Meyerhof–Parnas (EMP) útnak nevezett reakciósor - az „egyetemes” anyagcsere folyamatok egyike.

627. A hexóz-difoszfát út a legősibb anyagcsere utak közé tartozik.

628. A hexóz-difoszfát út koenzimigénye számottevő, energiatermelése pedig szubsztrát szintű foszforilációval történik.

629. A glikolízis folyamatát, aminek során egy molekula glukózból 4 piroszőlősav képződik, az alábbiak szerint összesíthetjük:

glukóz + 2 ATP + 2 Pi + 2 NAD^+ → 4 piroszőlősav + 4 ATP + 2NADH+H^+

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

630. Az Embden–Meyerhof–Parnas (EMP) út első, energiaigényes előkészítő szakaszában történik a hexózok aktiválása, aminek eredményeképpen hexózfoszfátok és -biszfoszfátok jönnek létre.

631. A glikolízis első lépése alatt anaerob és fakultatív anaerob baktériumoknál a glukóz már a membránon való átjutáskor - a foszfotranszferáz rendszer közreműködésével történő aktív transzport során - foszforilálódik.

632. A glikolízis második lépése a glulóz-6-foszfát fruktóz-6-foszfáttá való átalakulása, a kis szabadenergia változásnak köszönhetően már irreverzibilis folyamat.

633. A glikolízis harmadik lépése egy ATP terhére történő foszforilációval, a fruktóz-1,6-biszfoszfát képződése.

634. A glikolízis kulcsenzime a froszfofruktokináz ($+Mg^{2+}$), aminek fontos szerepe van a glukóz anyagcsere szabályozásban.

635. Az ATP-től eltérően a szénhidrátlebontás egyes intermedier vegyületei (mint pl. glicerinsav-foszfátok, PEP) alloszterikusan nem gátolják az foszfofruktokináz működését.

636. A glikolízis során hat szénatomos fruktóz–1,6-biszfoszfátot az aldoláz enzim a 3. és 4. szénatomok közti kötésnél két triózfoszfáttá hasítja.

637. A glikolízis során a glicerinaldehid-3-foszfát egy dehidrogenáz enzim és a NAD^+-koenzim közreműködésével glicerinsav-foszfáttá oxidálódik, miközben triózonként egy NAD^+ redukálódik.

638. A glikolízis során a glicerinaldehid-3-foszfát a dehidrogenáz aktív központjában lévő cisztein oldallánccal előbb egy tiofélacetál, majd egy nagyenergiájú acil-tioészter intermediert képez, majd egy molekula anorganikus foszfát belépésével alakul át glicerinsav-1,3-biszfoszfáttá.

639. A glikolízis során a glicerinsav-1,3-biszfoszfátból glicerinsav-3-foszfát lesz, miközben a nagyenergiájú acilfoszfátjáról leváló foszfát csoport egy ADP-re tevődik át, és triózonként kettő-kettő ATP képződik.

640. A glikolízis első szubsztrát szintű foszforilációja során a reakciósor sztöchiometriáját tekintve, egy kiindulási glukóz molekulára számítva 4 molekula ATP képződik.

641. A glikolízis során a foszfoenolpiruvát nagyenergiájú foszfát csoportja egy ADP-ből ATP-t képez, miközben enolpiroszőlősav keletkezik.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

642. A glikolízis második szusztrátszintű foszforilációja során, ami triózonként egy (1 kiindulási glukózra számolva pedig 2) ATP szintézise zajlik.

643. A glikolízis során az enolpiroszőlősav, a sokkal stabilabb piroszőlősavvá már spontán, nem enzimatikus úton alakul át.

644. A piroszőlősav szintézise a glikolízis utolsó előtti lépése.

645. A glikolízis során a piroszőlősav fontos elágazási pont, ahonnan a reakcióutak - a sejt anyagcsere rendszere, valamint a környezet oxigén tenziójának függvényében - mind az anaerob, mind pedig az aerob anyagcsere irányában folytatódhatnak.

646. A glikolízis során a piroszőlősav anaerob körülmények között redukálódik, és a folyamat során 2 ATP képződik.

647. A glikolízis során a piroszőlősav aerob körülmények között acetil-CoA-vá alakul és a citrát ciklusban oxidálódik.

648. A glikolízis folyamata során egy molekula glukózból 2 piroszőlősav lesz, miközben 1 NADH $+H^+$ valamint 2 ATP képződik.

649. A pentóz-foszfát útnak, – más néven hexóz-monofoszfát-söntnek, vagy leírójának tiszteletére Horecker-útnak - nevezett reakciósor aerob és fakultatív anaerob baktériumokban egyaránt megtalálható.

650. A pentóz-foszfát út működése esszenciális, mivel számos létfontosságú vegyület képződését teszi lehetővé.

651. A glukóz-6-foszfátból kiinduló, - és három-, négy-, öt-, hat- és hét-szénatomos cukorfoszfátokon keresztül zajló - pentóz-foszfát út összevont reakcióegyenlete a:

3 glükóz-6-P + 6 $NADP^+$ → 6 $NADPH+H^+$ + 6 $^+$ + 3 CO_2 + 5 glicerinaldehid-3-P

vagy

6 glükóz-6-P + 12 $NADP^+$ → 12 $NADPH+H^+$ + 6 CO_2 + 5 glükóz-6-P

652. A különböző szénatom számú intermediereken túlmenően, a pentóz-foszfát út fő funkciója $NADPH+H^+$ előállítása a sejtben folyó oxidatív bioszintetikus folyamatok számára.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

653. A pentóz-foszfát út során keletkező glicerinaldehid-3-foszfát – a glikolízis első szabályozási pontjait elkerülve – kapcsolódhat be az Embden-Meyerhof-útba, és ezzel annak folyamatosságát biztosíthatja, vagy éppen a glükoneogenezis irányába futva ismét glükóz-6-foszfáttá alakulhat.

654. A pentóz-foszfát út reakciói két fő részre, egy oxidatív és egy nem oxidatív szakaszra bonthatóak.

655. A pentóz-foszfát út során a glukóz direkt oxidációja alkalmával a glukóz-6-foszfátot a $NADP^+$ specifikus glukóz-6-foszfát-dehidrogenáz redukálja, miközben egy molekula $NADP^+$ redukálódik, és 6-foszfo-glukonolakton képződik.

656. A pentóz-foszfát út során a lakton gyűrű hasadását a 6-foszfo-glukonsav kialakulása, majd egy dekarboxilezéssel egybekötött újabb oxidációs lépés követi, mialatt egy $NADP^+$ redukálódik.

657. A pentóz-foszfát út második szakaszában - a nem oxidatív jellegű reakciók sorozata következik, amit a ribulóz-5-foszfátnak xilulóz-5-foszfáttá és ribóz-5 foszfáttá alakulása vezet be.

658. A pentóz-foszfát út második szakaszában zajló traszketoláz és transzaldoláz reakciók sora különböző szénatom számú intermedierekkel szolgál, valamint regenerálhatja a hat szénatomos cukorfoszfátokat.

659. A pentóz-foszfát utat pentóz-foszfát-ciklusnak is nevezik, mivel megfelelő körülmények között a glicerinaldehid-3-foszfát és a fruktóz-6-foszfát glukóz-6-foszfáttá alakulva regenerálhatja a kiindulási hat szénatomos cukorfoszfátokat.

660. A pentóz-foszfát-út esszenciális a sejt számára, mivel a bioszintézisekhez $NADPH+H^+$-t állít elő.

661. A pentóz-foszfát-út során képződött eritróz-4-foszfát, enolpiroszőlősav-foszfáttal kapcsolódva, az aromás gyűrűk szintézisének kiinduló pontja.

662. A pentóz-foszfát-út során fruktóz-5-foszfát autotróf mikrobákban fruktóz-1,5-foszfáttá alakulva, a CO_2-fixáció fontos széndioxod akceptora.

663. A pentóz-foszfát, vagy Horecker-út lefolyása és intenzitása mindig a sejt igényei szerint alakul.

664. A pentóz-foszfát, vagy Horecker-út szabályozásában a glukóz redukciója és a $NADPH+H^+$ koncentrációja a meghatározó tényező.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

665. Ha a sejtnek több ribózra és kevesebb NADPH+H^+-ra van szüksége, akkor a pentóz-foszfát út során a glukóz-bontás folyamata a glikolitikus útvonalon indul el, és halad glicerinaldehid-3-foszfátig, majd ezt követően transzaldoláz és -ketoláz reakciókkal ribóz-5-foszfát képződik.

666. Abban az esetben, ha a mikroorganizmusnak azonos mértékben van igénye ribózra és NADPH+H^+-ra, akkor a pentóz-foszfát-út a glukóz direkt oxidációjával indul, és megy ribóz-5-foszfátig.

667. A nukleotidok bontásakor keletkező pentózok átalakítása nem történhet meg a pentóz-foszfát úton.

668. Az Entner-Doudoroff–út is a hexózok degradációját szolgálja, ezt a csak a valódi baktériumokban fellelhető reakciósort a *Pseudomonas saccharophila*-t vizsgálva fedezték fel (1951).

669. Azt a folyamatot (Entner-Doudoroff–út), aminek során egy molekula glukózból 3 piroszőlősav képződik, az alábbiak szerint összesíthetjük:

glukóz + ATP + Pi + $NADP^+$ + NAD^+ → 3 piroszőlősav + 2 ATP + NADPH+H^+ + NADH+H^+

670. Az Entner-Doudoroff–út az Embden-Meyerhof-Parnas féle glikolízis alternatív útjának tekinthető.

671. Az Entner-Doudoroff–út indítása a pentóz-foszfát útéval azonos, miszerint a glukóz-6-foszfátot a glukóz-6-foszfát-dehidrogenáz oxidálja, miközben egy molekula $NADP^+$ redukálódik, és előbb 6-foszfo-glukonolakton, majd 6-foszfo-glukonsav képződik.

672. Az Entner-Doudoroff anyagcsereút a glikolízis regulációs pontjait elkerülve képes triózfoszfátok képzésére.

673. Mind a glikolízis mind pedig az Entner-Doudoroff-út teljessé vált ciklusa végén piroszőlősav keletkezik, de alapvető különbség, hogy glikolitikus úton a glukóz 1. és 4. szénatomja, míg az Entner-Doudoroff-út során a glukóz 3. és 4. szénatomja képezi a piruvuvát karboxilcsoportját.

674. Az Embden-Meyerhof-Parnas-útban 2 molekula ATP és 2 molekula NADH+H^+ képződik, míg az Entner-Doudoroff-út során 1 ATP, 1 NADPH+H^+ és 1 molekula NADH+H^+ a nyereség.

675. Az bakteriális anyagcserében az Entner-Doudoroff-út különböző módosulásaival találkozhatunk.

676. Az Entner-Doudoroff–út számos mikroorganizmus esetében csak periférikus szerepet játszik a központi anyagcserében.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

677. Az Entner-Doudoroff-út ciklikus működésének lényege, hogy a három szénatomos cukorfoszfátokból glukóz regenerálható.

678. Az Entner-Doudoroff-út egyrészt intermediereket, másrészt elektrontranszportlánc foszforilációval ATP-t képez.

679. Az Entner-Doudoroff-út kulcsenzime az oxidáló képességet biztosító dehidrogenáz.

680. A különböző szénhidrátok bontási, illetve hasznosítási folyamatainak kezdeti lépéseinél számos anyagcsereút jöhet számításba, azonban valamennyi szénhidrát bontó folyamat eredményeként piroszőlősav képződik.

681. A prokariota sejtekben aerob feltételek között a piroszőlősav oxidálódik, és ennek eredményeként az anyagcsere egyik legfontosabb intermedier vegyülete, acetil-koenzimA (KoASH) jön létre.

682. A piroszőlősav oxidációját több köztilépésen át a piruvát dehidrogenáz enzimkomplex katalizálja.

683. A piroszőlősav oxidációja során a piruvát dehidrogenáz először - a tiaminpirofoszfát közreműködésével - kettő CO_2 –t hasít le a piroszőlősavról.

684. A piroszőlősav oxidációját során létrejött dekarboxilációs termék a liponsavamidra kerül, miközben egy oxidációs folyamattal két elektront veszít, majd az acetil csoport egy koenzimA-hoz kötődik, és létrejön az acetil-KoA.

685. A piroszőlősav oxidációjának utolsó két lépése során a liponsavamidot a FAD^+, míg az így keletkezett $FADH_2$-t a NAD^+ redukálja.

686. A lipidek – ezek a kémiai szerkezetüket tekintve igen változatos vegyületek - a természetben széles körben elterjedtek, a prokarióta sejtekben fontos sejtalkotók.

687. A lipidek biológiailag jól lebonthatók, és kiváló szubsztrátjai a mikroorganizmusok katabolikus anyagcseréjének.

688. A zsírsavak a glicerinhez – ehhez a háromértékű alkoholhoz – észter-, ritkábban éter-, vagy savamidkötéssel kapcsolódhatnak.

689. A lipidek hidrolízisét a mikrobákban széles körben megtalálható, kis aktivitású lipolitikus enzimek, a lipázok végzik.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

690. A lipideket első körben a lipázok bontják és mobilizálják.

691. A lipázok olyan enzimek, amelyek lipideket és nagyon különböző lánchosszúságú acilésztereket hidrolizálnak.

692. A valódi lipázok szubsztrátjai *(a neutrális zsírok és olajok)* a triacil-gliceridek, amelyek az enzim hatására glicerinre és zsírsavakra bomlanak.

693. A lipidek lipáz enzim által katalizált hidrolizise során a triacil-glicerid előbb egy molekula víz kilépésével 1,2 diacil-glicerid, majd egy újabb víz molekula távozásával monoacil-glicerid, és végezetül glicerin lesz.

694. A lipáz aktivitás eredményeként létrejött szabad zsírsavakat és glicerint a kemoorganotróf mikroorganizmusok mind anaerob, mind aerob úton tovább bonthatják.

695. A foszfolipideket speciális enzimek, a foszfolipázok bontják.

696. A foszfolipáz A és B enzim - a lipázoktól eltérően - a zsírsavak foszfátészter kötéseit hasítja.

697. A foszfolipáz C és D a zsírsavak észterkötéseit hasítja, s így típusában különbözik a foszfolipáz A és B enzimektől.

698. A foszfolipáz aktivitás eredményeként szabad zsírsavakat és glicerint kapunk.

699. A lipidek hidrolízise során képződő glicerin - a glicerin kináz katalizálta folyamatban - glicerin-3-foszfáttá alakulhat, ami a glicerin-foszfát-dehidrogenáz hatására dihidroxiacetonfoszfáttá, illetve glicerinaldehid-3-foszfáttá oxidálódik, miközben egy molekula NAD^+ redukálódik.

700. A szabaddá váló zsírsavak egyrészt a szénhidrátok felépítéséhez nyújthatnak szénvázakat, másrészt energiaforrásként szolgálva, a zsírsavak β-oxidációs folyamatain keresztül metabolizálódnak.

701. A zsírsavak jelentős része a β-oxidáció lépésein keresztül bomlik le, ezt a folyamatot a zsírsav aktiválása vezeti be.

702. A zsírsavak β-oxidációja során az aktiváláshoz szükséges energiát 4 ATP, a katalízisét pedig az acetil-CoA szintetáz biztosítja.

703. Reduktív lebontásuk előtt a zsírsavak egy koenzimA-hoz kapcsolódnak.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

704. A zsírsavak β-oxidációs folyamata során az oxidáció, hidratálás, újabb oxidáció, és tiolízis reakciók ismétlődnek, miközben egy-egy ilyen ciklus alatt a zsírsav lánc 4-4 szénatommal megrövidül.

705. A telítetlen zsírsavak β-oxidációja alapjában véve megegyezik a telített zsírok oxidációs folyamataival, de a lebontási folyamat során a kettős kötéshez érve, az eonil-koenzimA izomeráz a ciszΔ^3 formációjú kettős kötést transz Δ^2 konformációba rendezi és helyezi át.

706. A páratlan szénatom számú zsírsavak β-oxidációja során három szénatomos propionil-koenzimA képződik, majd egy ATP független úton alakul át szukcinil-koenzimA-vá.

707. A páratlan szénatom számú zsírsavak a β-oxidációja során keletkező szukcinil-koenzimA belép a Szent-Györgyi-Krebs-ciklusba, és itt tovább redukálódik.

708. A lipid bontás és ezen belül is a zsírsavak β-oxidációja alapvető szerepet játszik az energiafelszabadítás és a jól metabolizálható intermedierek, mint az acetil-koenzimA, (páratlan szénatom számú zsírsavak esetén pedig a szukcinil-koenzimA) előállításában.

709. A trikarbonsav ciklusban mind az acetil-koenzimA, mind a szukcinil-koenzimA tovább redukálódik.

710. A zsírsav oxidáció első lépése ATP terhére történő aktiválás, az aktiválási reakció ATP igénye a zsírsavlánc hosszától függ.

711. A zsírsavak β-oxidációs folyamatát, példaként a páros szénatomszámú, 16 szénatomos palmitinsavat kiválasztva, az alábbiak szerint összesíthetjük:

palmitinsav + ATP + CoA → palmitil-KoA + AMT + PP_i

palmitil-KoA + 7 FAD + 7 NAD^+ + 7 KoA + 7 H_2O → 8 acetil-KoA + 7 $FADH_2$ + 7 NADH+H^+ +7^+.

712. Energetikai szempontból a zsírsavbontás nagyon gazdaságos folyamat.

713. A prokarióták fehérjéket is bontanak és hasznosíthatnak anyag- és energiaforrásként.

714. Tápanyaghiány esetén a prokarióta sejt saját fehérjéinek növekvő hidrolízise biztosíthatja a megfelelő aminosav mennyiséget.

715. A fehérjék peptidkötésének hasításáért a proteázok és peptidázok felelősek.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

716. A proteázok (exopeptidázok) a peptidlánc végeiről egyesével hasítják le az aminosavakat.

717. A peptidázok (endopeptidázok) a belső peptidkötések hasítását (proteolízis) katalizáló enzimek.

718. Az aminopeptidázok a C-terminálison, a karboxipeptidázok az N-terminálison bontják a fehérjéket.

719. Bár a peptidkötés hidrolízise exergonikus folyamat, az in vivo proteolízis mégis ATP-t igényel.

720. A prokarióták (*Archaea* és *Bacteria*) fehérje bontása az α- és β-alegységből álló proteaszóma enzimkomplexekben proteázok segítségével történik.

721. Az aminosavak karboxilcsoportját tág szubsztrátspecifitású dekarboxiláz enzimek által lehasítva ammónia keletkezik.

722. Az aminosavak transzaminálása során az aminosavtól független α-ketosav és ammónia keletkezik.

723. Az aminosav oxidázok flavoproteinek.

724. A liázok által katalizált dezaminálás során az ammónia egy kettős kötés hátrahagyásával távozik.

725. A különböző tápanyagok – mint a szénhidrátok, zsírok, fehérjék - bontási és hasznosítási folyamatainak számos, egymástól eltérő anyagcsereútja létezik.

726. Szinte valamennyi tápanyag oxidációjának végső lépései a Szent-Györgyi – Krebs ciklusba, más néven trikarbonsav-, vagy citrát (citromsav) ciklusba torkollanak.

727. A különböző tápanyagok a citrát ciklusba már csak acetil-koenzimA, szukcinil-koenzimA és α-keto-glutársav formájában léphetnek be.

728. A Citrát-ciklus első lépésében az acetil-koenzimA két szénatomos acetil csoportjának és a hat szénatomos oxálacetát kondenzációjának révén citromsavat kapunk.

729. A Citrát-ciklus első lépését a citrát szintáz katalizálja, amihez előbb az oxálacetát, majd az ennek hatására történő konformációváltozást követően, az acetil-koenzimA kapcsolódik.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

730. A Citrát-ciklus első lépését követő izomerizációs folyamatban a citromsavból kettő vízmolekula kilépésével előbb cisz- akonitsav, majd egy sztereospecifikus vízaddícióval izocitromsav képződik.

731. A Citrát-ciklusban az izocitromsav oxidációja során egy NADP vagy NAD redukálódik, és előbb egy instabil oxálborostyánkősav, majd ennek dekarboxilációjával α-ketoglutársav keletkezik.

732. A citrát-kör C4 szakaszában a nagyenergiájú szukcinil-koenzimA tioészter kötésének hasításakor szubsztrátszintű foszforilációval kettő ATP szintetizálódik, miközben a koenzimA felszabadul és borostyánkősav képződik.

733. A Citrát-kör C4 szakaszában keletkezett borostyánkősav telítetlen fumársavvá oxidálódik a szukcinát dehidrogenáz és koenzime, a NAD hatására.

734. A Citrát-kör C4 szakaszában keletkezett fumársav egy víz molekula sztereospecifikus addíciójával előbb L-almasavvá, majd az almasav dehidrogenáz katalízise mellett egy NAD redukciójával oxálecetsavvá alakul.

735. A citrát körben az acetil-KoA acetil csoportjából 2 molekula CO_2, 2 $NADH+H^+$, 1 $NADPH+H^+$, 1 $FADH_2$ és 1 molekula ATP keletkezeik.

736. A citromsav ciklus oxidatív reakciói révén kizárólag elektrontranszport-foszforiláció útján termelődik energia.

737. A citromsav ciklus során képződött redukált koenzimek visszaoxidálása az elektrontranszport láncon keresztül történik.

738. A Citrát-körben ciklusonként citromsavtól kiindulva 12 ATP, piroszőlősavból kiindulva 15 ATP keletkezik.

739. A Szent-Györgyi - Krebs ciklus intenzitása és ennek megfelelően a metabolitok belépése az ATP-ADP rendszer feltöltöttsége alapján szabályozott.

740. A citrátkör feltöltése a foszfoenol-piruvátból, vagy piroszőlősavból kiinduló anaplerotikus reakciókon keresztül történik.

741. A különböző biopolimerek – mint fehérjék és zsírok - degradációs termékei, a citrát-cikluson, illetve az oxálacetáton át foszfoenolpiruváttá alakulva, beléphetnek az Embden-Meyerhof-útba, ahol a glükoneogenezis útján glükóz, vagy glikogén szintézishez használódhatnak fel.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

742. A Citrát-ciklust a katabolikus és anabolikus anyagcsere áramlások folyamatossága tartja állandó mozgásban.

743. A Citrát-ciklus megakadályozza a sejt anyagcsere-intermedierek felhalmozódását azáltal, hogy azok a ciklusba belépve redukálódnak.

744. A Citrát-ciklus saját intermedierjeinek mennyiségét az azokból kiinduló szintézisek csökkenthetik.

745. A szukcinil-KoA a porfiringyűrű prekurzora, ami például a citokróm, a klorofill, a B_{12}-vitamin vagy a kataláz enzim szerkezetének az alapját képezi.

746. A citromsav ciklus a sejtben zajló bioszintetikus folyamatok számára mind prekurzorokat, mind energiát biztosít.

747. A ciklus felfedezése meghatározó mérföldköve volt az anyagcsere kutatásnak. Szent-Györgyi Albert a citromsav ciklus egyes reakcióinak (és a C-vitamin) kutatásáért 1937-ben, Hans Adolf Krebs pedig a citrát-kör felfedezéséért 1953-ban Nobel-díjat kapott.

748. A citromsav-ciklus energiatermelő, de szénfogyasztó mechanizmusával ellentétben, a glioxalát-ciklus szénkonzerváló, építő jellegű folyamat.

749. A glioxalát-ciklusból kimaradnak a citromsav-ciklus szén-dioxid vesztéssel járó lépései.

750. A glioxalát-ciklus - a citrát-ciklustól eltérően - oxálecetsav és acetil-koenzimA kondenzációjával indul, majd az így kapott citromsavból egy izomerizációs folyamat révén izocitromsav képződik.

751. A glioxalát-ciklusban az izocitráz-liáz (izicitritáz) katalízise mellett az izocitromsav glioxálsavra és borostyánkősavra hasad.

752. A glioxalát-ciklusban a glioxálsav egy acetil-koenzimA-val kapcsolódva, - a malát szintetáz hatására - almasavat képez, ami aztán az almasav dehidrogenáz mellett oxálecetsavvá alakul.

753. A glioxalát-ciklusban az izocitráz-liáz másik terméke, a borostyánkősav - szintén a citromsav-ciklusból ismert módon – fumársavon és almasavon át képez oxálecetsavat.

754. A glioxalát-ciklusban képződő oxálacetát nem része a ciklusnak, s így szintézisekhez a ciklus zavartalan működése nélkül nem lehet felhasználni.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

755. A glioxalát-ciklus két kulcsenzime az izocitrát-liáz és az almasav-szintetáz, és ezeknek köszönhetően számos anaerob baktérium acetáton, mint egyedüli szénforráson képes növekedni.

756. A citromsav-ciklusban az acetil-koenzimA - a katalitikus mennyiségű négy szénatomos dikarboxilsavak mellett – eloxidálódik, és szénatomjai szén-dioxid formájában távoznak.

757. A glioxalát-ciklusba belépő négy molekula acetil-KoA-ból ciklusonként egy négyszénatomos dikarbonsav képződik.

758. A glioxalát-ciklus lehetőséget nyújt a citromsav-ciklus intermedierjeinek feltöltésére anélkül, hogy a sejtnek CO_2-fixációhoz kellene folyamodnia.

A PROKARIÓTÁK VÁLTOZATOS ENERGIATERMELÉSE

759. A fermentációs folyamatokban az energia előállítása szerves anyagok aerob bontása során történik.

760. A fermentációs folyamatok során ATP szintézis csak néhány esetben kapcsolódik elektrontranszport lánchoz.

761. A *Zymomonas* genusz tagjai - így pl. a *Zymomonas mobilis (Lindner, 1928)* – egy molekula glükóz (vagy fruktóz) fermentációja során két molekula etanolt és két szén-dioxidot képeznek, miközben 1 ATP keletkezik.

762. A *Zymomonas* alkoholos erjesztése során az anyagcsereút első részében a glükóz-6-foszfát egy NAD specifikus dehidrogenáz hatására glükonsav-6-foszfáttá oxidálódik, ami víz kilépéssel 2-keto-3-deoxi-6-foszfoglükonsavvá alakul.

763. A *Zymomonas* alkoholos erjesztése során glicerinaldehid-3-foszfátból pedig a glikolízis reakcióútján keresztül képződik piroszőlősav, ami ugyancsak egy acetaldehiden át bomlik szén-dioxidra és etilalkoholra.

764. A *Zymomonas* alkoholos erjesztése során oxidálódott NAD koenzimek regenerálása acetaldehid segítségével történik.

765. A *Zymomonas mobilis*-t – ezt a Gram negatív fakultatív anaerob baktériumot - 40%-os alkohol és 10-12%-os cukortolerancia jellemzi.

766. A *Zymomonas* alkoholos erjesztése során a cukrokból fermentált alkohol mennyisége, bár más úton képződik, de a *Saccharomyces cerevisiae*-éhez hasonló.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

767. Az élesztők pl. *Saccharomyces cerevisiae* által megvalósított glikolitikus fermentációs úton ugyanis a szén-dioxid a glükóz 1. és 4. szénatomjából származik, míg a *Zymomonas lindneri*-nél az 3. és 4. szénatomokból keletkezik.

768. A *Zymomonas mobilis* növények, pl. a kék agavék (*Agave tequilana*) felszínén él (Mexikóban – megfelelő főzést, aprítást és cefrézést követően – ezeknek a növényeknek az alkoholos erjesztésével készül a tequila).

769. Az Embden-Meyerhof-Parnas-úthoz kapcsolódó erjesztési folyamatokban a szénhidrátok oxidációja a glikolízis reakciósorán át a piroszőlősavig halad, miközben szubsztrátszintű foszforilációval négy molekula ATP keletkezik és négy molekula NAD redukálódik.

770. Az etilalkoholos erjedésnél, a glükózból a glikolízis útján piroszőlősav, majd ebből etanol és szén-dioxid keletkezik.

771. A piruvát dekarboxiláz hatására a piroszőlősavról egy CO_2 lehasad és így acetaldehiddé alakul.

772. A prokariótáknál az etilalkohol nem önmagában, hanem mindig valamilyen más erjesztési végtermékek társaságában jelenik meg (kivéve: *Sarcina ventriculi*).

773. Az élesztőgombák prokarióta szervezetek, amelyek aerob környezeti feltételek mellett oxidatív anyagcserét folytatnak.

774. Az élesztőgombák a glükózból képződött piroszőlősavból a citromsav-cikluson és a terminális oxidáción át nagy mennyiségű energiát (38 ATP/1molekula glükóz) nyernek és gyorsan szaporodnak.

775. Az élesztőgombák anaerob feltételek között fermentálnak, a piroszőlősavból etanolt képeznek, miközben energiát csak szubsztrátszintű foszforilációval nyernek (6 ATP/1molekula glükóz).

776. A sör erjedésénél szubsztrátként szolgáló cukrok, az árpa keményítőtartalmának enzimatikus (α-, β-amiláz, glükozidáz) bontása során képződnek.

777. A sörgyártás során alkalmazott komló az ízanyagokon túlmenően, antibakteriális tulajdonságai révén, a nem kívánatos mikrobák szaporodását is visszaszorítja.

778. A szőlő nagy mennyiségű szénhidrátot, főként répacukrot tartalmaz, ami részben az érés, részben a feldolgozás során glukózzá és szacharózzá bomlik.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

779. A szőlő erjesztését a szőlőn, illetve a mustban jelen lévő *Kloeckera* és *Hanseniaspora* fajok indítják, de kis toleranciájuk miatt 3 - 5 tf% alkoholtartalomnál már elpusztulnak.

780. A *Saccharomyces vini* legjobb törzseivel erjesztett mustból kitűnő minőségű, még 16 tf% -osnál nagyobb alkoholtartalmú borokat is nyernek.

781. A pálinkakészítéskor kierjedt gyümölcscefre desztillálását, lepárlását követően, 40-60% alkoholtartalmú italt kapunk.

782. Pálinkakészítés során a gyümölcscefréket saját törzseik erjesztik, vagy ipari méretekben borélesztőkkel is beoltják őket.

783. A kelesztett kenyér lágy, lyukacsos szerkezetét az alkoholos erjesztés során képződött O_2-nek köszönhetjük.

784. Az emberi élelmezésre nem hasznosítható nyersanyagokból (pl. lignocellulózból, kommunális hulladékból) ipari méretekben előállított etanol pedig jó alternatíva a fosszilis üzemanyagok és a kőolaj alapú termékek kiváltására.

785. Ha a glikolízis során keletkezett $NADH+H^+$-t az alkohol-dehidrogenáz helyett a glicerinfoszfát-dehidrogenáz regenerálja, a folyamat végén glicerin képződik.

786. Az etanolos erjedés során az etilalkohol prekurzorát, az acetaldehidet elvonva, a $NADH+H^+$ a didroxiaceton-foszfátra kerül, és az etanol helyett glicerin keletkezik.

787. A glicerines erjedés és a nagy (7-24 g/l) glicerintartalom az aszú borokra is jellemző.

788. A glicerines-butándiolos fermentáció során a piroszőlősavból, pontosabban az ebből keletkező acetaldehidből acetoin, ill. butándiol képződik.

789. A glicerines-ecetsavas-alkoholos fermentáció eredményeként a glicerin mellett etanol és ecetsav nem jelenik meg.

790. A glicerines-acetonos és glicerines-izopropanolos erjesztés végtermékei között aceton, illetve izopropanol szerepel.

791. Butilalkoholos-vajsavas erjesztéssel a piroszőlősavból végtermékként ecetsav, vajsav, butilalkohol, aceton, izopropil-alkohol, etanol, CO_2 és H_2 képződhet.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

792. A butilalkoholos-vajsavas fermentáció során a piroszőlősav először dekarboxileződik és egy koenzimA-hoz kapcsolódik.

793. Az erjesztési folyamatok során az egyes termékek egymáshoz viszonyított aránya mindig változatlan.

794. Az erjesztési folyamatok első szakaszában – a sejtek exponenciális szaporodásának idején - a pH csökken (kb. pH=5,2-re) amit a szerves savak, az ecetsav és főként a vajsav képződése okoz.

795. Az erjesztési folyamatok során a stacioner növekedési fázisba kerülő sejtek egyre inkább acetont és butanolt állítanak elő, a folyamat előrehaladtával a pH tovább csökken.

796. A fermentációs termékek minőségi megoszlását a faji, ill. törzsi identitáson kívül a tenyész- illetve a fermentációs körülmények, mint például a hőmérséklet, pH stb. nem befolyásolják.

797. Butilalkoholos-vajsavas fermentációra számos mikroorganizmus képes, az acetont azonban csak kevés baktérium redukálja izopropanollá.

798. A baktériumok butanol termelését Pasteur már 1861-en leírta, Chaim Weizmann pedig 1912-ben kitenyésztette a fermentációja során acetont, etanolt és butanolt képző *Clostridium acetobutylicum*–ot.

799. Az első világháború előtti időkben a szintetikus gumi gyártásához használt butadiént, a háború alatt a TNT (trinitrotoluol) robbanóanyaghoz szükséges acetont, míg 1918 után a cellulóz-nitrát előállításához felhasznált butanolt állították elő mikrobiológiai uton.

800. Napjainkra a petróleum alapú termékek nagyrészt helyettesítik, de mégsem szorították ki teljesen a fermentációs termékeket.

801. A tejiparban egyes erjedési formákat végző mikroorganizmusok, mint például a *Clostidium butyricum* a nemkívánatos baktériumok közé tartozik, mivel a sajtok másodlagos vajsavas erjedését és puffadását okozza.

802. A butilén-glikolos fermentációs folyamat során az α-acetolaktát-szintáz hatására két piroszőlősav kondenzációja, és dekarboxileződése révén előbb α-acetolaktát, majd acetoin keletkezik, aminek a 2,3-butándiol-dehidrogenáz katalizálta redukciója hozza létre a 2,3-butándiolt.

803. Az *Escherichia*, *Salmonella*, *Shigella* és *Proteus* nemzetségek tagjait az un. vegyes savas erjesztés jellemzi, aminek során tejsav, etanol, ecetsav, hangyasav, borostyánkősav, szén-dioxid és hidrogén termelődik.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

804. A vegyes savas erjesztés során a piroszőlősavból egyrészt a laktát-dehidrogenáz hatására tejsav képződik, másrészt a piruvát-formiát-liázzal acetil-koenzimA-ra és hangyasavra bomlik.

805. A vegyes savas erjesztés során az acetil-koenzimA acetilcsoportjából dehidrogenázok hatására acetaldehiden át ecetsav képződik, a foszfotranszacetiláz és egy kináz katalízisével meg acetil-koenzimA-n keresztül etilalkohol keletkezik.

806. A *Propionibacterium*-ok a Wood-Werkman-ciklus során állítanak elő piroszőlősavból propionsavat.

807. A *Propionibacterium*-ok Gram pozitív, nagy GC tartalmú, aerob szervezetek.

808. A *Propionibacterium*-ok az emberi bőr normál biotájának tagjai, bár a *Propionibacterium acne* gyulladásos folyamatokat is okozhat.

809. A *Propionibacterium*-ok legnagyobb számban a kérődzők gyomrában, béltraktusában találhatók, ahol a *Propionibacterium*-ok és a *Veilonella* fajok részben a növényi szénhidrátok bontásából nyert piruvát, részben a citrátkör intermedierjeinek, valamint a glicerin átalakításával nyernek propionsavat.

810. A *Propionibacterium*-ok a tejben is megtalálhatók.

811. *Propionibaktérium* kultúrák adják a svájci sajtok jellegzetes aromáját.

812. A homofermentatív tejsavas erjesztők a laktát-dehidrogenáz katalízise mellett, piroszőlősavból tejsavat képeznek, miközben négymolekula $NADH+H^+ \rightarrow NAD^+$-dá oxidálódik.

813. A tejsavbaktériumok (*Lactobacillaceae*) a *Firmicutes* osztályba tartozó Gram-pozitív, pálca alakú, obligát fermentáló szervezetek.

814. A tejsavbaktériumok a porfirineket (citokróm, kataláz) és ezzel együtt légzési láncot sem tartalmaznak.

815. A tejsavbaktériumok oxigén jelenlétében is fermentálnak, és ilyenkor flavoprotein-oxidáz, illetve nikotinamid-dinukleotid peroxidáz aktivitásuk révén hidrogén-peroxidot képeznek.

816. A tejsavbaktériumok pH 4,4-es értéknél is növekednek, fermentációs folyamataikat általában a tejsav 0,2%-os koncentrációja állítja le.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

817. A tejsavbaktériumok számára a glükóz a legkönnyebben asszimilálható szénforrás, többségük azonban csak a laktóz bontására képes.

818. A *Lactobacillus*-ok a hüvely és a bélcsatorna normál biotájának tagjai, és ez utóbbi első kolonizálói közé tartoznak.

819. A *Lactobacillus*-ok fontos szerepet töltenek be az aludttej, a túró, a siló stb. előállításánál.

820. A fermentációs alapú tejsavat az ipar más területein, mint például a műanyagiparban is hasznosítják, dehidratált formája az akrilsav polimer alapanyaga.

821. Tejsavképzésük alapján obligát homofermentatív, valamint fakultatív és obligát heterofermentatív fajokat különböztethetünk meg.

822. Az obligát homofermentatívak a cukrokat a glikolízis útján bontják, és fő végtermékük a tejsav.

823. A heterofermentatív tejsavas erjedést végzők a tejsavon kívül ecetsavat, vagy etanolt és szén-dioxidot is termelnek.

824. A heterofermentatív tejsavas erjesztők a szénhidrátok fermentációja során ekvimolekuláris mennyiségben tejsavat, szén-dioxidot és etanolt termelnek, miközben kettő molekula ATP képződik.

825. A heterofermentatív tejsavas erjesztés aerob feltételek mellett zajlik, ezért a redukálódott NAD itt is oxigén segítségével regenerálódik.

826. Míg a fermentációs alapú ipari tejsavgyártásnál a szénforrás hasznosítás szempontjából előnyösebb (ciklusonként 4 ATP-t képző) homofermentatív módon erjesztő törzseket részesítik előnyben, a heterofermentatív bontást végzők (és csak 2 ATP-t szintetizálók), főként az élelmiszerek előállításánál meghatározók.

827. A *Bifidobacterium*ok tejsavas-ecetsavas erjesztése során 2 molekula glükóz ATP dependens foszforilációja révén előbb 2 fruktóz-6-foszfát keletkezik, majd a cukorfoszfátok további átalakítása során egyrészt három molekula acetil-foszfát és ezekből egy-egy ecetsav, másrészt két molekula glicerinaldehid-3-foszfát jön létre.

828. A *Bifidobacterium*ok tejsavas-ecetsavas erjesztése során két glükóz molekulára számítva nettó öt ATP szintetizálódik.

829. A *Bifidobacterium*okat, amelyek az anyatejjel táplált csecsemők bélbiótájának domináns tagjai, probiotikumként is alkalmazzák.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

830. A *Clostridium propionicum*nál az alaninból – egy alanin aminotranszferáz hatására – glutaminsav és ecetsav képződik.

831. A *Clostridium*oknál ismert Stickland-reakció során a fermentáció aminosav párok bevonásával történik, ahol az egyik aminosav (mint pl. az alanin, leucin, valin) oxidálódik, míg a másik (pl. a glicin, prolin) redukálódik, s eközben nagyenergiájú foszfátkötések szintetizálódnak.

832. Stickland-reakció során a ketosavak mellett ammónia, nitrit és nitrát keletkezik.

833. A mikrobák a természetes környezetekben kevert tenyészetekben élnek, amelyek a résztvevő fajok anyagcsere képességeinek egyszerű összeillesztésénél több, és olykor jóval összetettebb tulajdonságokkal jellemezhetők.

834. A szintrofikus kapcsolatok alatt olyan bontási folyamatokat értünk, amelyekben - a köztes anyagcsere termékek átalakítása – két, vagy több mikroba faj együttműködésén alapul, és amelyet külön-külön, még a részreakciókat tekintve sem tudnak a partnerek végrehajtani.

835. A szintrofikus kapcsolatokban tapasztalható kölcsönös függőség abból következik, hogy a folyamatban részt vevő partnerek csak az adott szubsztrát bontásának anyagcseretermékeitől függenek.

836. Anaerob környezetekben a bontás részben fermentációt, részben anaerob légzést folytató (pl. nitráttal, szulfáttal, vagy szén-dioxiddal, mint terminális elektronakdonorral légző) mikrobák részvételével folyik.

837. A szerves polimerek, vagy nagyobb molekulaméretű komplex szerves molekulák (mint poliszacharidok, zsírok, fehérjék, nukleinsavak) bontását a másodlagos fermentálók (pl. *Clostridium*ok végzik.

838. Az elsődleges fermentációs termékek a későbbieksorán elektron donorként szolgálhatnak a másodlagos fermentáló, vagy az anaerob légzést folytató (mint pl. a szulfátredukáló, vagy a metanogén) baktériumok számára.

839. Az ecetsavból, széndioxidból és hidrogénből kiinduló metanogenezis marginális szerepet játszik a szerves anyagok végső lebontásában.

840. A szintróf baktériumok az elsődleges fermentációs termékeket tovább fermentálva ecetsavat, szén-dioxidot és hidrogént hoznak létre.

841. A szintrófikus folyamatokban a szintrófoknak és a metanogéneknek, illetve a szintrófok szubsztrát képzésének, és ezen anyagok metanogének általi tovább alakításának egyaránt meghatározó szerepe van.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

842. A metanogének folyamatos aktivitása eredményezi ugyanis a szintóf anyagcsere végtermékeinek, a környezetben való kis koncentrációját, és teszi lehetővé, hogy a másodlagos fermentálók anyagcsere folyamata energia felszabadulás mellett mehessen végbe.

843. Anaerob körülmények között a szénhidrátok bontása során redukálódott NAD^+ a fermentációs termékek (mint pl. az etanol, a butirát stb.) képződésekor redukálódik.

844. Egyes baktériumok a NAD^+ regenerálását hidrogén ermeléssel biztosítják, ami energetikailag kedvezőbb, de csak rendkívül kis (általában 10^{-4} atmoszféra alatti) parciális hidrogénnyomás, így pl. a metanogén (vagy más hidrogénhasznosító) baktériumok gyors hidrogén felhasználása mellett lehetséges.

845. Az etanolból való ecetsav és hidrogénképzés önmagában energetikailag is kedvező, hiszen a szabadenergia változás pozitív.

846. A molekuláris hidrogénnel, mint elektron donorral történő metanogenezis szabadenergia változása negatív.

847. A butirát oxidációjának reakciónkénti $\Delta G' = +48{,}2$ kJ szabadenergia változás értéke miatt a *Syntrophomonas wolfei* monokultúrában nem növekszik ezen az anyagon, de ugyanez a butirát a metanogénekkel szintofikus kapcsolatban kiváló energiaforrás számára.

848. A prokarióták közti szintrofizmus speciális, ritka anyagcsere folyamat.

849. A baktériumok kemolitotróf anyagcsere képességére utaló első feljegyzés Szergej Vinogradszkijtól származik, 1887-ből.

850. Az orosz származású mikrobiológus, Szergej Vinogradszkij elsőként svájci kénes források vizében figyelte meg fehér színű és jellegzetes fonalas szerveződésű baktériumok tömeges előfordulását ott, ahol a forrásvíz nagy mennyiségben tartalmazott kénhidrogént.

851. Szergej Vinogradszkij laboratóriumi kísérletekkel kimutatta, hogy a baktériumfonalakból éhezés hatására eltűnt a sejtjeikben felhalmozott kén szemcse, de kénhidrogén hozzáadására újra képződött.

852. Szergej Vinogradszkij laboratóriumi kísérletekkel kimutatta, hogy a baktériumfonalakból éhezés hatására eltűnő kén szemcsék hatására a tápközegben H_2S jelent meg.

853. Vinogradszkij szerint a források vizében élő fonalas baktériumok a kénhidrogénnek kénné, majd szulfáttá redukálásával, vagyis kizárólag redukált szervetlen vegyületek átalakításával, kemolitotróf módon képesek energiát előállítani.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

854. A kemolitotrófia fogalma a kezdetektől fogva összekapcsolódott a heterotróf szén-dioxid fixáció fogalmával.

855. A Wilhelm Pfeffer által 1897-ben megalkotott „kemoszintézis” kifejezés hosszú ideig annak a kizárólagosnak vélt bakteriális anyagcsere típusnak a leírására szolgált, melyben szervetlen vegyületek oxidációja biztosítja a szén-dioxid asszimiláció energiaszükségletét.

856. A kemolitotróf anyagcsere nagy változatosságban nyilvánulhat meg, de mindig szorosan kötődik az autotróf szén-dioxid fixációhoz.

857. Az obligát kemolitotróf anyagcseréjű szervezetek mellett léteznek fakultatív kemolitotróf mikroorganizmusok (szerves anyagok hasznosítására is képes heterotrófok).

858. A mixotróf mikroorganizmusok kizárólag energia szükségletüket szervetlen és szerves forrásokból is képesek biztosítani.

859. A kemolito-heterotróf mikroorganizmusok energiaforrásként szervetlen, míg szénforrásként szerves vegyületeket hasznosítanak.

860. A kemolitotrófia napjainkban annak a mikrobiális energiaszerző folyamatnak a megjelölésére szolgál, melynek során a sejt bioszintéziséhez és fenntartásához szükséges energia redukált szervetlen anyagok oxidációjából származik.

861. A kemolitotrófia néhány különleges öko-fiziológiailag specializálódott baktériumra korlátozódó anyagcsere típus.

862. A kemolitotróf anyagcsere típus az élő rendszerek evolúciójának kései szakaszában jelenhetett meg.

863. Feltételezhető, hogy az evolúció során a kemolitotrófia előbb jelent meg, mint az autotrófia, vagyis az első kemolitotróf energiaszerző mechanizmussal rendelkező szervezetek heterotrófok voltak, és abiotikus úton szintetizálódott szerves szénvegyületeket hasznosítottak.

864. Az elsőként megjelent autotróf CO_2-fixációs folyamatok a ma élő szulfát- és kén-redukáló szervezetekben, illetve az ősbaktériumokban megfigyelhető autotróf mechanizmusokhoz hasonlíthattak.

865. A napjainkban széles körben elterjedt Calvin-ciklus már az ősbaktériumokban is megtalálható (reduktív pentóz-foszfát ciklus) ez azt bizonyítja az evolúció során feltehetően már korán kifejlődött.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

866. A szén-monoxid-dehidrogenáz (acetil-koenzimA) útvonalnak az evolúció során történt korai kialakulásával kapcsolatos érvek között szerepel, hogy ebben az esetben a két szénatomos egységek mellett a bioszintetikus folyamatokhoz további kiegészítő CO_2-fixációra nincs szükség.

867. Valószínűsíthető, hogy a szén-monoxid-dehidrogenáz (acetil-koenzimA) útvonal az elsőként létrejött autotróf CO_2-fixációs folyamat a reduktív citrát-ciklus előfutára lehetett.

868. Az APS gének filogenetikai elemzése azt mutatja, hogy ezekben a reduktáz génekben olyan nagymértékű a DNS bázissorrendjének egyezése, ami azok közös ősi eredetére utal.

869. A modern aerób vagy fakultatív anaerób kemolitotróf szervezetek megjelenése az evolúció egy jóval későbbi szakaszára, az oxigént termelő fotoszintetizáló szervezetek elterjedését követő időszakra tehető.

870. Az ammónia és feltehetően a nitrit oxidáció is a sokkal ősibb metán-oxidációból fejlődhetett ki.

871. A szokatlan kemolitotróf anyagcsere kombinációk kivitelezésére képes mikroorganizmusok között szereplő *Sulfolobus* és *Acidianus* nemzetségek (hőmérsékleti optimumuk elérheti a 100°C-ot), egyaránt képesek a kén aerob oxidációjára és a hidrogén anaerob redukciójára kén oxidálása révén.

872. Minden ismert kemolitotróf mikroorganizmus specialista, a kén-oxidálókhoz hasonlóan obligát kemolitotróf anyagcserét folytat, és olyan a legtöbb heterotróf számára nem értékesíthető szervetlen anyagot hasznosít, ami kizárja közöttük a szubsztrát kompetíciót.

873. A fakultatív kemolitotróf anyagcserére képes mikroorganizmusok szerves anyagokban gazdag környezetben képesek átállni kemoorganotróf heterotróf anyagcserére, a kemolitotróf autotróf anyagcsere helyett.

874. A mixotróf és a kemolito-heterotróf anyagcserére való képesség előnye természetes környezetekben abban nyilvánul meg, hogy az ilyen anyagcserére képes szervezetek az egymástól eltérő szén- és energiaforrásokért egyszerre képesek versenyezni.

875. Meglehetősen szélsőséges környezetekben (savas, forró vagy fémekben gazdag élőhelyek) a mixotróf anyagcsere képesség szelektív előnyt biztosít.

876. Egy kemolitotróf szervezet anyagcseréje során elvileg bármilyen redukált szervetlen vegyület exergonikus oxidációs reakciója végbemehet.

877. Az elméletileg energiaszerzésre fordítható mikrobiális kemolitotróf anyagcsere folyamatok egy része feltehetően sem a földtörténeti múltban, sem pedig a jelenben nem alakult ki, mivel a reakcióhoz szükséges szubsztrátumok

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

sohasem fordultak elő olyan mennyiségben a Földön, hogy kifejlődhessen a mikroba túlélését az adott kemolitotróf reakció révén biztosító enzimrendszer.

878. A bizonyítottan létező kemolitotróf energiaszerző folyamatok a hidrogén, az ammónia, a nitrit, nitrát a kén és redukált formái, a vas(II)-, esetleg a réz(I)-ionok oxidációján alapulnak.

879. A redukált kénvegyületek legjelentősebb forrását a biológiai szulfátredukció következtében keletkező kénhidrogén jelenti, de a vulkáni működések során keletkező redukált kénvegyületek sem elhanyagolhatóak.

880. A szervetlen vegyületek oxidációjából származó kemolitotróf energianyerés hatékonyságára irányuló becslések termodinamikai számításokból és a mikroorganizmusok növekedésének és szén-dioxid asszimilációjának a méréséből származnak.

881. Számos különböző szervetlen vegyület oxidációja elegendő energiát biztosíthat az ATP szintéziséhez, ha oxigén a végső elektron akceptor.

882. A kénhidrogén szén-dioxiddal, mint végső elektron akceptorral történő oxidációja nem biztosít elegendő energiát ATP szintézishez.

883. A P/O, vagyis foszfát/oxigén arány annak az ATP mennyiségnek a kifejezésére szolgál, ami 4 elektronnak az elektrontranszportláncon keresztül az elektrondonortól az oxigénig történő vándorlása közben keletkezik.

884. Az aerob hidrogénoxidáció kivételével, ahol a $^{+}/H_2$ pár redoxpotenciálja negatívabb, mint a $NAD^{+}/NADH+H^{+}$ pár redoxpotenciálja, a redukált szervetlen vegyületek oxidációja általában a citokróm rendszerhez kapcsolódik, és ezért a $NADH+H^{+}$ előállítása energiaigényes, reverz elektrontranszport révén történik.

885. A kemolitotróf szervezetek gyors növekedését elősegíti, hogy rendelkeznek reverz elektrontranszport lánccal is.

886. A nem hidrogénoxidáló kemolitotróf mikroorganizmusok teljes energia készletüknek akár több mint 80%-át a szén-dioxidnak szénhidráttá történő redukálására fordíthatják.

887. A főként anaerob baktériumok anyagcsere végtermékeként keletkező hidrogén számos kemolitotróf szervezet számára szolgál elektronakceptorként.

888. Az aerob hidrogénoxidáló baktériumok a hidrogént oxigén segítségével víz képződése közben oxidálják.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

889. A hidrogénoxidáló baktériumok minimum kettő, de akár több hidrogenáz enzimmel is rendelkeznek, mivel egy enzim kell az ATP szintézishez, egy pedig az autotróf növekedéshez szükséges redukáló erő előállításához.

890. A csak egyféle membránkötött hidrogenáz enzimmel rendelkező mikroorganizmusok a redukáló erőt a kinonoktól a NAD^+ felé irányuló reverz elektrontranszport segítségével állítják elő.

891. Autotróf növekedésük során az aerob hidrogénoxidáló baktériumok a szén-dioxidot Calvin-ciklus segítségével fixálják.

892. A legtöbb hidrogénoxidáló baktérium kemoorganotróf növekedésre képtelen, így tehát obligát kemolitotrófnak tekinthetők.

893. Természetes környezetekben a mikrobiológiai folyamatok (pl. a fermentáció) során termelt hidrogén legnagyobb része anoxikus körülmények között keletkezik, és ott is hasznosul, ezért az oxikus környezetekben legfeljebb átmenetileg, vagy kis koncentrációban fordul elő.

894. Az aerob hidrogénoxidáló szervezetek szigorúan szabályozott kemolitotróf anyagcserét általában az oxikus-anoxikus határrétegekben folytatnak, olyan mikrokörnyezetekben, ahol a fermentálók anyagcsere tevékenységéből származó hidrogén és a légköri oxigén egyaránt jelen van.

895. A bakterioklorofillt és egyéb fotoszintetikus pigmentet nem tartalmazó, ún. színtelen kénbaktériumok számos redukált kénvegyületet (pl. a kénhidrogént [H_2S], az elemi ként [S^0] és a tioszulfátot [$S_2O_3^{2-}$] is) képesek elektronakceptorként hasznosítani.

896. A külső forrásból származó elemi kén hasznosítására képes baktériumok az elemi kén rossz oldhatósága miatt általában a kénszemcsék felületéhez rögzülnek (erre azért van szükség, mert a baktériumsejtek a ként membránkötött, vagy periplazmatikus enzimeik segítségével oldják, majd először oxidálják).

897. Az elektrondonorként kénhidrogént hasznosító baktériumok anyagcseréjük egyik végtermékeként környezetükben protont halmoznak fel, ami annak lúgosodását (pl. laboratóriumi körülmények között a tenyésztéshez alkalmazott tápközeg pH-jának növekedését) eredményezi.

898. A redukált kénvegyületek oxidációjának három útvonala ismert.

899. A redukált kénvegyületek oxidációja során keletkező szulfit csak egy enzimatikus úton oxidálódhat tovább szulfáttá (SO_4^{2-}).

900. Bizonyos színtelen kénbaktériumok az (egyébként a szulfátredukáló baktériumokra jellemző) adenozin-foszfoszulfát-reduktáz enzim reverz aktivitását használják a szulfitnak szulfáttá történő oxidációjához.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

901. A redukált kénvegyületek oxidációja során keletkező tioszulfát hasznosítása a molekula elemi kénné és szulfáttá történő hasítását követően megy végbe.

902. A redukált kénvegyületek oxidációja során **Sox**-rendszert használó mikroorganizmusok esetében a szulfát szulfit köztitermék keletkezése nélkül képződik.

903. A redukált kénvegyületekről származó elektronok az elektrondonorok redoxpotenciál értékétől függően az elektrontranszportlánc különböző elektronszállítóihoz (FAD, citokróm-*c*) kerülhetnek.

904. A legismertebb vasoxidáló baktériumok, az *Acidithiobacillus ferrooxidans* és a *Leptospirillum ferrooxidans* mindegyike képes a redukált ferro-ion ferri-ionná történő oxidációja révén kemolitotróf anyagcserére.

905. A vasoxidáló baktériumok anyagcseréje során keletkező Fe(III)-ion általában vas-hidroxid [$Fe(OH)_3$] formájában kicsapódik, ami elősegíti környezetük lúgos pH-jának fenntartását.

906. Semleges pH értéken a Fe(II)-ion spontán kémiai oxidáció során Fe(III)-ionná alakul, ezért neutrális környezetekben a vasoxidáló baktériumok megtelepedésére többnyire csak az anoxikus-oxikus határfelületeken van lehetőség.

907. Az *Acidithiobacillus ferrooxidans* és más acidofil vasoxidáló baktériumok energetikai anyagcseréje során az Fe^{3+}/Fe^{2+} redox-pár meglehetősen pozitív (pH 2 értéken $E_0' = +0{,}77$ V) redoxpotenciál értéke miatt az elektronok útja az elektrondonortól a végső elektronakceptorként szolgáló oxigénig ($½O_2/H_2O$ $E_0' = +0{,}82$ V) igen hosszú.

908. Az acidofil vasoxidáló baktériumoknál a Fe(II)-ion oxidációja a belső membránban megy végbe.

909. A rusztícianin termodinamikailag kedvezőtlen citokróm-*c* által kivitelezett redukciójának véghezvitelét segíti, hogy az oxidáció során keletkező Fe(III)-ionok általában csapadékot képeznek.

910. Az ATP szintézis az acidofil vasoxidáló baktériumokban is protonmozgató erő terhére történik a citoplazmamembránban lévő ATP-szintáz enzim segítségével.

911. Az erősen savas környezetben élő vasoxidáló baktériumok citoplazmamembránjának két oldala között a külső savas (pH 2-3) és a citoplazmában lévő neutrálishoz közeli (pH 5,5-6) értékek miatt eleve proton koncentráció gradiens alakul ki, ez a különleges állapot („természetes PME") közvetlenül is lehetőséget biztosít számukra az ATP szintézisre.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

912. Az acidofil vasoxidáló baktériumokban a szén-dioxid fixáció Calvin-ciklus révén történik, amelyhez energiaigényes, reverz elektrontranszport révén állítják elő a szükséges redukálóerőt.

913. Mivel a Fe(II)-ion biológiai oxidációja savas körülmények között igen csekély mértékű energiatermelésre ad lehetőséget, ezért a vasoxidáló baktériumoknak relatíve nagy mennyiségű vasat kell eloxidálniuk ahhoz, hogy a növekedésükhöz szükséges mennyiségű energiára szert tegyenek.

914. A Fe(II)-ion anoxikus körülmények között végbemenő oxidációjára a kemolitotróf baktériumokon kívül egyes anoxikus fotoszintetizáló zöld és bíbor baktériumok is képesek.

915. Az anoxikus fotoszintetizáló baktériumok a Fe(II)-iont, vagy a FeS-t használják elektrondonorként, utóbbi esetben a ferri-iont és a szulfát-iont is oxidálhatják.

916. A nitrifikáció teljes folyamata az ammóniának aerob körülmények között nitrátig történő oxidációját foglalja magába.

917. A nitrifikáció folyamatában egymást követő lépések során az ammónia először hidroxilaminon keresztül nitritté, majd ezt követően a nitrit nitráttá oxidálódik.

918. A talajokban és vizekben széles körben elterjedt, kemolitotróf anyagcserét folytató nitrifikáló baktériumok közül az ammóniaoxidáló baktériumok (AOB; pl. a *Nitrosomas* fajok) az ammóniát, míg a nitritoxidáló baktériumok (NOB; pl. a *Nitrobacter* fajok) a nitritet használják növekedésükhöz energiaforrásként és elektronakceptorként.

919. A nitrifikáló baktériumok által használt elektrondonorok redoxpotenciálja relatíve magas (NO_2^-/NH_3 $E_0' = +0{,}34$ V, NO_3^-/NO_2^- $E_0' = +0{,}43$ V), így csak az ezeknél még negatívabb redoxpotenciálú elektronakceptor használata teszi lehetővé számukra az energiatermelést.

920. Az ammónia, vagy a nitrit oxidációjából származó elektronok az elektrontranszportlánc közvetítésével az oxigénre, mint végső elektronakceptorra kerülnek.

921. Az ammónia vagy a nitrit oxidációja közvetlenül nem teszi lehetővé az anabolikus folyamatokhoz szükséges redukáló erő létrehozását.

922. A nitrifikáló baktériumok a NAD(P)H-t reverz elektrontranszport révén állítják elő.

923. A nitrifikáció folyamatát általános körülmények között általában nitrit oxidációjának sebessége korlátozza, az ammónia nitritig történő oxidációja gyorsan végbemegy.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

924. Az ammónia oxidációja során először hidroxilamin (NH_2OH) keletkezik.

925. Az ammónia oxidációja során keletkező hidroxilamin képződését egy réz tartalmú integráns membránfehérje, az ammónia-monooxigenáz (AMO) enzim katalizálja, amely az oxigén molekulából egy oxigén atom beépülését segíti az ammónia molekulába.

926. A hidroxilamin képződés során használt oxigén molekula egyik oxigén atomja az elektrontranszportláncban lévő kinon molekuláktól származó 4 elektron és 4 $^{+}$ segítségével vízzé redukálódik.

927. A hidroxilamin a periplazmatikus hidroxilamin-oxidoreduktáz (HAO) enzim segítségével nitritté oxidálódik.

928. A hidroxilamin nitritté oxidálódása egy oxigént-molekulát igényel.

929. Az ammónia oxidáció során keletkező 4 elektronból 2 egy újabb ammónia molekula hidroxilaminná történő átalakulására használódik fel, így csak 2 elektron lép be a légzési elektrontranszportláncba és vesz részt az energia előállító folyamatokban.

930. Valamennyi ammóniaoxidáló baktériumban az AMO enzimet kódoló *amoCAB* gének egy klaszterbe szerveződtek, míg egy másik génklaszter, a *hao-orf2-cycAB* kódolja a HAO enzimet és a két *c*-típusú citokrómot.

931. A nitrit oxidációja nitráttá a nitrit-oxidoreduktáz (NXR) enzim közreműködésével kettő reakciólépésben történik.

932. A nitrit nitráttá történő oxidációja során keletkező 2 elektron kinonok szintjén kapcsolódik be a légzési elektrontranszportláncba, és energiaszerzés céljára hasznosul.

933. A litotróf nitrifikáló szervezeteken kívül különféle heterotróf baktériumok (pl. a *Pseudomonas denitrificans*) is képesek az ammónia nitritté történő oxidációjára, de ez a heterotróf nitrifikációnak nevezett folyamat rendszerint nem jár együtt energiatermeléssel.

934. Heterotróf nitrifikáció során, anoxikus körülmények között egy nem hem típusú HAO enzim a hidroxil-aminnak 2 elektron leadással együtt járó oxidációját katalizálja nitrit helyett nitroxil gyökké, ami dimerizációval dinitrogén-oxiddá (N_2O) alakul.

935. A heterotróf nitrifikáció nem az energiatermelést, hanem a redox egyensúly fenntartását szolgálja a baktériumsejtekben.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

936. A metán-oxidáló metanotróf baktériumok az ammónia nitritté történő ko-oxidációjára az ammóniaoxidáló baktériumokban jelenlévő AMO enzimmel homológ, membrán-kötött metán-monooxigenáz és egy egyedülálló hidroxilamin-oxidoreduktáz enzim segítségével képesek.

937. Az ammóniaoxidáló baktériumok természetes környezetekben jelentős mértékben hozzájárulnak a légköri metán oxidációjához.

938. Az anaerob ammónia oxidációban résztvevő eddig megismert (*Brocardia*, *Kuenenia*, *Anammoxoglobus, Jettenia* és *Scalindua*) candidátus fajok mindegyike a Planctomycetales rendbe tartozó obligát anaerob baktérium.

939. Az anaerob ammóniaoxidáció során, vagyis az „anammox”-nak is nevezett folyamatban az ammónia oxidációja a nitrát redukciójával kapcsolódva elemi nitrogén képződését eredményezi.

940. Az anaerob ammóniaoxidáció folyamata nitrifikációs és denitrifikációs lépéseket is magába foglal.

941. Az anaerob ammóniaoxidáció folyamatában először egy az anammoxoszómában található nitrit-reduktáz enzim (NirS) a nitritet nitrogén-monoxiddá (NO) redukálja.

942. Az anaerob ammóniaoxidáció során az anammoxoszóman kívüli térben lévő hidrazin-hidroláz enzim (Hzh) a nitrogén-monoxidot ammónia segítségével hidrazinná (N_2H_4) alakítja.

943. Az anaerob ammóniaoxidáció utolsó lépésében a hidrazinból a hidrazin-oxidáló enzim (Hzo) közreműködésével elemi nitrogén keletkezik.

944. A hidrazin oxidációjából származó 4 elektron az anammoxoszóma membránjában lévő kinon-citokróm *bc* komplexre kerül, miközben a citoplazmából származó protonok felhasználásával az anammoxoszóma membrán két oldala között protonmozgató erő alakul ki, ami az ATP-szintáz révén ATP szintézisére fordítódik.

945. A nitrifikáló baktériumokhoz hasonlóan az anaerob ammóniaoxidáló baktériumok is heterotróf szervezetek.

946. Az anaerob ammóniaoxidáló baktériumokban a ferredoxin redukciója az anaerob ammónia oxidáció egyik szabad köztitermékének, a hidrazinnak (-0,5 V) a segítségével történik.

947. A fotoszintézis során az élőlények a Napból származó fényenergiát hasznosítják energia-forrásként az életműködésükhöz és szerves C-forrás redukciójával (CO_2 fixálás) szerves anyagokat állítanak elő.

948. A fotoszintézis az evolúció fontos "találmánya", megoldás a Napból fény formájában érkező, korlátlanul rendelkezésre álló energia hasznosítására.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

949. Közvetve a fotoszintézis teszi lehetővé a legtöbb heterotróf élőlények a létezését is.

950. Az anaerob fotoszintézisre való képesség csak az eukarióta, szervezetekre jellemző.

951. Az eukarioták között nemcsak az edényes növények, hanem evolucionálisan fejletlenebb szervezetek, mint az egysejtű algák és a többsejtű zöld-, barna- és vörös moszatok is képesek fotoszintézisre.

952. A prokariótákat fényenergia hasznosító képességük alapján két csoportba sorolhatjuk.

953. A fotoszintézisre képes szervezetek egyben fototrófok is.

954. A legtöbb fototróf szervezet egyben autotróf is, tehát szervetlen C-forrást, a szén-dioxidot használja egyedüli szénforrásként.

955. A fotoautotróf szervezetekre jellemző, hogy a fény energia felhasználásával a szén-dioxidot szerves vegyületekké oxidálják.

956. Azokat a fototróf szervezeteket, amelyek nem szerves C-t hasznosítanak C-forrásként, hanem szervetlen vegyületeket, fotoheterotrófoknak nevezzük.

957. A prokarióták között fotoheterotróf és fotoautróf szervezeteket egyaránt találunk, olyanokat azonban nem amelyek mindkét életmódra képesek.

958. A Föld atmoszféráját évente elérő energia körülbelül fele visszaverődik (pl. víz molekulákról, porszemcsékről), illetve elnyelődik (pl. vízpára, O_2, O_3, CO_2 által) az atmoszférában, másik fele a Föld felszínére jut.

959. A fotoszintetizálók számára a különböző élőhelyeken a fény különböző hullámhosszúságú komponensei állnak rendelkezésre.

960. A víz erősen abszorbeálja az UV, a vörös, illetve infravörös tartományba (750-960 nm) eső fénysugarakat.

961. A humuszban gazdag tavakban a humusz anyagok fényabszorciója révén a vörös színű fénysugarak válnak uralkodóvá, ami kedvező feltételeket biztosít a zöld színű zöld kénbaktériumok számára a barna színű társaikkal, illetve bíbor kénbaktériumokkal szemben.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

962. Napjainkban a fotoszintézissel az eukarióta zöld növények (így az algák is) és a prokarióta cianobaktériumok termelik a Földön évenként előállított szerves anyagok csaknem felét.

963. A tengeri fotoszintetizáló mikroorganizmusok biomassza képzése 700 x gyorsabb, mint a szárazföldi növényeké.

964. A prokarióták (főként cianobaktériumok) fotoszintetikus aktivitása egyedülálló és fontos egyes speciális élőhelyeken is, mint például hideg és meleg sivatagos helyeken és hipertróf tavakban.

965. Ma már az anoxikus fotoszintetizálóknak elenyésző szerepük van a globális CO_2 fixációban, de valamikor, mint termelő szervezetek nagyban hozzájárultak ahhoz, hogy a szerves anyagok mennyisége a Földön csökkenjen.

966. Az anoxikus fotoszintézis még a reduktív légkörben, a prekambrium primitív baktériumai között jött létre.

967. A Föld eredeti reduktív légkörét a cianobaktériumok ősei alakították át oxidatív légkörré.

968. A fotoszintézis bonyolult redoxi reakciókból álló folyamatok sorozata, amelynek során valamilyen elektrondonorról úgy jut át az elektron egy akceptorra, hogy az ahhoz szükséges energiát végső soron a fényenergia szolgáltatja.

969. A fotoszintetizáló szervezetben megtalálható pigmentek a klorofill molekulák, amelyek mellett más járulékos pigmentek nem találhatóak.

970. A fotoszintézis folyamata fény- és a sötétszakaszra tagolható.

971. A fényszakaszban történik a fényenergia átalakítása kémiai energiává, ebben a szakaszban a pigmentek feladata a fényenergia megkötése.

972. Fény hatására a gerjesztett klorofillok által leadott elektronok energiája egy transzportlánchoz kapcsolódó fotofoszforilációs mechanizmus által alakul át kémiai energiájává (AMP-vé), illetve az elektronok részben a redukáló képesség ($NADH+H^+$) csökkentésére is szolgálnak.

973. A fotoszintetikus membránban található pigmentek és enzimek együttműködésének eredményeként ATP és redukált koenzimek képződnek párhuzamosan zajló folyamatok révén.

974. A fotoszintézis során különböző elektrondonorokból származhatnak a koenzimek redukciójához szükséges elektronok.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

975. A fotoszintitizáló szervezetek döntő többsége - növények, algák, a zöld és bíbor baktériumok, cianobaktériumok, *Prochloron*-ok - a vizet használja fel elektrondonorként.

976. Egyes fotoszintetizáló algák elektrondonorként felhasználják a környezetükben lévő kénhidrogént, elemi ként, molekuláris hidrogént, vagy különböző szerves vegyületeket is.

977. A sötétszakasz fényt nem igényel, ebben a szakaszban történik a szén-dioxid megkötése és átalakítása szerves anyagokká a fényszakaszban előállított oxidált koenzimek és ATP felhasználásával.

978. A fénykvantum abszorpciója a klorofillban a vörös és kék tartományban kettő elektron áthelyeződését okozza.

979. Az elvesztett elektront a fotoszintetikusan aktív klorofill-molekulák egy elektronakceptorról származó elektronnal pótolják.

980. Az oxikus (oxigént termelő) fotoszintetizálókra jellemző, hogy vízbontásuk révén oxigént szabadítanak fel, míg az anoxikus (anaerob) fotoszintetizálók esetén nem a víz tölti be az elektrondonor szerepét, emiatt ezen szervezetek fotoszintézise során redukáló képesség ($NADH+H^+$) nem termelődik.

981. A cianobaktériumok és az eukarióta fotoszintetizálók (növények és algák) az oxigéntermelő fotoszintézist használják; a bíbor és zöld baktériumok az anoxikus (oxigént nem termelő) fotoszintézist alkalmazzák.

982. A légkörben felhalmozódó oxigénből (O_2) a Napból érkező UV sugárzás hatására a sztratoszférában rétegben felhalmozódó ózon (O_3) képződik napjainkban is, amely a Föld felszínén élő szervezeteket védi az UV sugárzás káros hatásaitól.

983. A klorofill-*a* és -*b* szerkezete között csak annyi a különbség, hogy az utóbbinál az . pirrolgyűrűben a 3. számú C-atomhoz nem metil-, hanem formil-csoport kapcsolódik.

984. A fényabszorpcióért a klorofill molekula profirinváza a felelős a váltakozó egyes és kettes kötései révén.

985. A klorofill molekulák fényabszorpciós tulajdonságait kémiai szerkezetük, a körülöttük lévő szomszédos molekulák, valamint hosszú szénhidrogén oldalláncuk befolyásolja.

986. A klorofillok az ibolya, a kék, a narancs és a vörös színű fény elnyelésénél mutatnak fényabszorpciós csúcsot, míg az 500-600 nm közötti a zöld és sárgászöld színű fényt kevésbé nyelik el. Ennek köszönthetik a zöld színüket.

987. A klorofill-*a* pigmentet tartalmazó sejtek legerősebben abszorbeálják a vörös (abszorpciós maximum 680 nm-nél) és kék sugarakat (maximum 430 nm-nél).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

988. A klorofill-*b* edényes növények és zöldalgák fő fotoszintetikus pigmentje, a sejtjeikben kisebb mennyiségben jelenlévő klorofill-*a*-val együtt.

989. A barna- és kovaalgákban a klorofill-*a* mellett nem klorofill-*b* található, hanem klorofill-c_1 és klorofill-c_2.

990. Az oxigént nem termelő fotoszintetizáló baktériumok klorofillokhoz hasonló felépítésű fotoszintétikus pigmentjeiket bakterioklorofilloknak nevezzük.

991. A bakterioklorofillok kémiai szerkezetükben különböznek a klorofill vegyületektől, azonban fényabszorpciós tulajdonságaikban nem.

992. A bakterioklorofill-*a*-t tartalmazó sejtek abszorpciós maximumait erősen befolyásolja, hogy különböző fajokban a pigmentekhez kötődő fehérjék nem azonosak, valamint a pigment-fehérje komplexek hol helyezkednek el a fotomembrán reakciócentrumában.

993. A természetben nincs jelentősége annak, hogy különböző szerkezetű klorofillokat, illetve bakterioklorofillokat tartalmazó fototróf szervezetek fényabszorpciós maximuma különböző hullámhosszúságú fénysugaraknál található.

994. A fototróf szervezetek közössége az elektronmágneses sugárzás széles spektrumát tudja hasznosítani.

995. Egyes oxigéntermelő baktériumokban található bakterioklorofillok abszorpciós maximumai az infravörös tartomány (900-1000 nm) felé tolódnak el, ez lehetővé teszi számukra olyan víz alatti fényviszonyokhoz történő alkalmazkodást, ahol az infravörös fénysugarak dominálnak.

996. A karotinoidok a fotoszintitizáló szervezetekben megtalálható kísérő, vagy más néven járulékos pigmentek.

997. A karotinoidok 25C-atomos konjugált kettős kötéseket tartalmazó poliizoprén származékok.

998. A xantofillok C és atomokból felépülő szénhidrogének, a karotinok viszont a xantofillok oxigént is tartalmazó származékai.

999. A természetben az anoxikus fototróf szervezetek jellegzetes bíbor, lila, zöld, barna, vagy vörös színűket karotinoid tartalmuknak köszönhetik, miután e vegyületek elfedik a bakterioklorofillok színét.

1000. A karotinoidok laza kapcsolatban vannak a klorofill és bakterioklorofill molekulákkal és nincs szerepük az elnyelt fényenergia reakciócentrumok felé történő továbbításban.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1001. A karotinoidok védik a fotoszintetikus apparátust a túlzottan erős fény esetleges fotooxidatív hatásától.

1002. Ha a fény által gerjesztett klorofill nem tud gyorsan visszajutni az alapállapotba, akkor az oxigénnel reagál és rendkívül toxikus szinglet oxigén ($^1O_2$) szabadul fel.

1003. A fikobilineket tartalmazó fikobiliproteinek a cianobaktériumok fő fénygyűjtő pigmentjei, de néhány algában (pl. Rhodophyta, Cryptophyta csoportoknál) is kimutathatóak.

1004. A fikobiliproteinekben alapvetően öt fikobilin fordul elő: a kék színű fikocianobilin (PCB), a vörös színű fikoeritrobilin (PEB), a sárga színű fikourobilin (PUB) a bíbor színű fikobiliviolin (PXB, másik rövidítése CV) és a zöld színű allofikocianin (APC).

1005. A fikobilinekre jellemző, hogy négy pirrolgyűrűt tartalmaznak, de ezek nem alkotnak porfirinvázat és fématomot sem tartalmaznak.

1006. A fikobilinek különböző kombinációkban kovalens kötéssel fehérjéhez kapcsolódnak, így a fikobiliproteinek többféle típusa is ismert (allofikocianin, fikocianin, fikoeritrocianin fikoeritrin).

1007. A klorofill pigmenteket és egyéb fénygyűjtő apparátus részeit fotoszintetikus membránokhoz kötötten találjuk a sejtekben.

1008. A fotoszintetikus membrán elhelyezkedésében nincs különbség a prokarióta és eukarióta szervezeteknél.

1009. Fototróf eukarióták esetén a sejtekben extracellulárisan elhelyezkedő kloroplasztiszok (szintestek) a fotoszintézis helyszínei.

1010. A prokarióta szervezetek nem tartalmaznak kloroplasztiszokat. A baktériumokban a fotoszintetikus pigmentek különböző membránszerkezetekhez kötötten találhatók.

1011. A bíbor baktériumok fotoszintetikus membránrendszerei a citoplazmamembrán dús betüremkedése által képződnek, és lap-, cső- vagy szemcsealakúak.

1012. A zöld kénbaktériumoknál (pl. *Chromatium*) és zöld fonalas baktériumoknál (pl. *Chloroflexus*) speciális felépítésű, a citoplazmamembránhoz kapcsolódó unit membránnal határolt speciális kloroszómák tartalmazzák az antenna komplexeket.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1013. A fotoszintetikus reakciócentrumok (RC) membránba beágyazott pigment-fehérje-komplexek. Szerepük tulajdonképpen a fényenergia kémiai energiává alakítása, az ATP szintézis.

1014. Ahhoz, hogy a klorofill molekula fotoszenzibilizált elektrontranszferben vegyen részt az szükséges, hogy közvetlen kapcsolatban legyen mind az elektrondonor, mind az elektronakceptor molekulával (ez a feltétel a klorofillmolekulák többségénél teljesül).

1015. A bíbor kén (pl. *Chromatium*) és bíbor nemkén baktériumok (pl. *Rhodospirillum*) fénygyűjtő antenna komplexei két membrán kötődésű, α- és β-polipeptid láncból, és ezekhez nem kovalens kötéssel kapcsolódó bakterioklorofill-*a*-kból és -*b*-kből, illetve karotinoidokból állnak.

1016. A bíbor kénbaktériumoknál a kettes fénygyűjtő rendszer (LH II) feladata a fény elnyelése, és a gerjesztett állapot átadása az egyes fénygyűjtő rendszer (LH) és a RC alkotta komplex számára.

1017. A zöld kénbaktériumoknál (pl. *Chromatium*-oknál) és zöld nemkén baktériumoknál (pl. *Chloroflexus*-oknál) a fénygyűjtő pigmentek a citoplazmamembránjaikhoz simuló, jellegzetes felépítésű hólyagocskákban, a kloroszómákban találhatók.

1018. A kloroszómák olyan speciális antenna rendszerek, amelyek nem hasonlítanak más fototróf szervezetek antenna rendszereihez.

1019. A kloroszómákban (zöld kénbaktériumok) a pigmentek elrendeződése lehetővé teszi, hogy nagy fényintenzitás esetén is hatékonyan tudják a fényt abszorbeálni.

1020. A zöld kénbaktériumok a többi fototróf mikrobához képest csak a nagy fényintenzitású élőhelyekhez tudnak alkalmazkodni.

1021. A cianobaktériumok különleges fénygyűjtő komplexekkel rendelkeznek, a tilakoidok felszínén vagy ritkán a citoplazmamembránon elhelyezkedő fikobiliszómákkal.

1022. A fikobiliszómák a járulékos pigmenteket tartalmazzák.

1023. Az antennaként funkcionáló fikobiliproteinek nagy hatásfokkal képesek begyűjteni és továbbítani a fényenergiát a PS . fotoszintetikus reakciócentrumok számára.

1024. Minden cianobaktérium képes az összes fikobiliprotein előállítására.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1025. A nagy mennyiségben fikoeritrint (PE) és kis mennyiségben fikocianint (PC) szintetizáló vörös színű cianobaktériumok tipikus élőhelyei a mély tavak és tengerek.

1026. Néhány cianobaktérium képes arra, hogy fikobiliprotein összetételét a vízalatti fényviszonyok függvényében megváltoztassa, ezt kromatikus adaptációnak nevezzük.

1027. Az anoxikus fotoszintetikus energiaátalakítási folyamatok összetettebbek, mint az edényes zöld növényeké, algáké, vagy cianobaktériumoké.

1028. Az anaerob körülmények között megvalósuló fotoszintetikus energianyerés egy fotokémiai rendszerrel (benne a fénygyűjtő antenna [LH] és a reakciocentrum [RC] fehérje-pigment komplexek) működik.

1029. Az anoxikus fototróf mikroorganizmusok fotoszintézisük során csak ciklikus elektrontranszporttal, vagy másik megnevezéssel, ciklikus fotofoszforilációval képesek ATP-t előállítani.

1030. Az anoxikus fototróf mikroorganizmusok fotociklusa során fényenergia hatására a reakciócentrum elektrondonor molekulájáról az akceptorra átkerült elektron egy oxido-redukciós enzimláncolaton keresztül a kiinduló donormolekulára kerül vissza, miközben kemiozmózisos mechanizmussal ATP termelődik.

1031. Az anoxikus fotoszintetikus mikroorganizmusok CO_2 fixálásra képtelenek.

1032. Az anoxikus fototróf bíborbakteriumok fotokémiai rendszere a növények és cianobaktériumok PS II fotokémiai rendszerével mutat nagymértékű hasonlóságot, kinon-típusúnak is nevezik.

1033. A bíbor baktériumoknál a fotoszintetikus apparátus 4 membránkötődésű pigment-fehérje komplexből és ATP-áz rendszerből áll.

1034. A bíbor baktériumok fényfelfogó antenna pigmenjei főleg bakterioklorofill-*a*-ból és karotinoidokból állnak, a mikroba teljes pigment mennyiségének kb. 99,5%-át reprezentálják.

1035. A bíbor baktériumok reakciócentruma 3 polipeptidet tartalmaz, amelyeket molekulatömegük alapján (light, middle, heavy) L, M és betűkkel jelölnek.

1036. Az elektrondonorként viselkedő bakterioklorofill-*a* dimert fényabszorpciós tulajdonságai miatt P870-nek is nevezik a bíbor baktériumoknál.

1037. A bíbor baktériumok reakciócentrumában az összes komponens úgy helyezkedik el, hogy egymással együttműködve szabályozott, de lassú elektrontranszportot biztosítsanak.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1038. A bíbor baktériumok végső terminális elektronakceptora a reakciócentrum bakterioklorofill-*a* dimerje (emiatt ciklikus a folyamat), ami oxidálódva alap állapotba kerül vissza (E_0' = + 0,5 V).

1039. A bíbor baktériumok fotociklusa során - fotoszintetikus elektrontranszport által -protonkoncentráció grádiens alakul ki.

1040. A bíbor baktériumok esetében az ATP-áz működéséhez szükséges protonokat a fényenergia ciklikus elektrontranszport során pumpálja ki, ezért ciklikus fotofoszforilációnak nevezzük a folyamatot.

1041. A bíbor baktériumoknál a CO_2 fixációs mechanizmusukhoz az ATP mellett nagy mennyiségben redukáló képesség ($NADH+H^+/NADPH+H^+$) is szükséges.

1042. A bíbor baktériumok külső elektrondonorként leggyakrabban kén-hidrogént (H_2S) használnak, de lehet még egyes fajoknál az elemi kén (S^0), tioszulfát ($S_2O_3^{2-}$), a ferro-ion (Fe^{2+}), a nitrit (NO_2^-), a molekuláris hidrogén (H_2), vagy éppen az arzenit (AsO_3^{2-}) is.

1043. Ha H_2S az elektrondonor, akkor a bíbor baktériumok többségénél jellemző, hogy az oxidáció során keletkező elemi kén (S^0) sejten kivül kéngranulumok formájában felhalmozódik.

1044. A fotoszintézis során a bíbor baktériumoknál a redukált koenzimek előállítása csak csak energia befektetést igénylő fordított (reverz) elektrontranszportlánccal lehetséges.

1045. A bibor kénbaktériumoknál a redukált szubsztrátokat (külső elektrondonorokat) a fotoszintetikus membránban lévő kinonok oxidálják, azonban ezen kinonok redoxpotenciálja nem eléggé pozitív ahhoz, hogy elektronokat tudjon átadni a $NAD^+/NADP^+$ rendszernek.

1046. A ciklikus fotofoszforiláció által létrehozott protongradiens a bíbor baktériumok esetében nemcsak az ATP szintézist szolgálja, hanem egy dehidrogenázon keresztül elősegíti a NAD^+ redukcióját a redukált kénvegyület elektronjával.

1047. Egyéb anoxikus fototróf baktériumoknál - a bíbor baktériumokhoz képest - teljesen eltérő membrán komponensek vesznek részt a fotofoszforilációban.

1048. A zöld nemkén baktériumok hasonló reakciócentrummal rendelkeznek, mint a bíbor baktériumok, ugyanakkor a zöld kénbaktériumokhoz is hasonlítanak abban, hogy kloroszómákat használnak fénygyűjtő antennaként.

1049. A zöld kénbaktériumok és heliobaktériumok reakciócentruma jelentősen különbözik a bíbor baktériumokétól.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1050. A heliobaktériumok nem tartalmaznak antenna rendszert, így a fénybegyűjtést a reakciócentrumokban található bakterioklorofillek és karotinoidok végzik.

1051. A zöld kénbaktériumoknál és heliobaktériumoknál a fotociklus során az elsődleges elektronakceptorok nem kinon molekulák, hanem a vas-kén fehérjék.

1052. A zöld kénbaktériumoknál és a heliobaktériumoknál a redukáló erő előállításához nem szükséges fordított elektrontranszportlánc.

1053. A zöld kénbaktériumoknál, ha külső elektrondonorként kén-hidrogént oxidálnak, akkor a keletkező elemi ként granulumok formájában inkább sejten belül halmozzák fel.

1054. Az anoxikus fotoszintetizálókhoz képest az oxigéntermelő fotoszintetizálók két fotocentrummal rendelkeznek.

1055. Az oxigéntermelő fotoszintetizálók esetében a reakciócentrumban lévő klorofill a pigmentek gerjesztési hullámhossza alapján az . fotorendszert P680-nak, a II. fotorendszert P700-nak is nevezik.

1056. Az oxigéntermelő fotoszintetizáló szervezetek fényenergia hasznosítása során egyaránt keletkezik ATP és redukáló képesség és elektrondonorként vizet bontanak, miközben környeztükbe O_2-t szabadítanak fel.

1057. A cianobaktériumok fotoszintetikus apparátusa nagyon hasonló az eukarióta fotoszintetizáló szervezetekéhez, fő különbség az antenna rendszerben van, mivel a cianobaktériumokban a klorofill-*a*/*b*-t tartalmazó fénygyűjtő antennákat az ún. fikobiliszómák helyettesítik.

1058. A cianobaktériumokban a fotokémiai reakciók, az elektrontranszportlánc fotofoszforiláció és a CO_2 fixálás folyamata alapjaiban eltér a kloroplasztiszokban végbemenő folyamatoktól.

1059. Az ún. endoszimbiotikus elmélet szerint az eukarióta sejtek kloroplasztisza úgy alakult ki, hogy a fotoszintézisre nem képes sejtek cianobaktériumokat kebeleztek be.

1060. A *Prochlorophyta*-k képviselik a cianobaktériumok és a kloroplasztisszal rendelkező egysejtű algák közötti evolúciós láncszemet.

1061. A *Prochlorophyta*-k a cianobaktériumok evolúciós oldalágát képviselik.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1062. Az oxigéntermelő fototrofóknál a P680-as klorofill-a molekula redoxpotenciálja a . fotorendszerben meglehetősen pozitív, és pozitívabb az O_2/H_2O rendszernél.

1063. Az oxigéntermelő fototrofóknál az elektrontranszportlánc első lépése alkalmával, a vízbontás során oxigén (O_2) és elektronok szabadulnak fel.

1064. Az oxigéntermelő fototróf mikroorganizmusok esetében a P680-as fotocentrumban lévő klorofill-*a* molekula fényenergia hatására gerjesztődik és erős elektrondonorként elektront ad le.

1065. Az oxigéntermelő fototróf mikroorganizmusok . fotocentrumában a P680 klorofill molekula fényt nyel el és az elektrondonorról származó elektron az elektronszállítókon keresztül végső soron a $NADP^+$-ra kerül és $NADPH+H^+$ keletkezik.

1066. A fotoszintetikus elektrontranszport során a membránban a protonok áthelyeződése miatt töltéskülönbség jön létre a membrán két oldala között, ami az energiatermelés hajtóereje.

1067. A nem ciklusos fotofoszforiláció folyamán nemcsak ATP képződik, hanem $NADPH+H^+$ is.

1068. Elegendő redukáló képesség esetén az . fotorendszer ciklusos üzemmódban való működtetésével csak ATP képződik az oxigéntermelő fotoszintetizálókban.

1069. Az oxigéntermelő fototróf szervezetekben az . és II. fotorendszer normál esetben párhuzamosan működik.

1070. Ha a II. fotorendszer működése gátolt az oxigéntermelő fototróf szervezetekben, akkor ciklikus fotofoszforiláció történik, de ekkor is a víz szolgál elektrondonorként.

1071. Ha a II. fotorendszer működése gátolt az oxigéntermelő fototróf szervezetekben, akkor tulajdonképpen úgy működnek, mint az anoxikus fotoszintetizálók.

1072. Sok cianobaktérium kén-hidrogént (H_2S) képes használni elektrondonorként anoxikus fotoszintéziskor, míg sok zöld alga molekuláris hidrogént (H_2).

1073. Evolúciós szempontból nézve az a tény, hogy a ciklikus fotofoszforiláció egyaránt előfordul anoxikus és oxigéntermelő fototrófoknál is közeli rokonságuk egyik bizonyítéka.

1074. Evolúciós rokonságot bizonyít a fototróf mikroorganizmusok között, hogy a bíbor baktériumok és a zöld nemkén baktériumok reakciócentruma hasonló a PS II-höz, és a zöld kénbaktériumok és a heliobaktériumok reakciócentruma pedig a PS -hez.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1075. Sok bizonyíték szól a mellett, hogy az anoxikus fotoszintézisre képes bíbor és zöld baktériumok ősei - megelőzve a cianobaktériumokat - lehetettek a legelső fotoszintetizáló mikroorganizmusok a Földön.

1076. *Halobacterium salinarium* és más Archaea-k doménjébe tartozó halobaktériumok sajátos módon képesek a fényenergia hasznosítására.

1077. *Halobacterium salinarium* és más Archaea-k doménjébe tartozó halobaktériumok szintén klorofillt, vagy bakterioklorofillt használnak a fényenergiai hasznosítására.

1078. Nagy só koncentrációjú, tápanyagokban és oxigénben gazdag környezetekben a halobaktériumokra a respiratórikus anyagcsere jellemző.

1079. Tápanyag hiány, illetve korlátozott oxigén mennyiség esetén a halobaktériumok -bakteriorodopszinokat szintetizálva - fényenergia hasznosítására térnek át, fény hajtotta proton-pumpát működtetnek.

1080. Aerob környezetekben a halobaktériumok színe a nagyméretű karotinoid pigment, az 50 szénatomos bakterioruberin tartalmuk következtében kékes-zöldes árnyalatú.

1081. Oxigénhiányos környezetben a halobaktériumok színe jellegzetesen bíbor színűvé változik, mert membránjukban bakteriorodopszinok szintézise révén bíborvörös foltok képződnek.

1082. A bakteriorodopszin tartalmú membrándarabokat színük alapján bíbormembránnak is nevezik.

1083. A bakteriorodopszin körülbelül 250 aminosavból álló fehérjéből és prosztetikus csoportként retinálból épül fel.

1084. A bakteriorodopszin főként a vörös fénysugarakat képes abszorbeálni.

1085. A foton abszorpcióját követően a bakteriorodopszin konformációs változásokon esik át, mely során a cisz-forma protonokat juttat át membránon keresztül az extracelluláris térbe és a ciklus végén a membrán belseje felől reprotonálódva visszatér az eredeti transz alapállapotba.

1086. A fény hatására a bakteriorodopszinben zajló folyamatok során az elektronok leadódnak a membrán külső oldalára és felvevődnek a belső oldalról, miközben elektronkoncentráció különbség alakul ki a membrán két oldala között.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1087. A halobaktériumok fényenergia átalakító folyamatai a klasszikus fotoszintézisek közé tartoznak.

1088. A halobaktériumokban a fényenergia átalakítást bakteriorodopszinok végzik, és a gerjesztést követően elektrontranszport nélkül jön létre az ATP szintézis energetikai feltételét jelentő transzmembrán protonkoncentráció grádiens.

1089. A proteorodopszin típusú fehérjékkel történő fényhasznosítás előnyös tulajdonság jó néhány tengeri mikroorganizmusnál, hisz a nyílt óceánok szerves anyag koncentrációja igen kicsi, így a szigorúan kemoorganotróf életmód hátrányt jelentene.

1090. Az aerob anoxikus fototróf baktériumok képesek oxigén jelenlétében ATP-t előállítani, kemoorganotróf anyagcseréjük mellett fényenergia anoxikus módon történő hasznosításával.

1091. Az aerob fototrófok csak aerob körülmények között képesek anoxikus módon fényenergia hasznosításra szigorúan autotróf CO_2 fixáció mellett.

1092. Aaerob anoxikus fototrófok tengeri planktonikus környezetekben élnek, főként parthoz közeli régiókban és a nyílt óceánok mikrobiális közösségének akár a 10%-át is kitehetik.

AZ ELEMEK BIOGEOKÉMIAI KÖRFORGALMA

1093. A szén a 12. tömegszámú, egyik leggyakoribb elem a Földön: része a légkörnek (atmoszféra), a biogén kőzeteknek (litoszféra), a hidroszférának és az élő szervezeteknek (bioszféra) is nagyon fontos alkotó eleme.

1094. A szén 3 vegyértékű elem, nála pozitívabb és negatívabb elektronegativitású elemekhez is kötődhet.

1095. A szén allotróp módosulatai a grafit, a grafén, a gyémánt valamint a fullerén.

1096. A szén körforgása igen összetett, számos folyamatból áll, hiszen a szén valamennyi élő szervezetben jelen van, ugyanakkor a nem élő környezetekben is jelentős mennyiségben megtalálható.

1097. A Föld légkörének jelenlegi szén-dioxid tartalma kisebbbb, mint más „közeli” bolygóké (Vénusz, Mars), mert csak a földi rendszerek voltak képesek a szén-dioxid megkötésére.

1098. Az atmoszférában található szén-dioxid intenzív infravörös abszorpciót mutat, ezáltal intenzíven továbbít hőenergiát a Föld felszíne felé.

1099. A metán hővisszatartó képessége jóval kisebb a szén-dioxidénál.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1100. Atmoszférikus metánforrások a szárazföldön és tengerekben egyaránt megtalálhatóak, első sorban abiotikus folyamatok során halmozódott fel.

1101. A metán elnyelése kizárólag a metanotróf baktériumok aktivitásának köszönhető.

1102. Ismertek endoszimbionta metán oxidáló szervezetek is, valamint anaerob körülmények között előfordulnak anaerob metán oxidáló baktériumok, amelyek mind részt vesznek a metán oxidálásában.

1103. A hidroszférában a szén előfordulhat oldott szerves, oldott szervetlen, kolloid szerves formában és a tengeri élővilágba épülten.

1104. A vízben oldódó szén-dioxid (szénsav) hidrolizálásának mértéke független a környezet pH értékétől.

1105. A litoszférában pl. kőzetekben (agyagpalák, metamorf kőzetek) előforduló szén mennyisége nagyságrendekkel alatta marad a hidroszférában található mennyiségnél.

1106. A metán nagy nyomás és magas hőmérséklet hatására metán-hidrát formájában csapdázódik.

1107. A metán hidrátok mennyisége egyébként elég dinamikusan változhat a nyomás és hőmérséklet függvényében.

1108. A szénülés során a holt szerves anyag egy időben lassú, főleg aerob körülményeket igénylő folyamat során alakul át.

1109. A kémiai mállásfolyamatok során megvalósulhat a szén és a szénvegyületek oxidációja, s így pl. szén-dioxid jut az atmoszférába.

1110. A bioszféra heterotróf szervezetei által a légkörből kivont szén-dioxid egy része később az óceánokban biogén üledékek formájában halmozódik fel (pl. mészkő, kőszén, szénhidrogének).

1111. Amikor a szerves anyag lebontása hiányos, lassú, akkor holt szerves anyag felhalmozódás indulhat meg és megfelelő körülmények esetén a szén a körforgalomból kivonódik, fosszilizálódik.

1112. A fosszilizáció folyamatára jellemző - bármely végtermék is keletkezzen -, hogy a szerves anyag víztartalma csökken, a szén mennyisége feldúsul, az O_2, nitrogén és kéntartalom nő, valamint mindig szerepet játszanak benne egyéb geokémiai folyamatok.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1113. A kőszén szerves eredetű üledékes kőzet, tengerparti vagy szárazföldi, dús vegetációjú lápokban felhalmozott, oxidatív környezetben eltemetett növényi maradványokból jön létre.

1114. A tőzeg kőszénné való továbbfejlődéséhez az szükséges, hogy az adott terület lassú süllyedéssel a mélybe kerüljön, rajta különböző üledékek rakódjanak le (ezzel növelve a réteg nyomását), így a tőzeg tömörül és nagymennyiségű vízvesztésen esik át.

1115. A barnakőszén kb. 1000°C-ig képződik általában. 30 km mélységben.

1116. A kőolaj és a földgáz a biopolimerek bomlástermékeiből kialakult geopolimernek (a kerogénnek) az üledékes kőzetekben történő érése során képződött terméke.

1117. A kerogénben mikrobiális sejtalkotókat az eltelt sok millió év után sajnos már nem lehet kimutatni.

1118. A kőolajgenezis előfeltétele az oxigén hiányos környezet, a gyors mikrobiális szerves anyag bomlás, valamint az egymásra halmozódó üledékrétegek nyomása.

1119. A kerogén képződése és átalakulása kőolajjá és földgázzá több szakaszban valósul meg, a diagenezisnek nevezett folyamatban. Közvetlenül az üledék lerakódása után a mikroorganizmusok már nem játszanak szerepet.

1120. Egy szénhidrogén mező kialakulásának ideje akár évmilliókban mérhető, a ráhalmozódó üledékréteg vastagsága elérheti a 600-700 métert.

1121. A szén körforgalma a termelő szervezetek szén-dioxid fixációja és szerves anyag előállítása, valamint a lebontó szervezetek szerves anyag fogyasztása és szén-dioxid kibocsátása köré szerveződik.

1122. A légköri szén megkötésében, a primer produkció létrehozásában a legnagyobb szerep az anaerob fototróf szervezetekre hárul, a kemolitotróf szervezetek termelése globális szinten elhanyagolható.

1123. Bizonyos speciális környezetekben a kemolitotróf szervezetek primer produkciójára teljes táplálék láncok, hálózatok alapozódhatnak (pl. bizonyos mély tengeri környezetek.).

1124. A szerves kötésben lévő elemek felszabadulását, ásványi formákká történő alakítását mineralizációnak nevezzük.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1125. Minél nagyobb egy vegyület C:N aránya, annál nehezebben bontható (pl. a fehérjék, a nukleinsavak viszonylag könnyen bontható vegyületek közé tartoznak).

1126. A humusz szerves maradványokból, természetes eredetű anyagokból áll, de részlegesen inert, nehezen alakítható tovább.

1127. A valódi humusz anyagok (pl. fulvosavak, huminsavak) bonyolult szerkezetű, savas karakterű, de könnyen lebontható polimerek.

1128. A humusz anyagoknak jelentős szerepe van a talajok tápanyag- és vízgazdálkodásában, előfordulnak természetes vizekben (természetes vizek sárgás-barnás színe nagyrészt az oldott állapotú humusz anyagoknak köszönhető), szerves trágyákban, komposzt környezetekben, vagy szennyvíz iszapokban.

1129. A biopolimerek bontása aerob és anaerob körülmények között is általában intracelluláris enzimekkel történik.

1130. A Földön legnagyobb mennyiségben jelen lévő biopolimerek, a cellulóz és lignin (növényi biomassza legnagyobb része) lebontására a legtöbb élőlény képtelen.

1131. A cellulóz összetett, β-D-szacharóz egységekből álló szénhidrát, amelyben az alegységek változó térállásban kapcsolódnak hosszú lánccá.

1132. A cellulóz hosszú láncmolekuláit kovalens kötések stabilizálják, ez teszi fonalszerűvé.

1133. A cellulóznak rendezett és amorf (rendezetlen) struktúrái ismertek.

1134. A cellulóz természetes bontása fizikai aprítással kezdődik majd ezt követi a teljes degradáció, amelyet leggyakrabban mikroorganizmusok (gombák, baktériumok) végeznek.

1135. A cellulóz lebontásában általában egy többkomponensű enzimrendszer, a celluláz rendszer vesz részt: ez intracellulárisan működő, általában indukálható enzimeket tartalmaz.

1136. Az cellulóz lebontásában szerepet játszó egyes enzimek a lebontás más-más folyamatait katalizálják, például az intakt cellulóz molekulát a béta-glükozidázok hasítják.

1137. A celluloszóma nagy molekulasúlyú multienzim komplex, amely a kristályos cellulóz bontására alkalmas.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1138. A cellulóz bontása általában közösségi funkció, a természetben leginkább „vegyes” közösségek végzik, ezáltal gyorsabb is, mint laboratóriumi színtenyészetekben.

1139. A legjelentősebb anaerob cellulózbontó szervezetek a sporogén, anaerob pálcikák (*Clostridium*) közül kerülnek ki (*C. omelianskii, C. cellobioparum, C. thermocellum*).

1140. A hemicellulóz még a cellulóznál is nehezebben degradálható, benne pentózok (pl. xilóz, arabinóz), hexózok (pl. glükóz, galaktóz) illetve különböző cukorszármazékok találhatók (pl. galakturonsav).

1141. A lignin, bár a Föld második leggyakoribb szerves anyaga, mégis nehezen bontható.

1142. A lignin bontására döntőrészt csak az óriási enzimpotenciállal rendelkező prokarióta mikroorganizmusok képesek.

1143. A lignin bontását többféle enzim végezheti: a lignin peroxidáz viszonylag szélesebb degradációs spektrummal jellemezhető, a mangán peroxidáz a lignin fenolgyűrűinek oxidációjában vesz részt, míg a lakkáz enzim egy réztartalmú polifenol oxidáz.

1144. A biopolimerek bontása anaerob körülmények között mindig gyorsabb folyamat, mivel közösségi anyagcsere szintjén valósul meg.

1145. Bizonyos reakciók, így például vajsav és víz ecetsavvá és hidrogénné alakítása standard körülmények között még endergonikusak, exergonikussá csak igen speciális körülmények között tehetők, így például az egyik végtermék folyamatos elvonásával, azaz koncentrációjának igen kis szinten tartásával.

1146. Szintrófia során két, egymástól metabolikusan eltérő típusú baktérium jellemzően energetikai okokból egymásra szorul egy bizonyos szubsztrát lebontásában.

1147. A szintrófia egyik legtipikusabb példája a hidrogénoxidáló metanogén baktériumok és a másodlagos fermentáló baktériumok kapcsolata.

1148. A metán biológiai körforgalmában a metanogén és metanotróf baktériumok vesznek részt.

1149. A metanogén baktériumok obligát aerob környezetben szén-dioxidból és hidrogénből, acetátból vagy egyéb más egyszerű szubsztrátból metánt állítanak elő.

1150. A metanotróf szervezetek aerob, vagy anaerob körülmények között a metán oxidációját valósítják meg.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1151. A nitrogén minden élő szervezet számára nélkülözhetetlen, ún. abiogén elem.

1152. A nitrogén részt vesz a nukleinsavak, a fehérjék és számos más biológiai szempontból fontos molekula (pl. a baktériumok peptidoglikánjának) felépítésében.

1153. A biológiailag hozzáférhető nitrogénformák számos ökológiai rendszerben növekedést korlátozó mennyiségben vannak jelen.

1154. A mikroorganizmusok nitrogén transzformációs aktivitásuk révén marginális szerepet játszanak a növények számára is hasznosítható nitrogénformák előállításában.

1155. A szervetlen nitrogén különböző oxidációs állapotokban fordulhat elő, az ammóniában lévő legredukáltabb formától (-3) a legoxidáltabb nitrát-ionig (+5).

1156. Szerves vegyületekben a nitrogén általában a legoxidáltabb állapotú amino-, amid- vagy imino csoportokban található meg.

1157. A bioszférában, a litoszférában és a hidroszférában jelenlévő nagymennyiségű nitrogén vegyület ellenére, a globális nitrogénnek több mint 99,9%-a az atmoszférában található elemi nitrogén formájában.

1158. Ennek a nitrogén gáznak egy kis része az atmoszférában zajló elektrokémiai viharokban oxidálódik, és az esők révén kimosódik.

1159. A legtöbb nitrogén transzformációs folyamat mikroorganizmusok közreműködésével megy végbe.

1160. A *Rhizobium* pillangós virágú szimbiózis mezőgazdasági és ökológiai szempontból is kiemelkedően fontos, hiszen trágyázás nélkül biztosít a növények számára hasznosítható nitrogénformát.

1161. A talajok túlzott mértékű műtrágyázása környezeti problémát és egészségügyi kockázatot jelentő nitrát felhalmozódáshoz vezethet a talajvizekben.

1162. A magas nitrát tartalmú ivóvíz emberi fogyasztása methemoglobinémiát és gyomorrákot okozhat.

1163. A talajokban végbemenő denitrifikáció hatása kimondottan pozitív.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1164. A részleges denitrifikációs és nitrifikációs folyamatok során keletkezett nitrogén-oxidok nagy hatással vannak a légkörben zajló kémiai folyamatokra.

1165. A sztratoszférában a dinitrogén-oxid a nitrogén-monoxiddal (NO) együtt részt vesz azokban a kémiai reakciókban, melyek az UV sugárzástól védő ózonréteget regenerálják.

1166. A légköri nitrogén-monoxid nitrogén-dioxiddá (NO_2) oxidálódhat, ami a savas esőt elidéző salétromsav (HNO_3) képződéséhez vezet.

1167. A szárazföldi ökoszisztémákban a nitrogén veszteség fő forrásaként a denitrifikációt jelölhetjük meg, azonban a tengeri környezetekben az anammox-reakcióra képes mikroorganizmusok a felelősek a keletkező N_2 akár 67%-áért.

1168. Az anaerob ammóniaoxidáló baktériumok aktivitását leginkább a hozzáférhető nitrát mennyisége szabályozza.

1169. A nitrogén körforgalom folyamataira nincsenek hatással a prokarióták és más élő szervezetek között kialakuló kölcsönhatások.

1170. A magasabbrendű növények több mint 80%-át arbuszkuláris mikorrhiza gombák kolonizálják, amelyek diazotróf baktériumokkal is kölcsönhatásban állnak.

1171. A mikrobiális konzorciumok nitrogén körforgalomban játszott szerepének megértését hosszú időn át korlátozta az a tény, hogy a rendelkezésre álló tenyésztési módszerekkel a prokarióta szervezeteknek csak töredékét (egyes becslések szerint mindössze 1%-át) lehetetett tenyésztésbe vonni.

1172. Az élő szervezetek szempontjából a nitrogén körforgalom biológiai folyamatai a leginkább meghatározóak, amelyekben a prokarióta szervezetek kizárólagos szerepet töltenek be.

1173. A biológiai nitrogén körforgalom egyes folyamatai többnyire asszimilatórikus, vagy disszimilatórikus célból végbemenő oxidációs, vagy redukciós enzimreakciók sorozatából állnak.

1174. A nitrogén körforgalom asszimilatórikus folyamatai közé sorolható a biológiai nitrogén fixáció, az ammónia asszimiláció, az anammox reakciók és az asszimilatórikus nitrát redukció.

1175. Az ammónia az egyik olyan szervetlen vegyület, amelyik közvetlenül képes beépülni az élő szervezetek szénvázába.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1176. Az ammónia asszimiláció során elsőként létrejövő szerves vegyület, a glutamin az elsődleges nitrogén donor a sejtben szintetizálódó további nitrogén vegyületek számára.

1177. A prokarióta sejtek az elemi nitrogént vagy a nitrátot is felhasználhatják nitrogénforrásként, ezeket azonban a szénvázba történő beépítés előtt ammóniává kell oxidálni.

1178. Bár az elemi nitrogén a légkör összetételének 78%-át képezi, mégis csak egy sor prokarióta szervezet képes ezt a rendkívül stabil gázt nitrogénforrásként hasznosítani.

1179. A biológiai nitrogén fixációra képes szabadon élő és szimbionta szervezetek a nitrogén molekulában lévő hármas kötés energiaigényes oxidatív hasítása során ammóniát ($N_2 \rightarrow NH_3$) hoznak létre.

1180. Az egyes ősbaktériumokra, baktériumokra, gombákra, algákra és növényekre jellemző asszimilatórikus nitrát redukció két egymást követő reakcióból áll, melynek során először az asszimilatórikus nitrát reduktáz enzim segítségével a nitrát nitritté, majd ezután az asszimilatórikus nitrit reduktáz enzim közreműködésével a nitrit ammóniává redukálódik.

1181. A hagyományosan ammonifikációnak nevezett folyamatban, szaprotróf baktériumok és gombák enzimatikus reakciói során a szerves anyagok mineralizációja számos környezetben ammónia ($R\text{-}NH_2 \rightarrow NH_3$) képződését eredményezi.

1182. Az ammonifikáció kifejezés a nitrátnak ammóniává történő disszimilatórikus redukciójára ($NO_3^- \rightarrow NO_2^- \rightarrow NH_3$) nem alkalmazható.

1183. Számos prokarióta szervezet képes szervetlen nitrogén vegyületek felhasználásával végbemenő légzésre, vagy disszimilatórikus folyamatokra.

1184. Bár a légzési (respiratórikus) és a disszimilatórikus folyamatokat gyakran szinonímokként tartják számon, mégis szigorú értelemben véve a kettő nem feltétlenül azonos.

1185. Egy disszimilatórikus folyamat a redox egyensúly fenntartását vagy detoxifikációs célokat is szolgálhat, azonban ilyenkor is elektrontranszporthoz kötött protonmozgató erő kialakítása és ehhez kapcsolódó ATP szintézis történik.

1186. A denitrifikációnak nevezett légzési folyamat megfelelő reduktáz enzimek által katalizált, egymást követő lépések során a nitrátnak (nitriten, nitrogén-monoxidon és dinitrogén-oxidon keresztül) elemi nitrogénné ($NO_3^- \rightarrow NO_2^- \rightarrow NO \rightarrow N_2O \rightarrow N_2$) történő bakteriális redukcióját jelenti.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1187. A legtöbb denitrifikáló baktérium fakultatív anaerob szervezet, amelyik anoxikus környezetben az oxigén helyett használja a nitrátot végső elektronakceptorként.

1188. Nitrifikáció alatt az ammóniának nitritté ($NH_4^+ \rightarrow NH_2OH \rightarrow NO_2^-$), majd ezt követően a nitritnek nitráttá ($NO_2^- \rightarrow NO_3^-$) történő mikrobiális redukcióját értjük.

1189. A nitrifikáció végtermékeként keletkező nitrát az ammónia után, a növények legfontosabb nitrogénforrása.

1190. A nitrifikáció végtermékeként keletkező nitrát gyorsan megjelenik különösen neutrálishoz közeli pH értékű mezőgazdasági talajokban.

1191. Az anammox (anaerob ammónia oxidáció) egyes a Planctomycetes törzsbe tartozó baktériumok által megvalósított és elemi nitrogén képződését eredményező anyagcsere utat jelent, amelyben az ammónia oxidációja a nitrit redukciójával ($NH_4^+ + NO_2^- \rightarrow N_2$) kapcsolódik össze.

1192. A nitrifikációs, a denitrifikációs, vagy az anaerob ammónia oxidációs folyamatoknak fontos szerepe van az ipari és háztartási szennyvizekben lévő nitrogénvegyületek eltávolításában.

1193. A biológiai nitrogén körforgalomban résztvevő egyes vegyületek toxikusak lehetnek az élő szervezetek számára, például az ammónia a foszforiláció szétkapcsolószere.

1194. A mikroorganizmusok a toxikus anyagok hatásának kiküszöbölésére különféle detoxifikációs mechanizmusokat működtetnek, amelyek során gyakran nitrogénforrásként hasznosítható nitrogénformákat hoznak létre.

1195. Az ammónia asszimiláció az ammóniának a sejtbe történő felvételét és a szénvázba való beépítését foglalja magába.

1196. A mikroorganizmusok csak az ammónia felvételét segítő transzporterek (Amt) által tudják felvenni az ammóniát.

1197. A 10-12 α-hélixből álló, transzmembrán helyzetű Amt biztosítja a protonmozgató erőn alapuló aktív uniport ammónia felvételt a mikrobákba.

1198. Az általánosan előforduló glutamin-szintetáz enzim kétértékű kationok (Mg^{2+}, vagy Mn^{2+}) jelenlétében az ammóniának glutaminsavba történő beépülését katalizálja ATP segítségével glutamin képződése során.

1199. A prokariótákban, beleértve az ősbaktériumokat is, háromféle GS enzim (GSI, GSII és GSIII) fordul elő.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1200. A GOGAT enzim a glutaminban lévő amino csoport oxidatív transzferét katalizálja α-ketoglutársavra 2 molekula glutaminsav képződése közben.

1201. Az elektrondonortól függően háromféle GOGAT található a prokariótákban: $NADPH+H^+$-GOGAT a cianobaktériumokban, míg ferredoxin- és $NADH+H^+$-GOGAT a heterotróf baktériumokban.

1202. A GS-GOGAT reakcióút összességében három molekula ATP és egy molekula $NADPH+H^+$ felhasználásával egy molekula glutaminsav képződését eredményezi egy molekula ammóniának egy molekula α-ketoglutársavba való beépülése során.

1203. Az ammónia egy molekula ATP felhasználásával is beépülhet az α-ketoglutársavba a glutamát-dehidrogenáz (GDH) enzim segítségével.

1204. A glutamát-dehidrogenáz (GDH) enzim által katalizált folyamat energetikailag kedvezőbb, mint a GS-GOGAT reakcióút, mégis kevésbé jelentős, mivel kis ammónia koncentráció esetén kevésbé hatékony.

1205. Ha a GS-GOGAT útvonal vagy az alternatív GDH reakció során végbemegy a glutaminsav szintézise, akkor abból transzaminálással már más N tartalmú vegyületek is kialakulhatnak.

1206. A GS-GOGAT ammónia asszimiláció elsősorban a GS enzimen keresztül mind transzkripciós, mind pedig transzlációs szinten szigorúan szabályozott folyamat.

1207. Nitrogén bőség esetén a GS egy bifunkcionális adenil-transzferáz (AT-áz) segítségével adenilálódik és aktivitása lecsökken, míg a baktériumsejtek nitrogén éhezésekor (nagy α-ketoglutársav és kis glutamin szint mellett) a GS deadenilálódik, és újra aktív lesz.

1208. A nitrátot nitrogén forrásként a baktériumok, az ősbaktériumok, a gombák, az algák és az edényes növények is képesek hasznosítani.

1209. A nitrát asszimiláció első lépéseként a nitrát specifikus transzporterek révén a sejtbe kerül, majd ezt követően asszimilatórikus nitrát- és nitrit-oxidáz enzimek segítségével nitriten keresztül ammóniává oxidálódik.

1210. A nitrát asszimiláció folyamatát a nitrát jelenléte általában különféle szabályozó mechanizmusok révén serkenti, míg az ammónia gátolja.

1211. A molibdén-tartalmú asszimilatórikus nitrát-reduktázok (Nas) a nitrátnak nyolc elektron felvétellel nitritté történő redukcióját katalizálják.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1212. A baktériumokban található citoplazmatikus Nas proteinek szerkezetükben és működésüket tekintve megegyeznek a periplazmatikus disszimilatórikus nitrát-reduktázokkal (Nap), és nagyon hasonlóak a denitrifikációban résztvevő membránhoz kötött nitrát-reduktázokhoz (Nar).

1213. A nitrát asszimilatórikus redukciója során az elektronok áramlásának útja a következő:

$NADH+H^+ \rightarrow FAD \rightarrow [2Fe–2S] \rightarrow [4Fe–4S] \rightarrow$ Mo-*bis*-MGD $\rightarrow NO_3^- \rightarrow NO_2^-$.

1214. A nitrit asszimilatórikus redukcióját katalizáló nitrit-reduktázok szerkezete és működése is eltér a pentahem típusú légzési nitrit-reduktázoktól (Nrf) és a denitrifikáló baktériumokban található réz tartalmú nitrit-reduktázoktól.

1215. A nitrát asszimiláció folyamatának szabályozása rendszerint nitrit represszión és ammónia indukción alapul.

1216. Az ammonifikáció a szerves nitrogénvegyületek ásványosításának folyamata, melynek során a talajokban és vizekben lévő nitrogén tartalmú szerves anyagok mikrobiális lebontása során ammónia szabadul fel.

1217. Az ammonifikáció fontos reakciói közé tartozik a glutamát deaminációja a glutamát-dehidrogenáz és az urea hidrolízise az ureáz enzimek közvetítésével.

1218. A talajokban zajló proteolítikus aktivitás a műtrágyázás hatására rendszerint megemelkedik, de egyéb tényezők (pl. a talaj típusa, szerkezete, profilja) is befolyásolják.

1219. Általánosságban kijelenthető, hogy a talajok proteolítikus aktivitása az agyag és humusz tartalom növekedésével csökken.

1220. A nitrát ammonifikációnak is nevezett anyagcsere folyamatban disszimilatórikus nitrát redukció történik ammóniáig (DNRA), melynek során a nitrát először nitritté redukálódik, majd ezt követően a nitrit egy 6 elektron felvételével történő redukciós lépésben ammóniává alakul.

1221. A nitrát ammonifikáció fakultatív aerob folyamatának a kivitelezésére főként különböző oxikus környezetekben (pl. tengeri üledékekben, szulfidban gazdag hévforrásokban, vagy állatok gyomor-bélrendszerében) élő baktériumok képesek.

1222. Az energiaszerző nitrát ammonifikáció során egy periplazmatikus pentahem típusú nitrit reduktáz (Nrf) enzim katalizálja a nitrit redukcióját a formiátról, vagy hidrogénről származó elektronokkal.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1223. A periplazmatikus rendszerben a nitrát ammonifikáció a nitrát/nitrit citoplazmamembránon keresztüli transzportja során megy végbe, és a nitrit-redukcióhoz kapcsolódó protonmozgató erő a formiát-dehidrogenáz vagy a hidrogenáz enzimek által katalizált folyamat során keletkezik.

1224. Néhány baktérium a nitritet elektronsüllyesztőként használja, hogy megszabaduljon az anoxikus környezetben bőségesen jelenlévő reduktánsoktól, és ezáltal regenerálja az optimális növekedéséhez nélkülözhetetlen oxidált állapotú hidrogénszállító koenzimeket (pl. NAD^+).

1225. Az asszimilatórikus nitrit-reduktáz enzimekkel ellentétben az *E. coli* Nir enzime anoxia esetén indukálódik, és működését az ammónia nem gátolja.

1226. A kén a földkéreg elemeinek gyakorisági sorrendjében a 14. helyet foglalja el, az élővilágban relatív mennyiségét tekintve sorrendben a tízedik.

1227. A kén tápelemként szulfhidril (-SH) csoportot tartalmazó aminosavak (cisztein, metioin), koenzimek (koenzimA, biotin), egyes vitaminok (B1 vitamin, vitamin, liponsav) fakultatív komponense.

1228. Mivel a kén számos oxidációs formában létezik, a természetben zajló biológiai kén-körforgalom összetett, sok lépésből álló (ásványosítás, immobilizációs és volatilizációs folyamatok) rendszer.

1229. A kén -2 és +8 oxidációs állapotok között, szerves vagy szervetlen kötésekben, gáz, folyadék vagy szilárd halmazállapotú vegyületekben fordul elő.

1230. A különböző kénformák mikrobiológiai átalakítása nagyon változatos azonban abiotikus átalakulási folyamatokkal nem kell számolni.

1231. Számos foto- és kemotróf mikroba energetikai anyagcseréje kénformákra alapozott.

1232. A nitrogén körforgalomhoz képest a kén-ciklus atmoszférikus fázisa a meghatározó.

1233. A kén-körforgalom jórészt üledék ciklusú, itt zajlik a történések nagyobb része. A ciklus szervetlen tartalékait az elemi kén, kéntartalmú kőzetek és üledékek adják.

1234. A kén legnagyobb földi készleteit a litoszféra tartalmazza, mintegy 25 millió Gt mennyiségben, szerves és szervetlen formában egyaránt.

1235. A földkéreg és földköpeny magmás kőzeteiben a kalkofil és sziderofil elemek alkotnak a kénnel (elsősorban) szulfidásványokat.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1236. A kőzetek mállása (H_2S), vulkánikus aktivitás (SO_4^{2-}) és a hidroszféra vízkészleteivel kölcsönhatásban, oldódás révén indul a kén körforgása.

1237. Az emberi tevékenység elsősorban a fosszilis energiahordozókban foglalt kén felszabadításával (kéngázok, SO_2), de a kéntartalmú ércek feldolgozásával egyaránt jelentősen befolyásolja a forgalmat.

1238. A szulfát-ion a folyóvizekben a HCO_3^--iont, a tengervízben pedig a klorid-iont megelőzve a leggyakoribb anion.

1239. Becslések szerint a tengervizekben oldott kén jóval több, mint ami az édesvizekből bemosódik.

1240. A talajokban a kén kisebb mennyiségben szerves anyagokba épülve (10-25%) és nagyobb mennyiségben SO_4^{2-} (80-75%) ion formájában fordul elő.

1241. Az atmoszférában a kén oxidjai, a H_2S és illó szerves kénvegyületek egyaránt megtalálhatók, akárcsak az atmoszférában a leggyakoribb kondenzációs magként szerepelő szulfátos aeroszolok.

1242. A kén sok különböző oxidációs állapotban, számos vegyület komponenseként létezik és vándorol a természetben, de ezekből 3 formában a legjelentősebb: -2 (szulfhidril csoport, R-SH és szulfid forma, SH^-), 0 (elemi S, S^0) és -6 (szulfát-ion, SO_4^{-2}).

1243. Csak anaerob környezetekben szabadulhat fel jelentős mennyiségű kén-hidrogén kéntartalmú szerves anyagok lebontásából.

1244. Bár a H_2S illékony vegyület, megjelenési formái pH függőek.

1245. A mikroorganizmusok egy jellegzetes csoportja anaerob környezetekben a szulfátot és más oxidált kénvegyületeket terminális elektronakceptorként használja, miközben egyszerű szerves anyagokat (tejsav, piroszőlősav, acetát stb.), vagy H_2-t oxidál.

1246. A disszimilatórikus szulfátredukáló mikroorganizmusok a természetben széleskörűen előfordulnak.

1247. Tengeri élőhelyeken a SO_4^{2-} redukciót az elérhető C-forrás mennyisége korlátozza, és a szerves anyag hozzáférhetőség növekedése a szulfát redukciót jelentősen csökkenti.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1248. Az erőteljes mikrobiális szulfátredukció hatására felszabaduló hidrogén-szulfid toxikus lehet növényekre és az állati szervezetekre, miután a szulfid könnyen reagál a ferro-ionokkal és pl. a citokróm ferro-ionjához kötődve gátolja a légzést.

1249. A szulfid toxicitása nő a természetben, amikor fémes elemek tömegével (pl. Fe^{2+}, Hg^{2+}) alkot nagyon oldékony, valamint toxikus ásványokat (pl. FeS_2, HgS).

1250. A szulfidtartalmú üledékek, vagy szulfátredukáló baktériumokkal dúsított tenyészetek jellegzetes fekete színét a fém-szulfid vegyületek felhalmozódása okozza.

1251. A disszimilatórikus kénredukáló mikroorganizmusok különböző szerves anyagok, vagy H_2 oxidációja során az elemi kén (S^0) redukciójára képesek.

1252. A kénredukálók nem képesek APS képzésére és így elektronakceptorként szulfátot (SO_4^{2-}) csak ritkán hasznosítanak.

1253. Anaerob környezetben, semleges pH környékén a szulfid kémiai úton gyorsan oxidálódik.

1254. A szulfid elektronakceptorként szerepelhet aerob, vagy anaerob környezetekben kemolitotróf, vagy fotolitotróf baktériumok energetikai anyagcseréjében.

1255. A mikrobiális szulfid oxidáció aerob és anaerob környezetek határán zajlik, ahol az anaerob környezetekben felszabaduló H_2S aerob környezetbe diffundál.

1256. Aerob viszonyok között és ahol a fény és szulfid is rendelkezésre áll, ott fototróf szulfidoxidáló baktériumok tevékenykednek.

1257. A Földön található kéntelepek jó részének kialakulása a zöld és bíbor kénbaktériumok anyagcsere aktivitására vezethető vissza.

1258. A bíbor nemkén baktériumok (pl. *Rhodospirillum* fajok) a kén-hidrogént tioszulfáttá, szulfáttá oxidálják a 0 oxidációs fok megkerülésével.

1259. Az elemi kén kémiailag nem stabil elem, ennek következtében könnyen oxidálódik kénoxidáló kemolitotróf baktériumok, mint a *Thiobacillus* és *Acidithiobacillus* fajok által.

1260. Miután az elemi kén nem oldódik, ezért a mikroorganizmusok a kénkristályok felszínére tapadva hasznosítják, mint szubsztrátot.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1261. Az elemi kén oxidációja során salétromsav termelődik, ami igen savas környezetet eredményez (pl. savanyú bányavizek pH-ja akár 2 is lehet).

1262. A kénoxidálókra jellemző, hogy változatos elektrontranszport rendszerük lehetővé teszi számukra a változó életkörülményekhez, és változó erőforrásokhoz való alkalmazkodást.

1263. A kén-ciklusban a kén köztes formái egyes szulfátredukáló baktériumok (pl. *Desulfovibrio sulfodismutans*) segítségével diszproporcionálódhatnak, azaz a kénvegyületek (pl. $S_2O_3^{2-}$) mikrobiológiai úton egy oxidáltabb (SO_4^{2-}), és egy redukáltabb (H_2S) formává alakulhatnak át.

1264. A *Desulfovibrio sulfodismutans* a tioszulfát diszproporciós reakciója közben protonokat jutat membránon kívülre és a kialakult protonkoncentráció grádiens ATP szintézist tesz lehetővé.

1265. Mivel az élőlényekben a kén jórészt redukált formában található, így a talajból, vizekből felvett szulfátot oxidálni kell.

1266. A növények, gombák és a legtöbb baktérium rendelkezik az asszimilatórikus szulfátredukciós képességgel.

1267. A csak szigorúan anaerob körülmények között zajló asszimilációs szulfátredukáló folyamat szigorúan szabályozott körülmények között képződő végterméke, a kén-hidrogén nem jelenik meg a környezetben, hanem szerves vegyületekben, aminosavakba beépülve hasznosul.

1268. Az asszimilációs szulfátredukáló anyagcsereút energia termelő folyamata biokémiailag eltér a szulfátlégzéstől, mivel a redukciós folyamat 3´-foszfo-adenozin-5´-foszfoszulfát (PAPS) köztitermék képződését igényli.

1269. A növények, gombák és egyes baktériumok által előállított szerves S vegyületek (aminosavak, fehérjék stb.) a táplálék láncokon keresztül jutnak heterotróf szervezetekbe.

1270. Erdő-és préritüzek a növényi biomasszából közvetlen kénveszteséget idéznek elő, amikor is a kén kén-dioxiddá oxidálódva a légkörbe távozik.

1271. Az ipari eredetű SO_x kibocsátás, illetve porszennyezés savas ülepedést, illetve savas esőket okoz, amely katasztrofális mértékű talajsavasodáshoz, erdőpusztuláshoz, városi környezetben műemlékek pusztulásához vezethet.

1272. Azokat a természetes ökoszisztémákat, amelyek közösségi anyagcseréje a szulfát oxidációjára épül szulfurétumoknak nevezzük.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1273. A szulfurétumokban (pl. tavak, folyók, vagy tengerek iszap rétegeiben) a szulfátredukáló baktériumok különböző típusú (fototróf és/vagy kemotróf) kénbaktériumokkal együtt szaporodnak és jellegzetes közösségi szerkezetet mutatnak.

1274. Az üledékben bomló szerves anyagok a szulfát redukcióhoz használódnak el miközben H_2S képződik.

1275. A szulfurétumban élő aerob autotróf, kemolitotróf és anaerob fototróf mikroorganizmusok együttes CO_2 fixációjukkal a szerves anyagot regenerálják, amely e speciális körforgalom fenntartásához elengedhetetlen.

1276. A szulfurétumok modellezése Winogradsky oszlopban egyszerűen lehetséges.

1277. Elektronmikroszkópos vizsgálatok során anoxikus, redukált kén- és vastartalmú közegben a redukált kén igen jellegzetes megjelenési formája, az 5-15 µm átmérőjű gömbszerű pirit-framboidok figyelhetőek meg.

1278. A pirit-framboidok közvetett és közvetlen kialakulásában a szulfátredukáló és vasredukáló baktériumok szerepet játszhatnak azáltal, hogy a szulfátredukálók az oldott szulfátot elektronakceptorként felhasználva szulfiddá redukálják, a vasredukálók meg a ferro-iont ferri-ionná.

1279. A szulfid a redukált vassal reagál, majd a keletkező vas-szulfid elemi kénnel lép reakcióba, így mikrobák közreműködésével pirit-kristályok keletkeznek, amelyek anoxikus körülmények között framboid szemcsékké tömörülnek.

1280. A vas az egyik leggyakoribb elem a Földön, különböző ásványok alakjában (pl. sziderit, pirit, hematit, goethit, lepidokrokit és magnetit) a földkéreg 4,8%-a vasat tartalmaz.

1281. Eltekintve a meteoritvastól elemi vas a természetben nem található.

1282. A vas kémiailag (gyakorlatilag) kétféle oxidációs formában létezik, az egyik alak a két vegyértékű ferri (Fe^{2+}, Fe[+II]), a másik pedig a három vegyértékű ferro-ion (Fe^{3+}, Fe[+III]).

1283. A vas redox átalakulása a természetben csak mikrobiológiai folyamatok során lehetséges.

1284. Ha a pH kisebb, mint 5, akkor a vas Fe(II) formában termodinamikailag stabil és elektronakceptorként szolgálhat Fe(II)-t oxidáló baktériumok számára.

1285. Ha a pH nagyobb, mint 5, akkor a vas Fe(III) a környezetben a termodinamikailag stabil forma és terminális elektrondonorként szolgálhat Fe(III)-at redukálni képes mikroorganizmusok számára.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1286. A Fe(II) abiotikus módon is oxidálódhat Fe(III)-má O_2, vagy egyéb oxidáló ágensek (pl. Mn[IV]) jelenlétében.

1287. Mind a Fe(III)-ra és mind a Fe(II)-re egyaránt jellemző, hogy könnyen képes komplexképződésre szerves (pl. EDTA, citrát, oxalát) és szervetlen (pl. PO_4^{3-}, HCO_3^-) komponensekkel.

1288. A vas a létfontosságú elemek közé tartozik és gyakorlatilag valamennyi élőlénynek (kivétel pl. *Lactobacillus* spp., *Borrellia burgdorferi*; Mn-ionokkal helyettesítik a Fe-ionokat) szükséges az életműködéséhez.

1289. A vas felvehetősége/hasznosítása az élőlények számára függ a környezet pH viszonyaitól, a vas formájától, kelátképző anyagok jelenlététől, az oxigén koncentrációjától, a redoxpotenciáltól.

1290. A vas ferri formában jól oldódik, így könnyen felvehető az élőlények számára.

1291. Az oxidáltabb ferri-ion rosszul oldódik, ezért nehezen felvehető, hozzáférhető az élőlények számára.

1292. A vas-ciklus során az anaerob légző baktériumok közül egyesek képesek a Fe(III)-at redukálni, míg mások kemolitotróf anyagcseréjük révén Fe(II)-t oxidálnak.

1293. A prokariota mikroorganizmusok között anaerob környezetekben gyakori a ferri-ion elektronakceptorként való hasznosítása.

1294. A Fe^{3+}/Fe^{2+} redukciós potenciálja gyengén pozitív ($E_0' = + 0{,}2$ V, pH 7), így Fe(III) redukció végbemehet néhány szerves, illetve szervetlen elektrondonorral.

1295. A vasoxidáló baktériumok által előállított szolubilis Fe(III)-ionok gyorsabban redukálhatók a vasredukálók által, mint az ásványos formák.

1296. A vasredukcióra rendszertanilag kizárólag közeli rokonságban álló baktériumfajok képesek.

1297. Vasban gazdag hőforrásokban a vasredukálók fontos szerepet játszanak a vas-ciklusban.

1298. Egyes hipotézisek szerint valamikor az evolúció során a vasredukáló baktériumok lehettek az első légzési anyagcserére képes szervezetek.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1299. A legtöbb Deltaproteobacteria csoportba tartozó vasredukáló szervezet képes teljes mértékben mineralizálni a szerves komponenseket ferri-ionok jelenlétében.

1300. A Gammaproteobacteria-khoz sorolt vasredukáló mikroorganizmusok csak részlegesen redukálják a szerves komponenseket.

1301. A *Geobacter* elektrondonorként H_2-t és aromás vegyületeket, például toluolt is használhat.

1302. A vasredukció igen gyakori mind édesvízi, mind tengeri környezetek anoxikus üledékében.

1303. A Fe(III)-ban gazdag anaerob tengeri üledékben a vasredukálók akár a szerves anyag lebontás 80%-ért is felelősek lehetnek.

1304. Határozott vasredukciós folyamatok jellemzőek az édesvizek, tengerek fotikus zónájára.

1305. A vasban gazdag vízzel borított talajokban, lápos vagy mocsaras területeken nagy mennyiségben keletkezik ferri-ion a ferro-ion redukciója során.

1306. Ha a ferro-ionokban gazdag víz O_2-ben gazdag helyekre szállítódik, akkor a ferro-ionok gyorsan visszaoxidálódnak ferri-ionokká kémiai úton, vagy vasoxidáló baktériumok révén.

1307. A vasbaktériumokra jellemző, hogy a ferro-ionokat tömegesen ferri-ionokká képesek oxidálni, vagy legalábbis ebben az oxidációban hatékonyan közreműködni.

1308. Bizonyos vasbaktériumok a vas oxidációjával nyert energiát a CO_2 redukciójához képesek felhasználni és mint kemoheterotróf autotróf baktériumok szaporodnak.

1309. Mivel a vas oxidációja csekély szabadenergia-változással jár, ezért a vasoxidáló kemolitotróf autotróf mikroorganizmusok létfenntartásukhoz szükséges energia megszerzéséhez nagy mennyiségű vasat oxidálnak, miközben vas-oxidot, vas-oxihidroxidot, vagy vas-hidroxidot halmoznak fel felületükön, illetve környezetükben.

1310. Vasoxidációra rendszertanilag különféle baktérium csoportba tartozó fajok, nemzetségek képesek.

1311. A mikrobiális vasoxidációra neutrális pH-n kedvezőbbek az energetikai feltételek, mint savas pH-n.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1312. Neutrális pH-n a Fe(II)-ion mikrobiális oxidációja anoxikus körülmények között is lehetséges, illetve oxikus/anoxikus határfelületeken.

1313. A legintenzívebb bakteriális vasoxidáció nagyon savas pH-jú környezetekben zajlik, ahol a Fe(II) kémiai oxidációja kevésbé valósul meg.

1314. Savanyú környezetekben a vas oxidációjának szabad energia hozama éppen hogy csak fedezi az ATP szintézis energia szükségletét, így valószínűsíthető hogy a vasoxidálók létfenntartásához, biomasszájuk növeléséhez sok vasra van szükségük.

1315. Az extrém savas élőhelyekről kimutatható vasoxidáló baktériumok tevékenységére bizonyítékul szolgál, hogy nagy mennyiségben halmoznak fel extracellulárisan felszínükhöz precipitálódott vas-oxidokat, vas-oxihidroxidokat, illetve vas-hidroxidokat.

1316. Mikroorganizmusok általi pirit oxidációnak nagy a jelentősége olyan ipari alkalmazásoknál, ahol a kőszenek kénmentesíte, illetve ércek kilúgzása történik mikrobák segítségével.

1317. A pirit (FeS_2) oxidációja csak mikrobiális folyamatok által zajlik.

1318. Oxigén dús környezetben a ferro-iont a baktériumok ferrivé oxidálják és ferri-vegyületként kiválnak.

1319. A szulfid ásványok bakteriális redukciója során képződő savanyú bányavizek környezetvédelmi problémát jelentenek szénbányák és ércfeldolgozó üzemek környékén.

1320. A pirit átalakítása végső soron ferro-ionokat és kénsavat eredményez, és erősen lecsökkent pH-t (kisebb, mint pH 1).

1321. Az egyik fő kőzetalkotó komponens, az aluminium kis pH-án oldódik és oldott formában nagyon toxikus a vízi élőlényekre nézve.

1322. Savanyú bányavizek képződéséhez O_2 nem szükséges.

1323. O_2 jelenlétében zajlik a ferri-ion ferro-ionná oxidálása.

1324. A magnetotaktikus mikroorganizmusok intracelluláris zárványként különböző vasásványokat halmoznak fel membránnal határolt képletekben, az úgynevezett magnetoszómákban.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1325. A magnetotaktikus mikroorganizmusok általában két típusú vasásványt halmoznak fel, a magnetit (Fe_3O_4) valamint a greigit (Fe_3S_4) kristályokat.

1326. Az inorganikus fémvegyületek produkciója és raktározása (pl. magnetit, greigit) a prokarióták körében gyakori.

1327. Tipikusan csak egyféle vasásvány szokott előfordulni a megnetoszómában, de az ellenkezőjére is akad példa.

1328. A magnetoszóma elsősorban mágneses tulajdonsága következtében a mikroorganizmusok számára a geomágneses haladást, az orientációt biztosítja.

1329. Az északi féltekén dél felé, a délin pedig észak felé irányulnak a magnetotaktikus mikroorganizmusok.

1330. Az újabb feltevések szerint az aerotaxis is fontos lehet a magnetoszómát képző fajok orientációjában és haladásában, így a magneto- és az aerotaxis együtt játszhat szerepet a magnetotaktikus mikroorganizmusok mozgásában, így az új elnevezésük az aerotaktikus jelzővel bővült magneto-aerotaktikussá.

1331. A tengerek mélyén élő, obligát anaerob magneto-aerotaktikus szervezetek nitrát oxidálók.

1332. A magnetotaxis több vonalon megjelent az evolúció során, ez laterális géntranszfer útján lehetséges.

1333. A mangán a természetben rendkívül ritkán fordul elő elemi formájában.

1334. A mangán ásványai a természetben túlnyomóan barnakő (MnO_2) és nehezen oldódó mangán(II) vegyületek (pl. $MnCO_3$) alakjában találhatóak.

1335. A tengervíz meglepően kis mangánkoncentrációját a nehezen oldódó mangán(II) vegyületek eredményezik.

1336. A mangán a természetben 4 oxidációs állapotban létezik:+I, +II, +III és +IV.

1337. Anaerob környezetekben és semleges pH környékén a Mn(II) elektrondonorként szolgál mangánoxidáló baktériumok számára.

1338. A prokarióta mikroorganizmusok egy része terminális elektronakceptorként használja a Mn(IV) vegyületet.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1339. A mangán biológiai szempontból esszenciális elem, élőlényekben számos biokémiai folyamat résztvevője, fehérjék, így enzimek fontos alkotóeleme.

1340. A mangán-ciklusban résztvevő mikroorganizmusok a Mn(II)-t (mangano-iont) Mn(IV)-gyé (mangani-ionná) oxidálják, míg más mikrobák számára a Mn(IV) elektronakceptorként szolgál és Mn(II)-vé redukálhatják.

1341. A mangán oxidációját egyes mikroba anyagcseretermékek is kiválthatják, de közvetlenül is oxidálhatják enzimjeik segítségével.

1342. A mai napig nincs egyértelmű bizonyíték arra, hogy a mangánoxidáló baktériumok a kemolitotróf Mn(II) oxidációval energiát (ATP) képesek előállítani.

1343. Mangánoxidáló baktériumok egyaránt találhatók édesvizű és tengeri környezetekben, sokszor oxikus/anoxikus határfelületek környékén.

1344. Az aerob légzésre képes mangánredukáló baktériumok jelentős mennyiségű Mn(II)-t termelnek Mn(IV)-oxidok redukciója révén.

1345. A mangánredukálók Mn(IV) redukcióhoz elektrondonorként H_2-t, vagy különféle szerves anyagokat használnak.

1346. A szigorúan anaerob mangánredukálókra jellemző, hogy a szerves anyagokat (szubsztrátokat) csak részlegesen oxidálják.

1347. A szigorúan anaerob mangánredukáló mikroorganizmusok között egyesek az elemi kén (S^0) oxidációját a Mn(IV) redukciójával kötik össze.

1348. A higany az egyetlen fémes elem, amely szobahőmérsékleten folyékony halmazállapotú.

1349. A higany leggyakrabban előforduló ásványa a cinnabarit (higany-szulfid, HgS).

1350. A redoxi viszonyoktól függően a higany különböző oxidációs fokokban jelenik meg a környezetben.

1351. A higany a természetes vizek üledékeiben kizárólag nagyon rosszul oldódó HgS formájában van jelen.

1352. Mikroorganizmusok hatására a higany „biometileződik”, metil- és dimetil-higannyá alakul.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1353. A HgS oldhatósága kisebb, mint ami az oldhatósági szorzatából számítható.

1354. Az atmoszférába irányuló higanykibocsátás közel 30%-át antropogén eredetűnek tartják.

1355. A kondenzált fázisból (hidroszféra, litoszféra, talaj) a higany fém-, illetve metil-higanyvegyület formájában kerül az atmoszférába.

1356. A litoszférában a higany főként szulfid formájában van jelen, amiből a fém viszonylag gyorsan mobilizálódik.

1357. A higany mobilizációja bakteriális oxidációval kezdődik, amelynek során első lépésben fémhigany keletkezik, amit viszonylag gyors reakcióban metileződés követ.

1358. Levegővel telített felszíni vizekben a higany Hg^{2+}-ionok, mérsékelten oxidáló, illetve gyengén redukáló közegben Hg^0 vagy Hg^{2+}-ionok, redukáló körülmények között pedig Hg^0, illetve anionos HgS_2^{2-} formájában vannak jelen.

1359. A metil-higany 100 x toxikusabb, mint a Hg^0, vagy Hg^{2+}.

1360. A „biometileződés” anaerob körülmények között metilkobalamin segítségével játszódik le, míg aerob feltételek mellett a sejtekben a metionin szintéziséhez hasonló úton zajlik.

1361. A mikroorganizmusok által előállított szerves higanyvegyületek lipofil tulajdonságúak, metil-csoportjuk révén könnyedén átjutnak a sejtmembránokon és ennek megfelelően a vízi élőlényekben feldúsulhatnak.

1362. A metil-higany bioakkumuláció a vízi ökoszisztémán kívül nem okoz problémát.

1363. A metil-higany egyre csökkenő mennyisége mutatható ki az egymásra épülő táplálkozási szintek reprezentáns élőlényeiben.

1364. A metil-higany tartalmú tápanyagot fogyasztva a metil-higany gyomorban metil-higany-szulfidá alakul.

1365. A metil-higany tökéletesen felszívódik a tápcsatornából, véráramba kerülve vörösvértestek hemoglobinjának szulfhidril csoportjához kötődve szállítódik.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1366. A vérkeringésébe került metil-higany a vér-agygáton nem tud áthatolni.

1367. A higany toxicitását az is magyarázza, hogy fontos enzimek (pl. glikolitikus út) aktív helyén található cisztein maradékokkal lép reakcióba és így enzimek működését teszi tönkre.

1368. A szerves higanyvegyületek demetileződése kizárólag biokémiai úton lehetséges.

1369. A metil-higany-kation biológiai lebomlása a vízi üledékekben szintén elemi higany és metán képződéséhez vezet.

1370. Az üledékben és a hidroszférában lejátszódó mikrobiológiai folyamatok során a higany(II)- ionok fémhigannyá redukálódhatnak valamint metilszármazékok is képződhetnek.

1371. A higany(II)-szulfid képződésével járó mikroorganizmusok által kivitelezett reakció a természetes vizekben tartósan csökkenti a higany(II)-ionok koncentrációját.

1372. Aaerob környezetekben a szulfátredukáló baktériumok, anaerob viszonyok között pedig kén-hidrogént oxidáló baktériumok képesek a kevésbé oldódó HgS vegyület szulfid részét szulfáttá alakítva Hg^{2+} ionok koncentrációját megnövelni.

1373. Az organo-merkuri-liáz enzim képes a higany-szén kötések hasítására, ezáltal a szerves higanyvegyületek detoxifikációjára.

1374. A Hg^{2+} a merkuri-reduktáz enzim közvetítésével Hg^{0}-á redukálódik, így a higany a mikroba tenyészközegében kicsapódhat.

1375. A higanyrezisztens baktériumokban a higany rezisztenciáért felelős gének találhatóak, ezek legtöbbször a mikroorganizmus genomjában kódoltak.

1376. A higanyrezisztencia indukálható és legalább 6 gén szabályozza.

1377. A természetben az arzén 5 féle oxidációs állapotban fordul elő: As(+V), As(+IV), As(+III), As(0) és As(-III).

1378. Az arzén legfontosabb ásványai az auripigment (As_2S_3), az arzenopirit (FeAsS) és az arzenit (As_2O_3).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1379. Az arzén számos fémmel ötvözeteket alkot és különböző vegyületeiben kovalens kötést képez szénnel, hidrogénnel, oxigénnel és kénnel.

1380. Az arzenát-ion (AsO_4^{3-}) strukturális analógja a foszfát-ionnak, így az energia igényes foszfát felvételéért felelős transzport rendszereken keresztül könnyen bejut az élő sejtekbe.

1381. A sejtekben az arzenát enzimreakciókban helyettesítheti a foszfátot, ami arzenát észterek és anhidridek képződéséhez vezet.

1382. Mérgezési tüneteket már nagyon kis arzenát koncentrációknál is tapasztalhatunk.

1383. Az ötvegyértékű arzénvegyületek sokkal erősebb mérgek, mint háromvegyértékű megfelelőik.

1384. Legtöbb baktérium életműködéshez nyomelemként arzént igényel.

1385. Néhány mikroorganizmus számára az arzenát-ion terminális elektronakceptorként szolgál az aerob respirációs folyamataikban.

1386. Számos kemoorganotróf heterotróf mikroorganizmus képes az arzenit-ion oxidációjával energia (ATP) előállítására.

1387. A disszimilatórikus arzenát-légző prokarióták sokféle elektrondonor hasznosítására képesek (pl. hidrogént, laktátot, acetátot, formiátotot, szulfidot, piruvátot, butirátot, citrátot, szukcinátot, fumarátot, malátot, glükózt és aromás vegyületeket oxidálnak), miközben As(III) keletkezik.

1388. A detoxifikációs mechanizmus során történő As(V) redukció nem jár energia (ATP) termeléssel.

1389. Az arzenát és az arzenit rendszerint természetes vizekben és azok üledékében halmozódik fel.

1390. Az arzén(IV) vegyületeket anaerob környezetekben mikroorganizmusok erősebben mérgező arzén(III)vegyületekké redukálják, majd penészgombák, illetve baktériumok segítségével metileződési reakciók játszódnak le.

1391. A metileződés során keletkező di- és trimetil-arzin vegyületek erősen mérgező anyagok, illékonyak, és nagyon nehezen oxidálhatóak.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1392. Az antropogén eredetű atmoszferikus arzénemisszió fő forrása az ércek kohósítása, az energia-előállítás és a cementipar.

1393. Az atmoszférában lévő részecskék arzénkoncentrációja mintegy háromszázszor nagyobb, mint a földkéregé.

1394. Az arzénvegyületekkel szembeni mikrobiális rezisztencia két féle típusa is ismert, az egyik bakteriofágokon, a másik plazmidokon kódolt tulajdonság.

1395. Az *E. coli* sejtekben található foszfát felvételéért felelős transzport rendszerek közül a *Pit* rendszer konstitutív és nem tesz különbséget foszfát- és arzenát-ion között.

1396. A plazmidokon kódolt arzénrezisztencia oka, hogy a baktérium a sejtbe került arzén- és antimonvegyületeket efflux mechanizmusokkal gyorsan kipumpálja.

1397. Az aktinidákhoz tartozó 92 rendszámmal bíró urán elem elszórtan az egész földkéregben megtalálható, elsősorban ércekkel együtt kísérő ásványként.

1398. Az ércekben az urán három radioaktív izotópot tartalmaz eltérő arányban, ezek az urán-238 (99,28 %), az urán-235 (0,71 %) és az urán-234 (0,0055 %).

1399. Az urán +III, +IV, +V,+VI és 0 oxidációs állapotokban fordul elő, amelyek közül az U(+IV) és U(+V) formák fordulnak elő leggyakrabban semleges pH-hoz közeli környezetekben.

1400. Az uraninit [U(+IV)] jó oldódási képességekkel bír vizes környezetekben, míg az uranil(+VI)-ion erősen oldhatatlan.

1401. Az urán oldhatóságát erősen befolyásolja, hogy képes-e komplexet képezni különféle szerves, illetve szervetlen ligandumokkal.

1402. Az urán mobilitását növelheti különböző szerves anyagokhoz és Fe(+III)- és Mn(+IV)-oxidokhoz való kötődése.

1403. Bioakkumulációs és bioszorpciós folyamatok során az urán hozzá kötődhet a bakteriális sejtfal különböző komponenseihez, fehérjékhez, exopolimerekhez, foszfátokokhoz, aminosavakhoz és hidroxil csoportokhoz.

1404. A geológiai folyamatok során az U reduktív miliőben négyértékű [U(+IV)] állapotban stabil és kumulálódik.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1405. Az U redukált alakjait megfelelő körülmények között oldható, hat vegyértékű [U(+VI)] állapotba redukálhatóak.

1406. Az U(+IV) forma szolubilis U(+VI)-tá való gyors oxidációja aerob környezetben zajlik.

1407. A ferro-ion az urán oldatba vitelét tekintve egyike a leghatékonyabb oxidálószereknek.

1408. Számos autotróf és heterotróf mikroorganizmus képes az U oldható formába vitelében, illetve ellenkezőleg, annak depoziciójában közreműködő oxidáló vagy redukáló vegyületeket előállítani.

1409. A bioextrakcióként, vagy „bioleaching” néven is számon tartott folyamat során a fémeket a szilárd fázisból (pl. ércekből) mikroorganizmusok segítségével oldják ki.

1410. Számos baktérium képes (pl. *Shewanella putrefaciens* és *Geobacter metallireducens*) szerves vegyületekkel (pl. laktát, formiát, etanol) vagy hidrogénnel az U(+VI) oxidációjára anaerob anyagcseréje során.

1411. Anaerob környezetekben a szulfát-redukáló baktériumok is (pl. *Desulfovibrio desulfuricans* és *Desulfovibrio vulgaris*) képesek az urán redukciójára.

1412. Anaerob környezetekben zajló mikrobiális U(+VI) redukció végbemenetelét befolyásolja, hogy a mikroorganizmusok számára az uránon kívül milyen más elektronakceptorok állnak rendelkezésre.

1413. Tengeri üledékekben az U(+VI) redukciós zóna a Fe(+III) redukciós zóna alatt található, ami jelzi, hogy a mikroorganizmusok inkább a Fe(+III)-t preferálják elektronakceptorként.

AZ ELEMKÖRFORGALMAKBAN RÉSZTVEVŐ FONTOSABB PROKARIÓTA CSOPORTOK

1414. A XIX. század végén Vinogradszkij izolálta először a talajokban és természetes vizekben széles körben elterjedt, kemoorganotróf anyagcserére képes ammóniaoxidáló baktériumokat.

1415. A Nitrobacteriaceae családba tartozó, Gram-negatív nitrifikáló baktériumok szerves nitrogén vegyületek oxidálásával nyernek energiát.

1416. A nitrifikáló baktériumok hagyományos rendszertani besorolása (nemzetségekre és fajokra történő elkülönítése) elsősorban a sejtmorfológiai tulajdonságoknak (pl. a sejt méretének és alakjának, a belső membránok elrendeződésének) a meghatározásán alapult.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1417. A molekuláris filogenetikai vizsgálatok eredményei megerősítik a nitrifikáló baktériumok morfológiai és fiziológiai alapú csoportosítását.

1418. A nitritoxidáló *Nitrospina* és *Nitrospira* nemzetségek kivételével, valamennyi ma ismert nitrifikáló baktérium a fototróf baktériumokkal áll a legközelebbi filogenetikai rokonságban.

1419. A nitrifikáló baktériumok a filogenetikailag közel rokon bíbor baktériumokhoz hasonlóan kiterjedt belső membránrendszerrel rendelkeznek (kivételt képeznek ez alól a *Nitrospina* és *Nitrospira* nemzetségek).

1420. Nincs olyan anoxikus fototróf bíbor baktérium, amely képes lenne a nitritet elektrondonorként használni.

1421. A Bacteria doménen belül valamennyi ismert ammóniaoxidáló szervezet a Beta- vagy a Gammaproteobacteria osztály képviselője.

1422. A *Nitrospira* nemzetség képviselői egy teljesen elkülönülő leszármazási ághoz, a Nitrospira filogenetikai törzshöz tartoznak, és mindössze anyagcsere tulajdonságuk hasonlít a többi ammónia-oxidáló baktériumhoz.

1423. A nitrifikációt vizsgáló ökológiai kutatások megállapítják, hogy a természetben a *Nitrospira* fajok képviselői fordulnak elő a legkisebb mennyiségben.

1424. Az ősbaktériumok között ez idáig mindössze egyetlen ammóniaoxidáló taxont, a Crenarchaeaota törzsbe tartozó *Nitrosopumilus* nemzetséget tartják számon.

1425. A nitrifikáló kemolitotróf ősbaktériumok legnagyobb mennyiségben az óceánok ammóniában szegény nyíltvizében fordulnak elő.

1426. A Bacteria és az Archaea doménben az ammóniaoxidáció fiziológiája eltérő mechanizmus szerint történik.

1427. A természetben, extrém élőhelyeken számos nitrit oxidációra képes ősbaktérium található.

1428. Régebben a nitrifikáló baktériumokat obligát litoautotróf szervezeteknek tartották, és úgy gondolták, hogy a szerves anyagok toxikusak számukra.

1429. Az ammónia-oxidáló *Nitrosomonas* és a nitrit-oxidáló *Nitrobacter* nemzetségek képviselői mixotróf növekedésre is képesek elektrondonorként szolgáló ammónia, illetve nitrit, valamint szénforrásként szolgáló szén-dioxid, vagy szerves vegyületek jelenlétében.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1430. Egyes nitrit-oxidáló fajok elektrondonorként acetátot, vagy piruvátot, elektronakceptorként oxigént, vagy annak hiányában nitrátot használva kemoorganotróf növekedésre is képesek.

1431. A nitrifikáló baktériumok a levegővel jól átjárt élőhelyeken találunk, anoxikus környezetekben nem fordulnak elő.

1432. A nitrifikáló baktériumok széles körben elterjedtek édesvizekben és tengerekben, talajokban, kőzetek felületén és belsejében, falazatokban és szennyvíztisztítókban.

1433. Laboratóriumi körülmények között a *Nitrosomonas eutropha* és a *Nitrobacter* sp. a leggyakrabban tanulmányozott ammónia- és nitritoxidáló baktériumok.

1434. A szennyvíztisztítókban a *Nitrosomonas* fajok és a *Nitrosococcus mobilis* abundanciája számottevő.

1435. A nitritoxidálók közül szennyvíztisztítókban és akváriumi szűrőkben a *Nitrobacter* fajok és nem a *Nitrospira* fajok előfordulása jellemző.

1436. A nitrifikálók növekedéséhez szükséges pH optimum 7,6 és 7,8 között van, mégis gyakran kimutathatók szuboptimális pH-val jellemezhető környezetekből.

1437. A nitrifikálók savas környezetekben való növekedési képességét csökkenti az urea-bontó aktivitás, illetve a talajban lévő agyagásványok felületén a sejtaggregátum, vagy biofilm képzés.

1438. A nitrifikáló baktériumok által végzett ammónia- és nitrit-oxidációs folyamatok közvetve és közvetlenül is hatással vannak a természetben zajló és az ember által létesített környezetekben végbemenő nitrogén transzformációs folyamatokra.

1439. A mezőgazdasági talajokban az ammónium-iont tartalmazó műtrágyák fokozott használata a növényi növekedés serkentése mellett a nitrifikáló baktériumok aktivitásának fokozódását is elősegíti, ami nem kívánatos, hiszen a nitrifikáló baktériumok anyagcseréje során vízben jól oldódó nitrit és nitrát képződik.

1440. A mobilis nitrogénvegyületek a talajvízzel kilúgozódva az esetlegesen ivóvíz bázisként is szolgáló altalajvízbe, vagy a környező tavakba, folyókba és tengerekbe kerülhetnek.

1441. Egyes országokban a mezőgazdasági talajok nitrogénveszteségének megakadályozása céljából nitrapyrint alkalmaznak a nitrifikációs aktivitás visszaszorítására.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1442. Az anaerob nitrifikációs folyamatok számos természetes és mesterséges környezetben az anoxikus körülmények között zajló denitrifikáció számára biztosítják a szükséges elektronakceptort.

1443. A nitrifikáló baktériumok szokásos kemolitotróf anyagcsere tevékenységük mellett képesek reakcióba lépni és akár előállítani is gáz halmazállapotú nitrogén-oxidokat (N_2O, NO, NO_2).

1444. Az ammóniaoxidáló baktériumok nem járulnak hozzá az üvegházhatást fokozó légköri N_2O szint emelkedéséhez.

1445. Az endolitikus nitrifikáló baktériumok anyagcseréje során keletkező salétromsav és salétromos sav hozzájárul a biodeteriorációs folyamatok felgyorsulásához.

1446. A bakteriális ammóniaoxidáció savasodáshoz vezethet a folyamat során képződő salétromsav és salétromos sav következtében.

1447. A bakteriális ammóniaoxidáció okozta savasodás következményeként a talajokban lévő oldhatatlan aluminátokból a fák gyökereire kedvező hatású alumínium-ion (Al^{3+}) szabadulhat fel.

1448. A talajokban zajló nitrifikáció révén juthatnak a növények (az agyagásványok felületéhez kötődő ammónium helyett) a számukra könnyebben felvehető oxidált nitrogénformákhoz.

1449. A szennyvizekben lévő ammónia oxidációját az aerob nitrifikáló baktériumok végzik, majd ezt követően az anaerob denitrifikáló baktériumok közreműködésével kerül sor a nitrifikációban keletkező nitrátnak nitrogén gázzá történő redukciójára.

1450. A természetes környezetek (pl. tavak) ammónia terhelésének csökkentése lassítja az eutrofizációs folyamatokat és megakadályozza a vízi élővilágra veszélyes oxigénhiányos állapotok kialakulását.

1451. A nitrifikáló baktériumok erőteljes szaporodási rátája rendkívül érzékeny a környezet kémhatásának és hőmérsékletének változására, valamint a toxikus anyagok jelenlétére.

1452. A hatékony szennyvíztisztításhoz szükséges ammóniaoxidációs aktivitás csak a nitrifikálók növekedésének leginkább megfelelő körülmények biztosításával érhető el.

1453. Az anaerob ammónia oxidációra képes baktériumokat először 1895-ben egy szennyvíztisztító vizsgálata során írták le.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1454. Az anaerob ammóniaoxidáló baktériumok rendkívül lassan növekednek, évente mindössze 15 generációt hoznak létre.

1455. A Planctomyces törzsbe (Bacteria) tartozó anaerob ammóniaoxidáló szervezeteknek különleges tulajdonsága, hogy nincs peptidoglikán típusú sejtfaluk és sejtjeikben az eukarióták sejtszervecskéihez hasonló, membránnal határolt képződmények fordulnak elő.

1456. Az elsőként leírt *Brocadia anammoxidans* candidatus baktériumfajban az anammoxoszóma teszi ki a sejtek térfogatának csaknem felét.

1457. Az anammoxoszómát a citoplazmától egy sajátos összetételű membrán határolja, amely megakadályozza az ammónia aerob oxidációja során keletkező toxikus köztitermékeknek a citoplazmába való kijutását.

1458. Az anammoxoszóma belsejében találhatók az anaerob ammóniaoxidációért felelős specifikus enzimek és riboszómák.

1459. A színtelen kénbaktériumok elnevezést Szergej Vinogradszkij alkalmazta először azoknak a színanyag nélküli baktériumoknak a megjelölésére, amelyek oxidált kénvegyületeket használnak energiaforrásként.

1460. A színtelen kénbaktériumok nevében a „színtelen” jelző a fényenergia hasznosítására szolgáló pigmentek hiányára utal.

1461. A színtelen kénoxidáló baktériumok telepei mégsem teljesen színtelenek, sokkal inkább rózsaszínűek vagy barnásak, a sejtekben lévő nagymennyiségű leghemoglobin miatt.

1462. A kén oxidáló baktériumok nemcsak taxonómiai és ökológiai szempontból változatosak, hanem a kénoxidációs folyamatok fiziológiáját és biokémiáját tekintve is.

1463. A kén oxidálására képes színtelen kénbaktériumokat anyagcseréjük alapján 4 nagyobb csoportba sorolhatjuk.

1464. A specializált anyagcserét folytató obligát kemolitotróf szervezetek szervetlen energiaforrást igényelnek és (az ősbaktériumok kivételével, amelyek a reduktív citrát-ciklust használják) a szén-dioxidot a Citrát-ciklus segítségével fixálják.

1465. A fakultatív kemolitotróf anyagcserével jellemezhető szervezetek egyrészt szervetlen energiaforrással és szén-dioxiddal kemolitotróf autotróf anyagcserére képesek, másrészt szerves vegyületeket is hasznosíthatnak szén- és energiaforrásként egyaránt.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1466. A kemolitoheterotróf anyagcsere csoport tagjai energiát szervetlen vegyületek oxidálásával nyernek, de nem fixálnak szén-dioxidot.

1467. Egyes kemoorganotróf heterotróf anyagcseréjű szervezetek energianyerés nélkül képesek a redukált kénvegyületek oxidálására, a folyamat náluk elsősorban az anyagcseréjük során keletkező hidrogén-peroxid (kataláz enzim hiányában végbemenő) detoxifikációjára szolgál.

1468. A színtelen kénbaktériumok légzési anyagcseréjében a víz a leggyakoribb végső elektronakceptor, bár egyesek nitrát jelenlétében anaerob légzésre is képesek.

1469. A redukált kénvegyületek oxidálására képes ősbaktériumok közül a *Sulfolobus* nemzetség képviselői erősen anaerob anyagcserét folytatnak, és alternatív elektronakceptorokat (pl. ferri-iont, vagy molibdátot) csak mikroaerofil környezetben hasznosítanak.

1470. A legtöbb színtelen kénbaktériumnak savas pH értéken van a növekedési optimuma.

1471. Az acidofil fajok egy része kemolitotróf anyagcseréje során a redukált ferro-iont is képes elektrondonorként hasznosítani.

1472. A színtelen kénbaktériumok körében a növekedéshez szükséges optimális hőmérsékleti értékek 4°C és 95°C között találhatók.

1473. A litotróf kénoxidáció minden esetben obligát autotróf anyagcserével párosul.

1474. Az első acidofil fakultatív kemolitotróf anyagcserét folytató baktériumot savanyú bányavíz elfolyóból tenyésztették ki.

1475. A legszélesebb körben tanulmányozott acidofil kénoxidáló baktériumot (*Acidithiobacillus ferrooxidans*) három kémiai elemhez (a vashoz, a kénhez és a hidrogénhez) is köthető litotróf anyagcsere jellemzi.

1476. A *Thiobacillus thiooxidans* (ma *Acidithiobacillus thiooxidans*) faj típustörzsét először talajból tenyésztették ki, később azután számos más élőhelyről, pl. kénvirágot tartalmazó talajokból, kénes forrásokból, komposztból, korrodálódó acélból és betonból, valamint savas bányavizekből is kimutatták.

1477. A 1990-es évektől kezdődött molekuláris filogenetikai elemzések és a polifázikus taxonómiai revízió eredményeképpen a korábban a *Thiobacillus* nemzetségbe sorolt egyes fajokat a Proteobacteria törzs új nemzetségeibe sorolták át.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1478. Az *Achromatium* sejtek az apró kénszemcséken kívül, nagyméretű kalcit ($CaCO_3$) kristályokat is felhalmozhatnak sejtjeikben, ami valószínűleg autotróf növekedésük során redukálóerőként hasznosul.

1479. A *Beggiatoa* nemzetségbe (Gammaproteobacteria osztályba) tartozó fonalas morfológiájú kénoxidáló baktériumok a fonalas cianobaktériumokkal ellentétben szilárd felületeken csúszómozgásra képtelenek.

1480. A nagyméretű *Beggiatoa* sejtek összekacsolódásával akár több 100 µm hosszú, rugalmas fonalak jöhetnek létre, melyek egymással összecsavarodva, már szabad szemmel is látható méretű, fehér színű fonalkötegekké rendeződhetnek.

1481. A *Beggiatoa* fajok főként szulfátban gazdag környezetekben, például kénes forrásokban, tavi iszaprétegekben, szennyvizekben, sőt akár még hévforrásokban is megtalálhatók.

1482. Tengerekben és óceánokban, különösen a szennyvíz befolyók környékén a nagymennyiségű kénszemcsét tartalmazó fonalas *Beggiatoa* fajok tömeges elszaporodása az üledékfelszínen fehér színű bevonatok (angolul „mats”) kialakulását eredményezi.

1483. Az akár 0,6 mm vastagságot is elérő *Beggiatoa* fajok által létrehozott mikrobiális szövedékek indikátorként jelzik a környezetet érő szerves anyag hiányt.

1484. Az oxigénhiányos talajokban élő növények aerenchimájuk (levegőztető alapszövetük) segítségével oxigént juttatnak a gyökérkörnyezetükbe, ahol így a *Beggiatoa* és más kénoxidáló fajok megtelepedésére alkalmas oxikus-anoxikus határfelület jön létre.

1485. A vízi növények gyökérkörnyezetében a főleg szerves anyagok anaerob lebontása révén felhalmozódó toxikus kénhidrogén redukálásával a *Beggiatoa* és más kénredukáló baktériumok pozitív hatást gyakorolnak a növények növekedésére.

1486. A Föld feltehetően legnagyobb méretű és összefüggő baktériumközössége a Csendes-óceánban, a Peru-Chile felszínalatti ellenáramú rendszerben, az oxigén-minimum zóna alatt (40 és 280 m közötti mélységben) mintegy 3000 km hosszúságban és több mint 10000 km^2 területen látható.

1487. A *Thioploca* sejtek alkotta hüvelyes struktúrák nedves tömege 90 m-es tengermélységben elérheti a 800 g/m-t, ezen belül a bakteriális fonalak tömege a teljes hüvelyes struktúra tömegének mindössze csak 10%-a.

1488. A *Thioploca* sejtek körüli nyálkás hüvely a baktériumsejtek számára egyfajta csatornaként szolgál, melyben a fonalas sejtek horizontális csúszómozgást végezhetnek az üledék és a felette lévő vízréteg között tápanyagigényük kielégítése céljából.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1489. A *Thioploca* sejtek álzal kialakított vízszintes és függőleges elrendeződésű hüvelyek összefonódása által létrejött hálózatos szerkezet az üledék stabilizálásában is részt vesz.

1490. A *Thioploca araucae* faj ökológiai jelentőségét az adja, hogy hídszerepet tölt be a tengeri üledékben zajló nitrogén és kén körforgalom között.

1491. A *Thioploca araucae* baktériumok anyagcseréjük során a szulfidnak elemi kénen keresztül szulfáttá történő oxidációjával nyernek energiát, miközben a vakuólumokban lévő nitrátot főként ammóniává (nitrát ammonifikáció), kisebb mértékben elemi nitrogénné (denitrifikáció) redukálják.

1492. A Földön a ma ismert legnagyobb méretű és kénoxidáló anyagcserét folytató *Thiomargarita namibiensis* baktériumról szóló felfedezés 1999-ben került napvilágra.

1493. A *Thiomargarita namibiensis* fajként elnevezett csaknem 1 mm átmérőjű sejtet képező szervezetre körülbelül 100 m-es vízoszlop alatti üledékben, Namíbia partjai közelében bukkantak a kutatók, ahol *Thioploca* és *Beggiatoa* fajok által képzett baktériumszövedékek után kutattak.

1494. A *Thiomargarita* sejtek is képesek a *Thioploca* sejtekre jellemző aktív mozgásra.

1495. A *Thiomargarita* baktériumok a sejtjeikben felhalmozott nitráttal akár 40-50 napig is képesek túlélni külső nitrát felvétel nélkül.

1496. Az aerob hidrogénoxidáló baktériumok létezésének kérdése már a XX. század elején felkeltette a kutatók érdeklődését.

1497. A hidrogén oxidáción alapuló energiaszerző folyamat csupán számos aerob baktériumra jellemző.

1498. A „durranógáz” baktériumoknak is nevezett szervezetek közös jellemzője, hogy a hidrogén anaerob oxidációjával nyernek energiát.

1499. Az aerob hidrogénoxidációra képes kemolitotróf autotróf baktériumokat hosszú ideig egy mesterségesen kialakított csoportba, az ún. hidrogénoxidáló baktériumok közé sorolták.

1500. Az 1969-es első taxonómiai revízió során a hidrogénoxidáló fajokat morfológiai és fiziológiai tulajdonságaik alapján különböző heterotróf anyagcseréjű nemzetségekbe sorolták át, melyekben a hidrogén alapú kemolitotróf autotróf növekedésre való képesség csak, mint járulékos anyagcsere tulajdonság szerepelt.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1501. A legtöbb hidrogénoxidáló baktérium mikroaerofil, mivel a sejtjeikben található, Ni-tartalmú hidrogenáz enzim oxigén érzékeny.

1502. Néhány hidrogénoxidáló baktérium a szénmonoxid (CO) szén-dioxiddá oxidálásával is képes ATP-t előállítani, amihez egy molibdén tartalmú szén-monoxid-dehidrogenáz enzimet használ.

1503. Valamennyi ez idáig ismert extrém halofil ősbaktérium (más néven Haloarchaea) az Euryarchaeota filogenetikai törzs Halobacteriales rendjének Halobacteriaceae családjába tartozik.

1504. A Halobacteriaceae család rendszerezése a 16S rRNS gén bázissorrendjének elemzésén és a poláris lipidösszetétel vizsgálatán alapul.

1505. A haloarchaeák monofiletikus csoportot képeznek, a 16S rRNS gén szekvenciák még a legtávolabbi rokon fajok között is legalább 83,2%-os hasonlóságot mutatnak egymással.

1506. Halofil ősbaktériumokat számos, de azonos sókoncentrációjú környezetből izoláltak már.

1507. A legrégebb óta ismert halofil ősbaktériumokat, például a *Halobacterium* nemzetség tagjait sózással tartósított élelmiszerekből (pl. halakból) és állati bőrök felületéről izolálták.

1508. A Halobacteriaceae családba tartozó fajok sejtjei minden esetben pálcika alakuak.

1509. A Halobacteriaceae család nem kokkoidális sejtmorfológiája a környezet sótartalmától függően változhat, például a sótartalom csökkenése bunkó alakú, duzzadt, görbült pálcika, vagy gömb alakú sejtek megjelenéséhez vezet.

1510. A Halobacteriaceae család tagjainak a membránja az eubaktériumokra jellemző.

1511. A legtöbb halofil ősbaktérium piros, narancssárga, esetleg rózsaszín telepeket hoz létre, de képezhetnek színtelen, illetve fehér telepeket is, sőt egyesek bíbor árnyalatúak is lehetnek a membránjukba épülő bakteriorodopszin miatt.

1512. A bakteriorodposzin egy kromoprotein, amely fehérjemolekulából (bakterio-opszin), és egy hozzá hidrogénhidakkal kötődő kromforból (retinál) áll.

1513. A halofil ősbaktériumokra jellemző pirosas-narancssárgás pigmentáció a bennük lévő karotinoid vegyületeknek köszönhető.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1514. A karotinoid vegyületek fényvédő funkciójuk révén elnyelik a káros UV-sugarakat, és így meggátolják a membránlipidek redukcióját.

1515. A halobaktériumokban legnagyobb mennyiségben előforduló karotinoidok az 50 szénatomos bakterioruberinek, de kisebb mennyiségben a β-karotin és a likopin is jelen lehet a sejtekben.

1516. A legtöbb halofil ősbaktérium fakultatív anaerob szervezet, vagyis csak anaerob légzésre képes.

1517. A halofil ősbaktériumok az oxigén helyett végső elektronakceptorként például a dimetil-szulfoxidot, a trimetil-amint, a fumarátot, a nitrogén-oxidot, illetve néhány esetben a nitrátot használják.

1518. Egyes haloarchaea fajok az arginin fermentációjával is képesek energiát előállítani.

1519. Szénforrásként valamennyi halofil nemzetség tagja képes aminosavakat és szerves savakat hasznosítani, egyesek cukrok, a glicerin, sőt akár szénhidrogének értékesítésére is képesek, tehát autrotrófok.

1520. A halofil ősbaktériumokban a környezet oxigén limitációjára és nagy fényintenzitására adott válaszként a baktériumsejtekben képződött nagy mennyiségű bakteriorodopszin két dimenziós kristályrácsszerű szerkezetben, az ún. bíbormembránban rendeződik el.

1521. A membrán bíbor színe a halofil ősbaktériumokban a bakterio-opszinhoz kapcsolódó kromofór molekula, a retinál fényabszorpciója miatt alakul ki.

1522. A halofil ősbaktériumsejtekben található retinál különbözik az emlősök látópigmentjének részét képező fényfelfogó molekulától.

1523. A halofil ősbaktériumokból kimutatott halorodopszin tulajdonképpen egy fényhajtotta klorid-ion pumpa, melynek segítségével a sejtek a citoplazmájukba szállítják az ozmotikus egyensúly fenntartásához szükséges klorid-ionokat.

1524. Az extrém halofil ősbaktériumok természetes környezetük nagy (akár 5 mól NaCl-os) sókoncentrációját a citoplazmájukban történő sófelhalmozás révén egyenlítik ki.

1525. A haloarchaea sejtek a belső kicsi KCl és a relatíve nagy NaCl koncentrációt a citoplazmamembránon keresztül végbemenő nátrium-proton antiport és az ATP hajtotta kálium felvételi rendszer segítségével tartják fenn.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1526. A nagy sókoncentráció káros hatása ellen a halofil ősbaktériumok úgy védekeznek, hogy például a belső sókoncentráció növekedésekor a DNS egyes szakaszaiban nő a GC bázisok aránya, ami az ún. balmenetes Z-DNS kialakulását eredményezi.

1527. A halofil ősbaktériumok citoplazmamembránjának két oldala közt fennálló nátrium mozgató erőnek nincs szerepe az aminosavak felvételében.

1528. Az intenzív napsugárzásnak kitett élőhelyeken élő halofil ősbaktériumokban a sugárzással szembeni toleranciát aktív DNS hibajavító mechanizmusok (pl. a fény jelenlétében működő fotoliáz enzim, vagy sötétben a nukleotid kimetszések) biztosítják.

1529. A *Haloferax mediterranei* nagy mennyiségben állít elő β-hidroxibutirát és β-hidroxivalerát kopolimert, amelyet a polietilénhez hasonló kitűnő tulajdonságokkal (pl. nagy szilárdsággal, kis olvadásponttal) rendelkező hőre lágyuló műanyagok („biológiai poliészterek") előállítására lehet felhasználni.

1530. A kozmetikai palackok gyártására alkalmazott poli-β-hidroxialkanoát alapú hőre lágyuló műanyagot (Biopol) jelenleg a nem halofil *Ralstonia eutropha* segítségével állítják elő.

1531. A *Haloferax mediterranei* ugyanannyi β-hidroxialkanoát előállítására képes, mint a *Ralstonia*, és képes a keményítőt, mint olcsó szén- és energiaforrást hasznosítani.

1532. A halofil baktériumsejtek só hiányában szétesnek, ami egy egyszerű lehetőséget biztosít a polimer kinyerésére, és mivel a tápközegnek nagy a sókoncentrációja, kicsi a felülfertőződés veszélye.

1533. A Távol-Keleten egyes hagyományosan erjesztett élelmiszerek (mint pl. a szójaszósz, vagy a halszósz) előállításában aktívan részt vesznek különféle halofil, vagy erősen halotoleráns ősbaktériumok.

1534. Az első alkalofil endospórát képező baktériumokat a múlt század első felében Vedder (1934) tenyésztette ki.

1535. A *Bacillus alcalophilus* fajként leírt baktériumok pH >9,0 értéken mutattak optimális növekedést, és pH <5,0 értékeken már nem szaporodtak.

1536. Napjainkban a lúgos környezeti feltételekhez alkalmazkodott mikroorganizmusokat négy csoportra osztjuk.

1537. Az alkalitoleráns szervezetek pH optimuma a semleges körüli tartományba esik, de több-kevesebb növekedést mutatnak lúgos kémhatású közegben is.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1538. Az alkalofil szervezetek számára a pH 9,0 vagy e feletti értékek a legkedvezőbbek.

1539. Az obligát alkalofilek pH 8,5 alatti növekedésre már nem képesek, míg a fakultatív alkalofilek neutrális körülmények között is képesek szaporodni.

1540. A természetes alkalikus környezetek homogén élőhelyeket kínálnak az alkalofil mikrobaközösségek számára.

1541. A szóda és nátron a mérsékelt vagy trópusi éghajlati övezetben, száraz, illetve mérsékelten száraz lefolyástalan területeken alakultak ki.

1542. A nagymértékű párolgás következtében a szóda tavakban a Na^+ ionok a Cl^- ionokkal együtt koncentrálódnak, és így alakul ki a szóda tavakra jellemző lúgos sós víz.

1543. A szóda tavak kialakulásában a kémiai tényezőkön kívül, csak az éghajlati körülmények játszanak fontos szerepet.

1544. A Kelet-Afrikán keresztül húzódó Nagy-hasadékvölgy területén a tektonikus aktivitás következtében olyan lefolyástalan, zárt medencék jöttek létre, amelyekben a felszín alatti vizek, továbbá a környező magasabb területekről érkező időszakos patakok állóvizeket hoztak létre.

1545. A trópusi éghajlat miatt a Nagy-hasadékvölgy területén a felszíni párolgás mértéke meghaladja a tóba beáramló víz mennyiségét, így a főleg Na^+, Cl^- ésCO_3^{2-} ionokat tartalmazó szóda tavak vizének kémhatása pH 8,5 (leghígabb tavak) és 12 (hiperszalin tavak) értékek között változik.

1546. A Kelet-afrikai-árokrendszer szóda tavainak sótartalma az időjárási viszonyoktól függően jelentős mértékben változik, ez a tavak vizének kémhatás ingadozásában is megfigyelhető.

1547. Európában a szikes vizek legnyugatibb tagjai a Kárpát-medencében találhatók, amelyek egyedülálló geológiai, hidrológiai, botanikai, zoológiai tulajdonságaiknak köszönhetően jelentős természeti értéket képviselnek.

1548. A magyarországi szikes vizek többsége a nagytavak és szárazföldek közötti átmeneti jellegű vizes élőhelyek (wetland) csoportjába sorolható.

1549. Víztér tipológiai szempontból jól elkülöníthető az állandó vízborítottságú viszonylag nagy kiterjedésű három fertő típusú szikes vizünk a Fertő, a Velencei-tó, valamint a Szelidi-tó a többi, tulajdonképpen a szikes mocsarak, és kisvizek kategóriákba sorolható kis szikes víztől.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1550. A világ más szikes vizes élőhelyeihez képest a hazai szikes vizeket a lúgosság (pH 9-10) mellett viszonylag nagyobb sótartalom jellemzi.

1551. Az élőhelyek szukcessziós folyamatában a „fehér vizű szikes tavak” az idősebb képződmények, tejfehér vizük a kolloid mészsóktól állandóan zavaros, itt a napfény csak a felső pár centiméteres rétegbe tud behatolni.

1552. A „fekete vizű szikes tavak” lebegő anyagban szegények, a víz átlátszó és az oldott szerves anyagoktól sötét (sárgásbarna) színű, ezekben a víztestekben már gazdag vízi és mocsári növényzet jelenik meg.

1553. A szikes és nátron tavak a világ legproduktívabb vizes élőhelyei közé tartoznak, amelyeket túlnyomórészt prokarióta szervezetek népesítenek be.

1554. A szikes és nátron tavak karbonátokban rendkívül gazdag vizek, a magas hőmérséklet, az intenzív napsugárzás és a nagy napfénytartam ideális környezetet biztosítanak az oxigéntermelő fotoszintetizáló anaerob cianobaktériumok számára.

1555. A szikes és nátron tavakban lévő nagy mennyiségű szulfidion és a gyakran kialakuló anoxikus környezet kedvező feltételeket teremthet a haloalkalofil fototróf bíbor kén és bíbor nemkén baktériumok tömeges elszaporodásának.

1556. Az aerob kemoorganotróf anyagcserét folytató szervezetek között csak Gram-pozitív mikroorganizmusokat találunk a szikes és nátron tavakban.

1557. A szikes tavakban zajló nagymértékű szerves anyag lebontás gyakran oxigénhiányhoz vezet, ami a fakultatív, vagy obligát anaerob anyagcserét folytató szervezetek aktivitásának kedvez.

1558. Az anaerob kemoorganotróf közösségek domináns biopolimer bontó képviselői (az ún. elsődleges fermentálók) között főként a *Clostridium* és a *Spirochaeta* nemzetségek tagjait azonosították.

1559. A szóda tavakból eddig tenyésztésbe vont metanogén ősbaktériumok főleg obligát metilotrófok, amelyek különböző több szénatomos vegyületeket, például metanolt, metil-amint, és dimetil-szulfidot hasznosítanak.

1560. Duna-Tisza közi szikes vizekben a fitoplankton biomassza túlnyomó részét az átlagosan 1 µm méretű egysejtű kokkoid pikocianobaktériumok (pl. *Cyanobium, Synechococcus*) és pikoeukarióta algák (pl. *Choricystis*) teszik ki.

1561. Az alkalofil baktériumokban az extrém környezethez való alkalmazkodást egy a sejt és környezete között kialakuló fordított pH grádiens biztosítja, miáltal a citoplazmatikus pH rendszerint legalább két egységgel kisebb, mint a külső környezet pH értéke.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1562. Az alkalofil baktériumokban kialakuló fordított pH grádiens létrehozásában és fenntartásában a Na^+/K^+ antiportnak jut fontos szerep, aminek révén az intracelluláris Na^+ külső K^+-ra cserélődik.

1563. Az alkalofil *Bacillus* fajok által termelt ciklodextrin-glükanotranszferáz szoros értelemben véve alkalikus enzim, mivel pH 10,0 értékig stabil és optimális pH tartománya széles: 4,5-től 10,0-ig tart.

1564. Az alkalofil *Bacillus* fajok által termelt ciklodextrin-glükanotranszferáz keményítőt 75-80%-os hatékonysággal alakítja át ciklodextrinné.

1565. A szulfátot (SO_4^{2-}) és az elemi ként (S^0) elektronakceptorként, illetve szerves anyagokat vagy H_2-t elektrondonorként hasznosító anaerob respiratórikus anyagcserét folytató mikroorganizmusok nagy számban találhatók a természetben.

1566. A rendkívül változatos szulfátredukáló baktériumok egyetlen közös jellemzője, hogy a szulfátot disszimilatórikus úton, azaz energiatermelő légzési elektrontranszportláncuk terminális elektronakceptoraként képesek redukálni.

1567. A szulfátredukáló prokarióták filogenetikailag polifiletikus származásúak, megtalálhatók az Archaea és Bacteria doménekben egyaránt, ráadásul a Bacteria doménen belül szerteágazóan.

1568. A szulfátredukálók polifiletikus eredetére bizonyíték, hogy a szulfátredukáló képességért felelős kulcsenzim, a disszimilatórikus szulfit-reduktáz (DSR) is polifiletikus eredetű.

1569. A szulfátredukáló baktériumok lényegében fiziológiai alapon szerveződő csoportnak tekinthetők.

1570. Az szulfátredukálók alapvetően anaerob respiratórikus anyagcserét folytatnak a szulfátnak, illetve a szulfát mellett fajtól függően más oxidált kénformáknak egészen szulfidig történő disszimilatórikus redukciójával.

1571. Az anaerob légzés számos változata közül a szulfátredukció az egyik legszembetűnőbb folyamat a jellegzetes szagú és alapvetően toxikus végtermék, a szulfát képződése miatt.

1572. A szulfid-ionok nagy jelentőséggel bírnak számos mikroorganizmus számára, elektrondonorként szolgálnak különféle aerob kemotrófok, anoxikus fototróf baktériumok és anaerob kénredukálók energetikai anyagcseréjében.

1573. A különböző oxidációs állapotú kénformák mikrobiális redukciós és oxidációs átalakulásai a lokális kénkörforgalom alapvető mozgató mechanizmusai.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1574. Mivel a bioszférában a szulfát a termodinamikailag legstabilabb és a legnagyobb mennyiségben jelenlévő kénforma, a szulfátredukálók által megvalósított szulfátredukció képezi az alapját a különböző biológiai kénkörforgalmi rendszereknek.

1575. A szerves elektrondonorok anaerob lebontása alapján a szulfátredukálók két fő csoportra oszthatók (részleges oxidálók, teljesen oxidálók).

1576. A teljesen oxidáló szulfátredukálók a szerves anyagokat egészen acetátig tudják oxidálni.

1577. A különböző szulfátredukáló fajok az elektronakceptorok széles skáláját tudják hasznosítani.

1578. A szén-dioxid asszimilációja a szulfátredukálók esetében a reduktív citrátkör, vagy a fajok többségénél a reduktív acetyl-CoA út alkalmazásával valósul meg.

1579. A szulfátredukáló mikroorganizmusok között nincs N_2 fixáló.

1580. A szulfátredukálók alapvetően anaerob légzők, szigorúan anaerob körülmények között élnek, ezért nehezen tenyészthetők.

1581. Mivel a szulfátredukálók elsősorban fiziológiai csoportot képeznek, az ide tartozó szulfátredukáló mikroorganizmusok morfológiailag rendkívül változatosak.

1582. Az szulfátredukálók, mint az anaerob tápanyaglebontás végén álló baktériumok, elsősorban a nagy redoxpotenciállal rendelkező környezeteket kedvelik.

1583. A szulfátredukálók ott fordulnak elő, ahol van elég szulfát-ion, vagy más általuk hasznosítható elektronakceptor, lebontható szerves anyag és limitált az oxigén mennyisége.

1584. A szulfátredukálók legnagyobb számban és aktivitással az oxikus-anoxikus határfelületek oxikus oldalán fordulnak elő, ahol a szulfid-ionok gyorsan visszaoxidálódnak, és így nagyobb a szulfát koncentrációja.

1585. Az ún. fekete iszapok a szulfidprodukció és a vas-szulfát felhalmozódás eredményeként jönnek létre.

1586. Anaerob szárazföldi talajokban a szulfátredukálók fő kompetitorai a metanogén baktériumok, amelyek energiájukat a CO_2 anaerob redukciójából nyerik sokszor molekuláris hidrogént használva elektrondonorként.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1587. A szulfátredukálók szubsztrát koncentráció-küszöbe nagyobb (vagyis pl. nagyobb H_2 parciális nyomást igényelnek), mint a metanogéneké, hiszen a szulfát redukciója nagyobb energia-nyereséggel jár.

1588. Különleges esetben a szulfátredukálók és a metanogének szintrofizmusa is megfigyelhető, amennyiben kicsi a szulfát-ion koncentrációja a talajban.

1589. A szulfátredukáló baktériumok eukarióta szervezetekkel is képesek szoros kapcsolatokat kialakítani.

1590. A vízzel elárasztott rizsföldek anaerob dinamikával jellemezhető talajaiban a szulfát redukció a rizst súlyosan károsíthatja, jelentős termésveszteségeket eredményezve.

1591. Aerob talajokban, ahol sok szulfát van jelen pl. a kukorica csírázó magvai is kipusztulnak.

1592. A szulfátredukáló baktériumok főként katódos depolarizáció révén katalizálhatják a vas korrózióját, minek során a katódon keletkező hidrogént a SRB hidrogenáz aktivitásuk révén eltávolítják a rendszerből, ezáltal az egyensúlyi folyamatot a fém oldódásának irányába tolják el, amit elősegítenek az oldott ionok csapadékba vitelével is.

1593. Az *Archeoglobus* nemzetség tagjai kemoautotróf, illetve kemoorganotróf életmódjuk során szulfátot, szulfitot, vagy tioszulfátot használnak elektrondonorként miközben kén-hidrogént állítanak elő.

1594. A disszimilatórikus kénredukáló baktériumokra jellemző, hogy az elemi kén (S^0, S_8) redukciójára képesek, de a szulfát-ionéra nem.

1595. A kénredukálók a prokariótákon belül filogenetikailag egységes csoportot képeznek a Bacteria doménen belül.

1596. Az elsőként felfedezett vibrioid alakú obligát anaerob kénredukáló baktérium az iszapmintából kitenyésztett mezofil *Desulfuromonas acetoxidans* volt.

1597. A kén anyagcsere sokoldalú egyedülálló megvalósulását fedezték fel néhány litoautotróf termofil kénredukáló mikrobáknál.

1598. A kénredukálók főként mezofil, mérsékelten termofil szervezetek, de a kénredukáló Archaeak mindegyike mérsékelten termofil.

1599. A mezofil disszimilatórikus kénredukáló baktériumok hasonló élőhelyeken fordulhatnak elő, mint a disszimilatórikus szulfátredukcióra képes baktériumok.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1600. Az anoxikus, kéntartalmú hévizes élőhelyeken a kénredukáló baktériumok gyakran az ősi életformát képviselő anaerob, termofil kénredukáló *Archaea* nemzetségekkel együtt fordulnak elő.

1601. A vasoxidálók számos baktériumot magába foglaló csoportja filogenetikailag közel álló, különböző morfológiai, fiziológiai, ökológiai igényekkel rendelkező homogén baktériumok gyűjteménye.

1602. A vasoxidáló baktériumok közös tulajdonsága, hogy a természetben ferri-ion (Fe^{3+}) oxidálására képesek miközben ferro-ion (Fe^{2+}) keletkezik.

1603. Az oxidációból nyert energiát mindegyik vasoxidáló baktérium képes a szerves anyagai szintézisére felhasználni.

1604. Vasoxidáló baktériumok egyaránt találhatók az Archaea és a Bacteria doménban, utóbbin belül pedig a legtöbb ismert faj a Proteobacteria filogenetikai törzs tagja.

1605. Az *Acidothiobacillus ferrooxidans* obligát kemoautotróf szervezet.

1606. Az *Acidothiobacillus ferrooxidans* fakultatív autotróf életmódja során ferro-ionok (Fe^{2+}) mellett redukált kénformák (szulfid, tioszulfát, tetrationát, tritionát, elemi kén) oxidálásával is képes ATP előállítani, miközben CO_2-t fixál Calvin-ciklussal.

1607. Az *Acidothiobacillus ferrooxidans* acidofil mikroba, olyan savanyú környezetekben él, ahol a vas autoxidációja már nem lehetséges.

1608. Az *Acidithiobacillus ferrooxidans* kis vastartalmú táptalajokon parányi méretű, sárgás kolóniákat fejleszt, amelyeket hidratált ferri-oxid von be, azonban nagy ferro-ion koncentrációk már gátolják a táptalajon történő növekedését.

1609. Az *Acidithiobacillus ferrooxidans* fakultatív anaerob baktérium mivel egyes törzseinél kimutatták, hogy anaerob körülmények között az elemi S oxidációját a ferri-ion ferro-ionná történő redukcióval köti össze.

1610. Az *Acidithiobacillus ferrooxidans* talajokban és vizekben széles körben elterjedt, szilárd szubsztrátok főleg anaerob oxidációjára képesek: pl. a pirit (FeS_2) és egyéb vasásványok kilúgzása során felszabadítják a vasat és a ként a kőzetanyagból.

1611. A *Sphaerotilus* és *Leptothrix* nemzetség tagjaira jellemző a hüvelyképzés (hüvelyes baktériumok, sheathed bacteria).

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1612. A *Sphaerotilus* és *Leptothrix* nemzetség fonalakba rendeződött sejtjeit kívülről külső hüvely veszi körül, ami inkrusztációk nélkül áttetsző struktúra, felszíne *Leptothrix*eknél sima, míg a *Sphaerotilus*oknál szemcsés (rücskös).

1613. A *Sphaerotilus* és *Leptothrix* nemzetségekre jellemző hüvely tulajdonképpen megegyezik a mikroorganizmusok által gyakran képzett, toknak (glikokalix) nevezett képlettel.

1614. A hüvelyes baktériumok morfológiai jellegzetességeit a környezeti tényezők, a tenyésztési körülmények nem befolyásolják.

1615. A *Sphaerotilus* és *Leptothrix* nemzetségekre jellemző, ásványi anyagokban gazdag hüvely fizikai védelmet jelent a bakteriofágokkal, ragadozó baktériumokkal, vagy metazoákkal szemben.

1616. A biofilmek sűrű bevonatot alkothatnak szilárd felszíneken, ami szintén védelmet és megfelelő, változatos életteret biztosít különféle mikroorganizmusoknak.

1617. Mivel a *Sphaerotilus* és *Leptothrix* nemzetségek tagjai genotipikai tulajdonságaik alapján nagyon hasonlóak, ezért a különböző fajok törzseinek elkülönítése főként fenotípusos tulajdonságok alapján történik.

1618. A *Sphaerotilus* és *Leptothrix* nemzetségek tagjai szigorúan aerobok, respiratórikus és kemoorganotróf szervezetek.

1619. A *Sphaerotilus* és *Leptothrix* nemzetségek tagjai vízi szervezetek, a ferri-hidroxid tömeges szedimentációját és akkumulációját okozzák, pl. „gyep”- vagy „mocsár”-vasércek létrejöttében játszanak szerepet.

1620. A Betaproteobacteria osztályhoz tartozó *Gallionellaceae* családba egyetlen faj, a *Gallionella ferruginea* tartozik.

1621. A *Gallionella ferruginea* főként kis redoxpotenciálú (E_0’ + 200 - + 320 mV közötti), szerves anyagokban gazdag és enyhén lúgos környezetekből kimutatható mikroaerofil szervezet.

1622. A *Gallionella ferruginea* fakultatív kemolitotróf autotróf, a ferro-ionok Fe(II) enzimatikus oxidálásából nyernek energiát, de képtelenek a szerves anyagok pl. cukrok (glükóz, fruktóz és szacharóz) hasznosítására.

1623. A vasoxidációra képes fototróf baktériumok egyaránt kimutathatók édesvízi és tengeri környezetekből.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1624. A legtöbb fototróf vasoxidáló baktérium az Alphaproteobacteria osztályhoz tartozik, a kivétel a Gammaproteobacteria osztályhoz sorolt *Thiodyction* nemzetség.

1625. A bíbor baktériumok számára a ferro-ion (ferro-karbonát/ferri-hidroxid pár redoxpotenciálja ~ + 200 mV, pH 7) energetikailag előnyösebb elektrondonor, mint a szulfid-ion (a szulfid/kén pár redoxpotenciálja -180 mV).

1626. A vasoxidációra is képes fototróf baktériumok az oldatban lévő ferro-ionokat és FeS vagy $FeCO_3$ ásványokat, valamint kristályos ásványokat, mint magnetitet (Fe_3O_4), vagy piritet (FeS_2) képesek hasznosítani.

1627. A legtöbb ismert fototróf vasoxidáló baktérium a fotoheterotróf életmód mellett képes -megfelelő környezeti feltételek mellett - fotoautotróf, aerob és fakultatív anaerob heterotróf, fermentatív és fakultatív metilotróf módon is növekedni.

1628. Elektronmikroszkópos megfigyelés alapján a *Siderocapsa anulata* 0,2-0,5 μm-es átmérőjű kokkusz alakú baktérium és a sejteket vastartalmú nyálkás tok veszi körül.

1629. A *Ferroplasma acidiphilum* és a *Ferroplasma acidarmanus* sejtjei pleomorfak, a *Thermoplasma*khoz hasonlóan sejtfal nélküliek.

1630. A *Ferroplasma acidarmanus* képes egyedüli energia forrásként élesztő kivonatot tartalmazó táptalajon heterotróf módon növekedni.

1631. A *Ferroplasma acidiphilum* és a *Ferroplasma acidarmanus* extrém acidofil szervezetek (optimális pH <2), és *Thermoplasma* rokonukhoz hasonlóan termofil mikroorganizmusok.

1632. A *Ferroglobus* nemzetség tagjai extrém termofil szervezetek, hőmérsékleti optimumuk 85°C körül van, mélytengeri hidrotermális kürtők közelében élnek.

1633. A csúszó mozgást mutató anoxikus fototróf életmódra képes *Chloroflexus* nemzetségbe sorolt fajok egyes tulajdonságaikban a zöld kénbaktériumokra, míg másokban a bíbor baktériumokra hasonlítanak.

1634. A zöld nemkén baktériumokban a zöld kénbaktériumokhoz hasonlóan bakterioklorofill-*c* tartalmú kloroszómák fénygyűjtő antennaként működnek, viszont a fototróf reakciócentrumuk felépítése a bíbor baktériumokéhoz hasonló.

1635. A *Chloroflexus aurantiacus* csak fotoautotróf életmódra képes.

1636. A zöld nemkén baktériumok CO_2 fixációs mechanizmusa egyedülálló a természetben, az ún. hidroxi-propionát útvonalon valósul meg.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1637. A zöld nemkén baktériumok sötététben szerves anyagokat oxidálva anaerob módon légzési anyagcserét folytatnak.

1638. A fonalas morfológia és a csúszó mozgás meghatározó tulajdonsága a zöld nemkén baktériumoknak, ezek a bélyegek ritkán figyelhetők meg más anoxikus fototróf csoportoknál.

1639. A filogenetikai vizsgálatok alapján a zöld nemkén baktériumok a Chloroflexi törzs tagjai, a 16S rRNS gén alapú törzsfa korai leágazásai közt különállóan találhatók.

1640. A zöld nemkén baktérium megnevezést ma már nem tartják a legmegfelelőbbnek, hanem helyesebbnek vélik a fonalas anoxikus fototrófként (filamentous anoxygenic phototrophs, FAPs) a csoport megnevezését.

1641. A zöld nemkén baktériumok csak édesvízi környezetekben találhatóak.

1642. A *Chloroflexus* fajok elágazás nélküli, fonalas oxikus fototróf baktériumok.

1643. A *Chloroflexus* fajok hőforrásokban gyakran cianobaktériumokkal együtt sárgás-narancsos-zöldes mikrobiális szövedéket alkotnak.

1644. A mezofil *Chloroflexus*ok optimális hőmérséklete 20-25 °C körül van, de képesek 10-40 °C-os környezetekben is szaporodni, gyakran kimutathatók édesvízi tavak anoxikus rétegeiben.

1645. A *Chloroflexus* fajok döntő része fényben fotoautotrófként, sötétben kemoheterotrófként viselkedik.

1646. A *Chloronema* és *Oscillochloris* nemzetség tagjai fonalas anoxikus fototróf és termofil édesvízi mikroorganizmusok.

1647. A *Chloronema*kat gyakran édesvízi tavak kemoklin alatti régióiból izolálták.

1648. Az *Oscillochloris* nemzetségre jellemző, hogy a bakterioklorofill-*a* mellett a fő fénygyűjtő pigmentjük a bakterioklorofill-*d*.

1649. Az *Oscillochloris* nemzetség tagjai litoautotróf életmódjukhoz elektronakceptorként szulfidot és/vagy molekuláris hidrogént hasznosítanak, valamint a CO_2-t kivételes módon fordított citrát-ciklussal fixálják.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1650. A *Heliothrix* és *Roseiflexus* nemzetségek tagjai mezofil, kloroszómákat nem tartalmazó fonalas anoxikus fototróf szervezetek.

1651. Hiperszalin (kb. 8%-os sótartalmú) vizek mikrobiális szövedékében csak bakterioklorofill-*a*-t tartalmazó fonalas fototrófok is előfordulnak.

1652. A zöld kénbaktériumok obligát fototrófok és szigorúan anaerob szervezetek.

1653. A zöld kénbaktériumok pálcika alakú sejtjei csillókkal nem rendelkeznek, de egyes fajok gáz vakuolumok segítségével jutnak számukra megfelelő környezetekbe.

1654. A zöld kénbaktériumok anoxikus fotoszintézisük során oxigént termelnek.

1655. A zöld kénbaktériumok fotoszintetizáló pigmentjei a sejten belül speciális vezikulumokban (ún. chlorobium vezikulumokban, más néven kloroszómákban) találhatók.

1656. A zöld kénbaktériumok - a bíbor kénbaktériumokkal ellentétben - képesek a kén-hidrogént (H_2S) elektrondonorként hasznosítani, elemi kénné (S^0), majd szulfáttá (SO_4^{2-}) oxidálni.

1657. A kloroszómák bakterioklorofillokban gazdag, unit membránnal határolt hólyagocskák és a citoplazmamembrán belső felszínéhez kapcsolódva helyezkednek el.

1658. A kloroszómák feladata a fényenergia abszorbeálása és továbbítása a reakciócentrumok felé, ahol a fényenergia kémiai energiává alakítása, végső soron az ATP szintézis zajlik.

1659. A bakterioklorofilljaik abszorpciós maximumai alapján nehezen lehet elkülöníteni a *zöld kénbaktériumokat* más fototróf prokarióta mikroorganizmustól.

1660. A zöld kénbaktériumok reakciócentruma citoplazmamembránhoz kötött, FeS-típusú, ami hasonlít az Alpha- és az Betaproteobacteria osztályhoz tartozó fototrófok kinon-típusához.

1661. A zöld kénbaktériumok hasonlóan a bíbor kénbaktériumokhoz, szulfidokban gazdag vizek oxigénmentes övezeteiben különösen jól szaporodnak, olyan régiókban, ahova még a fény lehatol.

1662. A zöld kénbaktériumok különleges tulajdonsága, hogy olyan mély vízrétegekben is képesek fotoszintetizálni, ahol más fotoszintetizáló szervezetek már nem.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1663. A zöld kénbaktériumok a vizes élőhelyek legmélyebb zónáiban szaporodva egyedülállóan fontos szerepet töltenek be a kén és szénformák átalakításában.

1664. Kis fényintenzitású helyeken zajló fényabszorpcióban a karotinoid típusú pigmenteknek van fontos szerepe.

1665. Vizes élőhelyeken legmélyebbre a 850 és 870 nm közötti hullámhosszúságú fénysugarak jutnak.

1666. Édesvízi környezetekben a nem mozgó, fototróf zöld kénbaktériumok sokszor konzorciumba szerveződve, szimbiózisban élnek színtelen, ostorral rendelkező kemoorganotróf baktériumokkal.

1667. A zöld kénbaktériumos konzorciumok felfedezését a molekuláris technikák, modern mikroszkópos és új tenyésztési módszerek tették lehetővé.

1668. A zöld kénbaktériumok 16S rRNS génjének bázissorrend elemzései alapján elmondható, hogy a konzorciumokban élő zöld kénbaktériumok a természetben szabadon élőként is előfordulnak.

1669. A bíbor fototróf baktériumok anoxikus, oxigént nem termelő fotoszintézisre képes szervezetek.

1670. A bíbor fototróf baktériumok morfológiailag diverz csoport, csoportosításuk filogenetikai, morfológiai és fiziologiai tulajdonságok alapján lehetséges.

1671. A bíbor baktériumokról általánosan elmondható, hogy bakterioklorofill-*a*-t és *b*-t, valamint karotinoid típusú járulékos pigmenteket nem tartalmaznak.

1672. A bíbor baktériumokra jellemző, hogy pigmenteket tartalmazó belső, intracitoplazmatikus fotomembrán rendszereket képeznek.

1673. A bíbor fototróf baktériumokat kén-hidrogén hasznosításuk alapján két nagyobb csoportba sorolhatjuk: a bíbor kénbaktériumok és a bíbor nemkén baktériumok képviselőire.

1674. Azokat a bíbor baktériumokat, amelyek fototróf anyagcseréjük során a kén-hidrogént (H_2S) elektrondonorként hasznosítják és az oxidáció során képződött elemi kenet tovább is tudják redukálni, bíbor kénbaktériumoknak hívjuk.

1675. A Chromatiaceae családhoz tartozó nem tipikus bíbor fototróf baktérium fajok szigorúan anaerobok és obligát fototrófok.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1676. A bíbor kénbaktériumok a Gammaproteobacteria osztályon belül a Chromatiaceae és Ectothiorhodospiraceae családok tagjai.

1677. Mikroszkópos vizsgálatok alapján megállapítható, hogy a Chromatiaceae család tagjai fototróf életmódjuk során a kén-hidrogén oxidációs köztiterméket, az elemi ként sejten kívül, míg az Ectothiorhodospiraceae családba tartozók sejten belül halmozzák fel.

1678. Chromatiaceae családba tartozó bíbor kénbaktériumok fotolitoautotróf módon képesek növekedni fény és elektrondonorként szulfid és elemi kén jelenlétében.

1679. A Chromatiaceae családhoz tartozó tipikus fajok különböző szerves szubsztrátokat fotoasszimilálnak.

1680. A 16S rDNS bázissorrend elemzés alapján létrehozott filogenetikai törzsfán a Chromatiaceae családba tartozó mikroorganizmusok 3 nagyobb, különálló csoportba rendeződve találhatók, ami a fenotipikai tulajdonságokon alapuló csoportosításnak ellentmond.

1681. A legtöbb bíbor kénbaktériumnak három antenna komplexe van.

1682. A bíbor kénbaktériumok döntőrészt kén-hidrogén tartalmú tavak, mocsarak és egyéb sós, vagy kevésbé sós vizes környezetek (brakkvizek, tengerek, szóda tavak, szikes környezetek) fénynek kitett anoxikus zónáiból mutathatók ki.

1683. A bíbor kénbaktériumok számára legkedvezőbb a meromiktikus (folyamatos rétegzettséget mutató) tavak hipolimnion régiója.

1684. Halofil és alkalofil bíbor kénbaktériumok az Ectothiorhodospiraceae család tagjai.

1685. Halofil és alkalofil bíbor kénbaktériumok jellegzetessége, hogy a bíbor kénbaktériumok többségével ellentétben ezek a szervezetek a kén-hidrogén oxidációjával keletkezett elemi ként sejten belül halmozzák fel.

1686. A halofil és alkalofil bíbor kénbaktériumok fotoautotróf életmódjuk során CO_2-t Calvin-ciklussal fixálnak.

1687. A halofil és alkalofil bíbor kénbaktériumok szerves anyagok jelenlétében fotoheterotróf anyagcserét nem mutatnak.

1688. A halofil és alkalofil bíbor kénbaktériumok tipikus előfordulási helye: sós tavak, szóda tavak, ahol nagy a szulfát (SO_4^{2-}) koncentrációja és szulfátredukáló baktériumok kén-hidrogént állítanak elő nagy mennyiségben.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1689. A bíbor nemkén baktériumok olyan bíbor baktériumok, amelyek elemi ként nem képeznek fototróf anyagcseréjük során.

1690. A bíbor kénbaktériumok számára ideális H_2S koncentráció (1-3 mM) a legtöbb bíbor nemkén baktérium számára már toxikus.

1691. Nagy morfológiai változatosság jellemző a bíbor nemkén baktériumokra akárcsak a bíbor kénbaktériumokra.

1692. A bíbor nemkén baktériumokra jellemző, hogy fotoheterotróf anyagcseréjük során szerves anyagokat csak elektrondonorként hasznosítanak.

1693. A legtöbb bíbor nemkén baktérium fotolitoautototróf életmódra is képes, amikor is redukált kénformákat, molekuláris hidrogént (H_2), vagy ferro-iont (Fe^{+2}) használ elektronakceptorként és a CO_2 számukra az egyedüli C-forrás.

1694. Sok bíbor nemkén baktérium légzési anyagcserét mutat sötétben és aerob körülmények között.

1695. Sok bíbor nemkén baktérium - sötétben és aerob körülmények közötti - anyagcseréje során elektron donorként szerves anyagokat, vagy néhány szervezet, esetén molekuláris hidrogént (H_2-t) használ.

1696. A bíbor nemkén baktériumok széleskörben elterjedtek vízi környezetekben.

1697. A bíbor nemkén baktériumok izolálása és tenyésztése C-forrásként szerves savakkal kiegészített, ásványi anyagokban gazdag, sokszor növekedési faktorokkal kiegészített táptalajokon lehetséges.

1698. A bíbor nemkén baktériumok nem képesek a légköri nitrogén-fixálásra.

1699. A különböző bíbor nemkén baktériumfajok ökológiai és élettani tulajdonságukban jelentős különbségeket mutatnak.

1700. A bíbor nemkén baktériumok színét alapvetően karotinoid tartalmuk határozza meg a főként spirilloxantin tartalmúak rózsaszín, vagy vörös színűek.

1701. A főleg rhodopint és kevés spirilloxantint tartalmazó bíbor nemkén baktériumok a karotinoid tartalmuk következtében bíboros-lila színűek.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1702. A „szferoid” csoporthoz tartozó karotinoid tartalmú bíbor nemkén baktérium sejtek színe a zöldestől a bézses-barnásig változhat, attól függően, hogy az O_2 jelenlétében a származékok milyen mértékben oxidáltak és sárgás-barnától a barnás-vörösig változó színek jellemzőek az erősen reduktív környezetekben élőkre.

1703. Oxigén (O_2) jelenlétében a kemoorganoheterotróf növekedés általános a bíbor nemkén baktériumoknál, legtöbbjük fakultatív kemotróf szervezet.

1704. Egyes bíbor nemkén baktériumokra fermentáció is jellemző.

1705. A redukált kénformák általában kizárólag tengeri környezetekben lehetnek elektrondonorok a fotolitotróf bíbor nemkén baktériumok számára.

1706. A Betaproteobacteria osztályba tartozó bíbor nemkén baktériumoknak három ismert nemzetsége van: *Rhodocyclus, Rubrivivax* és *Rhodoferax.*

1707. A heliobaktériumok nagy G+C tartalmú Gram-negatív sejtfalas, endospóra képző fototróf baktériumok.

1708. A heliobaktériumok anoxikus fototróf anyagcserére képesek, és csak rájuk jellemző a bakterioklorofill-*g* tartalom.

1709. A heliobaktériumok fotokémiai apparátusa belső fotomembrán rendszerekben helyezkedik el.

1710. A bakterioklorofill-*g* szerkezete nem hasonlít a növényi klorofill-*a*-hoz, és a bíbor és zöld baktériumok különböző bakterioklorofilljaihoz.

1711. A bakterioklorofill-*g* tartalmuknak köszönhetően a heliobaktériumok egyedülálló módon tudják hasznosítani a rendelkezésükre álló fénysugarakat, abszorpciós maximumuk 788 nm körül van.

1712. A heliobaktériumoknál a fényhasznosítás során az elsődleges elektrondonor a bakterioklofill-*g* és az elsődleges elektronakceptor egy bakterioklorofill-*a* molekula.

1713. A heliobaktériumok reakciócentruma a zöld növények II fotocentrumához hasonló, FeS-típusú.

1714. A pigmentek bioszintézisében szereplő gének molekuláris összehasonlító vizsgálatai alapján is kiderült, hogy a heliobaktériumok és az oxigéntermelő fototrófok között közeli filogenetikai rokonság van.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1715. A legtöbb heliobaktérium aktív mozgásra nem képes.

1716. A heliobaktériumok obligát anaerob szervezetek, foto- és kemotróf növekedésre egyaránt képesek.

1717. A heliobaktérium endospóra képzése révén nagy túlélő a természetben, endospórás alakban életben maradnak számukra kedvezőtlen körülmények között is.

1718. A heliobaktériumokról ismert, hogy N_2-fixációra is képesek, azonban a N_2 fixáló heliobaktériumok és a rizs növény között igazi szimbiotikus kapcsolat nem alakulhat ki.

1719. A fotoautotróf életmódra képes aerob anoxikus fototrófok (aerobic anoxygenic phototrophic bacteria [AAPB]) széleskörben elterjedtek a környezetben.

1720. Az aerob anoxikus fototróf mikroorganizmusok bakterioklorofill tartalma jóval nagyobb, mint a bíbor baktériumoké.

1721. Az aerob anoxikus fototróf mikroorganizmusok respiratórikus energia előállítása független az O_2-től, illetve egyes fajok esetén alternatív elektronakceptorok jelenlététől.

1722. Bakterioklorofillokat, illetve a fényhasznosításhoz szükséges apparátust csak mikroaerofil környezetekben szintetizálnak.

1723. Az aerob anoxikus fototróf mikroorganizmusok jellemző tulajdonsága, hogy csak aerob környezetekben képesek anoxikus fototróf életmódra, míg fényben és anoxikus környezetekben nem képesek növekedni, valamint a fototróf anyagcseréhez pigmenteket előállítani.

1724. Az anoxikus fototróf anyagcserére képes mikrobák valószínűleg az anoxikus zöld nemkén baktériumok leszármazottai, de alkalmazkodtak az oxikus környezetekhez.

1725. A legtöbb anoxikus fototróf anyagcserére képes mikrobát eutróf környezetekből mutatják ki, az aerob heterotróf mikrobaközösség jelentős részét alkothatják.

1726. Az aerob anoxikus fototróf baktériumok legnagyobb számban és diverzitásban a tengerben találhatók.

1727. Az aerob anoxikus fototróf baktériumok taxonómiai besorolásakor a morfológiai és élettani tulajdonságok egyaránt meghatározóak.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1728. Az obligát fototróf anoxikus baktériumok egyik fő elkülönítő tulajdonsága a fakultatív anaerob fototróf nemkén baktériumoktól, hogy képesek a fototróf anyagcserére anaerob körülmények között is.

1729. Az aerob fototróf anoxikus baktériumok jellegzetes színűket annak köszönhetik, hogy nagy mennyiségben tartalmaznak karotinoid pigmenteket.

1730. Az aerob anoxikus fototróf baktériumokra tipikusan jellemző, hogy relatíve kisebb mennyiségű bakteriobklorofill-*a*-t tartalmaznak, mint karotinoidokat (ebben a tulajdonságban hasonlítanak a bíbor fototróf baktériumokhoz).

1731. Az anaerob fototróf baktériumokban a nagy fényintenzitás stimulálja a bakterioklorofillok szintézisét.

1732. Az aerob anoxikus fototróf baktériumokban az kis fényintenzitás gátolja a bakterioklorofill szintézisét.

1733. Az aerob anoxikus fototróf baktériumokban a Q_A redukált állapotban (dihidrokinon) van aerob körülmények között és O_2 szükséges, hogy hatására oxidálódva képes legyen kinon formában elektronakceptorként viselkedni.

1734. Az aerob anoxikus fototrófok nem képesek autotróf életmódra, a Calvin ciklus kulcs enzimét (RubisCO) egyetlen képviselőjükből sem sikerült kimutatni.

1735. A cianobaktériumok a legősibb prokarióta szervezetek közé tartoznak.

1736. A cianobaktériumok voltak az első oxigéntermelő fotoszintézist folytató élőlények.

1737. A Föld eredeti reduktív légkörét a zöld nemkén baktériumok és a cianobaktériumok alakították át oxidatív légkörré mintegy 2,2-2,4 milliárd évvel ezelőtt.

1738. A szerves vegyületek O_2-alapú lebontása energetikai szempontból jóval hatékonyabb, mint az anaerob fermentáció.

1739. A cianobaktériumokban a növényi kloroplasztiszokhoz hasonlóan O_2 felszabadulással járó fotoszintézis zajlik.

1740. Az endoszimbiózis elmélet szerint a cianobaktériumokat a kloroplasztiszok őseinek tekintik, tulajdonképpen a növények és algák kloroplasztiszai a bekebelezett cianobaktériumok leszármazottai.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1741. A cianobaktériumok sejtfala Gram-pozitív, amelynek peptidoglikán rétege vastagabb, mint általában a Gram-pozitív sejtfalas baktériumoké.

1742. A cianobaktériumok sejtfalának vastag peptidoglikán rétege főként a mechanikai védelmet szolgálja.

1743. A cianobaktériumok között magányos sejteket képzők, kolóniákban élő, illetve fonalas formák egyaránt ismertek.

1744. A legkisebb cianobaktériumok sejtátmérője 0,5-1 µm körüli (pl. *Prochlorococcus*ok), de ismertek akár 100 µm hosszú fonalakat alkotó (*Oscillatoria* spp.), vagy szabad szemmel is észrevehető sejtaggregátumokba rendeződött alakok is.

1745. A fonalas cianobaktériumok fejleszthetnek speciális sejteket, mint például a CO_2-fixációban fontos heteroci(sz)tákat.

1746. Az egysejtű cianobaktériumok kettéosztódással szaporodnak.

1747. Legtöbb cianobaktérium csillós, valamint fimbriákkal (pilusokkal) rendelkezik.

1748. Az *Oscillatoria*k jellegzetes (kígyószerű) mozgása felületükre kinyúló kontraktilis mikrofibrillumok összehúzódásának eredményeképp jön létre.

1749. A cianobaktériumok külső membránja, amely a Gram-pozitív sejtfal része, főként fehérjéket, kisebb arányban karotinoidokat tartalmaz.

1750. A cianobaktériumok membrán rendszerét háromféle membrán alkotja: a külső membrán, a citoplazmamembrán, valamint a tilakoidmembrán.

1751. A legtöbb cianobaktérium tilakoidmembránja (fotoszintetikus lemeze) morfológiailag hasonlít a növények tilakoidmembránjaihoz.

1752. Kizárólag a cianobaktériumokra jellemzőek a nitrogén raktárként szolgáló cianoficin szemcsék, amelyek arginin és aszparaginsav kopolimerjei.

1753. A cianoficin szemcséket méretük miatt csak elektronmikroszkópos vizsgálatokkal lehet jól kimutatni.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1754. A cianoficin szemcsék csak nitrogén raktárként szolgálnak.

1755. Arginin-dihidroláz enzim sok cianobaktériumban megtalálható és ATP forrást biztosít a sötét periódusok alatt.

1756. A cianobaktériumok karboxiszómái polihedrális alakúak, a CO_2 fixáláshoz szükséges fordított citrát-ciklus kulcsenzimét a ribulóz-1,5-biszfoszfát-karboxiláz enzimet (RuBisCO) tartalmazzák.

1757. Főként a planktonikus cianobaktériumok fényellátottsághoz való alkalmazkodásában fontos szerepet töltenekbe a gázvakuólumok.

1758. A fonalas cianobaktériumok egy részére a speciális funkciókat ellátó sejtek is jellemzőek, mint a heteroci(sz)ta, akinéta, hormogonium.

1759. Minden cianobaktérium képes a légköri N_2 megkötésére.

1760. Az összes ismert cianobaktérium csak sötétben és anaerob körülmények között képes a nitrogén fixálására.

1761. Sok heterocisztás cianobaktérium akinetákat (nyugvó formákat) is képez.

1762. Az akinéta endospóra analóg, kiszáradással, fagyással szemben rezisztens, cianoficin szemcsékben, glikogénben, lipidekben és karotinoid pigmentekben gazdag képlet.

1763. Egyes fonalas cianobaktérium fajok (pl. *Oscillatoria*k) a fonalak végén ún. hormogóniumokat, vékony nyálka burokkal körbevett szaporító képleteket képeznek.

1764. Az 5-15 sejtből álló hormogóniumok sejtátmérője nagyobb, mint a vegetatív cianobaktérium sejteké.

1765. Sok cianobaktérium választ ki "föld szagú és aromájú" komponenseket, ezek geozmin (transz-1,10-dimetil-transz-9-dekalol) tartalmú anyagok.

1766. A cianobaktériumok nagy egyedszámban előforduló prokarióta szervezetek, amelyek rendkívül jó alkalmazkodóképességük révén szélsőséges környezeti feltételek között is megélnek.

1767. A cianobaktériumok minden esetben ott élnek, ahol más (eukarióta) szervezetek már nem képesek megtalálni az életműködésükhöz szükséges feltételeket.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1768. A cianobaktériumok elviselik a szélsőségesen nagy pH-értékű vizeket, de a savanyú, kis pH-jú, 1,5-ös pH alatti vizekből sem hiányoznak.

1769. A *Spirulina* cianobaktérium különleges ásványi anyag tartalma és esszenciális aminosav összetétele miatt élelemként is fogyasztható prokarióta szervezet, már az aztékok is ismerték és fogyasztották.

1770. Egyes cianobaktériumok képesek alkalmazkodni a kis vízaktivitású környezetekhez, kiszáradással szemben rezisztens, szárazság tűrő (xerotoleráns), szárazság kedvelő (xerofil) mikrobák közé tartoznak.

1771. Fontos terresztriális élőhely a cianobaktériumok számára kőzetek felszíne, illetve felszín alatti rétegei, repedései.

1772. Az endolitikus mikrobiális közösségek néha több ezer éves életközösségek.

1773. A cianobaktériumok lehetnek planktonikusak és bentikusak.

1774. A *Synechococcus* nemzetségbe tartozó fajok jellemző tulajdonsága, hogy sejtjeik járulékos pigmentként fikoeritrint nem tartalmaznak.

1775. A gázvakuólummal rendelkező cianobaktériumok fajok nem okoznak vízvirágzást.

1776. Egyes cianobaktériumok túlzott elszaporodása veszélyes is lehet, mert nagy mennyiségben termelhetnek toxikus anyagokat.

1777. A cianotoxinok mind kémiai, mind toxikológiai szempontból a természetes toxinok meglehetősen homogén csoportját képviselik.

1778. A cianotoxinok felszíni vizekben, vagy ivóvízhálózatokba kerülve többféle betegséget is előidézhetnek, például gasztroenteritiszt, hepatomegáliát, veseelégtelenséget, gyomor- és bélgyulladást, májrákot, lép megbetegedéseket, bőr irritációt, vagy allergiás reakciókat.

1779. A mikrocisztinek exotoxinok, nagy koncentrációi elsősorban a vízterek parti régióiban alakulhatnak ki, ahol a vízvirágzások során a hullámzás a cianobaktériumokat a parti sekély részre összehordja, majd ott a sejtek elpusztulnak, lizálnak.

1780. A mikrocisztinek stabil ciklikus heptapeptid szerkezetűek, sokáig kimutathatók a vízmintákból.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1781. A cianobaktériumok nitrogén megkötő képességének köszönhetően növekedésüknek nem szab gátat, ha az élőhelyükön (vízben, talajban) elfogy a szervetlen P-forrás, mert képesek a hiány pótlására.

1782. Az élet legősibb nyomai között számon tartott sztromatolitok a legősibb mikrofosszíliák, 3500 millió éve jelentek meg.

1783. Napjainkban már nem képződnek sztromatolitok.

1784. A cianobaktériumok rendszertana napjainkban még meglehetősen vitatott, azonban botanikai és bakteriológiai megközelítés szabályai között nincsenek lényeges eltérések.

1785. Sok cianobaktérium esetében kizárólag morfológiai bélyegek állnak rendelkezésre, mert e fajok esetén még nem sikerült tiszta tenyészeteket előállítani.

1786. A cianobaktériumoknak közel 500 faja létezik axénikus tenyészetként törzsgyűjteményekben, de ez csak kis hányad a klasszikus morfológiai megközelítés alapján eddig leírt 2-3000 fajhoz képest.

1787. Az egysejtes cianobaktérium formák DNS-ének százalékos GC tartalma 35 és 71 % közötti, ami jelzi, hogy e csoporton belül a genetikai rokonság mértéke nagy.

1788. Molekuláris filogenetikai vizsgálatok eredményeként (pl. 16S rDNS bázissorrend elemzés) a fonalas heterocisztás és a nem heterocisztás alakok az elágazó formáktól eltérően azonos csoportokba kerültek.

1789. A *Prochloron, Prochlorococcus*, *Prochlorothrix* nemzetségbe tartozó cianobaktériumokra jellemző, hogy oxigéntermelő fototróf szervezetek, klorofill-*a*-t és *b*-t és fikobiliszómákat is tartalmaznak.

1790. A *Prochloron, Prochlorococcus*, *Prochlorothrix* nemzetségbe tartozó cianobaktériumok színe élénk zöld a kiegészítő pigmentek nem fedik el a klorofill színét.

1791. A *Prochlorococcus* cianobaktériumokra egyedülállóan jellemző kiegészítő pigment a β -karotin.

1792. A *Prochlorococcus* cianobaktériumok klorofill-*d*-t tartalmaznak.

1793. A *Prochlorococcus* cianobaktériumok ökológiai szempontból az óceánok legfontosabb producens szervezetei.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1794. A klorofill-*d* molekula a klorofill-*a* molekula 1-es gyűrűjén található vinilcsoport (CH_2=CH-) helyett egy aldehidcsoport (O=CH-) tartalmaz.

1795. Az *Acaryochloris marina* cianobaktérium reakciócentrumai egyedi *in vivo* abszorpciós maximummal rendelkeznek: PSII 713 nm (P713), PSI pedig 740 nm (P740).

1796. Az *Acaryochloris marina* egyedülálló kromatikus adaptációnak köszönhetően klorofill-*d* használatával távoli vörös fény hasznosítására is specializálódott.

1797. Az oxigénfejlesztő fotoszintézist folytató élőlények körében általános a klorofill-*a*, mint elsődleges fotoaktív pigmentmolekula használata.

1798. A klorofill-*f* molekulánál a klorofill-*a* C-2-es pozíciójában metil csoport helyett formil csoport található (2-formil-klorofill-*a*), amelynek metanolos extraktuma 706 nm-en jelentkező fényelnyelési maximummal bír.

1799. A távoli vörösben elnyelő klorofill-*d in vitro* abszorpciós maximuma csak 696 nm, tehát a klorofill-*f* a legtávolabbi tartományban fényelnyelésre képes klorofill.

1800. Azokat az élőlényeket, amelyeknek növekedési hőmérséklet optimuma meghaladja a 35°C-ot termofileknek, míg azokat, amelyeké meghaladja a 80°C-ot hipertermofileknek nevezzük.

1801. Bolygónkon az igazán nagy hőmérsékletű helyek többnyire vulkanikus aktivitáshoz vagy egyéb geotermális jelenségekhez kapcsolhatók.

1802. Az óceánok mélyén található forró vizes feláramlások hőmérséklete meghaladhatja a 350 °C-ot is.

1803. Az 55°C-ot meghaladó hőmérsékleten már kizárólag csak a prokarióta szervezetek életképesek.

1804. Egyes hipertermofil ősbaktériumok növekedési optimuma 140°C fölötti.

1805. A legnagyobb hőmérsékleten növekedni képes baktériumfaj sejtjei 1 órás 121°C-on végzett autoklávozást is kibírnak.

1806. Több hőstabil enzim vizsgálata során bebizonyosodott, hogy nem speciális aminosavak jelenléte okozza a hőstabilitást.

1807. Egyes hipertermofil szervezetek citoplazmájukban a fehérjék stabilizálódását segítő anyagokat halmoznak fel.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1808. A legnagyobb hőmérsékleten is növekedni képes archaeák esetében a denaturált fehérjék megfelelően működő konformációjának visszanyerését segítő, ún. chaperonin fehérjék egy különleges komplexe található, a chaperoszóma.

1809. A Bacteria domén hipertermofil baktériumainak citoplazmamembrán stabilitását a telítetlen zsírsavak nagy aránya okozza.

1810. A hipertermofil archaeák citplazma membránja diglicerol tetraéterekből felépülő egyrétegű membrán.

1811. Magas hőmérsékleten a DNS molekulákban változások mehetnek végbe, például hidrolizálhatnak a nulkeotidokról a bázisok.

1812. Jelenleg nem ismerünk olyan kémiai anyagokat, amik segítenek megőrizni a DNS stabilitását.

1813. A poliaminok a citoplazmamembrán stabilitásának megőrzésében nagy szerepet játszanak.

1814. A hipertermofil fajok riboszómális RNS-ében nagy arányban fordulnak elő a GC bázisok, hiszen az AU-val ellentétben ezeket hármas hidrogénhíd kötés kapcsolhatja össze.

1815. A föld élet elméleti hőmérsékleti felső határát 180-200 °C-ra becsülik.

1816. A hidrogén oxidációjára a ma élő hipertermofil baktériumok többsége nem képes, általában Fe(III), SO_4^{2-}, S^0, NO_3^-, CO_2 és ritkábban O_2 redukciójával nyerik energiájukat.

1817. A 80 °C fölött élő mikroorganizmusok többségük obligát aerob, a legnagyobb hőmérsékleten növő szervezetek pedig kivétel nélkül kemolitoautotrófok.

1818. A jelenleg ismert hipertermofil szervezetek többsége az Bacteria doménbe tartozik, azon belül is a Proteobacteria törzsbe.

1819. A *Sulfolobus* nemzetség képviselői nemcsak hipertermofilek, hanem emellett alkalofilek is, 9-10 pH tartományban képesek növekedni.

1820. A termofil *Thermus aquaticus*-ból származó DNS polimeráz enzimet használó PCR technika a múlt század végén forradalmasította a molekuláris biológiát.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

MEGOLDÓKULCS

(*Ha igaz az állítás:* I*, ha hamis az állítás:* H)

A PROKARIÓTÁK EVOLÚCIÓJA, SOKFÉLESÉGE ÉS RENDSZEREZÉSE

1. I	2. I	3. I	4. I	5. H
6. I	7. I	8. H	9. H	10. I
11. H	12. I	13. H	14. H	15. I
16. I	17. I	18. H	19. I	20. H
21. H	22. I	23. H	24. I	25. I
26. I	27. H	28. I	29. H	30. H
31. H	32. I	33. I	34. I	35. H
36. I	37. H	38. H	39. H	40. I
41. I	42. I	43. H	44. I	45. I
46. H	47. H	48. H	49. H	50. H
51. I	52. I	53. I	54. H	55. I
56. I	57. H	58. I	59. H	60. H
61. I	62. I	63. I	64. H	65. H
66. I	67. I	68. I	69. I	70. H
71. H	72. I	73. H	74. H	75. H
76. H	77. H	78. I	79. H	80. H
81. H	82. I	83. I	84. I	85. H
86. I	87. H	88. H	89. I	90. H
91. H	92. H	93. I	94. H	95. H
96. H	97. H	98. I	99. I	100. I
101. I				

A BAKTÉRIUMOK MORFOLÓGIAI TULAJDONSÁGAI

102. I	103. I	104. I	105. H	106. H
107. H	108. I	109. H	110. H	111. I
112. H	113. H	114. I	115. I	116. H
117. I	118. I	119. I	120. I	121. H
122. I	123. I	124. I	125. H	126. I
127. H	128. H	129. H	130. I	131. I
132. I	133. I	134. H	135. I	136. I
137. I	138. I	139. I	140. I	141. I
142. H	143. I	144. H	145. I	146. I
147. H	148. H	149. I	150. H	151. I
152. H	153. H	154. H	155. I	156. I
157. I	158. H	159. H	160. I	161. H

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

162. H	163. H	164. I	165. I	166. I
167. I	168. H	169. I	170. H	171. I
172. I	173. H	174. I	175. H	176. I
177. H	178. I	179. H	180. I	181. H
182. I	183. H	184. H	185. I	186. H
187. I	188. H	189. I	190. I	191. H
192. H	193. I	194. I	195. H	196. H
197. I	198. I	199. I	200. H	201. H
202. I	203. I	204. I	205. I	206. I
207. H	208. I	209. I	210. H	211. I
212. H	213. H	214. I	215. I	216. I
217. H	218. I	219. H	220. H	221. I
222. I	223. I	224. I	225. I	226. I
227. H	228. I	229. H	230. H	231. I
232. I	233. H	234. I	235. I	236. I
237. H	238. H	239. I	240. I	241. H
242. H	243. H	244. I	245. I	246. H
247. H	248. I	249. I	250. I	251. H
252. H	253. I	254. H	255. I	256. H
257. H	258. I	259. I	260. I	261. H
262. I	263. H	264. I	265. I	266. I
267. H	268. I	269. I	270. I	271. H
272. H	273. I	274. I	275. I	276. I
277. I	278. H	279. I	280. H	281. I
282. I	283. I	284. I	285. I	286. I
287. I	288. I	289. H	290. H	291. I
292. I	293. I	294. I	295. I	296. I
297. I	298. I	299. H	300. H	301. I
302. I	303. I	304. H	305. I	306. I
307. I	308. H	309. I	310. I	311. I
312. H	313. I	314. H	315. H	316. I
317. H	318. H	319. I	320. I	321. H
322. H	323. H	324. I	325. I	326. H
327. H	328. H	329. I	330. I	331. H
332. I	333. H	334. H	335. I	336. H
337. H	338. H	339. H	340. I	341. H
342. H	343. I	344. I	345. I	346. H
347. I	348. H	349. H	350. H	351. I
352. H	353. I	354. H	355. H	356. H
357. I	358. H	359. H	360. I	361. I
362. I	363. H	364. H	365. H	366. I

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A BAKTÉRIUMOK SZAPORODÁSA ÉS SZAPORODÁS GÁTLÁSA

367. I	368. H	369. H	370. I	371. H
372. I	373. I	374. I	375. H	376. H
377. I	378. I	379. H	380. I	381. H
382. H	383. H	384. H	385. I	386. I
387. I	388. H	389. I	390. H	391. I
392. I	393. H	394. I	395. H	396. I
397. H	398. H	399. I	400. H	401. I
402. I	403. I	404. H	405. H	406. H
407. I	408. I	409. H	410. H	411. I
412. I	413. H	414. I	415. I	416. I
417. I	418. I	419. H	420. I	421. H
422. H	423. H	424. I	425. H	426. H
427. I	428. H	429. I	430. I	431. I
432. I	433. I	434. H	435. I	436. H
437. I	438. I	439. H	440. H	441. H
442. I	443. I	444. I	445. H	446. I
447. I	448. I	449. I	450. H	451. H
452. I	453. H	454. H	455. I	456. I
457. H	458. I	459. H	460. H	461. H
462. I	463. I	464. H	465. H	466. H
467. I	468. H	469. H	470. I	471. H
472. I	473. H	474. I		

ALAPVETŐ SZERVESANYAG FELÉPÍTÉSI ÉS LEBONTÁSI FOLYAMATOK A PROKARIÓTÁKBAN

475. H	476. I	477. H	478. I	479. I
480. H	481. I	482. I	483. H	484. I
485. I	486. I	487. H	488. I	489. H
490. I	491. I	492. I	493. H	494. I
495. I	496. H	497. H	498. I	499. H
500. I	501. I	502. H	503. I	504. I
505. I	506. H	507. I	508. I	509. H
510. I	511. I	512. I	513. I	514. H
515. I	516. H	517. I	518. I	519. I
520. H	521. I	522. H	523. I	524. H
525. H	526. I	527. I	528. I	529. I
530. I	531. I	532. I	533. I	534. I
535. H	536. I	537. I	538. I	539. H
540. I	541. I	542. H	543. H	544. I

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

545. H	546. I	547. H	548. I	549. I
550. H	551. I	552. H	553. I	554. I
555. I	556. H	557. H	558. I	559. H
560. I	561. H	562. I	563. I	564. H
565. H	566. H	567. I	568. H	569. H
570. I	571. I	572. I	573. H	574. I
575. H	576. H	577. I	578. I	579. I
580. H	581. I	582. I	583. I	584. I
585. I	586. I	587. H	588. I	589. H
590. H	591. I	592. H	593. I	594. H
595. I	596. H	597. I	598. H	599. I
600. H	601. I	602. I	603. I	604. H
605. H	606. H	607. I	608. I	609. I
610. I	611. I	612. I	613. I	614. I.
615. I	616. H	617. I	618. I	619. H
620. H	621. I	622. I	623. I	624. H
625. H	626. I	627. I	628. H	629. H
630. I	631. I	632. H	633. I	634. I
635. H	636. I	637. I	638. I	639. H
640. H	641. I	642. I	643. I	644. H
645. I	646. H	647. I	648. I	649. I
650. I	651. I	652. H	653. I	654. I
655. H	656. I	657. I	658. I	659. I
660. I	661. I	662. H	663. I	664. H
665. I	666. I	667. H	668. H	669. I
670. I	671. I	672. I	673. H	674. I
675. I	676. I	677. I	678. H	679. H
680. I	681. I	682. I	683. H	684. I
685. H	686. I	687. I	688. I	689. H
690. I	691. I	692. I	693. H	694. I
695. I	696. H	697. H	698. I	699. I
700. I	701. I	702. H	703. H	704. H
705. I	706. H	707. H	708. I	709. H
710. H	711. I	712. I	713. I	714. I
715. I	716. H	717. H	718. H	719. I
720. I	721. H	722. H	723. I	724. I
725. I	726. I	727. H	728. H	729. I
730. H	731. I	732. H	733. H	734. I
735. I	736. H	737. I	738. I	739. I
740. I	741. I	742. I	743. H	744. I
745. I	746. I	747. I	748. I	749. I
750. H	751. I	752. I	753. I	754. H
755. H	756. I	757. H	758. I	

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

A PROKARIÓTÁK VÁLTOZATOS ENERGIATERMELÉSE

759. H 760. H 761. I 762. I 763. I
764. H 765. H 766. I 767. H 768. I
769. H 770. I 771. I 772. I 773. H
774. I 775. H 776. I 777. I 778. H
779. I 780. I 781. I 782. I 783. H
784. I *785.* I 786. I 787. I 788. I
789. H 790. I 791. I 792. I 793. H
794. I 795. H 796. H 797. I 798. I
799. I 800. I 801. I 802. I 803. I
804. I 805. H 806. I 807. H 808. I
809. I 810. H 811. I 812. H 813. I
814. I 815. I 816. H 817. H 818. I
819. I 820. I 821. I 822. I 823. I
824. H 825. H 826. H 827. I 828. I
829. I 830. H 831. I 832. H 833. I
834. I 835. H 836. H 837. H 838. I
839. H 840. I 841. I 842. I 843. H
844. I 845. H 846. I 847. I 848. H
849. I 850. I 851. I 852. H 853. H
854. H 855. I 856. H 857. H 858. H
859. I 860. I 861. H 862. H 863. I
864. I 865. H 866. I 867. I 868. I
869. I 870. I 871. H 872. H 873. I
874. I 875. I 876. I 877. I 878. H
879. H 880. I 881. I 882. I 883. H
884. I 885. H 886. I 887. H 888. I
889. H 890. I 891. I 892. H 893. I
894. I 895. H 896. H 897. H 898. I
899. H 900. I 901. H 902. I 903. I
904. I 905. H 906. I 907. H 908. H
909. I 910. I 911. H 912. I 913. I
914. I 915. H 916. I 917. I 918. H
919. H 920. I 921. I 922. I 923. H
924. I 925. I 926. H 927. I 928. H
929. I 930. I 931. H 932. H 933. I
934. I 935. I 936. I 937. H 938. I
939. H 940. I 941. I 942. H 943. I
944. I 945. H 946. I 947. H 948. I
949. I 950. H 951. I 952. I 953. H
954. I 955. H 956. H 957. H 958. I

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

959. I	960. I	961. I	962. H	963. I
964. I	965. H	966. I	967. I	968. I
969. H	970. I	971. I	972. H	973. I
974. I	975. H	976. H	977. H	978. H
979. H	980. H	981. I	982. I	983. H
984. I	985. H	986. H	987. I	988. H
989. I	990. I	991. H	992. I	993. H
994. I	995. H	996. I	997. H	998. H
999. I	1000. H	1001. I	1002. I	1003. I
1004. H	1005. I	1006. I	1007. I	1008. H
1009. H	1010. I	1011. I	1012. H	1013. I
1014. H	1015. I	1016. I	1017. I	1018. I
1019. H	1020. H	1021. I	1022. I	1023. H
1024. H	1025. I	1026. I	1027. H	1028. I
1029. I	1030. I	1031. H	1032. I	1033. I
1034. I	1035. I	1036. I	1037. H	1038. H
1039. I	1040. I	1041. I	1042. I	1043. H
1044. I	1045. H	1046. I	1047. H	1048. I
1049. I	1050. I	1051. I	1052. I	1053. H
1054. I	1055. H	1056. I	1057. I	1058. H
1059. I	1060. H	1061. I	1062. H	1063. I
1064. I	1065. H	1066. I	1067. I	1068. I
1069. I	1070. H	1071. I	1072. I	1073. I
1074. I	1075. I	1076. I	1077. H	1078. I
1079. I	1080. H	1081. I	1082. I	1083. I
1084. H	1085. I	1086. H	1087. H	1088. I
1089. I	1090. I	1091. H	1092. I	

AZ ELEMEK BIOGEOKÉMIAI KÖRFORGALMA

1093. I	1094. H	1095. I	1096. I	1097. I
1098. I	1099. H	1100. H	1101. H	1102. I
1103. I	1104. H	1105. H	1106. H	1107. I
1108. H	1109. I	1110. H	1111. I	1112. H
1113. H	1114. I	1115. H	1116. I	1117. H
1118. H	1119. H	1120. I	1121. I	1122. H
1123. I	1124. I	1125. I	1126. I	1127. H
1128. I	1129. H	1130. I	1131. H	1132. H
1133. I	1134. I	1135. H	1136. H	1137. I
1138. I	1139. I	1140. H	1141. I	1142. H
1143. I	1144. H	1145. I	1146. I	1147. I
1148. I	1149. H	1150. I	1151. H	1152. I
1153. I	1154. H	1155. I	1156. H	1157. I

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1158. I	1159. I	1160. I	1161. I	1162. I
1163. H	1164. I	1165. H	1166. I	1167. I
1168. H	1169. H	1170. I	1171. I	1172. H
1173. I	1174. H	1175. H	1176. I	1177. H
1178. I	1179. H	1180. I	1181. I	1182. H
1183. I	1184. I	1185. H	1186. I	1187. I
1188. H	1189. H	1190. I	1191. H	1192. I
1193. I	1194. I	1195. I	1196. H	1197. I
1198. I	1199. I	1200. H	1201. H	1202. H
1203. H	1204. I	1205. I	1206. I	1207. I
1208. I	1209. H	1210. I	1211. H	1212. H
1213. I	1214. I	1215. H	1216. I	1217. I
1218. I	1219. H	1220. I	1221. H	1222. I
1223. H	1224. I	1225. I	1226. I	1227. H
1228. I	1229. H	1230. H	1231. I	1232. H
1233. I	1234. I	1235. I	1236. H	1237. I
1238. H	1239. I	1240. H	1241. I	1242. H
1243. H	1244. I	1245. I	1246. I	1247. H
1248. I	1249. H	1250. I	1251. I	1252. H
1253. H	1254. H	1255. I	1256. H	1257. I
1258. I	1259. H	1260. I	1261. H	1262. I
1263. I	1264. I	1265. H	1266. I	1267. H
1268. H	1269. I	1270. I	1271. I	1272. H
1273. I	1274. I	1275. I	1276. I	1277. I
1278. H	1279. I	1280. I	1281. I	1282. H
1283. H	1284. H	1285. H	1286. I	1287. I
1288. I	1289. I	1290. H	1291. I	1292. I
1293. I	1294. I	1295. I	1296. H	1297. I
1298. I	1299. I	1300. H	1301. I	1302. I
1303. I	1304. H	1305. H	1306. I	1307. I
1308. H	1309. I	1310. I	1311. I	1312. I
1313. I	1314. I	1315. I	1316. I	1317. H
1318. I	1319. H	1320. I	1321. I	1322. H
1323. H	1324. I	1325. I	1326. H	1327. I
1328. I	1329. H	1330. I	1331. H	1332. I
1333. I	1334. I	1335. H	1336. H	1337. I
1338. I	1339. I	1340. I	1341. I	1342. I
1343. I	1344. H	1345. I	1346. H	1347. I
1348. I	1349. I	1350. I	1351. H	1352. I
1353. H	1354. I	1355. I	1356. H	1357. H
1358. I	1359. I	1360. I	1361. I	1362. H
1363. H	1364. H	1365. I	1366. H	1367. I
1368. H	1369. I	1370. I	1371. H	1372. H

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1373. I 1374. H 1375. H 1376. I 1377. H
1378. I 1379. I 1380. I 1381. I 1382. H
1383. H 1384. H 1385. H 1386. H 1387. I
1388. I 1389. I 1390. H 1391. H 1392. I
1393. I 1394. H 1395. I 1396. I 1397. I
1398. I 1399. I 1400. H 1401. I 1402. H
1403. I 1404. I 1405. H 1406. I 1407. H
1408. I 1409. I 1410. H 1411. I 1412. I
1413. I

AZ ELEMKÖRFORGALMAKBAN RÉSZTVEVŐ FONTOSABB PROKARIÓTA CSOPORTOK

1414. H 1415. H 1416. I 1417. H 1418. I
1419. I 1420. H 1421. I 1422. I 1423. H
1424. I 1425. I 1426. H 1427. H 1428. I
1429. I 1430. I 1431. H 1432. I 1433. I
1434. I 1435. H 1436. I 1437. H 1438. I
1439. I 1440. I 1441. I 1442. H 1443. I
1444. H 1445. I 1446. I 1447. H 1448. I
1449. I 1450. I 1451. H 1452. I 1453. H
1454. I 1455. I 1456. I 1457. H 1458. H
1459. H 1460. I 1461. H 1462. I 1463. I
1464. H 1465. I 1466. I 1467. I 1468. H
1469. H 1470. H 1471. I 1472. I 1473. H
1474. I 1475. I 1476. I 1477. I 1478. H
1479. H 1480. I 1481. H 1482. I 1483. H
1484. I 1485. H 1486. I 1487. I 1488. H
1489. I 1490. I 1491. I 1492. I 1493. I
1494. H 1495. I 1496. I 1497. H 1498. H
1499. I 1500. I 1501. I 1502. I 1503. I
1504. I 1505. I 1506. H 1507. I 1508. H
1509. I 1510. H 1511. I 1512. H 1513. I
1514. H 1515. I 1516. H 1517. I 1518. I
1519. H 1520. I 1521. I 1522. H 1523. I
1524. I 1525. H 1526. I 1527. H 1528. I
1529. I 1530. I 1531. I 1532. I 1533. I
1534. I 1535. H 1536. H 1537. I 1538. I
1539. I 1540. H 1541. I 1542. I 1543. H
1544. I 1545. I 1546. H 1547. I 1548. I
1549. H 1550. H 1551. H 1552. I 1553. I
1554. H 1555. I 1556. H 1557. I 1558. I
1559. H 1560. I 1561. I 1562. H 1563. H
1564. I 1565. I 1566. I 1567. I 1568. H

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1569. I	1570. I	1571. H	1572. H	1573. I
1574. I	1575. I	1576. H	1577. H	1578. I
1579. H	1580. H	1581. I	1582. H	1583. I
1584. I	1585. H	1586. I	1587. H	1588. I
1589. I	1590. I	1591. H	1592. I	1593. H
1594. I	1595. H	1596. I	1597. I	1598. H
1599. I	1600. I	1601. H	1602. H	1603. H
1604. I	1605. I	1606. H	1607. I	1608. H
1609. I	1610. H	1611. I	1612. H	1613. H
1614. H	1615. I	1616. I	1617. I	1618. I
1619. I	1620. I	1621. H	1622. H	1623. I
1624. I	1625. H	1626. H	1627. I	1628. I
1629. I	1630. I	1631. H	1632. I	1633. I
1634. I	1635. H	1636. I	1637. H	1638. I
1639. I	1640. I	1641. H	1642. H	1643. I
1644. I	1645. H	1646. H	1647. I	1648. H
1649. H	1650. H	1651. I	1652. I	1653. I
1654. H	1655. I	1656. H	1657. H	1658. I
1659. H	1660. H	1661. I	1662. I	1663. I
1664. I	1665. H	1666. I	1667. H	1668. H
1669. I	1670. I	1671. H	1672. I	1673. I
1674. H	1675. H	1676. I	1677. H	1678. I
1679. H	1680. H	1681. H	1682. I	1683. I
1684. I	1685. H	1686. I	1687. H	1688. I
1689. I	1690. I	1691. I	1692. H	1693. H
1694. I	1695. I	1696. I	1697. I	1698. H
1699. I	1700. I	1701. H	1702. H	1703. I
1704. I	1705. I	1706. I	1707. H	1708. I
1709. H	1710. H	1711. I	1712. H	1713. H
1714. I	1715. H	1716. I	1717. I	1718. H
1719. H	1720. H	1721. H	1722. H	1723. I
1724. H	1725. I	1726. I	1727. I	1728. H
1729. I	1730. H	1731. H	1732. I	1733. I
1734. I	1735. I	1736. I	1737. H	1738. I
1739. I	1740. I	1741. H	1742. I	1743. I
1744. I	1745. H	1746. I	1747. H	1748. I
1749. H	1750. I	1751. H	1752. I	1753. H
1754. H	1755. I	1756. H	1757. I	1758. I
1759. H	1760. H	1761. I	1762. I	1763. I
1764. H	1765. I	1766. I	1767. H	1768. H
1769. I	1770. I	1771. I	1772. I	1773. I
1774. H	1775. H	1776. I	1777. H	1778. I
1779. H	1780. I	1781. H	1782. I	1783. H

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

1784. H	1785. I	1786. I	1787. H	1788. H
1789. H	1790. I	1791. H	*1792.* H	1793. I
1794. I	1795. I	1796. I	1797. H	1798. I
1799. I	1800. H	1801. I	1802. I	1803. H
1804. H	1805. I	1806. I	1807. I	1808. H
1809. H	1810. I	1811. I	1812. H	1813. H
1814. I	1815. H	1816. H	1817. H	1818. H
1819. H	1820. I			

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

14. Irodalomjegyzék

Tankönyvek

Jakucs, E., Vajna, L. (2003) Mikológia. Agroinform Kiadó, Budapest

Kiss, K. T. (1998) Bevezetés az algológiába. ELTE Eötvös Kiadó, Budapest

Láng, F. (2007) Növényélettan. ELTE Eötvös Kiadó, Budapest

Madigan, M. T., Martinko, J. M., Parker, J. (2009) Brock Biology of Microorganism. Pearson education, Inc., San Francisco, CA USA, 9th Edition

Madigan, M. T., Martinko, J. M., Parker, J. (2010) Brock Biology of Microorganism. Pearson education, Inc., San Francisco, CA USA, 12th Edition

Madigan, M. T., Martinko, J. M., Parker, J. (2011) Brock Biology of Microorganism. Pearson education, Inc., San Francisco, CA USA, 13th Edition

Maier, R. M, Pepper, I. L., Gerba, C. P. (2009) Environmental Microbiology. Academic Press (Elsevier), San Diego, CA USA, 2nd Edition

Szabó, I. M. (1988) A bioszféra mikrobiológiája I-III. Akadémiai Kiadó, Budapest

Szentirmai, A. (2000) A mikrobiológia alapjai. Egyetemi segédjegyzet, Debreceni Egyetem

Kézikönyvek

Voet, D., Voet., J. G. (2004) Biochemistry. John Wiley & Sons, New York, 3rd Edition, 613 p.

Schaechter, M. (2009) Desk encyclopedia of microbiology. Elsevier, Oxford, United Kingdom, 2nd Edition, 1259 p.

Bitton, G. (2002) Encyclopedia of enviromental microbiology. Fejezet: Moore, C. M., DiChristina, T. J. , *Metal transformations*. John Wiley & Sons, New York, Vol. 4., 1902-1912 p.

Schaechter, M. (2009) Encyclopedia of microbiology. Fejezet: DasSarma, S., Coker, J. A., DasSarma, P. , *Archaea*. Academic Press, New York, USA, 3rd Edition, Vol. 2., 1-23 p.

Schaechter, M. (2009) Encyclopedia of microbiology. Fejezet: Nanninga, N., *Cell structure, organization, Bacteria and Archaea*. Academic Press, New York, USA, 3rd Edition, Vol. 2., 357-374 p.

Schaechter, M. (2009) Encyclopedia of microbiology. Fejezet: Aizawa, S-I. , *Flagella, prokaryotic*. Academic Press, New York, USA, 3rd Edition, Vol. 2., 393-403 p.

Schaechter, M. (2009) Encyclopedia of microbiology. Fejezet: Cabello, P., Roldán, M. D., Castillo, F., Moreno-Vivián, C. , *Nitrogen cycle*. Academic Press, New York, USA, 3rd Edition, Vol. 3., 299-321 p.

Horikoshi, K. (2011) Extremophiles Handbook. Springer, Heidelberg, 1247 p.

Villadsen , J. (2000) Lactic acid production, Bioreaction Engineering (Modelling&Control). Springer, 349-373 p.

Chahal, S. P., Starr J. N. (2006) Lactic acid, Ullmann's Encyclopaedia of Industrial Chemicals. Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA, Weinheim, 7th Edition, online version, 1-8 p.

Gottschalk, G. (1986) Microbial Metabolism. Springer Verlag, New York, 2nd Edition

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Willey, J. M., Sherwood, L. M., Woolverton, C. J. (2008) Prescott, Harley, and Klein's Microbiology. McGraw-Hill, New York, USA, 7th Edition, 1088 p.

Dworkin, M., Falkow, S. Rosenberg, E., Schleifer, K.H., Stackebrandt, E. (2006) The Prokaryotes. A handbook on the Biology of Bacteria. Springer Verlag, 3rd Edition, Vol. 1.

Dworkin, M., Falkow, S., Rosenberg, E., Schleifer, E., Stackebrandt, E. (2006) The Prokaryotes. A handbook on the Biology of Bacteria. Fejezet: Rogers, P., Chen, J-S., Zidwick, M. J. , *Organic Acid and Solvent Production*. Springer Verlag, 3rd Edition, Vol. 1., 511-755 p.

Dworkin, M., Falkow, S., Rosenberg, E., Schleifer, E., Stackebrandt, E. (2006) The Prokaryotes. A handbook on the Biology of Bacteria. Fejezet: Overmann, J., Garcia-Pichel, F. , *The phototrophic way of life*. Springer, New York, USA, 3rd Edition, Vol. 2., 32-85 p.

Dworkin, M., Falkow, S., Rosenberg, E., Schleifer, E., Stackebrandt, E. (2006) The Prokaryotes. A handbook on the Biology of Bacteria. Springer, New York, USA, 3rd Edition, Vol. 3.

Dworkin, M., Falkow, S., Rosenberg, E., Schleifer, E., Stackebrandt, E. (2006) The Prokaryotes. A handbook on the Biology of Bacteria. Springer, New York, USA, 3rd Edition, Vol. 4.

Dworkin, M., Falkow, S., Rosenberg, E., Schleifer, E., Stackebrandt, E. (2006) The Prokaryotes. A handbook on the Biology of Bacteria. Springer, New York, USA, 3rd Edition, Vol. 5.

Dworkin, M., Falkow, S., Rosenberg, E., Schleifer, E., Stackebrandt, E. (2006) The Prokaryotes. A handbook on the Biology of Bacteria. Springer, New York, USA, 3rd Edition, Vol. 6.

Dworkin, M., Falkow, S., Rosenberg, E., Schleifer, E., Stackebrandt, E. (2006) The Prokaryotes. A handbook on the Biology of Bacteria. Springer, New York, USA, 3rd Edition, Vol. 7.

Dworkin, M., Falkow, S., Rosenberg, E., Schleifer, E., Stackebrandt, E. (2013) Prokaryotes "Prokaryotic Biology and Symbiotic Associations". Fejezet: Zinder, S. H., Dworkin, M. , *Morphological and Physiological Diversity*. Springer, New York, USA, 4th Edition, 89-122 p.

Dworkin, M., Falkow, S., Rosenberg, E., Schleifer, E., Stackebrandt, E. (2013) Prokaryotes "Prokaryotic Biology and Symbiotic Associations". Fejezet: Konstantinidis, K. T., Stackebrandt, E. , *Defining Taxonomic Ranks*. Springer, New York, USA, 4th Edition, 229-254 p.

Dworkin, M., Falkow, S., Rosenberg, E., Schleifer, E., Stackebrandt, E. (2014) Prokaryotes "Prokaryotic Biology and Symbiotic Associations". Fejezet: Wachtershauser, G., *Origin of Life: RNA World Versus Autocatalytic Anabolist*. Springer, New York, USA, 4th Edition, 81-88 p.

Szakcikkek

Albers, S. V., Meyer, B. H. (2011) The archaeal cell envelope. Nature Reviews Microbiology Vol. 9. 6.: 414-426.

Albers, S. V., Szabó, Z., Driessen, A. J. (2006) Protein secretion in the Archaea: multiple paths towards a unique cell surface. Nature Reviews Microbiology Vol. 4. 7.: 537-47.

Amman, R. I., Ludwig, W., Schleifer, K. H. (1995) Phylogenetic identification and in situ detection of individual microbial cells without cultivation. Microbiological Reviews Vol. 59: 143-169.

Andreesen, J.R., Gottschalk, G. (1969) The occurence of a modified Entner-Doudoroff pathway in Clostridium aceticum. Archives of Microbiology Vol. 69: 160-170.

Antommattei, F. M., Munzner, J. B., Weis, R. M. (2004) Ligand-specific activation of Escherichia coli chemoreceptor transmethylation. Journal of Bacteriology Vol. 186. 22.: 7556-7563.

Arakaki, A. K., Ceccarelli, E. A., Carrillo, N. (1997) Plant-type ferredoxin-NADP+ reductases: a basal structural framework and a multiplicity of functions. The FASEB Journal Vol. 11. 2.: 133-140.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Arp, D. J., Stein, L. Y. (2003) Metabolism of inorganic N compounds by ammonia-oxidizing bacteria. Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology Vol. 38. 6.: 471-495.

Baker, M. D., Wolanin, P. M., Stock, J. B. (2006) Systems biology of bacterial chemotaxis. Current Opinion in Microbiology Vol. 9. 2.: 187-192.

Banerjee, P.C., Darzins, A., Maitra, P.K. (1987) Gluconeogenetic mutations in Pseudomonas aerusinosa: Genetic linkage between Fructose-bisphosphate aldolase and phosphoglicerate kinase. Journal of General Micribiology Vol. 133: 1099-1107.

Bardy, S. L., Ng, S. Y., Jarrell, K. F. (2003) Prokaryotic motility structures. Microbiology Vol. 149. 2.: 295-304.

Barkay, T., Miller, S. M., Summers, A. O., Anne, O. (2003) Bacterial mercury resistance from atoms to ecosystems. FEMS Microbiology Reviews Vol. 27: 355-384 .

Barnell, W.O., Yi, K. C., Conway, T. (1990) Sequence and genetic organization of Zymomonas mobilis gene cluster that encodes several enzymes of glucose metabolism. Journal of Bacteriology Vol. 172: 7227-7240.

Beller, H. R., Chain, P. .S, Letain, T. E., Chakicherla, A., Larimer, F. W., Richardson, P. M., Coleman, M. A., Wood, A. P., Kelly, D. P. (2006) The genome sequence of the obligately chemolithoautotrophic, facultatively anaerobic bacterium Thiobacillus denitrificans. Journal of Bacteriology Vol. 188. 4.: 1473-1488.

Bertero, M. G., Rothery, R. A., Boroumand, N., Palak, M., Blasco, F., Ginet, N., Weiner, J. H., Strynadka, N. C. (2005) Structural and biochemical characterization of a quinol binding site of Escherichia coli nitrate reductase A. The Journal of Biological Chemistry Vol. 15. 280. 15.: 14836-14843.

Bertero, M. G., Rothery, R. A., Palak, M., Hou, C., Lim, D., Blasco, F., Weiner, J. H., Strynadka, N. C. (2003) Insights into the respiratory electron transfer pathway from the structure of nitrate reductase A. Nature Structural and Molecular Biology Vol. 10. 9.: 681-687.

Bettenbrock, K., Alpert, C. A. (1998) The gal genes for the Leloir pathway of Lactobacillus casei. Applied and Environmental Microbiology Vol. 64: 2013 – 2019.

Bhat, M. K. (2000) Cellulases and related enzymes in biotechnology. Biotechnology advances Vol. 18: 355-383.

Bhavsar, A. P., Erdman, L. K., Schertzer, J. W., Brown, E. D. (2004) Teichoic acid is an essential polymer in Bacillus subtilis that is functionally distinct from teichuronic acid. Journal of Bacteriology Vol. 186. 23. : 7865-7873.

Boraston, A. B., Bolam, D. N., Gilbert, H. J., Davies, G. J. (2004) Carbohydrate-binding modules: Fine tuning polisacharide recognition. Biochemical Journal Vol. 382: 769-781.

Borrok, M. J., Kolonko, E. M., Kiessling, L. L. (2008) Chemical probes of bacterial signal transduction reveal that repellents stabilize and attractants destabilize the chemoreceptor array. ACS Chemical Biology Vol. 15. 3. 2.: 101-109.

Borsodi, A. K. Micsinai, A., Kovács, G., Tóth, E. M., Schumann, P., Kovács, A. L., Böddi, B., Márialigeti, K. (2003) Pannonibacter phragmitetus gen. nov., sp. nov., a novel alkalitolerant bacterium isolated from decomposing reed rizomes in a Hungarian soda lake. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology Vol. 53: 555-561.

Borsodi, A. K., Márialigeti, K., Szabó, G., Palatinszky, M., Pollák, B., Kéki, Zs., Kovács, A. L., Schumann, P., Tóth, E. M. (2008) Bacillus aurantiacus sp. nov., a novel alkaliphilic and moderately halophilic bacterium isolated from Hungarian soda lakes. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology Vol. 58: 845-851.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Borsodi, A. K., Pollák, B., Kéki, Zs., Knáb, M., Rusznyák, A., Schumann, P., Márialigeti, K., Tóth, E. M. (2011) Bacillus alkalisediminis sp. nov. alkaliphilic bacteria isolated from extremely shallow Hungarian soda ponds. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology Vol. 61: 1880-1886.

Boshoff, H. I., Barry, C. E. 3rd. (2005) Tuberculosis - metabolism and respiration in the absence of growth. Nature Reviews Microbiology Vol. 3. 1.: 70-80.

Bothe, H., Jost, G., Schloter, M., Ward, B. B., Witzel, K. (2000) Molecular analysis of ammonia oxidation and denitrification in natural environments. FEMS Microbiology Reviews Vol. 24. 5. : 673-690.

Bott, M., Pfister, K., Burda, P., Kalbermatter, O., Woehlke, G., Dimroth, P. (1997) Methylmalonyl-CoA decarboxylase from Propionigenium modestum--cloning and sequencing of the structural genes and purification of the enzyme complex. European Journal of Biochemistry Vol. 1. 250. 2. : 590-599.

Bryant, D. A., Frigaard, N-U. (2006) Prokaryotic photosynthesis and phototrophy illuminated. Trends in Microbiology Vol. 14. 11.: 488-496.

Cabeen, M. T., Jacobs-Wagner, C. (2005) Bacterial cell shape. Nature Reviews Microbiology Vol. 3: 601-610.

Cabello, P., Roldán, M. D., Moreno-Vivián, C. (2004) Nitrate reduction and the nitrogen cycle in archaea. Microbiology Vol. 150. 11.: 3527-3546.

Cabello, P., Roldán, M. D., Moreno-Vivián, C. (2004) Nitrate reduction and the nitrogen cycle in archaea. Microbiology Vol. 150: 3527–3546.

Campbell, D., Hurry, V., Clarke, A. K., Gustafsson, P., Oquist, G. (1998) Chlorophyll fluorescence analysis of cyanobacterial photosynthesis and acclimation. Microbiology and Molecular Biology Reviews Vol. 62. 3.: 667-683.

Campbell, J., Singh, A. K., Swoboda, J. G., Gilmore, M. S., Wilkinson, B. J., Walker, S. (2012) An antibiotic that inhibits a late step in wall teichoic acid biosynthesis induces the cell wall stress stimulon in Staphylococcus aureus. Antimicrobial Agents Chemotherapy Vol. 56. 4. : 1810-1820.

Cannon, G. C., Bradburne, C. E., Aldrich, H. C., Baker, S. H., Heinhorst, S., Shively, J. M. (2001) Microcompartments in prokaryotes: carboxysomes and related polyhedra. Applied and Environmental Microbiology Vol. 67. 12.: 5351-5361.

Caplice, E., Fitzgerald, G. F. (1999) Food fermentations: role of mikroorganisms in food production and preservation. International Journal of Food Microbiology Vol. 50: 131-149.

Chen, M., Blankenship, R. E. (2011) Expanding the solar spectrum used by photosynthesis. Trends in Plant Science Vol. 16. 8.: 427- 431.

Chen, M., Li, Y., Birch, D., Willows, R. D. (2012) A cyanobacterium that contains chlorophyll f - a red-absorbing photopigment. FEBS Letters Vol. 586: 3249-3254.

Chen, M., Schliep, M., Willows, R. D., Cai, Z-L., Neilan, B. A., Scheer, H. (2010) A Red-shifted chlorophyll. Science Vol. 329: 1318-1319.

Chen, R. (2001) Enzyme engineering: rational design versus directed evolution. Trends in Biotechnology Vol. 19. 1.: 13–14.

Chevance, F. F., Hughes, K. T. (2008) Coordinating assembly of a bacterial macromolecular machine. Nature Reviews Microbiology Vol. 6. 6. : 455-465.

Ciccarelli, F. D., Doerks, T., von Mering, C., Creevey, C. J., Snel, B., Bork, P. (2006) Toward automatic reconstruction of a highly resolved tree of life. Science Vol. 311: 1283-1287.

Cipinyté, V., Grigiskis, S., Baskys, E. (2009) Selection of fat-degrading microorganisms for the treatment of lipid-contaminated environment. Biologija Vol. 55. 3-4.: 84-92.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Cohen-Ben-Lulu, G. N., Francis, N. R., Shimoni, E., Noy, D., Davidov, Y., Prasad, K., Sagi, Y., Cecchini, G., Johnstone, R. M., Eisenbach, M. (2008) The bacterial flagellar switch complex is getting more complex. The EMBO Journal Vol. 9. 27. 7.: 1134-1144.

Conway, T. (1992) The Entner-Doudoroff parhway: history, physiology and molecular biology. FEMS Microbiology Reviews Vol. 103. 9.: 1-28.

Crofts, A. R., Berry, E. A. (1998) Structure and function of the cytochrome bc1 complex of mitochondria and photosynthetic bacteria. Current Opinion in Structural Biology Vol. 8. 4.: 501-509.

Dahinden, P., Pos, K. M., Dimroth, P. (2005) Identification of a domain in the alpha-subunit of the oxaloacetate decarboxylase Na+ pump that accomplishes complex formation with the gamma-subunit. The FEBS Journal Vol. 272. 3.: 846-855.

Dahl, C., Engels, S., Pott-Sperling, A. S., Schulte, A., Sander, J., Lübbe, Y., Deuster, O., Brune, D. C. (2005) Novel genes of the dsr gene cluster and evidence for close interaction of Dsr proteins during sulfur oxidation in the phototrophic sulfur bacterium Allochromatium vinosum. Journal of Bacteriology Vol. 187. 4.: 1392-1404.

Danson, M. J. (1988) Archebacteria: Comparative enzymology of their central metabolic pathways. Advances in Microbial Physiology Vol. 29: 165-231.

DasSarma, S., Berquist, B. R., Coker, J. A., DasSarma, P., Müller, J. A. (2006) Post-genomics of the model haloarchaeon Halobacterium sp. NRC-1. Saline Systems Vol. 16. 2. 3. : .

DeLong, E. F., Béja, O. (2010) The light-driven proton pump proteorhodopsin enhances bacterial survival during tough times. PLoS Biology Vol. 8. 4.: e1000359.

DiMarco, A. A., Romano, A. H. (1985) D-Glucose transport system of Zymomonas mobilis. Applied and Environmental Microbiology Vol. 49: 151-157.

Dimroth, P. (1987) Sodium ion transport decarboxylases and other aspects of sodium ion cycling in bacteria. Microbiological Reviews Vol. 51. 3. : 320–340.

Dimroth, P., von Ballmoos, C., Meier, T. (2006) Catalytic and mechanical cycles in F-ATP synthases. Fourth in the Cycles Review Series. EMBO Reports Vol. 7. 3. : 276-282.

Dombrowski, C., Kan, W., Motaleb, M. A., Charon, N. W., Goldstein, R. E., Wolgemuth, C. W. (2009) The elastic basis for the shape of Borrelia burgdorferi. Biophysical Journal Vol. 96. 11.: 4409-4417.

Drews, G. (1999) Ferdinand Cohn, a founder of modern microbiology. ASM News Vol. 65: 547-553.

Eisenbach, M., Caplan, S. R. (1998) Bacterial chemotaxis: unsolved mystery of the flagellar switch. Current Biology Vol. 18. 8. 3.: 444-446.

Emerson, D., Rentz, J. A., Lilburn, T. G., Davis, R. E., Aldrich, H., Chan, C., Moyer, C. L. (2007) A novel lineage of Proteobacteria involved in formation of marine Fe-oxidizing microbial mat communities. PLoS ONE Vol. 2: 667.

Euzéby, J. P. (1997) List of Bacterial Names with Standing in Nomenclature: a folder available on the Internet. International Journal of Systematic Bacteriology Vol. 47: 590-592.

Falentin, H., Deutsch, S-M., Jan, G., Loux, V., Thierry, A., Parayre, S., Maillard, M-B., Dherbécourt, J., Cousin, F. J., Jardin, J., Siguier, P., Couloux, A., Barbe, V. (2010) The Complete Genome of Propionibacterium freudenreichii CIRM-BIA1T, a Hardy Actinobacterium with Food and Probiotic Applications. PLoS ONE Vol. 5. 7.: 1-12.

Fekete, E., Karaffa, L., Sándor, E., Bányai, I., Seiboth, B., Gyémánt, G., Sepsi, A., Szentirmai, A., Kubicek, C. P. (2004) The alternative D-galactose degrading pathway of Aspergillus nidulans proceeds via L-sorbose. Archives of Microbiology Vol. 18: 35-44.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Felföldi, T., Kéki, Zs., Sipos, R., Márialigeti, K., Tindall, B. J., Schumann, P., Tóth, E. M. (2011) Ottowia pentelensis sp. nov., a floc-forming betaproteobacterium isolated from an activated sludge system treating coke plant effluent. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology Vol. 61: 2146-2150.

Felföldi, T., Vengring, A., Márialigeti, K., András, J., Schumann, P., Tóth, E.M. (2013) Hephaestia caeni gen. nov., sp. nov., a new member of the family Sphingomonadaceae isolated from activated sludge. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology Vol. In press.: .

Francis, C. A., Beman, J. M., Kuypers, M. M. M. (2007) New processes and players in the nitrogen cycle: the microbial ecology of anaerobic and archaeal ammonia oxidation. The ISME Journal Vol. 1: 19–27.

Frankel, R. B., Bazylinski, D. A., Johnson, M. S., Taylor, B. L. (1997) Magnetoaerotaxis in marine coccoid bacteria. Biophysical Journal Vol. 73: 994-1000.

Friedrich, C. G., Rother, D., Bardischewsky, F., Quentmeier, A., Fischer, J. (2001) Oxidation of reduced inorganic sulfur compounds by Bacteria: Emergence of a common mechanism?. Applied and Environmental Microbiology Vol. 67: 2873–2882.

Friedrich, C. G., Rother, D., Bardischewsky, F., Quentmeier, A., Fischer, J. (20011) Oxidation of reduced inorganic sulfur compounds by bacteria: emergence of a common mechanism?. Applied and Environmental Microbiology Vol. 67. 7. : 2873-2882.

Frigaard, N. U., Bryant, D. A. (2004) Seeing green bacteria in a new light: genomics-enabled studies of the photosynthetic apparatus in green sulfur bacteria and filamentous anoxygenic phototrophic bacteria. Archives of Microbiology Vol. 182. 4.: 265-276.

Gancendo, J. M. (1998) Yeast carbon catabolite repression. Microbiology and Molecular Biology Reviews Vol. 62: 334-361.

Gao, B., Gupta, R. S. (2007) Phylogenomic analysis of proteins that are distinctive of Archaea and its main subgroups and the origin of methanogenesis. BMC genomics Vol. 8. 1. : 86.

Gates, A. J., Luque-Almagro, V. M., Goddard, A. D., Ferguson, S. J., Roldán, M. D., Richardson, D. J. (2011) A composite biochemical system for bacterial nitrate and nitrite assimilation as exemplified by Paracoccus denitrificans. Biochemical Journal Vol. 435. 3.: 743-753.

Ghosh, A., Albers, S. V. (2011) Assembly and function of the archaeal flagellum. Biochemical Society Transactions Vol. 39. 1.: 64-69.

Ghosh, W., Dam, B. (2009) Biochemistry and molecular biology of lithotrophic sulfur oxidation by taxonomically and ecologically diverse bacteria and archaea. FEMS Microbiology Reviews Vol. 33. 6. : 999-1043.

Ghosh, W., Dam, B. (2009) Biochemistry and molecular biology of lithotrophic sulfur oxidation by taxonomically and ecologically diverse bacteria and archaea. FEMS Microbiology Reviews Vol. 33: 999–1043.

Gonzalez, O., Gronau, S., Pfeiffer, F., Mendoza, E., Zimmer, R., Oesterhelt, D. (2009) Systems analysis of bioenergetics and growth of the extreme halophile Halobacterium salinarum. PLoS Computational Biology Vol. 5. 4.: e1000332.

Grebe, T. W., Stock, J. (1998) Bacterial chemotaxis: the five sensors of a bacterium. Current Biology Vol. 26. 8. 5. : 154-157.

Gregersen, L. H., Bryant, D. A., Frigaard, N. U. (2011) Mechanisms and evolution of oxidative sulfur metabolism in green sulfur bacteria. Frontiers in Microbiology Vol. 24. 2.: 116.

Harshey, R. M. (2003) Bacterial motility on a surface: Many ways to a common goal. Annual Reviews in Microbiology Vol. 57: 249–273.

Hazelbauer, G. L., Falke, J..J., Parkinson, J. S. (2008) Bacterial chemoreceptors: high-performance signaling in networked arrays. Trends in Biochemical Sciences Vol. 33. 1. : 9-19.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Hedrich, S., Schlömann, M., Johnson, D. B. (2011) The iron-oxidizing proteobacteria. Microbiology Vol. 157: 1551-1564.

Holden, H. M., Rayment, I., Thoden, J. B. (2003) Structure and function of enzymes of the Leloir pathway for galactose metabolism. Journal of Biological Chemistry Vol. 278: 43885-43888.

Hooper, A. B., Vannelli, T., Bergmann, D. J., Arciero, D. M. (1997) Enzymology of the oxidation of ammonia to nitrite by bacteria. Antonie Van Leeuwenhoek Vol. 71. 1-2.: 59-67.

Horikoshi, K. (1999) Alkaliphiles: Some applications of their products for biotechnology. Microbiology and Molecular Biology Reviews Vol. 63: 735–750.

Jarrell, K. F., McBride, M. J. (2008) The surprisingly diverse ways that prokaryotes move. Nature Reviews Microbiology Vol. 6. 6.: 466-476.

Jones, D. T., Woods, D. R. (1986) Acetone-butanol fermentation revisited. Microbiological Reviews Vol. 50: 484-524.

Kamagata, Y., Tamaki, H. (2005) Cultivation of uncultured fastidious microbes. Microbes and Environment Vol. 20: 85-91.

Kehry, M. R., Doak, T.G., Dahlquist, F. W. (1985) Sensory adaptation in bacterial chemotaxis: regulation of demethylation. Journal of Bacteriology Vol. 163. 3.: 983-990.

Kengen, S. W. M., Stams, J. M., de Vos, W. M. (1996) Sugar metabolism in hiperthermophiles. FEMS Microbiology Reviews Vol. 18: 119-137.

Kentner, D., Sourjik, V. (2006) Spatial organization of the bacterial chemotaxis system. Current Opinion in Microbiology Vol. 9. 6.: 619-624.

Kobayashi, M., Matoh, T. Azuma, J. I. (1996) Two Chains of Rhamnogalakturon II Are Cross Linked by Borate-Diol Ester Bonds in Higher Plant Cell Walls. Plant Physiology Vol. 110. 3.: 1017-1020.

Kowalchuk, G. A., Stephen, J. R. (2001) Ammonia-Oxidizing Bacteria: A model for molecular microbial ecology. Annual Reviews in Microbiology Vol. 55: 485–529.

Kuenen JG. (2008) Anammox bacteria: from discovery to application. Nature Reviews Microbiology Vol. 6. 4.: 320-326.

Kukolya, J., Nagy, I., Tóth, E. M. , Oravecz, O., Márialigeti, K., Hornok, L. (2002) Thermobifida cellulolytica sp.nov., a novel lignocellulose-decomposing actinomycete. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology Vol. 51: 2378-2386.

Kühl, M., Behrendt, L., Trampe, E., Qvortrup, K., Schreiber, U., Borisov, S. M., Ingo Klimant, I., Larkum, A. W. D. (2012) Microenvironmental ecology of the chlorophyll b-containing symbiotic cyanobacterium Prochloron in the didemnid ascidian Lissoclinum patella. Frontiers in Microbiology/AquaticMicrobiology Vol. 3. 402.: 1-18.

Lanyi, J. K. (1978) Apparent cooperativity of amino acid transport in Halobacterium halobium: effect of electrical potential. Archives of Biochemistry and Biophysic Vol. 191. 2.: 821-824.

Larkum, A. W. D., Kühl, M. (2005) Chlorophyll d: the puzzle resolved. TRENDS in Plant Science Vol. 10. 8.: 355-357.

Leroy, F., De Vuyst, L. (2004) Lactic acid bacteria as finctional starter cultures fot the food fermentation industry. Trends in Food Science and Technology Vol. 15: 67-78.

Lessie, T.G., Phibbs, P.V. (1984) Alternative pathways of carbohydratr utilization in Pseudomonads. Annual Review of Microbiology Vol. 38: 359-387.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Letunic, I., Bork, P. (2011) Interactive Tree Of Life v2: online annotation and display of phylogenetic trees made easy. Nucleic Acids Research Vol. 39: 475-478.

Li, Y., Cai, Z.-L., Min Chen, M. (2013) Spectroscopic Properties of Chlorophyll f.. The Journal of Physical Chemistry B dx.doi.org/10.1021/jp402413d : .

Li, Y., Scales, N., Blankenship, R. E., Willows, R. D., Chen, M. (2012) Extinction coefficient for red-shifted chlorophylls: Chlorophyll d and chlorophyll f.. Biochimica et Biophysica Acta Vol. 1817: 1292-1298.

Logemann, J., Graue, J., Köster, J., Engelen, J., Rullkötter, J., Cypionka, H. (2011) A laboratiry experiment of intact polar lipid degradation in sandy sediments. Biogeosciencis Vol. 8: 2547-2560.

Lukat, G. S., Stock, J. B. (1993) Response regulation in bacterial chemotaxis. Journal of Cellular Biochemistry Vol. 51. 1.: 41-46.

Luo, H., Sun, Z., Arndt, W., Shi, J., Friedman, R., Tang, J. (2009) Gene order phylogeny and the evolution of methanogens. PLoS ONE Vol. 4. 6. : 6069.

Lücker, S., Wagner, M., Maixner, F., Pelletier, E., Koch, H., Vacherie, B., Rattei, T., Damsté, J. S., Spieck, E., Le Paslier, D., Daims, H. (2010) A Nitrospira metagenome illuminates the physiology and evolution of globally important nitrite-oxidizing bacteria. Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America Vol. 27. 107. 30.: 13479-13484.

Maarel van der, M. J., van der Veen, B., Uitdehaag, J. C., Leenhuis, H. Dijkhuizen, L. (2002) Properties and applications of starch-converting enzymes of the α-amylase family. Journal of Biotechnology Vol. 94. 2.: 137-155.

Macnab, R. M. (1999) The bacterial flagellum: reversible rotary propellor and type III export apparatus. Journal of Bacteriology Vol. 181. 23.: 7149-7153.

Magnet, S., Dubost, L., Marie, A., Arthur, M., Gutmann, L. (2008) Identification of the L,D-transpeptidases for peptidoglycan cross-linking in Escherichia coli. Journal of Bacteriology Vol. 190. 13. : 4782-4785.

Makk, J., Homonnay, Z. G., Kéki, Zs., Lejtovicz, Zs., Márialigeti, K., Spröer, C., Schumann, P., Tóth, E. M. (2011) Tahibacter aquaticus gen. nov., sp. nov. a new gammaproteobacterium isolated from the drinking water network of Budapest (Hungary). Systematic and Applied Microbiology Vol. 34: 110-115.

McCutcheon, J. P, Moran, N. A. (2012) Extreme genome reduction in symbiotic bacteria. Nature Reviews Microbiology Vol. 10: 13-26.

Messner, P. (1997) Bacterial glycoproteins . Glycoconjugate Journal Vol. 14. 1.: 3-11.

Messner, P. (2004) Prokaryotic Glycoproteins: Unexplored but Important. Journal of Bacteriology Vol. 186. 9. : 2517-2519.

Miller, T. R., Belas, R. (2004) Dimethylsulfoniopropionate metabolism by Pfiesteria-associated Roseobacter spp.. Applied and Environmental Microbiology Vol. 70. 6.: 3383-3391.

Mitchell, J. G., Kogure, K. (2006) Bacterial motility: Links to the environment and a driving force for microbial physics. FEMS Microbiology Ecology Vol. 55: 3–16.

Möbius, K., Arias-Cartin, R., Breckau, D., Hännig, A. L., Riedmann, K., Biedendieck, R., Schröder, S., Becher, D., Magalon, A., Moser, J., Jahn, M., Jahn, D. (2010) Heme biosynthesis is coupled to electron transport chains for energy generation. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America Vol. 107. 23.: 10436-10441.

Mulkidjanian, A. Y., Galperin, M. Y, Koonin, E. V. (2008) Co-evolution of primordial membranes and membrane proteins. Trends in Biochemical Sciences Vol. 34: 206-215.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Munoz, R., Yarza, P., Ludwig, W., Euzéby, J., Amann, R., Schleifer, K. H., Glöckner, F. O., Rosselló-Móra, R. (2011) Release LTPs104 of the All-Species Living Tree. Systematic and Applied Microbiology Vol. 34: 169-170.

Müller, J. A., DasSarma, S. (2005) Genomic analysis of anaerobic respiration in the archaeon Halobacterium sp. strain NRC-1: dimethyl sulfoxide and trimethylamine N-oxide as terminal electron acceptors. Journal of Bacteriology Vol. 187. 5.: 1659-1667.

Ng, W. V., Kennedy, S. P., Mahairas, G. G., Berquist, B., Pan, M., Shukla, H. D., Lasky, S. R., Baliga, N. S., Thorsson, V., Sbrogna, J., Swartzell, S., Weir, D., Hall, J., Dahl, T. A., Welti, R.,Goo, Y. A., Leithauser, B., Keller, K., Cruz, R., Danson, M. J., Hough, D. W., Maddocks, D. G., Jablonski, P. E., Krebs, M. P., Angevine, C. M., Dale, H., Isenbarger, T. A., Peck, R. F.,Pohlschroder, M., Spudich, J. L., Jung, K. W., Alam, M., Freitas, T., Hou, S., Daniels, C. J., Dennis, P. P., Omer, A. D., Ebhardt, H., Lowe, T. M., Liang, P., Riley, M., Hood, L., DasSarma, S. (2000) Genome sequence of Halobacterium species NRC-1. Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America Vol. 24. 97. 22. : 12176-12181.

Nichols, D., Cahoon, N., Trakhtenberg, E. M., Pham, L., Mehta, A., Belanger, A., Kanigan, T., Lewis, K., Epstein, S. S. (2010) Use of Ichip for high-throughput in situ cultivation of „unculturable" microbial species. Applied and Environmental Microbiology Vol. 76: 2445-2450.

Niemetz R, Kärcher U, Kandler O, Tindall BJ, König H. (2007) The cell wall polymer of the extremely halophilic archaeon Natronococcus occultus. European Journal of Biochemistry Vol. 1. 249. 3.: 905-911.

Nishiyama, S., Ohno, S., Ohta, N., Inoue, Y., Fukuoka, H., Ishijima, A., Kawagishi, I. (2010) Thermosensing function of the Escherichia coli redox sensor Aer. Journal of Bacteriology Vol. 192. 6. : 1740-1743.

Norman, S. (1970) Bacterial Glycolipids. Bacteriol Reviews Vol. 34. 4.: 365–377.

Oelmüller, U., Schlegel, H. G., Friedrich, C. G. (1990) Differential stability of mRNA species of Alcaligenes eutrophus soluble and particulate hydrogenases. Journal of Bacteriology Vol. 172. 12.: 7057-7064.

Oostergetel, G. T., van Amerongen, H., Boekema, E. J. (2010) The chlorosome: a prototype for efficient light harvesting in photosynthesis. Photosynthesis Research Vol. 104. 2-3.: 245-255.

Oppermann-Sanio, F. B., Steinbüchel, A. (2002) Occurrence, functions and biosynthesis of polyamides in microorganisms and biotechnological production. Naturwissenschaften Vol. 89: 11-22.

Oren, A. (2002) Molecular ecology of extremely halophilic Archaea and Bacteria. FEMS Microbiology Ecology Vol. 1. 39. 1.: 1-7.

Parkinson, J. S., Ames, P., Studdert, C. A. (2005) Collaborative signaling by bacterial chemoreceptors. Current Opinion in Microbiology Vol. 8. 2.: 116-121.

Peekhaus, N., Comway, T. (1998) What's for dinner?: Entner-Doudoroff metabolism in Escherichia coli. Journal of Bacteriology Vol. 180: 5676-5683.

Perez, E., Zheng, H., Stock, A. M. (2006) Identification of methylation sites in Thermotoga maritima chemotaxis receptors. Journal of Bacteriology Vol. 188. 11.: 4093-4100.

Pfeifer, F. (2012) Distribution, formation and regulation of gas vesicles. Nature Reviews Microbiology Vol. 10: 705-715.

Pinevich, A., Velichko, N., Ivanikova, N. (2012) Cyanobacteria of the genus Prochlorothrix. Frontiers in Microbiology/AquaticMicrobiology Vol. 3. 173.: 1-13.

Rahman, O., Dover, L. G., Sutcliffe, I. C. (2009) Lipoteichoic acid biosynthesis: two steps forwards, one step sideways? . Trends in Microbiology Vol. 17. 6. : 219-225.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Rosa, P. A., Tilly, K., Stewart, P. E. (2005) The burgeoning molecular genetics of the Lyme disease spirochaete. Nature Reviews Microbiology Vol. 3. 2.: 129-143.

Rusznyák, A., Tóth, E. M., Schumann, P., Makk, J., Szabó, G., Vladár, P., Márialigeti, K., Borsodi, A. K. (2011) Cellulomonas phragmiteti sp. nov., a cellulolytic bacterium isolated from reed Phragmites australis periphyton in a Hungarian shallow soda pond. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology Vol. 61: 1662-1666.

Sakhaee, K. (2009) Recent advances in the pathophysiology of nephrolithiasis. Kidney International Vol. 75. 6. : 585-595.

Sakurai, H., Ogawa, T., Shiga, M., Inoue, K. (2010) Inorganic sulfur oxidizing system in green sulfur bacteria. Photosynthesis Research Vol. 104. 2-3.: 163-176.

Sarian, F. D., van der Kaaij, R. M., Kralj, S., Wijbenga, D. J., Binnema, D. J., van der Maarel, M. J. E. C., Dijkhuizen, L. (2012) Enzymatic degradation of granular potato starch by Microbacterium aurum strain B8.A. Applied Microbiology and Biotechnology Vol. 93. 2.: 645-654.

Schäfer, G., Engelhard, M., Müller, V. (1999) Bioenergetics of the Archaea. Microbiology and Molecular Biology Reviews Vol. 63. 3.: 570-620.

Scharf, B., Wittenberg, R., Engelhard, M. (1997) Electron transfer proteins from the haloalkaliphilic archaeon Natronobacterium pharaonis: possible components of the respiratory chain include cytochrome bc and a terminal oxidase cytochrome ba3. Biochemistry Vol. 15. 36. 15.: 4471-4479.

Schink, B. (1997) Energetics of syntrophic cooperation in methanogenic degradation. Microbiology and Molecular Biology Reviews Vol. 61. 2. : 262-280.

Schirrmeister, B. E, Antonelli, A., Bagheri, H. C. (2011) The origin of multicellularity in cyanobacteria. BMC Evolutionary Biology Vol. 11: 45.

Schleifer, K. H. (2009) Classification of Bacteria and Archaea: Past, present and future. Systematic and Applied Microbiology Vol. 32: 533-542.

Schmidt, I., Look, C., Bock, E., Jetten, M. S. (2004) Ammonium and hydroxylamine uptake and accumulation in Nitrosomonas. Microbiology Vol. 150. 5.: 1405-1412.

Selig, M., Xavier, K. B., Santos, H., Schonheit, P. (1997) Comparative analysis of Embden-Meyerhof and Entner-Doudoroff glycolytic pathways in hyperthermophylic archaea and the bacterium Thermatoga. Archives of Microbiology Vol. 167: 217-232.

Sharma, A. K., Sommerfeld, K., Bullerjahn, G. S., Matteson, A. R., Wilhelm,S. W., Jezbera, J., Brandt, U., Doolittle, W. F., Hahn, M. W. (2009) Actinorhodopsin genes discovered in diverse freshwater habitats and among cultivated freshwater Actinobacteria. The ISME Journal Vol. 3: 726-737.

Shuster, C.W., Doudoroff, M. (1967) Purification of 2-keto-3-deoxy6-phosphohexonate aldolases of Pseudomonas saccharophila. Archives of Microbiology Vol. 59: 279-286.

Simon, J., Klotz, M. G. (2013) Diversity and evolution of bioenergetic systems involved in microbial nitrogen compound transformations. Biochimica et Biophysica Acta Vol. 1827. 2.: 114-135.

Simon, J., van Spanning, R. J., Richardson, D. J. (2008) The organisation of proton motive and non-proton motive redox loops in prokaryotic respiratory systems. Biochimica et Biophysica Acta Vol. 1777. 12.: 1480-1490.

Sourjik, V. (2004) Receptor clustering and signal processing in E. coli chemotaxis. Trends in Microbiology Vol. 12. 12.: 569-576.

Sousa, D. Z., Pereira, M. A., Stams, A. J. M., Alves, M. M., Smidt, H. (2007) Microbial Communities Involved in Anaerobic Degradation of Unsaturated or Saturated Long-Chain Fatty Acids. Applied and Environmental Microbiology Vol. 73. 4.: 1054-1064.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Starkenburg, S. R., Chain, P. S., Sayavedra-Soto, L. A., Hauser, L., Land, M. L., Larimer, F. W., Malfatti, S. A., Klotz, M. G., Bottomley, P. J., Arp, D. J., Hickey, W. J. (2006) Genome sequence of the chemolithoautotrophic nitrite-oxidizing bacterium Nitrobacter winogradskyi Nb-255. Applied and Environmental Microbiology Vol. 72. 3.: 2050-2063.

Stewart FJ, Dmytrenko O, Delong EF, Cavanaugh CM. (2011) Metatranscriptomic analysis of sulfur oxidation genes in the endosymbiont of solemya velum. Frontiers in Microbiology Vol. 20. 2.: 134.

Stiles, M. E., Holzapfel , W. H. (1997) Lactic acid bacteria of foods and their currenr taxonomy. International Journal of Food Microbiology Vol. 36: 41303.

Strous, M., Jetten, S. M. (2004) Anaerobic oxidation of methane and ammonium. Annual Reviews in Microbiology Vol. 58: 99–117.

Szoboszlay, S., Atzél, B., Kukolya, J., Tóth, E. M., Márialigeti, K., Schumann, P., Kriszt, B. (2008) Chryseobacterium hungaricum sp. nov. isolated from hydrocarbon-contaminated soil. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology Vol. 58: 2748-2754.

Táncsics, A., Kéki, Zs., Márialigeti, K., Schumann, P., Tóth, E. M. (2010) Syphobacter aquaclari gen.nov., sp. nov., a new member of the family “Flexibacteraceae”, phylum Bacteroidetes. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology Vol. 60: 2567-2571.

Taylor BL, Zhulin IB. (1999) PAS domains: internal sensors of oxygen, redox potential, and light. Microbiology and Molecular Biology Reviews Vol. 63. 2.: 479-506.

Tench Barkay, T., Miller, S. M., Summers, A. O. ov B., Vescio, E. M., Sprott, G. D., Zeidel, M. L., Mathai, J. C. (2006) Salt tolerance of archaeal extremely halophilic lipid membranes. Journal of Biological Chemistry Vol. 14. 281. 15.: 10016-10023.

Thomas NA, Bardy SL, Jarrell KF. (2001) The archaeal flagellum: a different kind of prokaryotic motility structure. FEMS Microbiology Reviews Vol. 25. 2. : 147-174.

Tindall, B. J., Rossello-Mora, R., Busse, H.-J., Ludwig, W. & Kämpfer, P. (2010) Notes on the characterization of prokaryote strains for taxonomic purposes. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology Vol. 60: 249-266.

Tóth E. M., Borsodi, A. K., Euzéby, J. P.,Tindall, B. J., Márialigeti, K. (2007) Proposal to replace the illegitimate genus name Schineria Tóth et al. 2001 by the genus name Ignatzschineria gen. nov., and the species Ignatzschineria larvae comb. nov. to replace the illegitimate combination Schineria larvae Tóth et al. 2001. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology Vol. 57: 0-1.

Tóth, E. M., Kéki, Zs., Bohus, V.,Borsodi, A. K., Márialigeti, K.,Schumann, P. (2012) Aquipuribacter hungaricus gen. nov., sp. nov., a novel actinobacterium isolated from the ultra-pure water system of a Hungarian power plant. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology Vol. 62: 556-562.

Tóth, E. M., Kéki, Zs., Makk,J., Homonnay, ZG., Márialigeti, K., Schumann, P. (2011) Nocardioides hungaricus sp. nov., isolated from the drinking water supply system of Budapest (Hungary). International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology Vol. 61: 549-553.

Tóth, E. M., Kovács, G., Schumann, P., Kovács, A. L., Steiner, U., Halbritter, A., Márialigeti, K. (2001) Schineria larvae gen. nov., sp. nov., isolated from the 1st and 2nd larval stage of Wohlfahrtia magnifica (Diptera: Sarcophagidae). International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology Vol. 51: 1234-1254.

Tóth, E. M., Vengring A., Homonnay, Z.G., Kéki, Zs., Spröer, C., Borsodi, A.K., Márialigeti, K., Schumann, P. (2013) Phreatobacter oligotrophus gen. nov., sp. nov., a novel Alphaproteobacterium isolated from the ultrapure water of a water purification system of a Hungarian power plant.. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology In Press. : .

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Tóth, E.M., Kéki, Zs., Homonnay Z.G.,. Borsodi, A.K., Márialigeti, K., Schumann, P. (2008) Nocardioides daphniae sp. nov., isolated from Daphnia cucullata (Crustacea: Cladocera). International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology Vol. 58: 78-83.

Tóth, E.M., Schumann, P., Borsodi, A.K., Kéki, Zs., Kovács, A.K., Márialigeti, K. (2008) Wohlfahrtiimonas chitiniclastica gen. nov., sp. nov. a new gammaproteobacterium isolated from Wohlfahrtia magnifica (Diptera: Sarcophagidae). International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology Vol. 58: 976-981.

Tronso, A., Harman, G. E. (1993) Detection and Quantification of N-Acetyl-β-D-glukosamidase, Chitobiosidase, and Endochitinase in Solution and in Gels. Analytical Biochemistry Vol. 208. 1.: 74-79.

Trumpower, B. L. (1990) Cytochrome bc1 complexes of microorganisms. Microbiological Reviews Vol. 54. 2.: 101-129.

Typas, A., Banzhaf, M., Gross, C. A., Vollmer, W. (2011) From the regulation of peptidoglycan synthesis to bacterial growth and morphology. Nature Reviews Microbiology Vol. 28. 10. 2. : 123-136.

Vajna, B., Kanizsai, Sz., Kéki, Zs, Márialigeti, K., Schumann, P., Tóth, E. M. (2011) Thermus composti sp. nov., isolated from oyster mushroom compost. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology Vol. 61: 1-10.

Valentine, D. L. (2007) Adaptations to energy stress dictate the ecology and evolution of the Archaea. Nature Reviews Microbiology Vol. 5. 4.: 316-323.

Veen van der, B. A., Alebeek, G. J. W. M. Uitdehaag, J. C. M., Dijkstra, B. W., Dijkhuizen, L. (2000) The three transglycosylation reactions catalyzed by cyclodextrin glycosiltransferase from Bacillus circulans (strain 251) proceed via different kinetic mechanisms. European Journal of Biochemistry Vol. 267. 3.: 658–665.

Wadhams GH, Armitage JP. (2004) Making sense of it all: bacterial chemotaxis. Nature Reviews Molecular Cell Biology Vol. 5. 12. : 1024-1037.

Wang, Z., Shaughnessy, T. J. O., Soto, C. M., Rahbar, A. M., Robertson, K. L., Lebedev, N., Vora, G. J. (2012) Function and regulation of Vibrio campbellii proteorhodopsin: acquired phototrophy in a classical organoheterotroph. PLoS ONE Vol. 7. 6.: e38749.

Wanner, G., Vogl, K., Overmann, J. (2008) Ultrastructural characterization of the prokaryotic symbiosis in "Chlorochromatium aggregatum". Journal of Bacteriology Vol. 190. 10.: 3721-3730.

Webre, D. J., Wolanin, P. M., Stock, J. B. (2003) Bacterial chemotaxis. Current Biology Vol. 21. 13. 2.: 47-49.

Wee, Y. J., Kim, J. N., Ryu, H. W. (2006) Biotechnological Production of Lactic Acid and its Recent Application. Food Technology and Biotechnolog Vol. 44: 163-172.

Wolanin, P. M., Stock, J. B. (2004) Bacterial chemosensing: cooperative molecular logic. Current Biology Vol. 22. 14. 12.: 486-487.

Woznica, A., Nowak, A., Ziemski, P., Kwasniewski, M., Bernas, T. (2013) Stimulatory effect of xenobiotics on oxidative electron transport of chemolithotrophic nitrifying bacteria used as biosensing element. PLoS ONE Vol. 8. 1. : 53484.

Wu, J., Li, J., Li, G., Long, D. G., Weis, R. M. (1996) The receptor binding site for the methyltransferase of bacterial chemotaxis is distinct from the sites of methylation. Biochemistry Vol. 16. 35. 15.: 4984-4993.

Xia, G., Kohler, T., Peschel, A. (2010) The wall teichoic acid and lipoteichoic acid polymers of Staphylococcus aureus. International Journal of Medical Microbiology Vol. 300. 2-3. : 148-154.

Yeates, T. O., Kerfeld, C. A., Heinhorst, S., Cannon, G. C., Shively, J. M. (2008) Protein-based organelles in bacteria: carboxysomes and related microcompartments. Nature Reviews Microbiology Vol. 6. 9.: 681-691.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Zengler, K. (2009) Central role of the cell in microbial ecology. Microbiology and Molecular Biology Reviews Vol. 73: 712-729.

Zengler, K., Toledo, G., Rappe, M., Elkins, J., Mathur, E. J., Short, J. M., Keller, M. (2002) Cultivating the uncultured. Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America Vol. 99: 15982.

Zhang, Y-H. P., Lynd, L. R. (2005) Cellulose utilization by Clostridium thermocellum: Bioenrgetics and hydrolysis product assimilation. Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America Vol. 102. 20.: 7321-7325.

Zhu, X-F., Zhou, Y., Feng, J-L. (2007) Analysis of both chitinase and chitonase produced by Sphingomonas sp. CJ-5. Journal of Zhejiang University Science B Vol. 8. 11.: 831-838.

PhD értekezések

Hanczár, T. (2013) Hidrogenáz enzimek vizsgálata Methylococcus capsulatus-ban. SZTE, Szeged

Vladár, P. (2008) Velencei-tavi nádasállományok rizoszférájának anaerob Clostridium és szulfátredukáló baktérium közösségei. ELTE, Budapest

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

15. fejezet - Ábrajegyzék (Bánfi Renáta, Pohner Zsuzsanna, Vajna Balázs)

A felsorolt ábrákat készítették:

Bánfi Renáta

2.1/1.,2.

2.2/1.,2.

3.2/2.,6.

3.4/2.,6.,12.

3.5/1.,4A-B.,7.

3.9/1.,3.,4.

4.2/1.,2.

4.4/1.,2.

4.5/1.,3.

4.6/1.

4.7/1.

7.1/8.,9.,10.,11.,

7.2/2.,4.,13.,17.,18.,19.,20.,25.

7.3/1.,3.,5.

8.1/1.,2.,3.,4.,5.,6.,7.,8.,9.,10.,11.,12.,15.,16.,17.,18.,19.

8.2/1.,3.

8.3/1.,2.,4C.,8.,10.,11.

9.1/1.,2.,3.,4.,6.,7.

9.2/1.,2.,3.,5A-B.

9.3/1.

9.4/1.

9.5/1.,2.,3.

9.6/1.,3.

10.3/2.,3.,6.,7.

10.16/1.

10.18/1.,2.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

Pohner Zsuzsanna 2.1/3.

3.1/1.

3.2/1.,3.,4.,5.

3.3/1.,3.,5.,6.,7.,8.

3.4/1.,3B.,7.,9.

3.5/2A-B.,3.,5.,6.,8.

4.5/2.

5.1/1.

5.2/1., 2.

5.3/1.

6.1/1.

6.2/1.

6.3/1.

7.1/12.

8.1/13.,14.

8.2/2.,4A-C.,5.,6A-B.,7.,8A-B.

8.3/6.,7.,9A-B,12.,13.

9.2/4.

9.6/2.

10.1/1.

10.2/1.

10.3/1.

10.17/1.

Vajna Balázs 2.3/1.

2.6/1.

3.3/2.,4.

3.4/3A.,4.,5.,8.,10.,11.

3.8/1.,2A-C.

3.9/2.

7.1/1.,2.,3.,4A-C.,5.,6.,7.

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/

7.2/1.,3.,5.,6.,7.,8.,9.,10.,11.,12.,13.,14.,15.,16.,21.,22.,23.,24.

7.3/2.,4.

8.3/3.,4A-B.,5.

9.1/5.

10.3/4.,5.

10.16/2.,3.

a 7. fejezet összes szerkezeti ábrája

XML to PDF by RenderX XEP XSL-FO F ormatter, visit us at http://www.renderx.com/