



# BEVEZETÉS A PROKARIÓTÁK VILÁGÁBA

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

# **Bevezetés a prokarióták világába**

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

---

## 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.ujjszechenyiterv.gov.hu](http://www.ujjszechenyiterv.gov.hu)  
06 40 638 638



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



---

# 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 sejtfallszerkezeti 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 sejtfallal szerkezete .....                                                     | 41 |
| 3.4.4. A Gram-negatív sejtfallal felépítése .....                                                     | 42 |
| 3.4.5. Az ősbaktériumok sejtfallszerkezeti 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 áttöltés .....                                                                              | 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 (sterilizálás, fertőtlenítés) (Makk Judit) .....                            | 87 |
| 4.8.1. Sterilizálási eljárások .....                                                                  | 87 |
| 4.8.2. Fertőtlenítés .....                                                                            | 90 |
| 5. A prokarióták energetikai anyagcseréjének alapjai (Márialigeti Károly) .....                       | 93 |



|                                                                                               |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| 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. Intermediér 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 .....                                                            | 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 ösbaktériumok 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 |

|                                                                                                                             |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| 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 |

---

# 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 molekulaszervezete, 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 mikrobák 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 mikrobáktól, 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 alapvető kutatási 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 mikrobák „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

---

## 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 mikéntjének kibontása és időbeli elhelyezése sok esetben mindmáig feltételezéseken nyugszik, mégis számos geológiai és molekuláris biológiai bizonyíték, analitikai kémiai és kísérletes biokémiai eredmény áll rendelkezésre, amik segítik egy elfogadható és logikus kép megalkotását az élet kialakulásáról és jelenlegi sokféleségének létrejöttéről.

### 2.1. Az élet megjelenése a Földön (Felföldi Tamás)

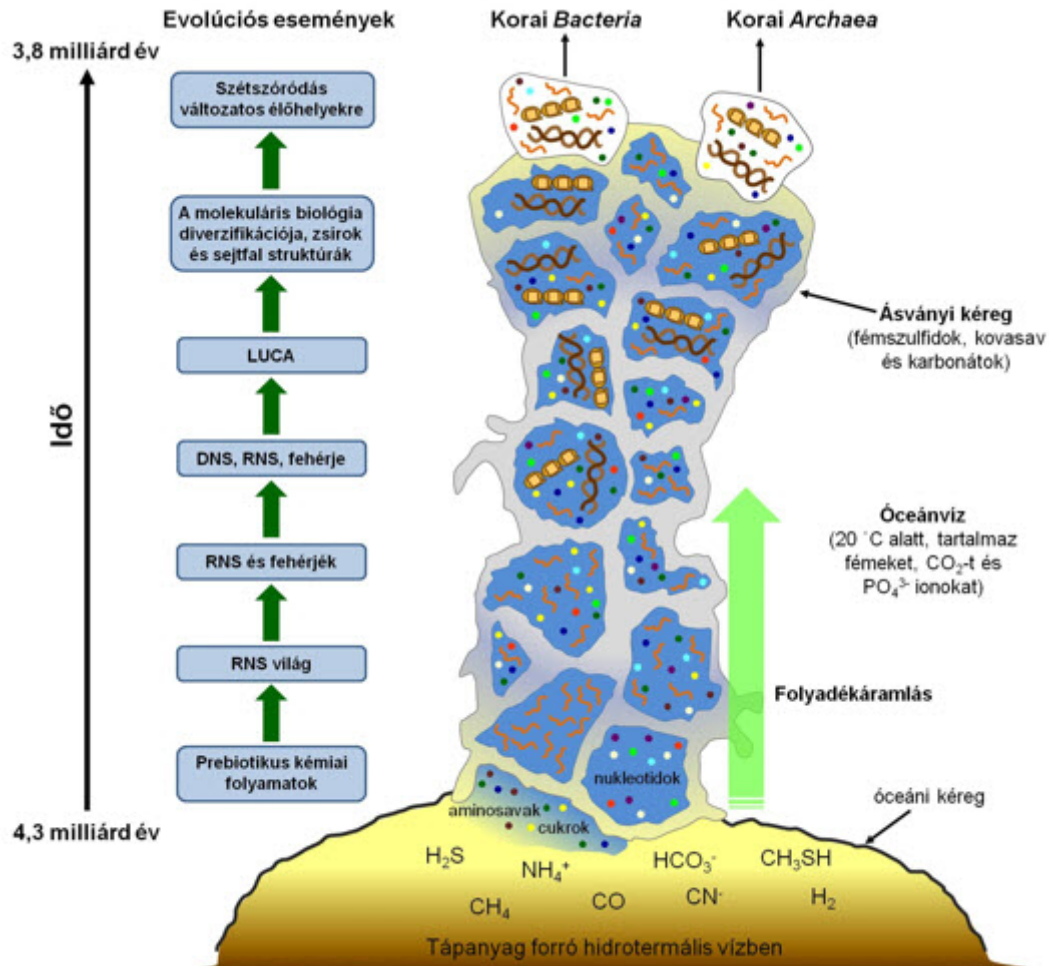
Földünk mintegy 4,6-4,5 milliárd éve alakult ki a Napot körülvevő por- és gázfelhő anyagának fokozatos sűrűsödésével. A meteor becsapódások hatására, valamint a tömörödő anyagok radioaktív bomlásából származó energia-felszabadulás következtében ekkor a Föld izzó, olvadt állapotban volt. A gravitációs 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 melegvizis tavacskákból 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 szerves anyagok (metán, hidrogén, ammónia és víz) segítségével aminosavakat előállítani elektromos kisülések energiájával. Sokkal valószínűbb ezért, hogy a földi élet az óceánok mélyén, 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 gélyszerű 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.

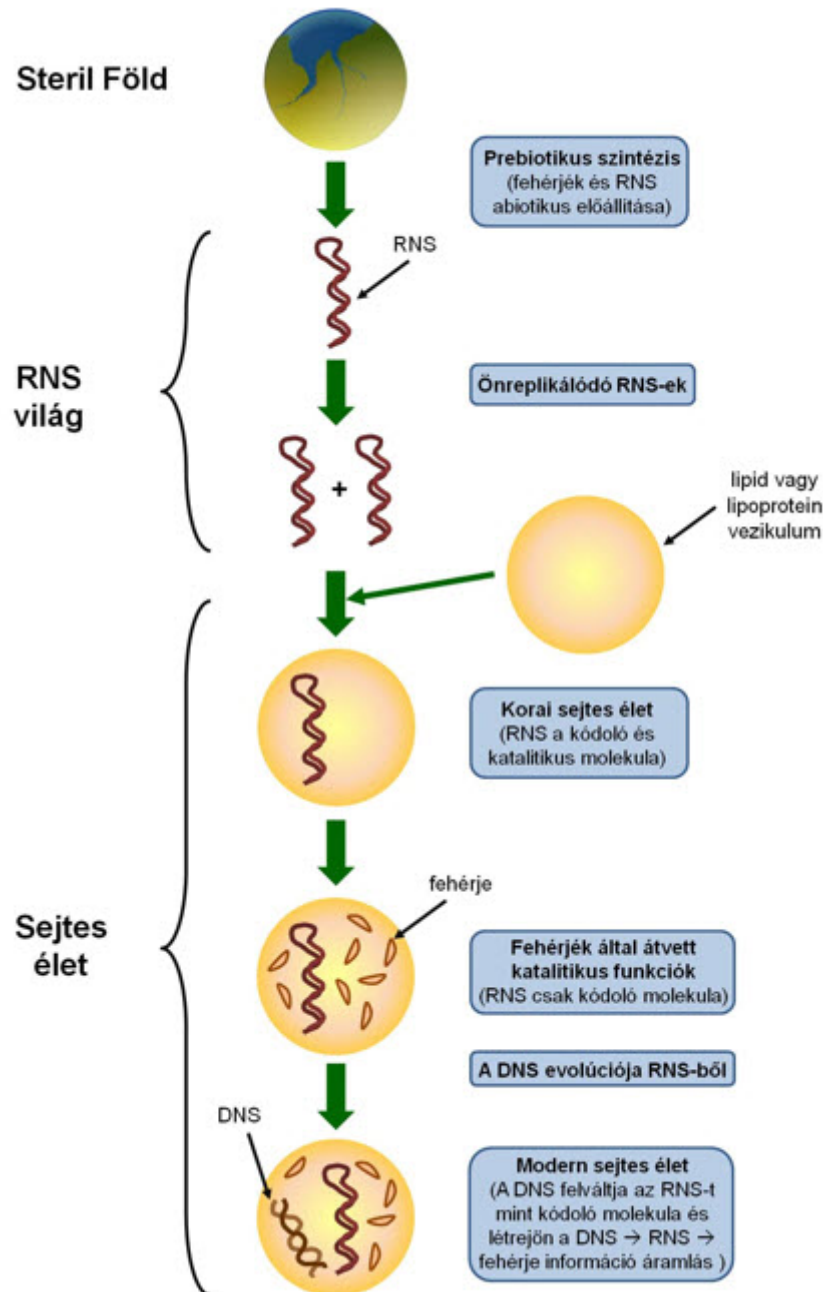
A kőzetekből feláramló  $H_2$  és  $H_2S$  folyamatos redukáló erőt, és ezáltal energiát biztosított a prebiotikus kémiai reakciókhoz. Továbbá elképzelhető, hogy a vas-kén-alapú félígáteresztő, membrán-szerű képződmények két oldalán létrejövő redox- és pH-gradiens protonmozgató erőt is biztosíthott. Az élet kialakulásához szükséges szerves prekursor 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 kapcsoltn

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



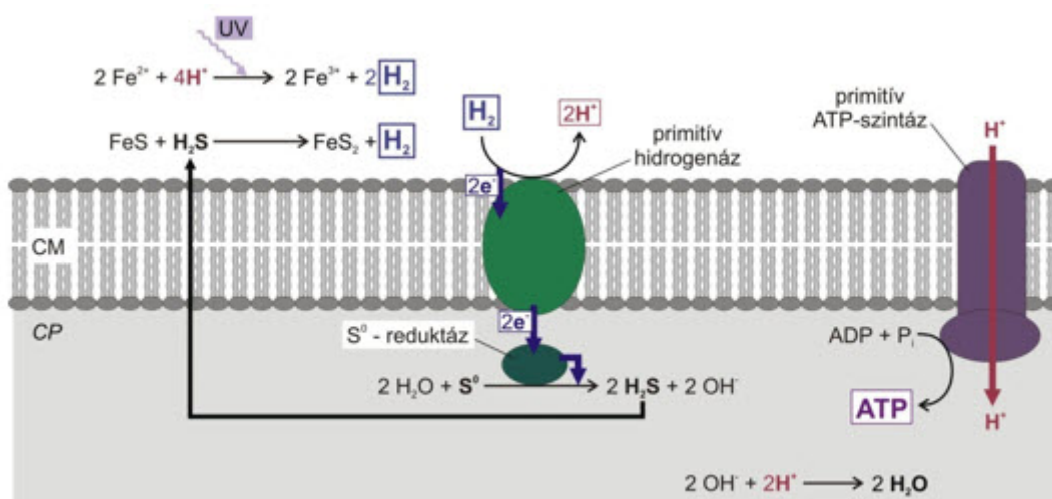


2.1/2. ábra. A földi élet kialakulásának elméleti lépései

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 gélyszerű 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 rendelkezhetnek (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.

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 anyagcseretípus 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 törzsfá 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) egyszerű szerves molekulákból egyszerű szerves molekulák keletkezhetnek, majd a fémek szerves vegyületekhez kapcsolódásával a létrejövő molekulák nagyobb katalitikus aktivitással rendelkeztek, illetve egyre újabb reakciók lezajlását segíthették.

Kialakultak tehát a primitív sejtformák, 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 (kompartimentalizáció 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).

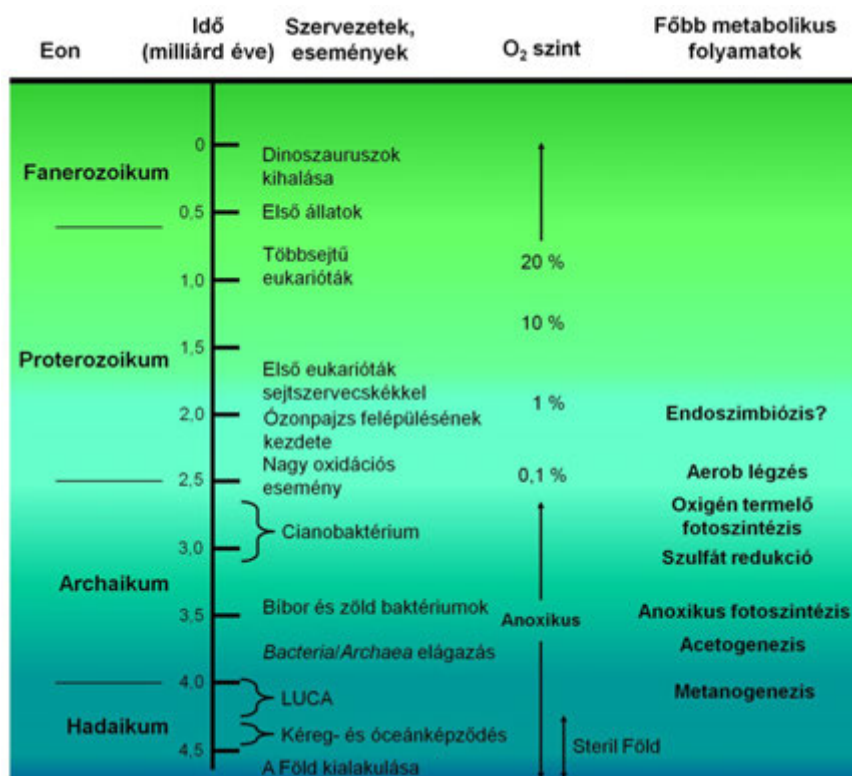
Az első életformák legrégebbi fosszilis maradványainak korát 3,5 milliárd évesnek becsülik. Ezek a mikrofossziliák a mai prokariótákhoz hasonló, apró pálcika vagy gömb alakú sejtek megkövesedett lenyomatai. Az ősi mikroorganizmus maradványok különleges formái az ún. sztramatolitok, amik fonalas fototróf baktériumok és ásványi anyagok különböző rétegeinek fosszilizálódott, lamináris képződményei (folyamatosan növekvő sztramatolitikkal napjainkban is találkozhatunk sekély tengerpartokon és termálvizes élőhelyeken). Ezek a mikrofossziliák egyértelmű bizonyítékaul 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 sejtípust 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 sejtnek képzei el. Valószínűleg a genetikai és anyagszere 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 valószínűsítene, 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 lipidgömböcskébe 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 sejtípus kialakulásában vélhetőleg a fizikokémiai környezet különbözőségeihez történő alkalmazkodás is döntő szerepet játszott. A filogenetikai elkülönülés mellett természetesen az anyagszere folyamatok sokféleségének kialakulása is lezajlott. A hosszú folyamat során a mikrobák bizonyos forrásokat kimerítettek, amik hatékonyabb és újabb anyagszere utak létrejöttének mozgatórugói voltak. Az anyagszere termékek és maga az osztódó sejtek tömege is új élettek 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 következők 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<sub>2</sub> és CO<sub>2</sub> meghatározó szerepet töltött be az ősi mikrobák anyagszere 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<sub>2</sub> redukciója H<sub>2</sub>S segítségével történt a Nap kimeríthetetlen energiájának felhasználásával. Körülbelül 2,7-3 milliárd éve a H<sub>2</sub>S helyett egy újabb, az óceánokban korlátlan mennyiségben rendelkezésre álló forrás, a vízmolekulák felhasználásával a cianobaktériumok az oxigéntermelő fotoszintézis folyamatát valószínűsítették meg. Az itt keletkező melléktermék, a molekuláris oxigén aztán később egy újabb anyagszeretípus megjelenését tette lehetővé, az aerob légzést.





2.2/1. ábra. A földi élet evolúciójának mérföldkövei

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

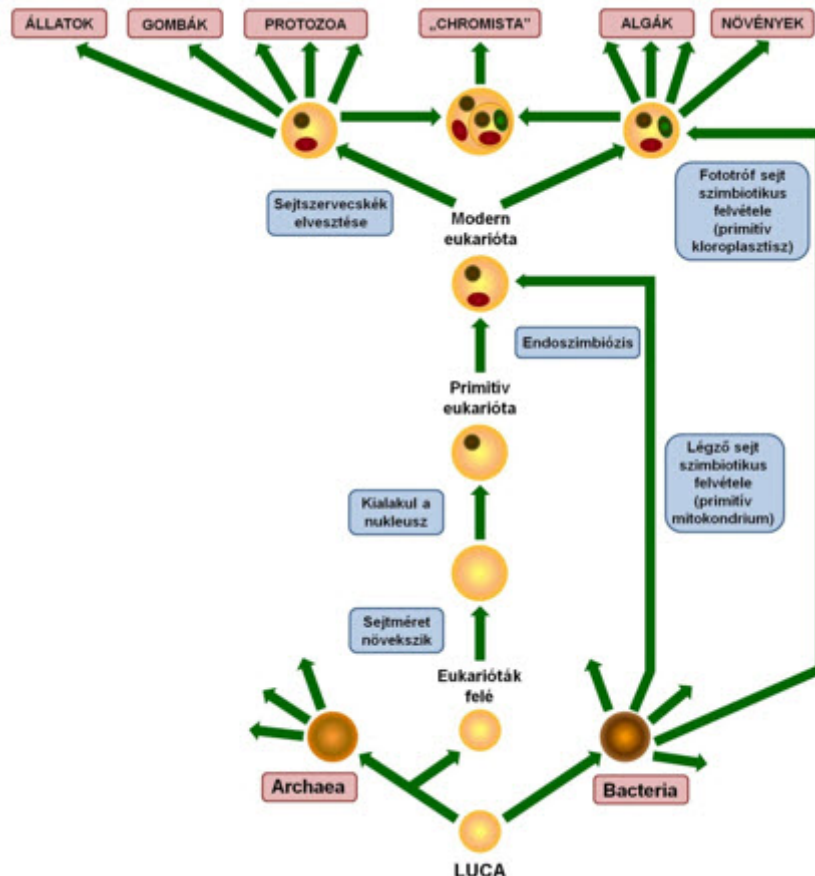
A keletkező oxigén kezdetben az óceánok vizében található nagy mennyiségű redukált vegyülettel reagált. Csak ennek a kémiai oxidációs folyamatnak a teljessé válását követően nyílt meg a lehetősége annak, hogy a cianobaktériumok által termelt oxigén felhalmozódjon a légkörben. Az oxigéntermelő fotoszintézis 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<sub>2</sub>) UV sugárzás hatására háromatomos molekulává, ózonná (O<sub>3</sub>) 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 szárazföld 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 körülvárt sejttaggal és autonóm sejtszervecskéikkel (organellumokkal) rendelkeznek. A morfológiai, fiziológiai és genetikai hasonlóságok

alapján az eukarióta sejttípus létrejött 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 sejt méret (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 organellek prokarióta jellegei több szinten is egyértelműen tetten érhetők: baktériumokra ható antibiotikumokkal gátolhatók, cirkuláris DNS-t tartalmaznak, prokariótákra jellemző méretű (70S) riboszómákkal rendelkeznek, 16S rRNS géneik 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)

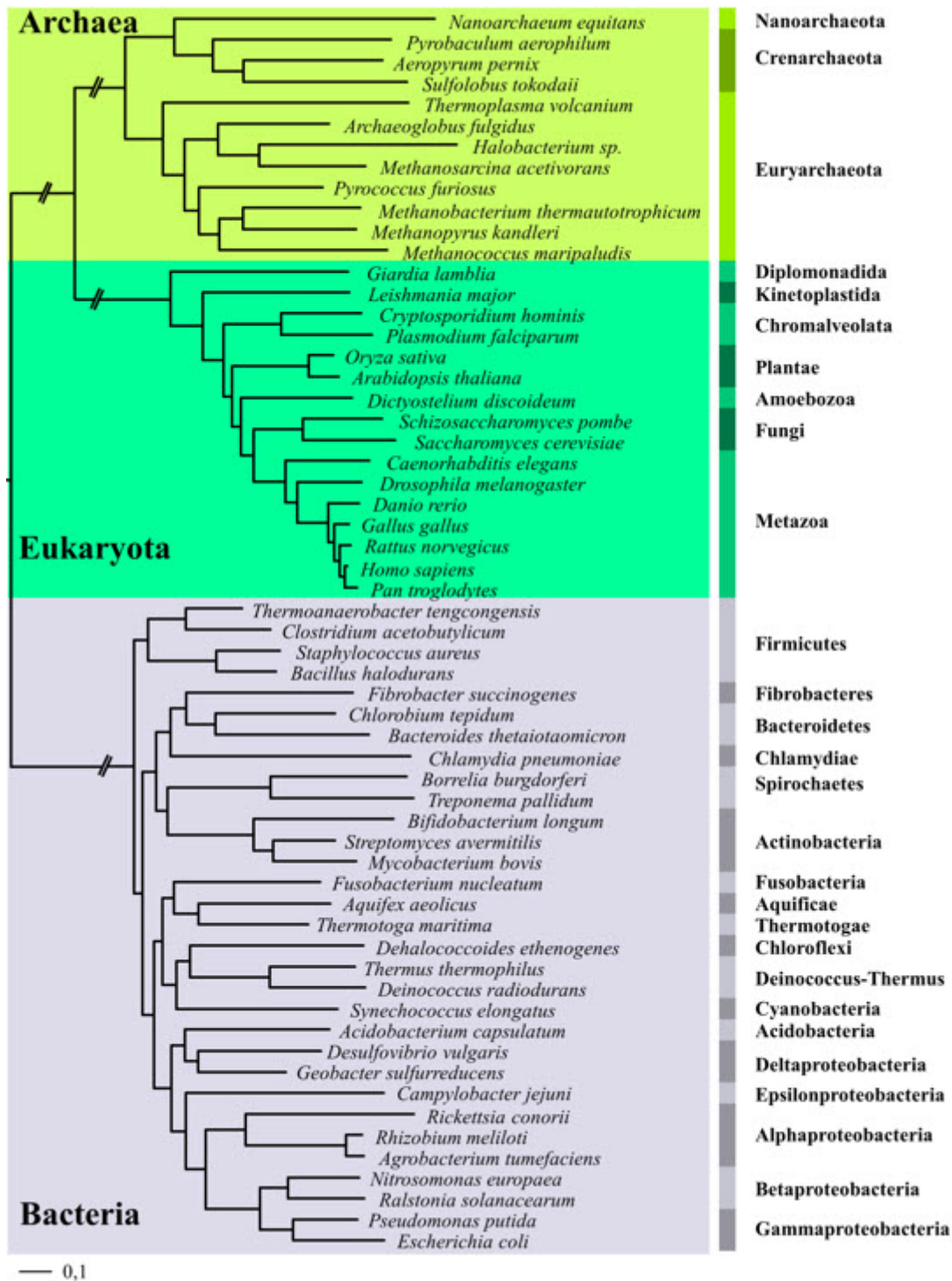
Létrejött tehát Földünkön a sejt életnek a korábnál sokkal komplexebb formája, az eukarióta sejttípus, ami aztán később lehetővé tette az olyan elképesztően komplex szervezetek kialakulását, mint amilyenekkel a gombák, növények és állatok körében találkozhatunk (a legrégebbi többsejtű mikrofossziliák 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 vizsgálatait rávilágított arra, hogy a főbb evolúciós leszármazási vonalakat nem a fent említett csoportok jelentik,

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. Másrészt 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.



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 sejtípus esetében az organelumokat 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-

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 (nomenklatura) 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 nomenklatura 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 mikrobatorzs 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 őst 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)  | <i>Legionella</i>                                                  |
| Faj (species)      | <i>Legionella pneumophila</i>                                      |
| Alfaj (subspecies) | <i>Legionella pneumophila</i> subsp. <i>pneumophila</i>            |
| Törzs (strain)     | <i>Legionella pneumophila</i> subsp. <i>pneumophila</i> ATCC 33152 |



**2.4/2. táblázat. Fontosabb faj alatti kategóriák**

| <b>Taxon</b>           | <b>Meghatározás</b>                                                                                                                                                           |
|------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Alfaj (subspecies)     | hasonló fenotípusos és/vagy genotípusos tulajdonságokkal rendelkező törzsek csoportja (a legalacsonyabb taxonómiai kategória, amire még a nomenklatura szabályai vonatkoznak) |
| Törzs                  | közös eredetű (egyetlen sejtől vagy telepkepző egységtől származó), azonos jelzéssel ellátott, folyamatos átváltással 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 (serovar)   | hasonló antigén tulajdonságokkal rendelkező törzsek csoportja                                                                                                                 |
| Biotípus (biovar)      | hasonló biokémiai vagy fiziológiai tulajdonságokkal rendelkező törzsek csoportja                                                                                              |
| Morfotípus (morphovar) | hasonló alakotani 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 növekvő „példánya”                                                                              |

A nomenklatura 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 ivarosán 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, másrészt 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 megkülönböztető 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](http://www.bacterio.cict.fr) (List of Prokaryotic Names with Standing in Nomenclature) és [www.dsmz.de/bactnom/bactname.htm](http://www.dsmz.de/bactnom/bactname.htm) (Bacterial Nomenclature Up-to-Date).



**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<br>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 Microorganisms, | 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 többségükönél 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 történeteket.

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. táblázat**). 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        | <i>Micrococcus</i>                     |
| II. Microbacteria  | pálcika alak     | <i>Bacterium</i>                       |
| III. Desmobacteria | fonalas          | <i>Bacillus</i> és <i>Vibrio</i>       |
| IV. Spirobacteria  | csavarodott alak | <i>Spirillum</i> és <i>Spirochaeta</i> |

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 átforgatták 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 nukleotidok 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)

idővel, és ezáltal megbecsülhető a szervezetek közös őstől történt elágazásának ideje. Az ilyen makromolekulák ún. „molekuláris óráknak”, 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 (multigén vizsgálat), sőt akár a prokarióta genomok teljes bázissorrendjének meghatározását is általánosan elérhetővé tette. A multigén és a genomvizsgálatok, genomösszehasonlítások pontosabbá tették az evolúciós események rekonstrukcióját.

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 életteni), 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 fenotípusos és genotípusos tulajdonságok**

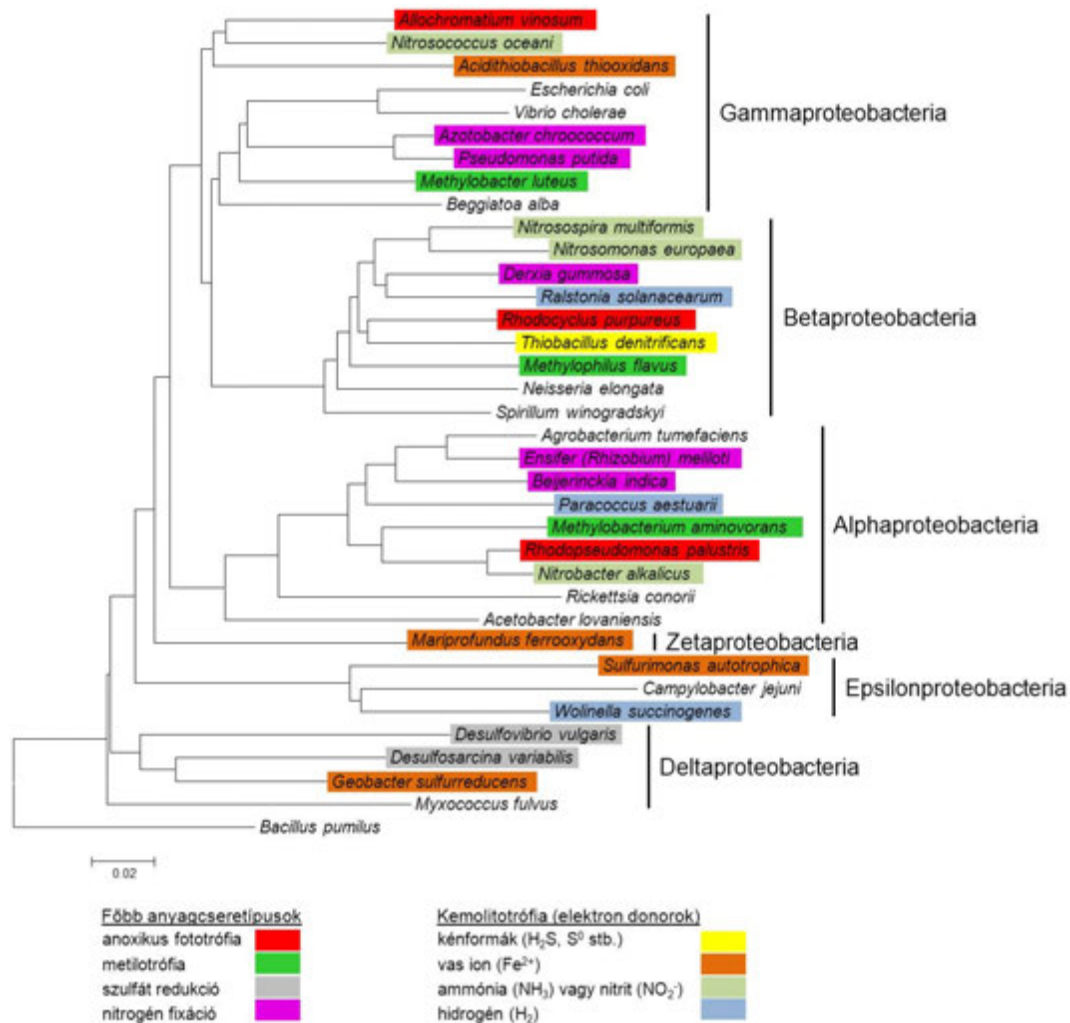
| Főbb kategóriák             | Vizsgált bélyegek                                                                                                                                                                                                               |
|-----------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| morfológia                  | telep morfológia, Gram reakció, sejthalak, sejtméret, csillózat típusa, spóráképzés, zárványok, sejtfelszíni struktúrák, termőtestképzés                                                                                        |
| mozgásképeség               | 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, sejteiklus                                                                                                                                                                               |
| 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, multigén és teljes genomon alapuló elemzések                                                                                          |

## 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.



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 mérsékeltabb élőhelyeken is, édesvízben, óceánokban, mezőgazdasági talajokban stb. Sőt, van olyan Archaea törzs is, a nemrég leírt Korarchaeota, ahová kizárólag olyan szervezetek tartoznak, amiknek tiszta tenyészeit mindaddig nem sikerült laboratóriumi körülmények között előállítani. Szintén a legújabb kutatási eredmények igazolták, hogy a fentiekén 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  $\mu m$ -es sejtjei, hiányoznak belőle az aminosav-, nuleotid- és lipidszintézis génjei, sőt önálló ATP szintézisre sem képes, a gazdasejt nélkül tehát teljesen életképtelen. Egy másik nemrég 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 ismereteinket, és az utóbbi évek egyik legnépszerűbb kutatási alanyaivá tette ezeket a mikroorganizmusokat.

## 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 anyagszállító 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 sejt szervecskék | +                     | -                     | -                               |
| Örökítőanyag szerveződése             | lineáris kromoszóma   | cirkuláris            | cirkuláris                      |
| Hisztonefehérjék                      | +                     | -                     | +                               |
| 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 sejtfa                  | -                     | +                     | -                               |
| 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                          | -                     | +                     | +                               |



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

# 3. fejezet - A baktériumok morfológiai tulajdonságai

## 3.1. A prokarióta sejt felépítése (Tóth Erika)

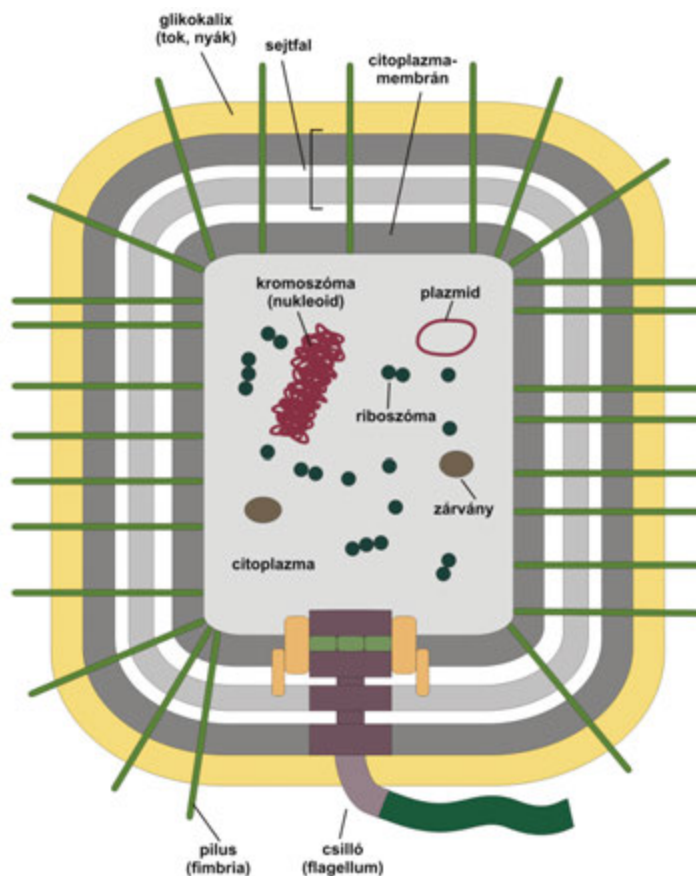
A prokarióta sejtek felépítése és működése számos ponton eltér az eukarióta sejtektől, membránnal körülhatárolt, autonóm sejt szervecskéket általában nem tartalmaznak. Ezért a baktérium sejtek membránjának minden olyan funkciót el kell látnia, ami egy eukarióta sejtben organellek membránjához kötött,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

A sejt szervecskéik hiánya miatt a citoplazma funkciója is összetettebb, mint az eukarióta sejté. 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 %                                         |
|-----------------------------|-------------------------------------------------------|
| <b>Makromolekulák</b>       | 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) |
| <b>Monomerek</b>            | 3,0                                                   |
| Aminosavak és prekursoraik  | 0,5                                                   |
| Cukrok és prekursoraik      | 2,0                                                   |
| Nukleotidok és prekursoraik | 0,5                                                   |
| <b>Szervetlen ionok</b>     | 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.



**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 granulumok, PHA, kén, vasoxid kristályok) akár bizonyos enzimeket (cianobaktériumok karboxiszómaiban 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 glicerín 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

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

A sejtfaon 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 sejtfaon 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 fehérjéből 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 anyagsere 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  $\mu\text{m}$ -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, $\mu\text{m}$ ) | Térfogat ( $\mu\text{m}^3$ ) |
|----------------------------------|-------------------------|----------------------------------------|------------------------------|
| <i>Thiomargarita namibiensis</i> | kokkusz                 | 750                                    | 200,000,000*                 |
| <i>Epulopiscium fishelsoni</i>   | lekerekített végű pálca | 80x600                                 | 3,000,000**                  |
| <i>Achromatium oxaliferum</i>    | kokkoid pálca           | 35x95                                  | 40,000                       |
| <i>Bacillus anthracis</i>        | pálca                   | 1,3x10                                 | 13                           |
| <i>Escherichia coli</i>          | kokkobacillus           | 1x2                                    | 2                            |
| <i>Staphylococcus aureus</i>     | kokkusz                 | 1,5                                    | 1,8                          |
| <i>Mycoplasma pneumoniae</i>     | pleomorf                | 0,2***                                 | 0,005                        |

\*A sejtterfogat legnagyobb részét tartalék tápanyag vakuólumok töltik ki, citoplazmájának térfogata csak mintegy  $10^6 \mu\text{m}^3$ .

\*\*Ez a baktérium „elevenzülő”, 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

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 kicsi lenni, hiszen a funkciók egy részét a gazdasejt is el tudja látni.

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

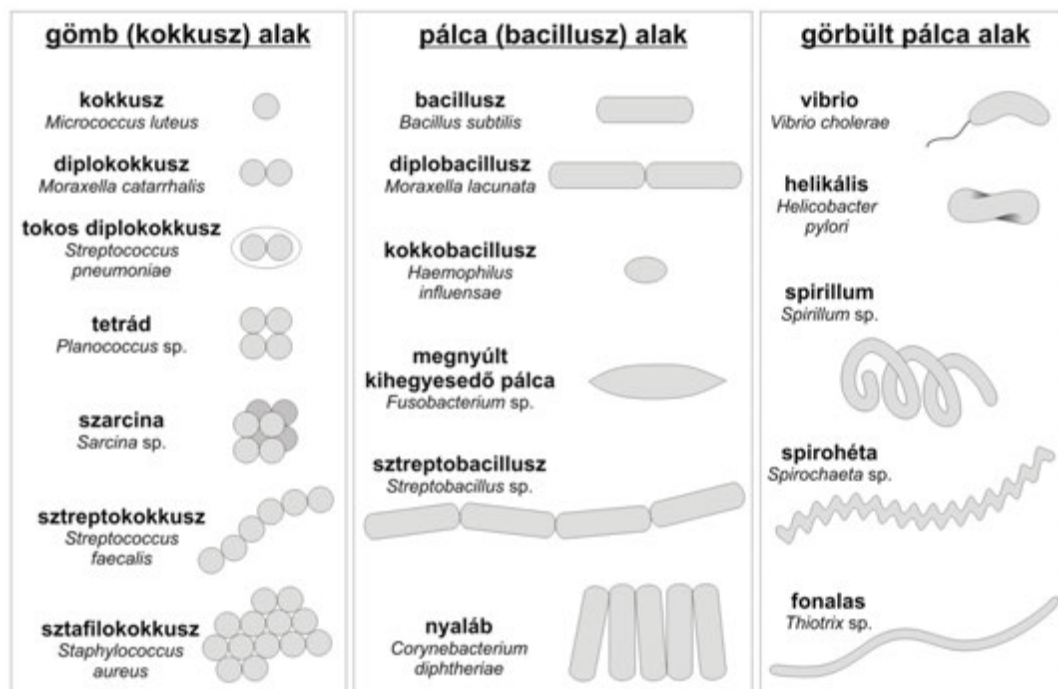
### 3.2.1. Szabályos alakú baktériumok

A gömböknél, ha a sejtek osztódás után egyesével szétválnak, mikrokokkusokról (pl. *Micrococcus luteus*) beszélünk. Ha kettesével maradnak együtt, diplokokkusokról (pl. *Neisseria gonorrhoeae*), ha láncszerűen, sztreptokokkusokról (pl. *Streptococcus lactis*) beszélünk. Ha a tér két irányába osztódó kokkusok 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 pálcika alakú baktériumok közül azokat, amelyek negyed vagy fél csavarulattal jellemezhetőek vibrióknak hívjuk (pl. *Vibrio cholerae*), az egy vagy több csavarulattal és poláris csillózáttal 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*).

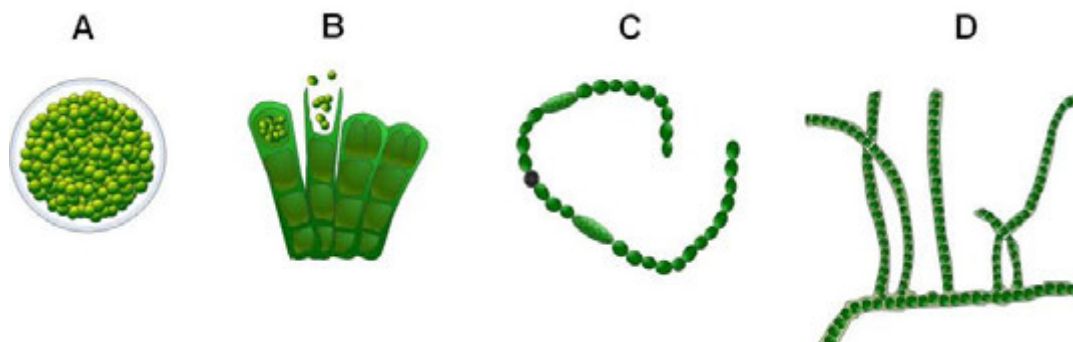
Fonális baktériumok pl. a *Sphaerotilus* és a *Leptothrix* nemzetségek tagjai, bár merev sejtfalúak, gyakran enyhén meggömbölyve, laza csavarulatokat alkotnak.



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, fonális baktériumok (a *Nostocales* rendnél bizonyos

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



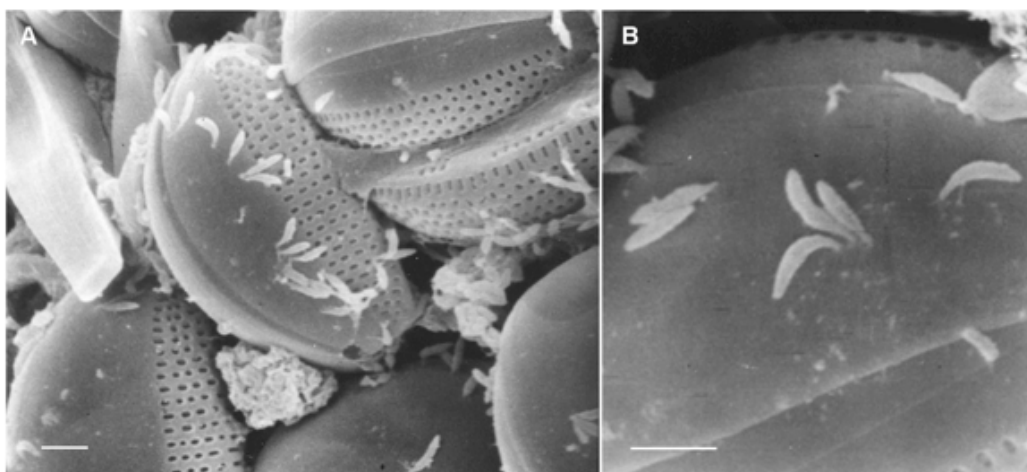
3.2/2. ábra. Cianobaktériumok leggyakoribb morfológiai csoportjai.

(A, kokusz [pl. Crococcales 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: tenyészetekben gyakoriak hajlított pálcák, bunkós végű vagy y alakú sejtek is.

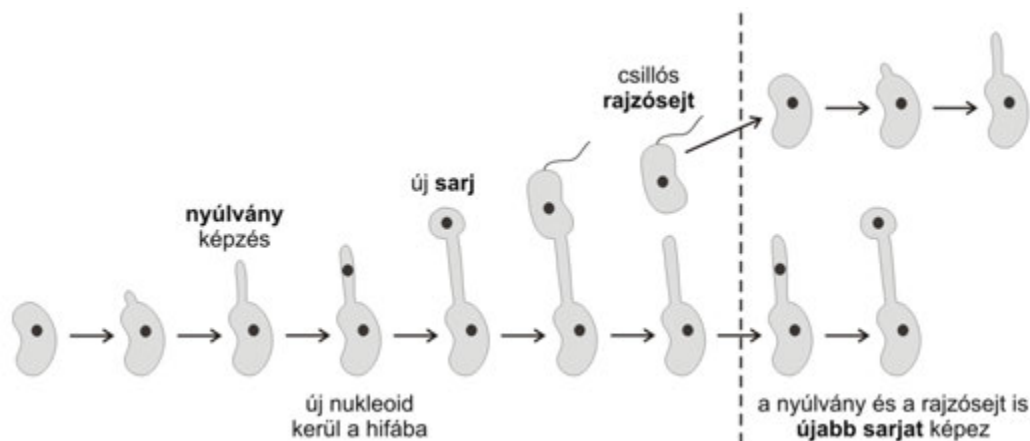
A nyeles vagy nyúlványokat képző baktériumoknak többféle típusa létezik. Esetenként a nyél csak a baktérium rögzülését szolgálja a megfelelő aljzaton (pl. *Caulobacter* sp., 3.2/1A-B. képek), citoplazmát nem tartalmaz. Más esetben a nyúlvány citoplazmát is tartalmaz (prothaeca), ilyenkor gyakran részt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



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

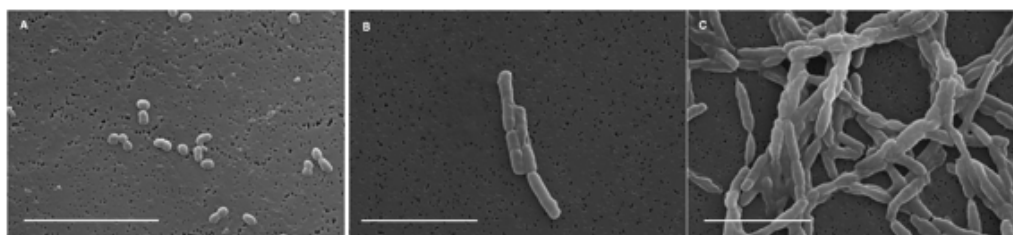
A *Caulobacter* sejtek nyéllel rögzülnek a kovaalgák felszínéhez (méretarány 2  $\mu$ m) (Fotó: Makk Judit).



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

### 3.2.3. Prokarióta életciklusok

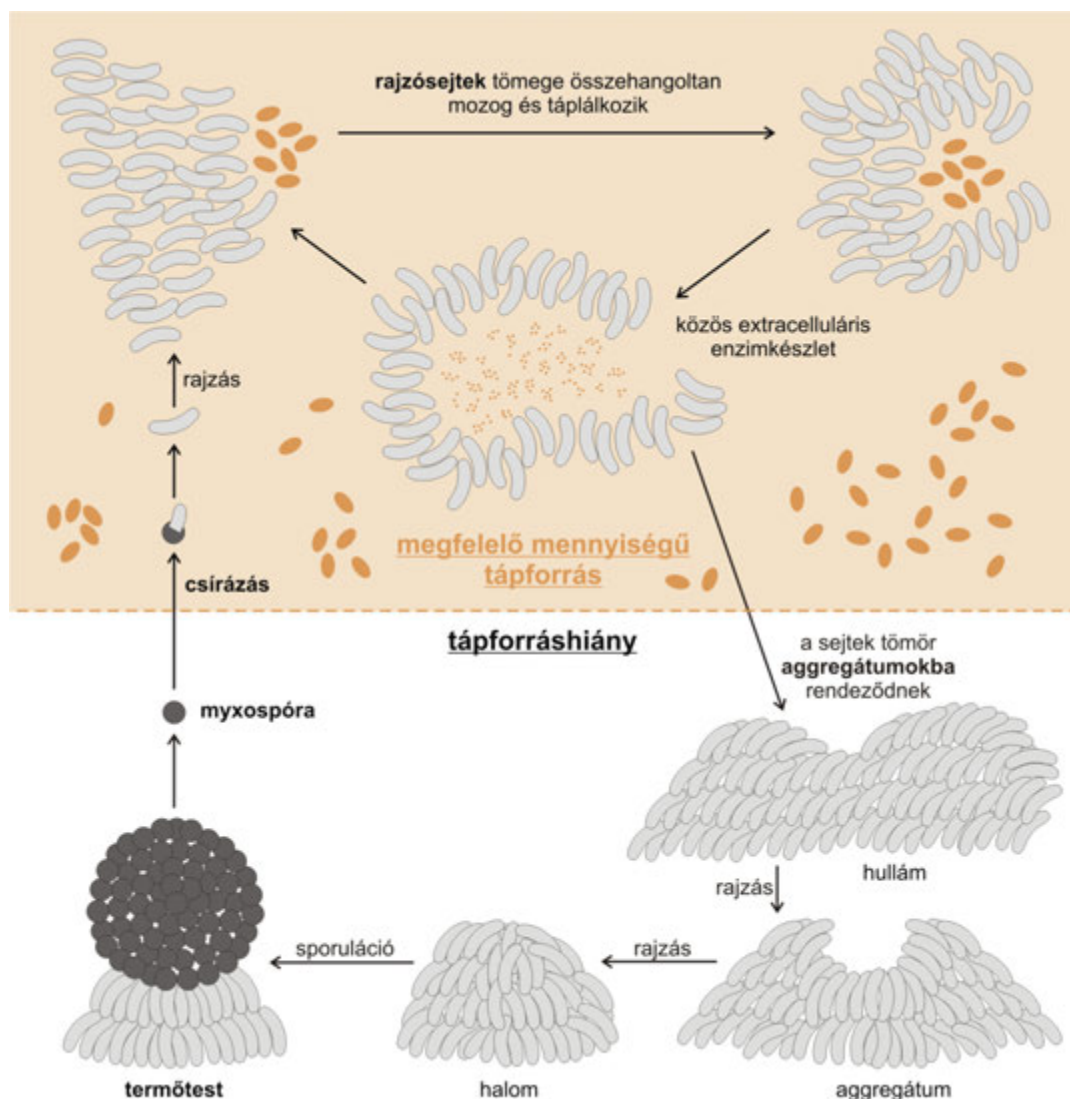
A prokariótáknál az életciklusoknak többféle típusát lehet elkülöníteni, mindegyik többnyire a sejtek morfológiai tulajdonságainak megváltozásával is jár. Vannak az ún. **egyszerű életciklusok**, amikor a sejtek két állapot között váltanak rendszeresen. A változásokat általában valamilyen környezeti tényezők váltják ki. Jó példa erre, amikor a baktérium az aktívan növekedő/szaporodó állapotból kitaró 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 helytűlő, nyeles, osztódó alakba váltanak (pl. *Caulobacter* spp.). A *Sphaerotilus* baktériumok esetében a szesszilis formát egy fonalas hüvellyel körülvevő test 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 helytűlő, táplálkozó, reprodukciós 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 elvesztik 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 kokuszok. 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)

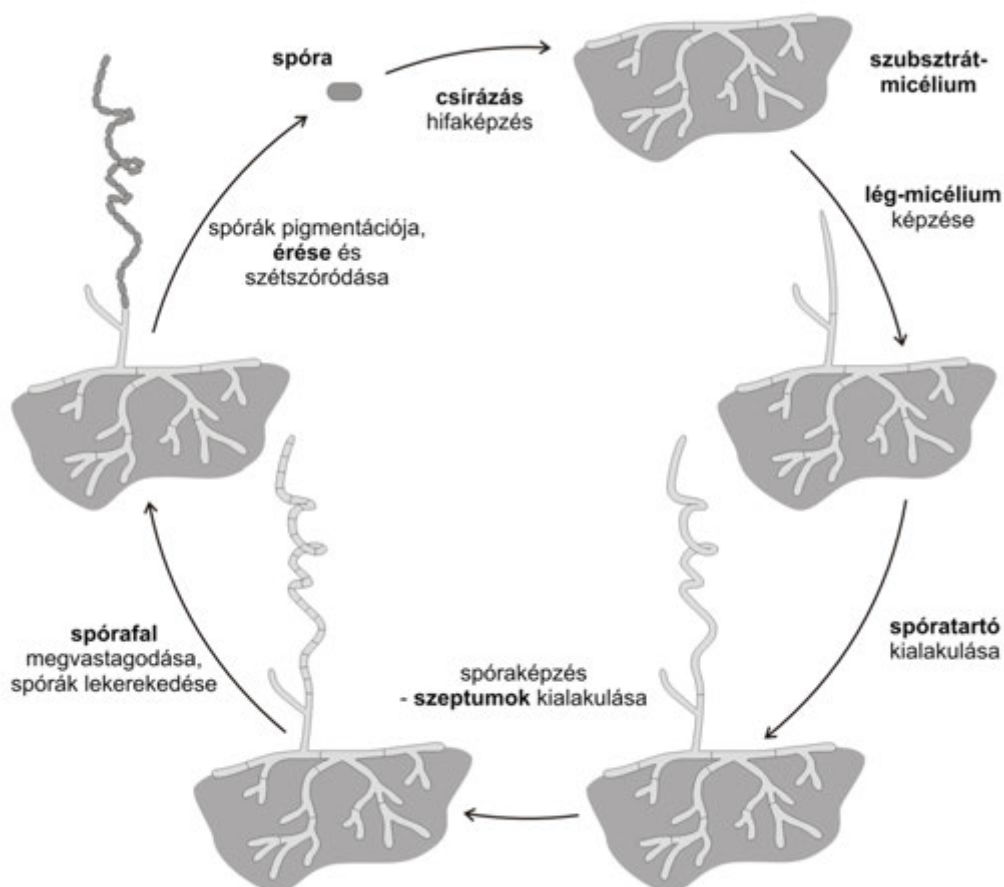
Ezeknél sokkal bonyolultabb, ún. **komplex életciklusok** is léteznek, melyek során a növekedő/túlélő forma, a mozgó/helytűlő alak valamint az egysejtű/többsejtű állapotok is előfordulhatnak. Ilyen a *Myxococcus* baktériumoknál megfigyelhető termőtest képzés folyamata (3.2/4. ábra). Ezen baktériumok a környezeti feltételek kedvezőtlené 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

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



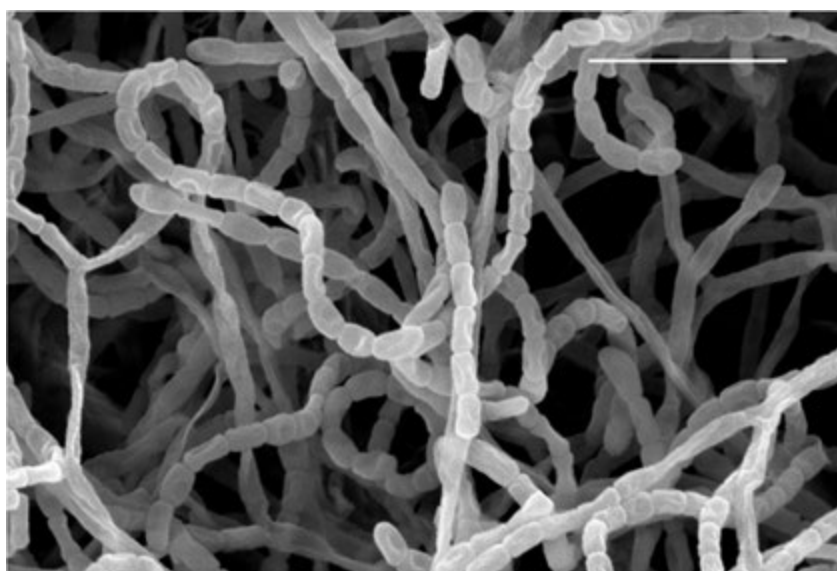
3.2/4. ábra. *Myxobacterium sp.* életciklusa

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).



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

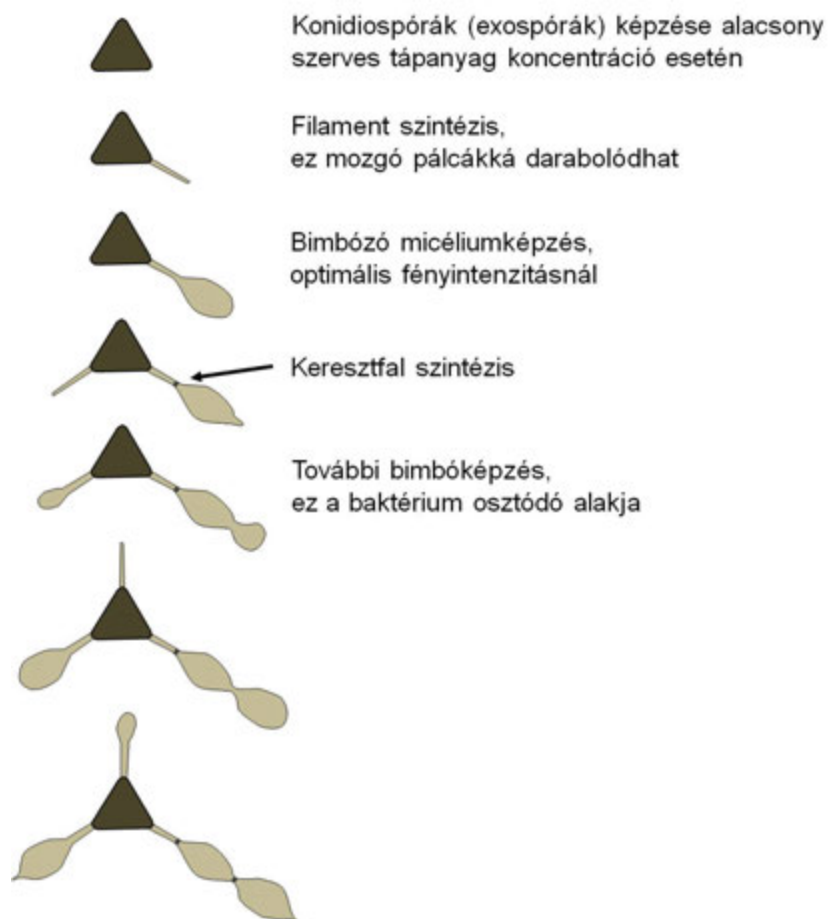
Amikor a spóra megfelelő körülmények közé kerül kicsírázik, szubsztrátmicéliumot képez, később a micélium elkezd vertikálisan is növekedni légmicéliumokat fejlesztve, ezen fejlődnek ki a következő spórák.



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

(méretarány 5  $\mu$ m) (Fotó: Makk Judit)

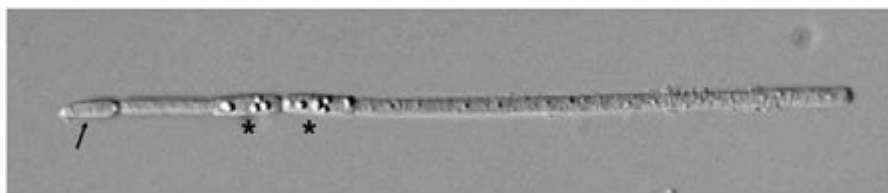
Talán a legérdekesebb példa a ftoheterotróf, bimbózással szaporodó *Rhodomicrobium vannielii* komplex életciklusa. Ennél a baktériumnál (külső körülményektől függően) általában háromféle sejttípust lehet elkülöníteni. A poláris csillózáttal rendelkező pálcikák szerepe a szétterjedés maximalizálása, képződésük kis fényintenzitás és a környezet nagy CO<sub>2</sub> 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<sub>2</sub> koncentrációnál a sejtek megmaradnak a bimbózó micélium képzésénél. Kis fényintenzitás és nagy CO<sub>2</sub> koncentráció újra a mozgó formák képzésének kedvez. Végül, ha a szerves tápanyag koncentráció egy bizonyos szint alá csökken, a bimbózó sejtek szokatlan konidiospórák (exospórák) képzésére térnek át. A bimbózás 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 beacita (szaporodó forma) képzése (3.2/4-3.2/6. képek).



3.2/4. kép. Fonális *Cyndrospermopsis raciborskii* cianobaktériumról készült mikroszkópos felvétel

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



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

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



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

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

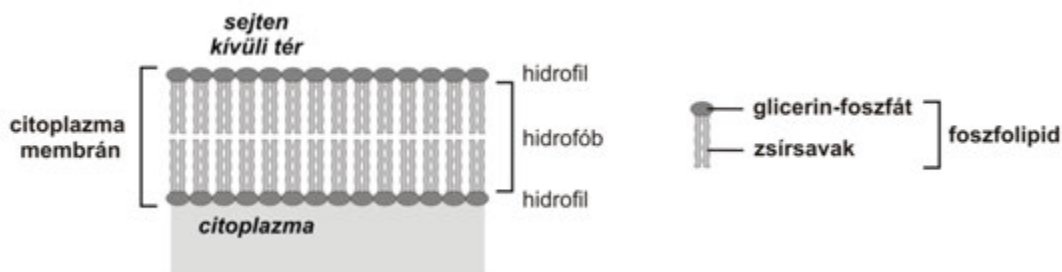
### 3.3. A citoplazmamembrán típusai, szerkezete és működése (Tóth Erika)

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 hidrophil belsejét (citoplazma) környezetétől. A baktériumok esetében a citoplazmamembrán lát el minden olyan feladatot, ami eukariótáknál sejtsejtszervecskében 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 belülré 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

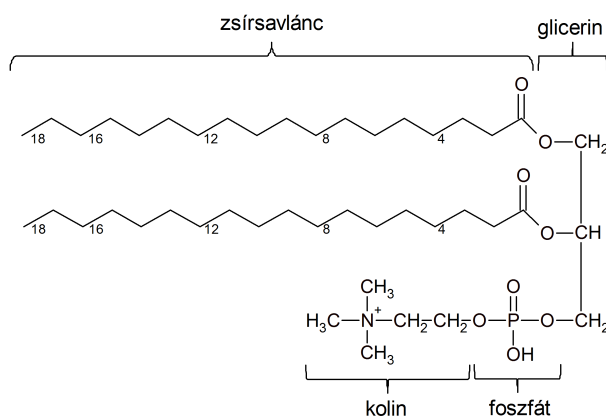
A zsírsavak egymással apoláros kölcsönhatásba lépnek, tipikus kettős membrán struktúrát mutatnak.

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



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 metilcsoport 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 hidrofíli csoport kapcsolódik. A legközönségesebb, baktériumokban előforduló poláris lipidek glicerofosfolipidek, amelyekben a glicerín 1. és 2. szénatomját zsírsavak észterezik, a 3. szénatomhoz poláris funkció csoport kötődik foszfodiészter kötéssel (**3.3/2. ábra**). A foszfáthoz az alábbi csoportok kötődhetnek: aminosav (pl. szerin), poliol (pl. glicerín), poliol származék (pl. foszfatidil-O-aminoacil glicerín), 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.

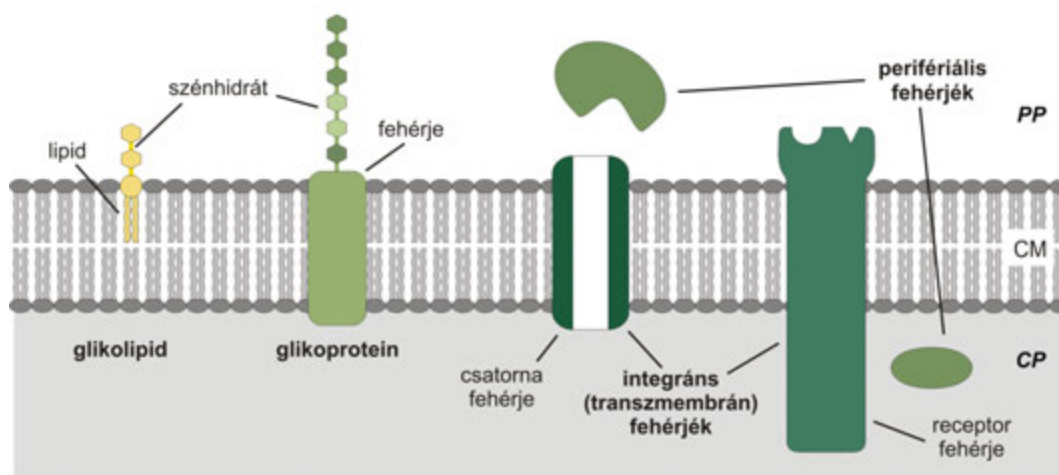


**3.3/2. ábra. Egy, a membránban előforduló poláris lipid, a foszfatidil-kolin szerkezete**

A foszfatidil-glicerín és a difoszfatidilglicerín (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 található 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 perifériális fehérjék ezzel szemben nem merülnek bele a membránba, hanem annak vagy az extracelluláris vagy az intracelluláris oldalán találhatóak, általában az integráns fehérjékhez kapcsolódnak. Az egységmembrán általános felépítését a **3.3/3. ábra** mutatja.





**3.3/3. ábra. Az egységmembrán általános felépítése**

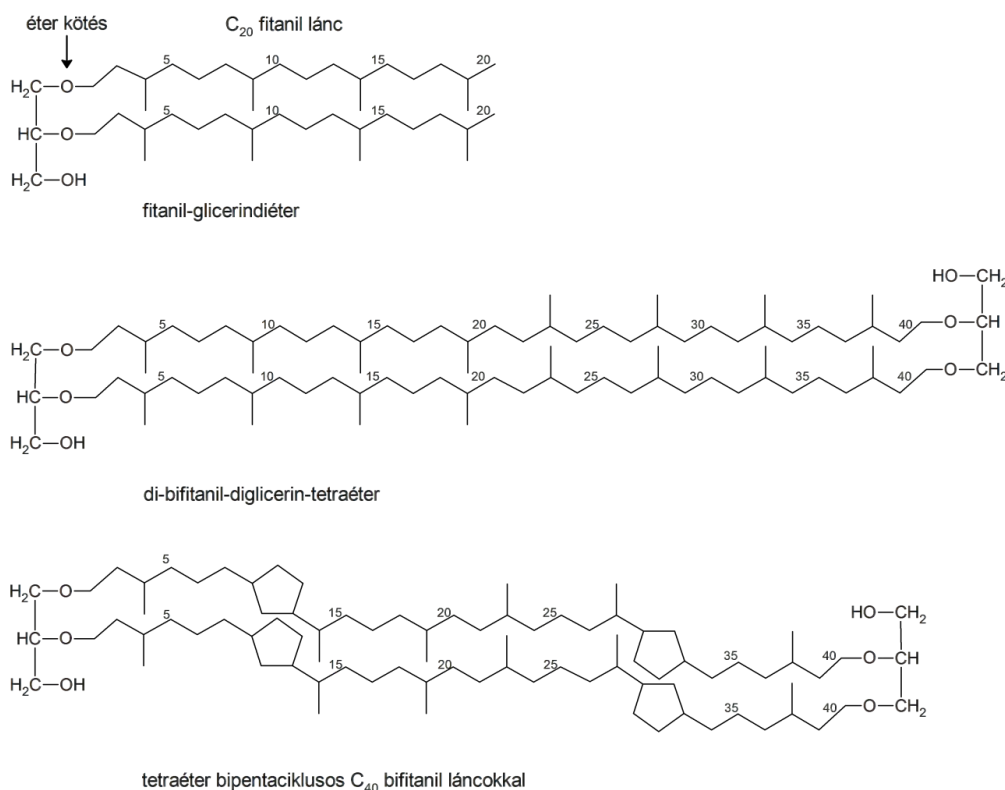
(CP, citoplazma; CM, citoplazmamembrán; PP, periplazmatikus tér)

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

Eukarióták membránjába a zsírsavak mellett szterán vázas vegyületek találhatók (a membránlipidek 5-25%-át alkotják), amelyek első sorban a membrán szilárdításáért felelősek, az oldalirányú mozgásokat redukálják. A prokarióta szervezetekben a szteránvázas vegyületek ritkák (kivéve *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 glicerinnel 20 szénatomszámú fitanil láncok (izoprenoidok) kapcsolódnak éterkötéssel. A fitanil láncok egymással kovalens kötést létesíthetnek (bifitanil-diglicerinnel teraéderek 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 egy- és két-rétegű membránok egyaránt előfordulhatnak, azonban az izoprenoid alkohol (fitol) lánc a glicerinnel 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 glicerinnel szénhidrát is kapcsolódik). Természetesen a fehérjék az ősmembránok 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.



### 3.3/4. ábra. Az ősmembrán felépítése.

A glicerínhez 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 szintézis, 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 sejtől kifelé történő áramlásában. Habár néhány kicsi, hidrofób molekula diffúzióval is átjuthat a membránon, a legtöbb szubsztát 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 gradiensnek megfelelően jut át a membránon. A víz pl. mindkét irányba „áramolhat”, a folyamatot esetenként még akvaporinnak nevezett fehérjék gyorsítják, ekkor már facilitált diffúzióról beszélünk.

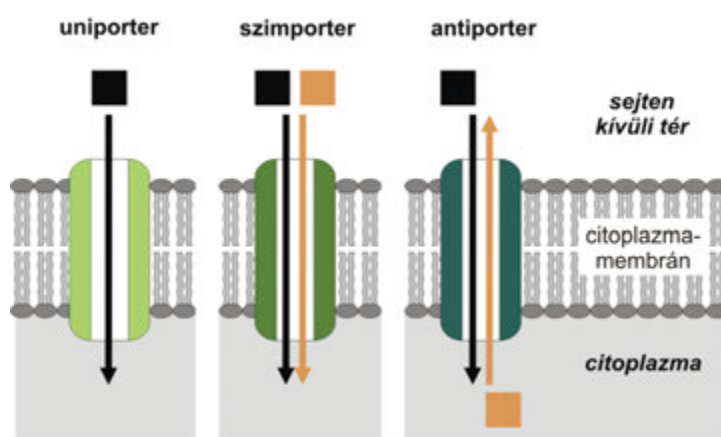
Facilitált diffúzió során a transzport szintén koncentráció gradiens irányába zajlik, de az anyagok átjutását a membránban található fehérjék segítik. Ezek a hordozó molekulák, ún. permeázok, specifikusak az adott molekulára vagy egy molekula családra. A folyamat egy idő után lelassul (koncentráció kiegyenlítődés), 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.

### 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.

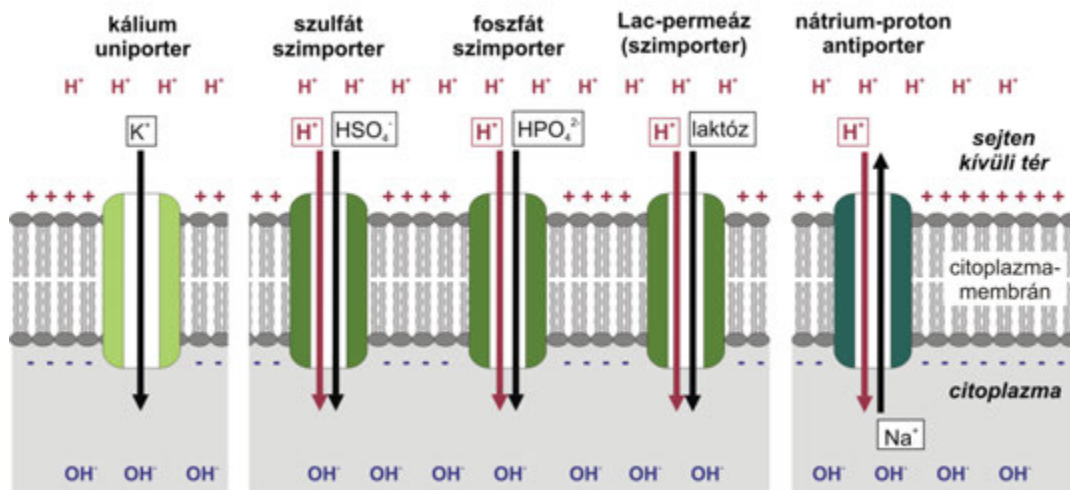
A transzportfolyamatokban részt vevő integráns membránfehérjék elsődleges és másodlagos szerkezetüket tekintve minden baktérium sejtjénél hasonló felépítést mutatnak: 12 alfa hélix, képez csatornát a membránban. A szállító molekulák általában specifikusak és a fehérjékre jellemzően működésük követi a 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 transzportja zajlik (pl. protonszimport folyamatok, vagyis a szubsztrát protonnal együtt transzportálódik). Az antiport folyamatok esetén egy anyag transzportja egy másik anyag ellentétes irányú transzportálásához kapcsolódik.



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

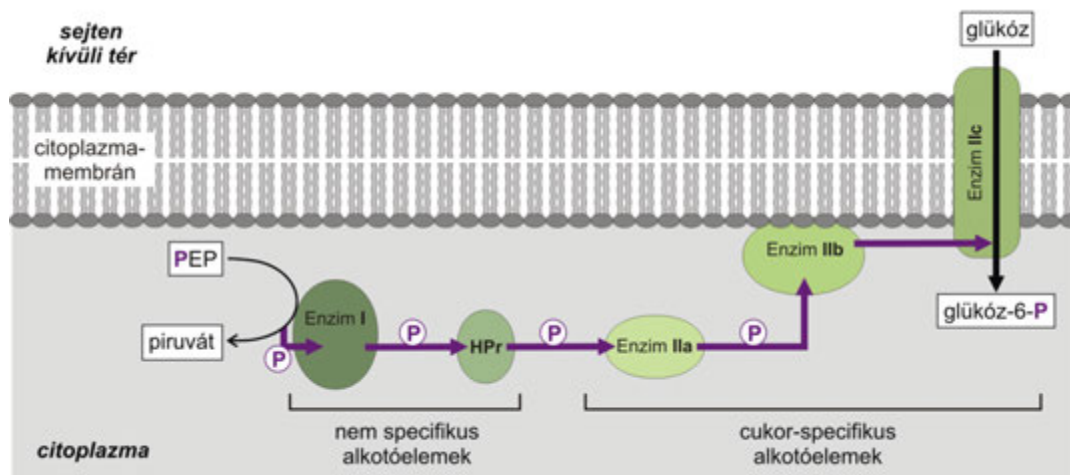
A proton koncentráció különbség segítségével működő egyszerű transzporter rendszerek mindössze egyetlen, membránkötött szállító fehérjét igényelnek. Ilyen pl. az *E. coli* lac permeáz fehérjéje, amely a laktóz sejtbe történő felvételét segíti: a laktóz felvétele protonszimport folyamat során zajlik le,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



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

A kálium egyedüli transzportja, a protonszimport és antiport folyamatok.

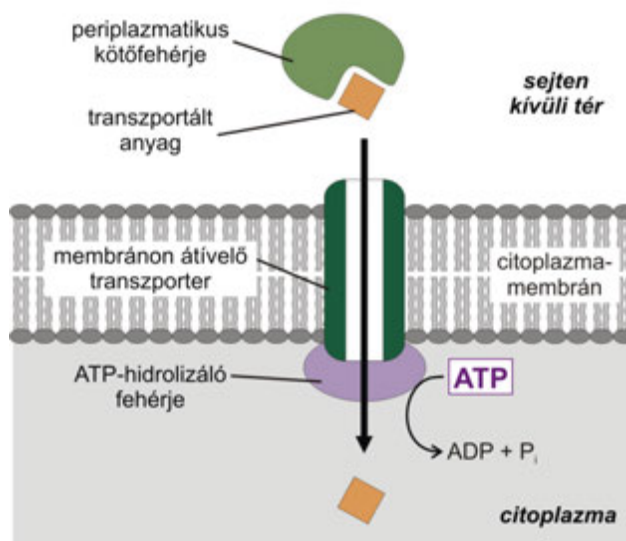
A csoport transzlokáció során a transzportálandó szubsztát kémiai formában jut át a membránra. Az egyik legjobban tanulmányozott csoport transzlokációs rendszer az *E. coli* foszotranszferáz (PTS) rendszere, amellyel számos cukormolekula (glükóz, mannóz, fruktóz stb.) transzportja valósul meg. A foszotranszferáz rendszert egy fehérjecsatlád alkotja: mielőtt a szubsztát átjut a membránra 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 szubsztátot a membrán 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 szubsztát transzportja ATP hidrolízis terhére valósul meg. A prokariótákból több, mint 200 féle ABC transzport rendszert azonosítottak eddig. A rendszer alkalmas a környezetben nagyon kis koncentrációban jelen lévő szubsztát felvételére. Ezt a periplazmatikus kötőfehérje nagy szubsztát affinitása biztosítja.



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

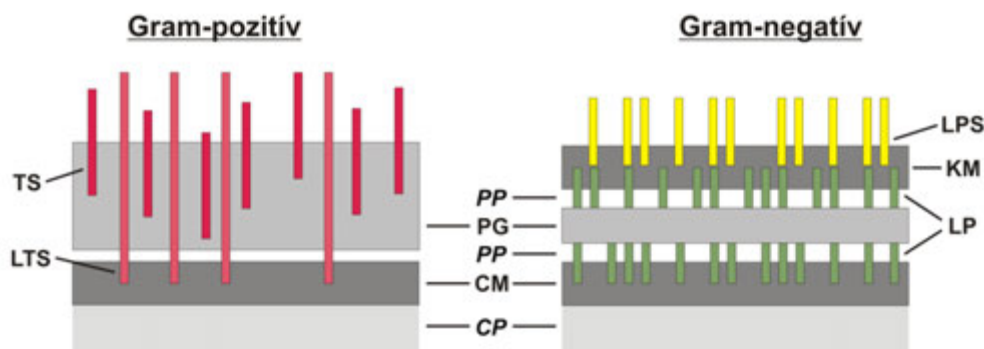
Az ABC rendszer működése.

## 3.4. A prokarióták sejtfallszerkezeti típusai (Tóth Erika)

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

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

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

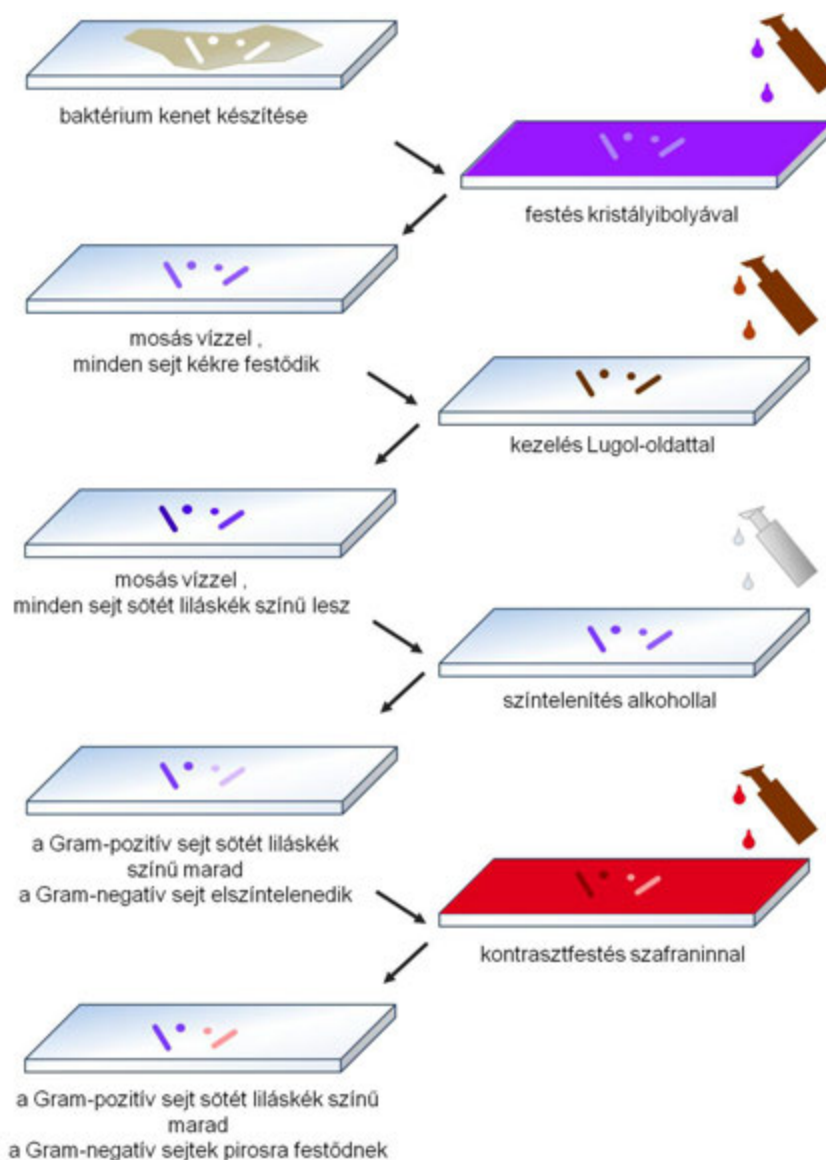


3.4/1. ábra. A Gram-pozitív egyszerűbb és a Gram-negatív, rétegzett sejtfallak általános elkülönítése

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

A két sejtfa 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-pa-

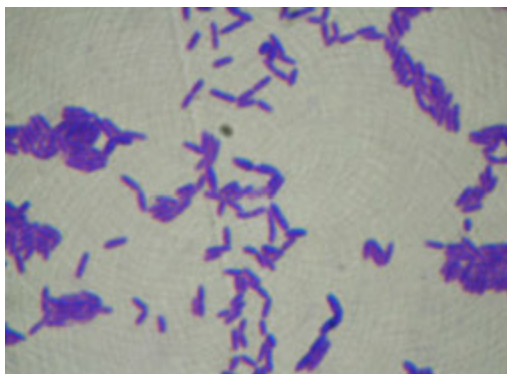
rozanilin) oly mértékben képesek megkötni, hogy az még alkoholos színtelenítéssel sem mosható ki belőlük (3.4/1-3.4/2. kép). (Alkohol hatására a Gram-pozitív sejtek vastag murein rétege még jobban tömörödik, míg a Gram negatív sejteknél az alkohol a sejtfal alkotók jelentős részét dezintegrálja.) Megjegyzendő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





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

(méretarány 5  $\mu$ m) (Fotó: Tóth Erika)

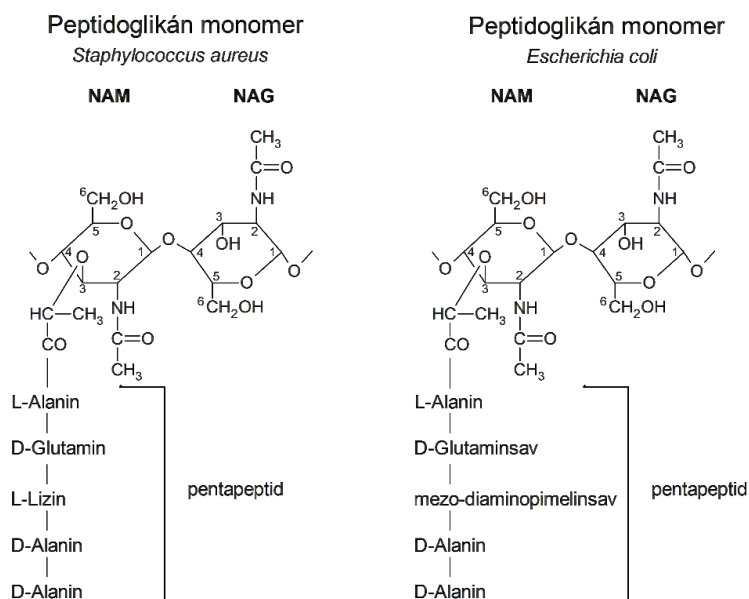


**3.4/2. kép. *Syphobacter aquaclari* baktérium Gram-festési eredményének fénymikroszkópos képe**

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

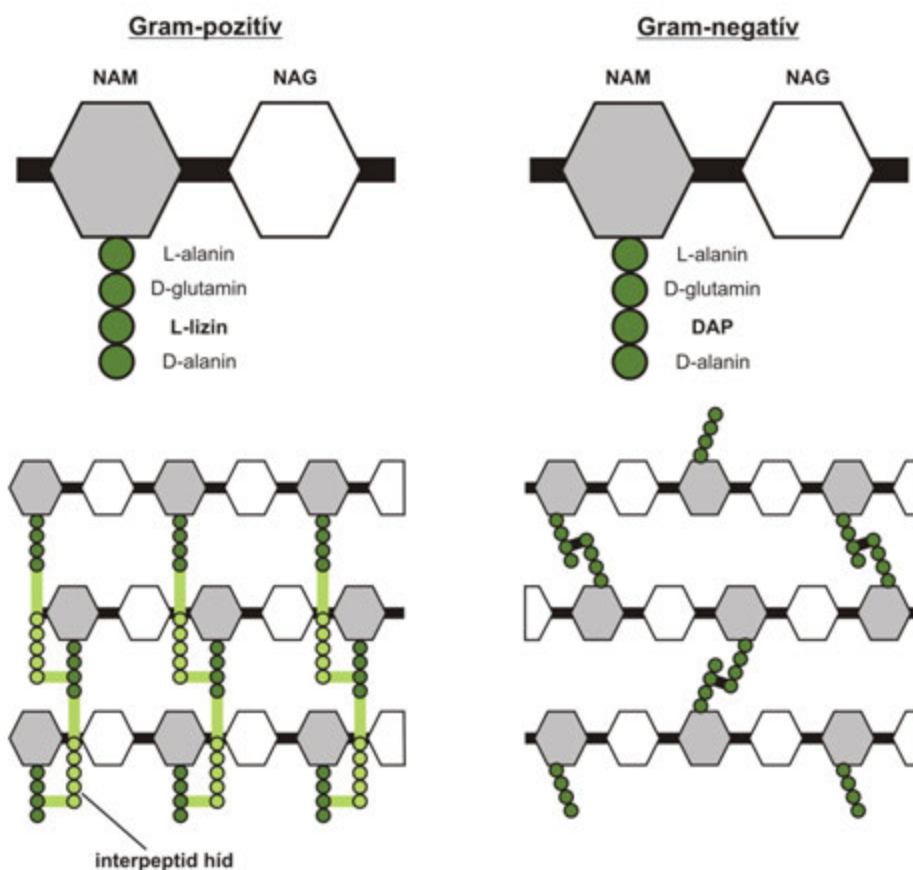
### 3.4.1. A murein szerkezete, változatai

A murein alapvázát (3.4/3A. ábra) N-acetil-glükózamin (NAG) és N-acetil-muraminsav (NAM)  $\beta$ (1-4) glikozidos kötésű láncai alkotják. A kötés lizozimmal hasítható (3.4/4. ábra), hiszen a lizozim  $\beta$ -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).

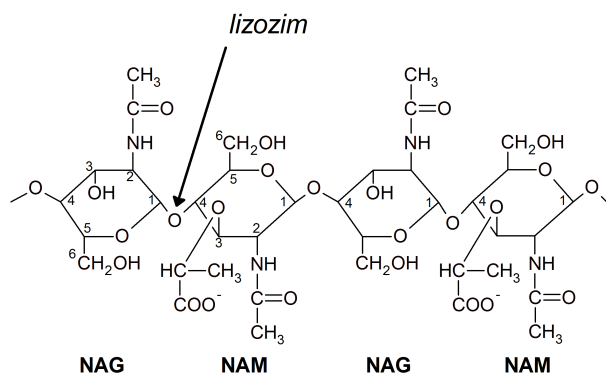


3.4/3A. ábra. A murein szerkezete és változatai a *Staphylococcus aureus* és *Escherichia coli* esetén

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



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

3.4/4. ábra. A lizozim hatása, a  $\beta(1-4)$  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 kevésbé variabilis (a 6-OH csoportnál előfordulhat acetiláció vagy foszforiláció, hiányozhat az acetil csoport, esetleg N-glikolil csoporttal helyettesíthető). 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 diaminomonokarbonsavakat és monoamino-dikarbonsavakat is tartalmazhatnak. A legnagyobb variáció a 3. pozícióban lévő diaminomonokarbonsavban lehet (lizin, ornitin, diaminopimelinsav, diaminovajsav, 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 lánc 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 láncan 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 molekularéteg vastagságú és jellemző diaminosavként néhány kivételtől eltekintve diaminopimelinsav fordul elő bennük (pl. a *Spirochaeta* baktériumoknál gyakori az ornitin).

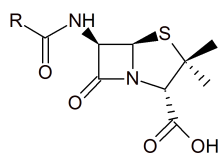
A mureinszerkezet abban is variációkat mutathat, hogy hány muraminsavról lóg le oligopeptid és ezek kb. milyen arányban vannak kereszthidakkal összekötve (pl. a *Staphylococcus aureus* baktériumban a glicin domináns elem - pentaglicin híd köti össze az oligopeptideket és az oligopeptidek kb. 93%-a van ezzel a hídpeptiddel összekötve - 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.

### 3.4.2. A penicillin hatásmechanizmusa

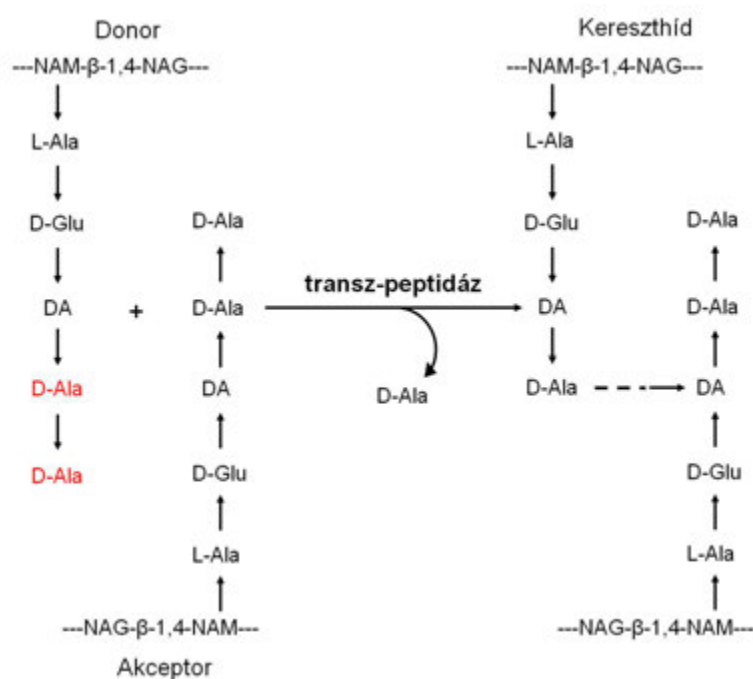
A murein bioszintézisébe antibiotikumokkal be lehet avatkozni, hiszen az eukariótákban nem találunk mureint. Így elméletileg az ilyen antibiotikumok magasabb rendű szervezetek számára nem toxikusak, melyek közös szerkezeti jellemzője a  $\beta$ -laktám gyűrű (3.4/5. ábra). A bakteriális sejtfal szintézisét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



3.4/5. ábra. A penicillin szerkezete

A  $\beta$ -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 dóziséval 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.

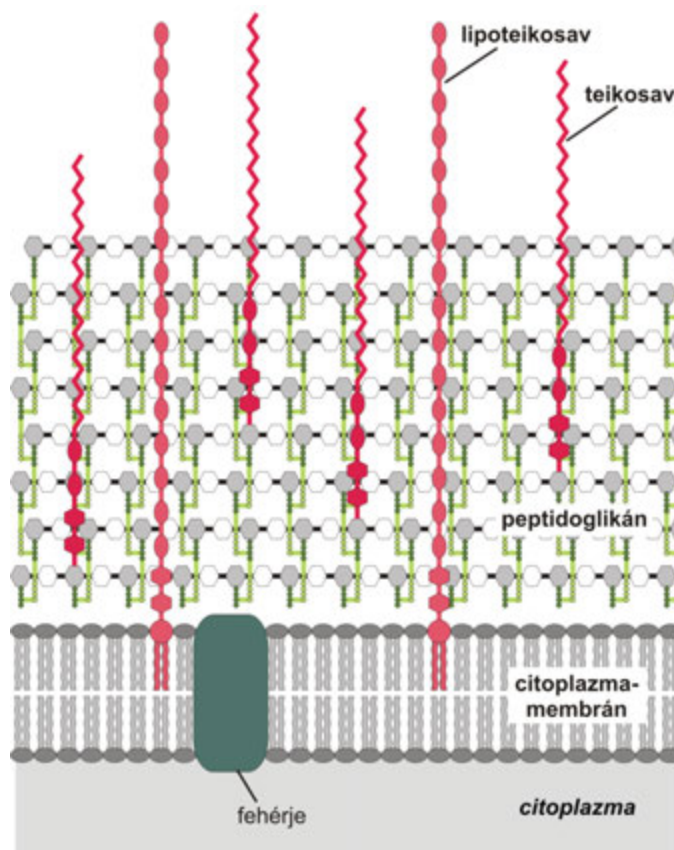


3.4/6. ábra. A penicillin hatásmechanizmusa

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

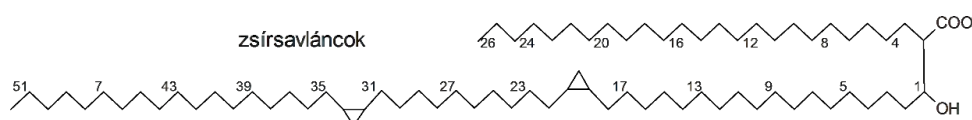
### 3.4.3. A Gram-pozitív sejtfal szerkezete

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 glicerín- vagy ribitol-foszfátok vízdékony polimerjei. A pirofoszfát kötésekkel 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.



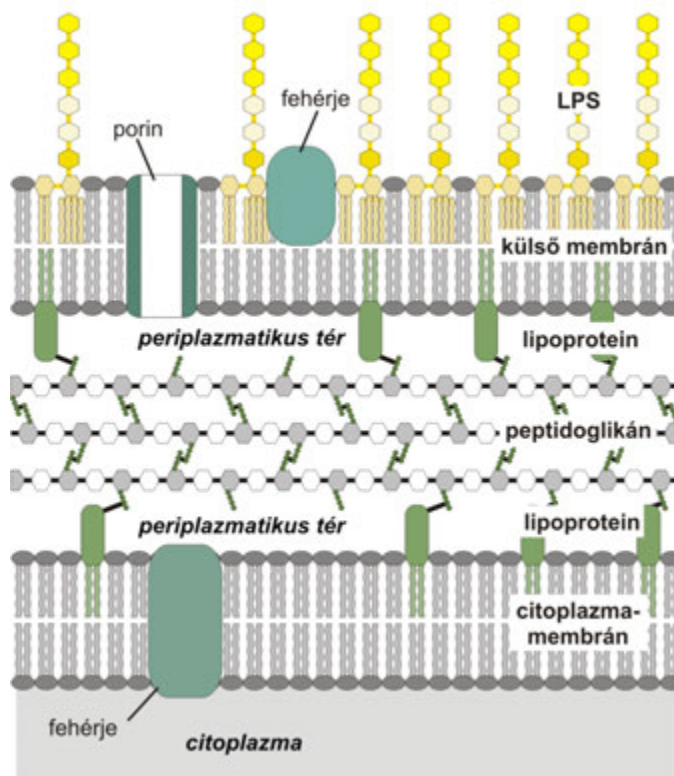
3.4/8. ábra. A mikolsavak szerkezete



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

### 3.4.4. A Gram-negatív sejtfa felépítése

A Gram-negatív sejtfa (3.4/9. ábra) összességében vékonyabb, mint a Gram-pozitív, de szerkezetében bonyolultabb. Az egy vagy néhány molekula 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 sejtfa és citoplazmamembrán elkülönül. A lipoprotein rétegnek (ezen belül a lipid-A komponensnek) patogénitási funkciói ismertek, pl. lázkeltés, bizonyos allergiás reakciók.



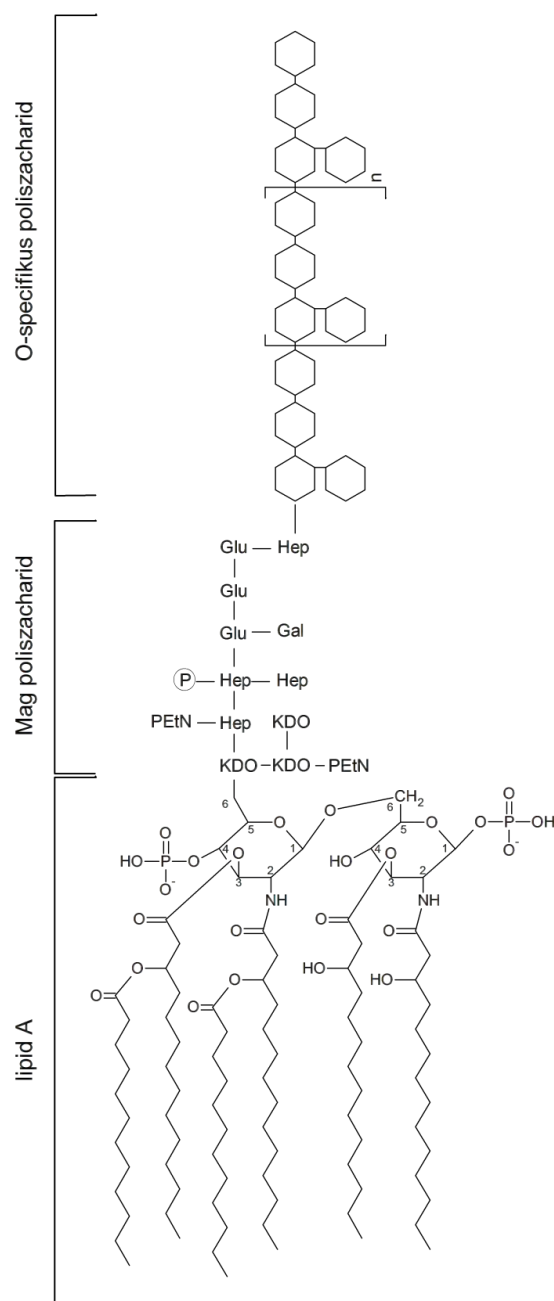
3.4/9. ábra. A Gram-negatív sejtfa rétegzett szerkezete

(LPS, lipopoliszacharid)

A Gram-negatív sejtfa 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 molekulású 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 folyamatában.

A külső membránba épül bele kívülről a lipopoliszacharid réteg (LPS), amely a Gram-negatív sejtfa legkülső rétege, jó antigén karakterrel rendelkezik. A sejtet teljesen körülveszi, ezért a mureinréteg az enzimatis 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).





**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  $\beta$ -hidroximirisztinsav. 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 polyszacharid 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.

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

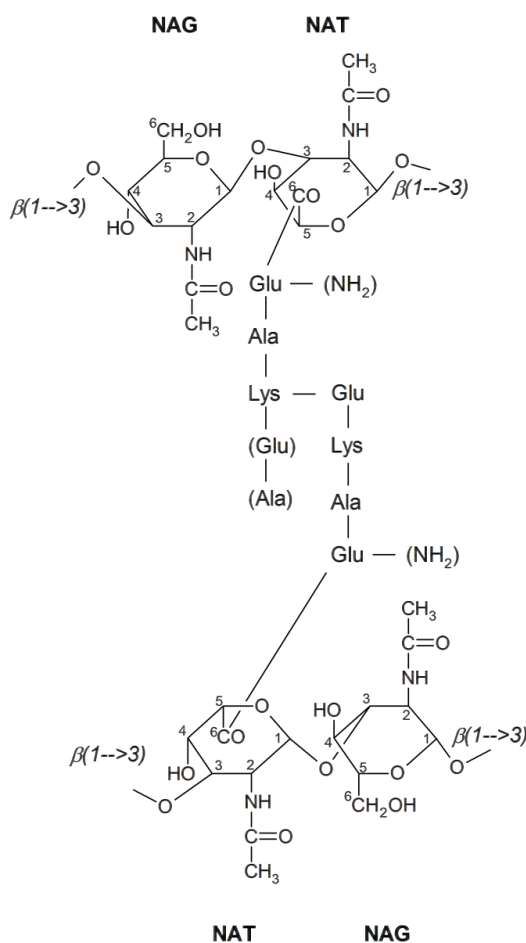
|                                     | Gram-pozitív sejtfal | Gram-negatív sejtfal  | Saválló sejtfal      |
|-------------------------------------|----------------------|-----------------------|----------------------|
| murein                              | vastag, sokrétegű    | vékony, egyrétegű     | vékony               |
| lipidek                             | kevés                | lipopoliszacharid     | mikolsav             |
| teikosavak                          | +                    | -*                    | -                    |
| külső membrán                       | -                    | +                     | -                    |
| enzimatis emésztés (pl. lizozommal) | protoplasztta alakul | szferoplasztta alakul | általában hatástalan |
| $\beta$ -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 pseudomureinből, heteropoliszacharidból vagy fehérjékből áll.

Számos metanogén baktérium sejtfala tartalmaz pseudomureint (pl. *Methanobacterium* spp.), amelynek szerkezete a mureinhez hasonló, de a glikánláncok összekötése  $\beta(1-3)$  kötéssel valósul meg (a pseudomurein rezisztens a  $\beta$ -laktám antibiotikumokra és sok lítikus enzimre is) valamint az N-acetil-muraminsav helyett N-acetil-tallózaminuronsavat tartalmaz (3.4/11. ábra). A pseudomureinben előforduló aminosavak általában L-sztereoizomerek.



**3.4/11. ábra. A pszeudomurein szerkezete, melyben az eubaktériumoktól eltérően a glikánláncok összekötése  $\beta(1-3)$  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 heteropoliszcharid 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  $\text{Na}^+$  ionokat, amellyel segíti a sejtfal stabilizálását extrém sós környezetben. Heteropoliszacharid sejtfal a *Methanosarcina* baktériumok kondroitinhez hasonló sejtfala is.

Az S-layer egy enzimátikus 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).

| Gram reakció         | Oldalnézet                                                                            | Jellemző nemzetség                                                   |
|----------------------|---------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------|
| negatív              | 1    | <i>Halobacterium</i><br><i>Methanococcus</i><br><i>Thermoproteus</i> |
| negatív              | 2   | <i>Methanospirillum</i>                                              |
| negatív              | 3  | <i>Thermoplasma</i>                                                  |
| pozitív vagy negatív | 4  | <i>Methanosarcina</i>                                                |
| pozitív              | 5  | <i>Halococcus</i><br><i>Methanobacterium</i>                         |
| pozitív              | 6  | <i>Methanothermus</i>                                                |

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

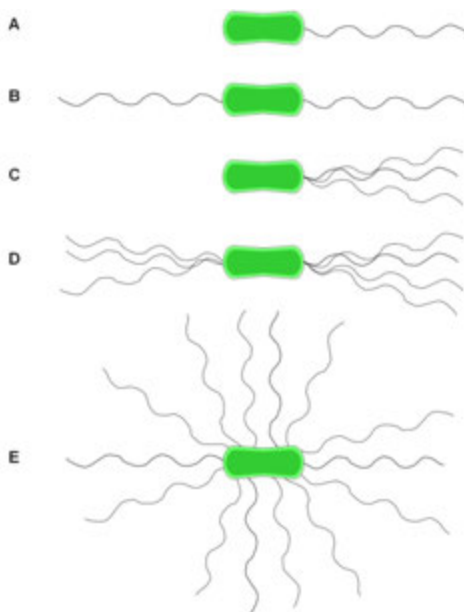
(SL [surface layer], fehérje réteg; CM, citoplazmamembrán; PS [proteinaceous sheath], fehérje hüvely; MC, metanokondroitin; HP, heteropoliszacharid; PM, pszeudomurein)

## 3.5. A baktériumok mozgása (Borsodi Andrea)

### 3.5.1. A prokarióták csillójának felépítése és működése

A természetben a mikrobsejtek 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.

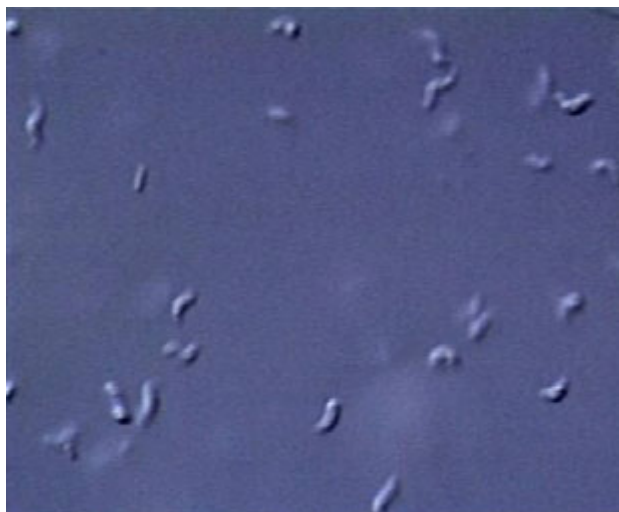
A bakteriális csillók egyik végükön a sejt meghatározott részéhez kapcsolódó vékony, 15-20 nm átmérőjű és rendszerint a sejt hosszát akár többszörösen is meghaladó hosszúságú, fehérjékből felépülő sejtfelszíni képződmények. Az egyes baktériumfajok különböznek egymástól a csilló(k) számát és elhelyezkedését tekintve. Az ún. csillózáti 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 hossz tengelyének végén), laterális (a sejt hossz tengelye mentén közepén) vagy a sejtfelszínen bárhol elhelyezkedő. A leggyakoribb csillózáti 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 felszínen mindenütt, pl. *Bacillus subtilis*, *E. coli*, *Salmonellatyphimurium*). A nagyméretű poláris monotrich csillót flagellumnak is szokták nevezni.



**3.5/1. ábra. A baktériumsejtek főbb csillózáti típusai**

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

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



**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**

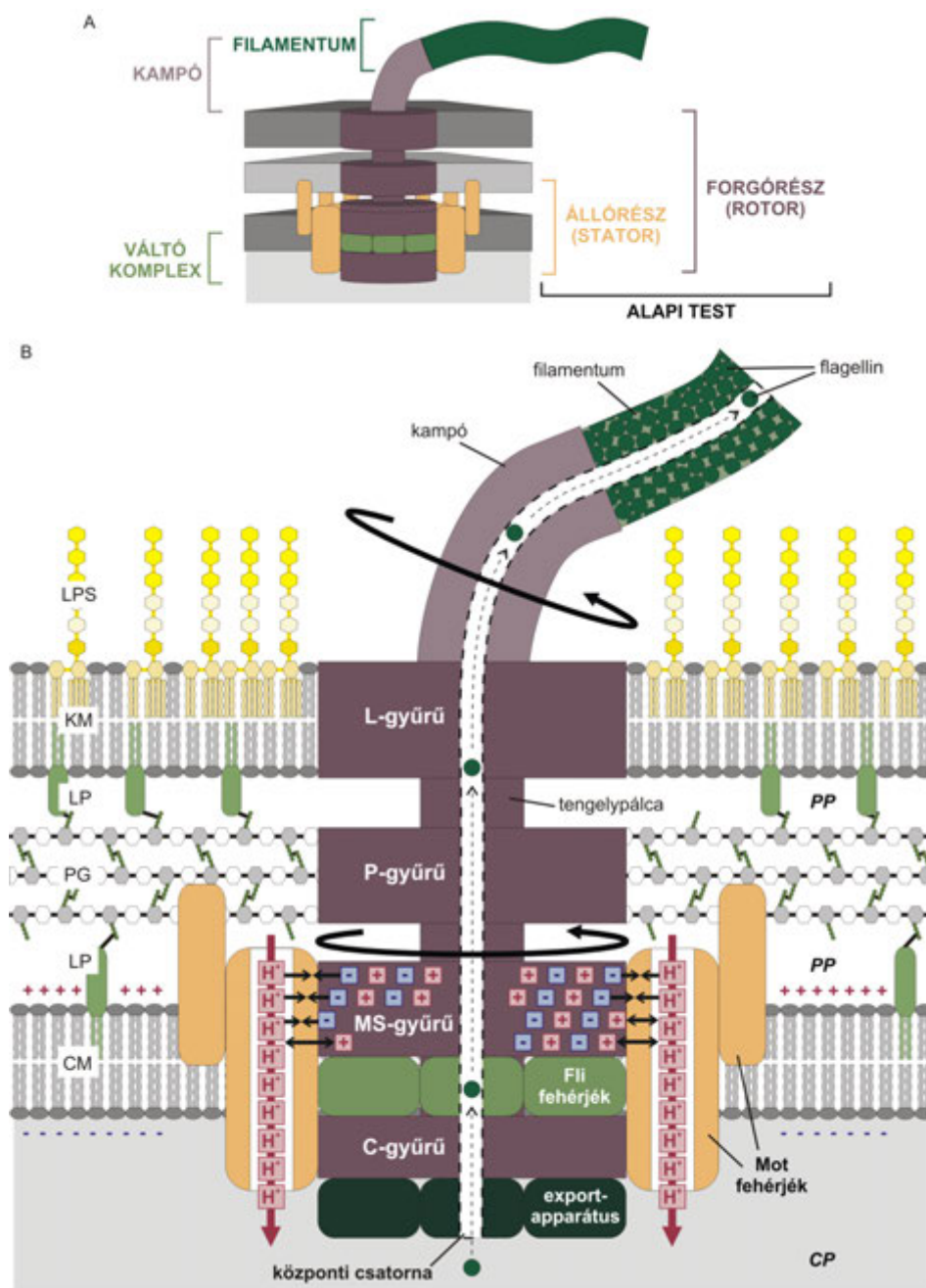
(Felvétel: Lovas Béla)

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. 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 csillózáti 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)

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* összeállítását a filamentum disztális végén lévő, ún. sapka fehérje (HAP2 vagy FlhD) segíti.

A kampó, ahogy arra a neve is utal, élesen, csaknem derékszögben ívelt (**3.5/2B. ábra**) és a filamentumnál sokkal rövidebb ( $55 \pm 6$  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 csészéaljra 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 ( $>100 \mu\text{m/s}$ ) mozgásra képesek, mint a peritrich csillózatúak ( $<20 \mu\text{m/s}$ ). (A csilló alapi testjének rotorja másodpercenként akár 300 fordulatra is képes, ami a baktériumsejtet folyékony közegben 60 sejt hossz/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!)

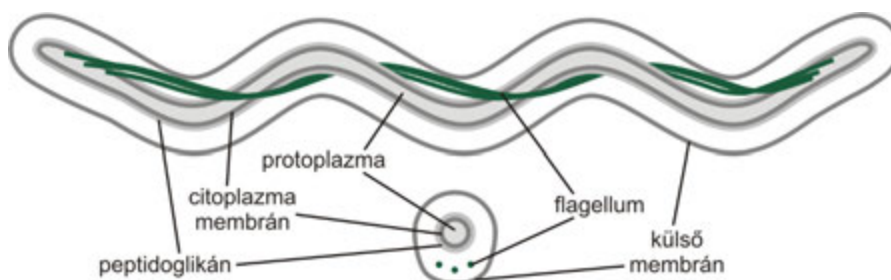
A spirochaeták (pl. *Leptospira*, *Borrelia*, *Treponema* fajok) a periplazmatikus térben elhelyezkedő, ún. belső csillókkal rendelkeznek (3.5/3. ábra), melyek segítségével erősen viszkózus, gélszerű közegben (pl. kötőszövetben vagy szennyvíz iszapban) is képesek mozgásra (3.5/3. animáció).



### 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.



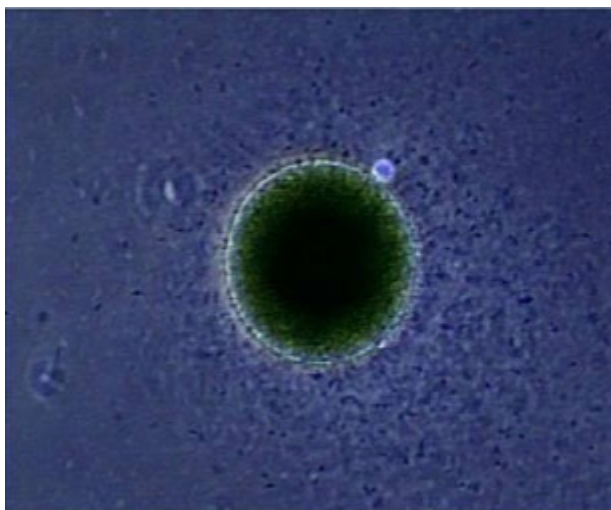
### 3.5./3. ábra. A spirochaeták belső csillójának felépítése

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 lassabb 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 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 sejtől, 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.

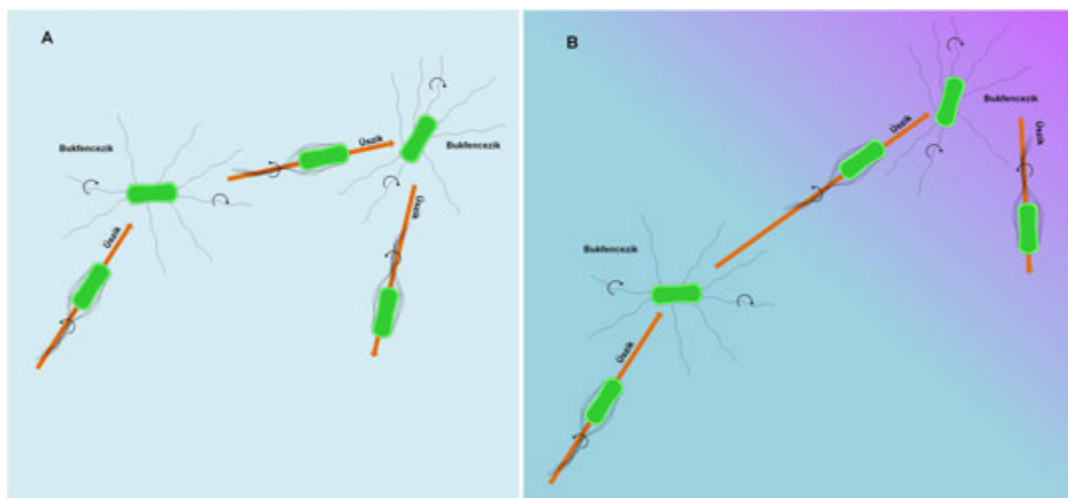


3.5/4. animáció. Baktériumsejtek pozitív aerotaxisa egy algasejt körül

(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 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 bukfcencezést 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 kemotaxis szabályozó rendszer a környezeti feltételek kedvezőtlené 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 attraktáns 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 attraktáns, 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 múltbeli környezet 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



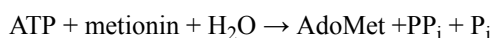
az attraktáns nem tartalmazó környezetbe, akkor a baktériumsejtek úgy mozognak, mintha nem a megfelelő irányba úsznának, vagyis mintha repellens hatásának lennének kitéve, ezért azonnal elkezdnek bukfencezni. Ha ugyanezt a kísérletet repellens jelenlétéhez alkalmazkodott baktériumsejtekkel végezzük el, akkor az előbbi ellenkezőjét tapasztaljuk. A baktériumok mozgási mintázatának kialakítása szempontjából tehát az attraktáns koncentrációjának növekedése és a repellens koncentrációjának csökkenése egymással egyenértékű.

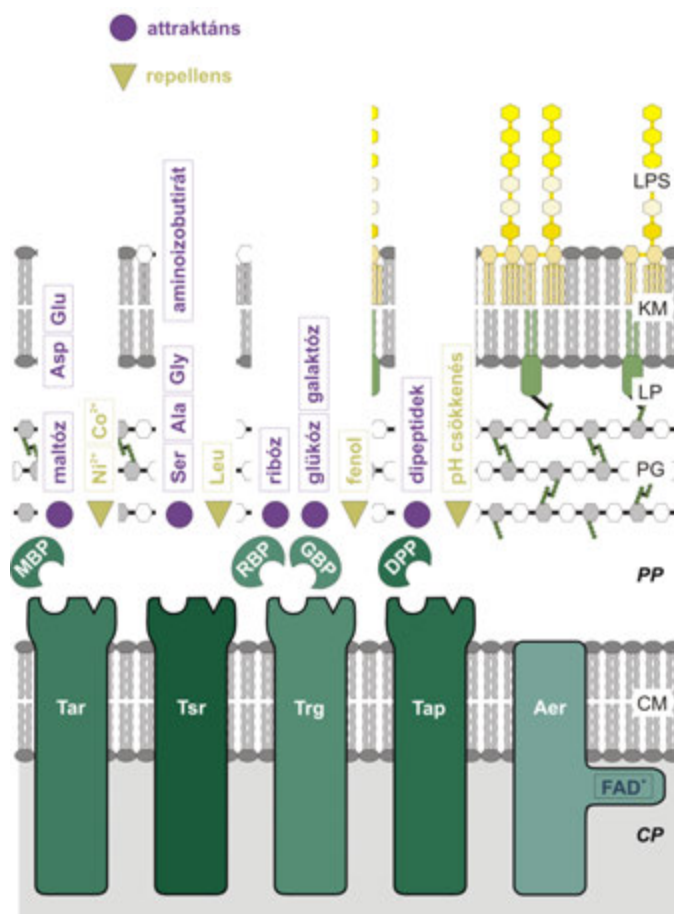
A prokarióta sejtekben számos a környezetből érkező szignál (pl. a hőmérséklet, a pH vagy az oxigénszint változása, a tápanyagok hozzáférhetősége) érzékelésén alapuló anyagcsere funkció működik az ún. kétkomponensű szabályozással. A bakteriális kemotaxis szabályozása során a kétkomponensű mechanizmus 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 kialakítottéhoz 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 felszilárd 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 lókuszt két génből (*cheA* és *cheW*), míg a CheB lókuszt négy génből (*cheR*, *cheB*, *cheY* és *cheZ*) áll. A *cheA*, *cheW*, *cheY* vagy *cheR* gének mutációjakor a baktériumsejtek egyenesen úszó, de a mozgási irány változtatására képtelen fenotípusúak. Ezzel szemben a *cheB* és *cheZ* gének mutánsai folytonosan változó, bukfencező úszómozgást végeznek. Az irányváltozás képessége a *CheB* és a *CheZ* mutánsok esetében attraktánsok, a *CheR* esetében repellensek hozzáadására szuppressálható. 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-fellevő 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:





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

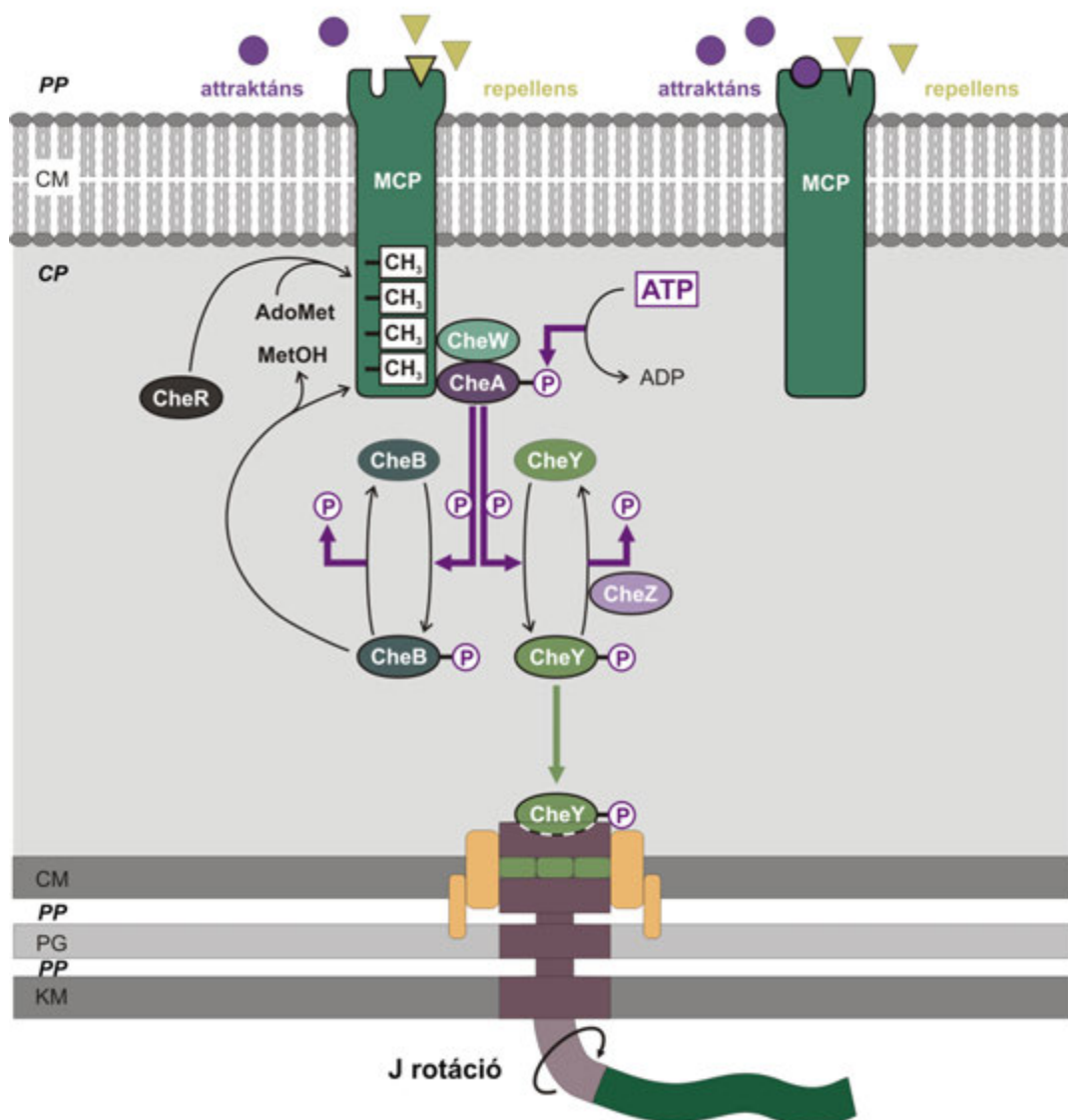
(LPS, lipopoliszacharid; KM, külső membrán; LP, lipoprotein; PP, periplazmatikus tér; PG, peptidoglikán; CM, citoplazmamembrán; CP, citoplazma)

Az MCP receptor metilsoportjának 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 (attraktánsot 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 fehérjék 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 elektrontranszportláncal 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 autofoszforylációs szintjének változását idézi elő. Az autofoszforyláció mértékét az attraktánsok csökkentik, a repellensek növelik. A foszforylált 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



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)

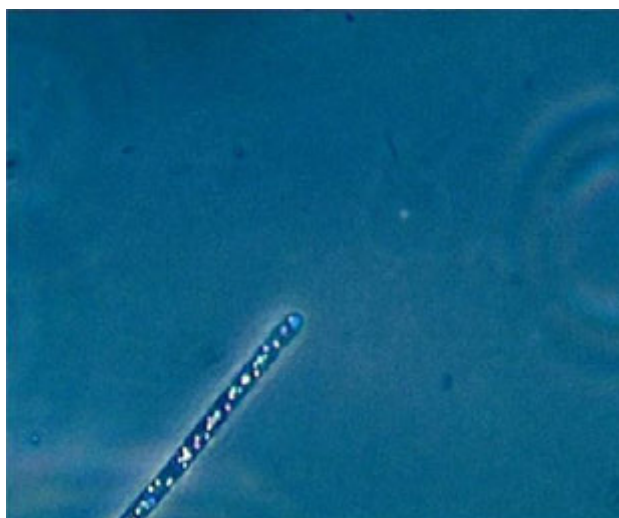
A csillómotor forgási irányának szabályozásában a CheY fehérje játszik kulcsfontosságú szerepet (**3.5/6. ábra**). Ha a CheY fehérje foszforilálatlan, akkor nem tud hozzákapcsolódni a csilló alapi testéhez, ezért a csillómotor B rotációja nem változik meg, és a baktériumsejt egyenes vonalban úszik. Ha 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.

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 visszacsatolós 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 lehasítani 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 elkezdnek 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).

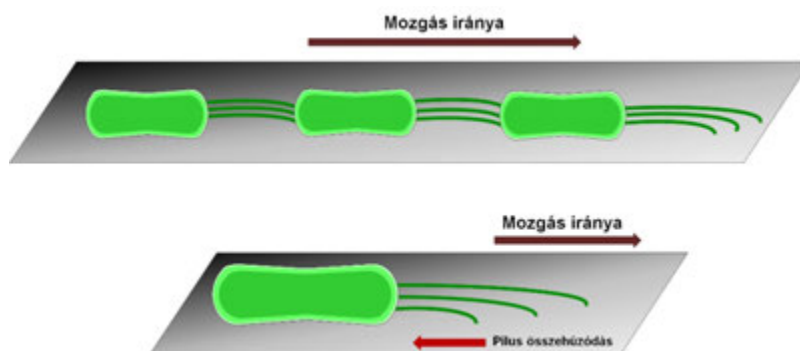


3.5/5. animáció. Kénszemcséket tartalmazó *Beggiatoa* fonal csúszómozgása

(Felvétel: Lovas Béla)

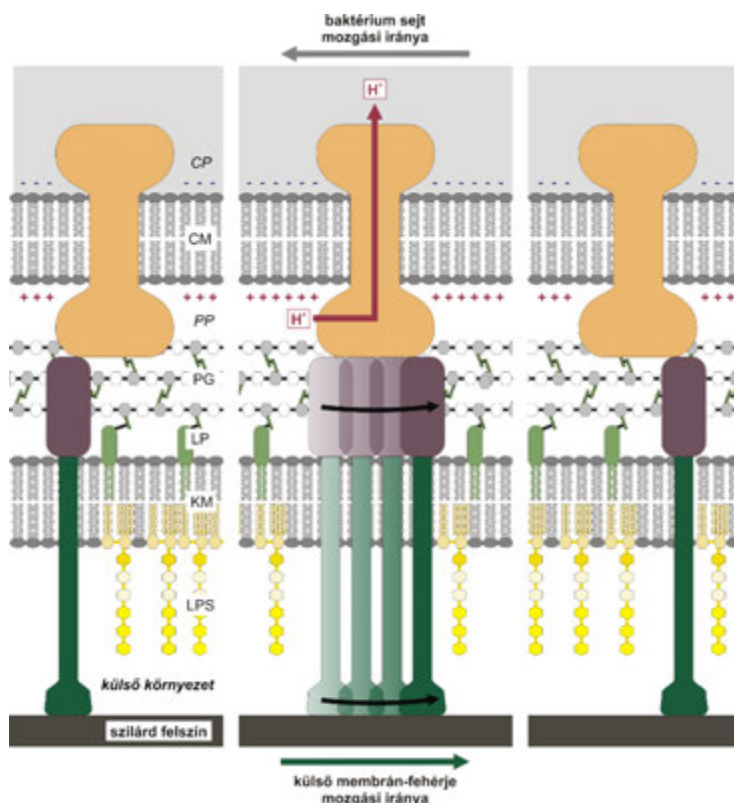
A gyors és cikázó csillómozgással ellentétben, melynek során a baktériumsejt megáll, majd véletlenszerűen elindul egy irányba, a lassúbb (legfeljebb 10  $\mu\text{m/s}$  sebességgel végbemenő) és egyenletesebb csúszó mozgás során a fonalas vagy pálca alakú baktériumsejtek általában a hossz tengelyük mentén haladnak előre. A csúszó mozgás előfeltétele, hogy a baktériumsejt közvetlen kapcsolatban legyen valamilyen szilárd felülettel. Laboratóriumi körülmények között jól megfigyelhető, hogy a tápagarlemezeken fejlődő és csúszó mozgásra képes baktériumok telepeinek széle lángnyelvyszerűen 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 hossz tengelyük 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 bukfcencező 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 bukfcencező 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 bukfcencező átfordulását.



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. Mozcásuk 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 tenyészzenek, 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 rendelkeznek, 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 mikroorganizmusok 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-

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

A tokkal rendelkező korokozók sejteit az gazdaszervezet fagocitái általában nehezebben ismerik fel és pusztítják el. Fizikailag véd a bakteriofágok támadásától és megakadályozza sok hidrofób toxikus anyag (pl. detergensnek) 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 meglehetősen kimutatható ruténium-vörössel vagy tusfestéssel. Ez utóbbi esetben negatív festésről van szó, hiszen a tokba nem képesek behatolni a nagyméretű festékszemesek, 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 fimbriáknak nagyon fontos szerepe van a betegség kialakulásának folyamatában, pl. a *Salmonella* fajok, a szármárványbetegséget okozó *Bordetella pertussis* és a kankórt 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 átvitelét 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 sejtnak. 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 elektronmikroszkóppal 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 sejtei bizonyos esetekben pilusokkal/fimbriákkal rendelkeznek, 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/régióknak 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 a Lyme-kórt okozó *Borrelia burgdorferi*-nek lineáris kromoszómája van, amelyek végén megtalálhatók (az eukarióta sejtektől 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,



ami egy gyűrű alakú struktúrába 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 tartalmazznak hisztonszerű fehérjéket). Az aktívan növekvő 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 genom méretben 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 (%) |
|-----------------------------------------------------------------|------------------------|-------------|-----------------|
| ' <i>Candidatus Tremblaya princeps</i> ' (Betaproteobacteria)   | 139                    | 121         | 58,8            |
| ' <i>Candidatus Zinderia insecticola</i> ' (Betaproteobacteria) | 209                    | 202         | 13,5            |
| <i>Nanoarchaeum equitans</i> (Nanoarchaeota)                    | 491                    | 536         | 31,6            |
| <i>Mycobacterium genitalium</i> (Actinobacteria)                | 580                    | 475         | 31,7            |
| <i>Rickettsia prowazekii</i> (Alphaproteobacteria)              | 1112                   | 835         | 29,0            |
| <i>Bacillus subtilis</i> (Firmicutes)                           | 4216                   | 4176        | 43,5            |
| <i>Escherichia coli</i> (Gammaproteobacteria)                   | 4640                   | 4145        | 50,8            |
| <i>Anaeromyxobacter dehalogenans</i> (Deltaproteobacteria)      | 5013                   | 4287        | 74,9            |
| <i>Ktedonobacter racemifer</i> (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                  | <i>Pseudomonas</i> spp., <i>Alcaligenes</i> spp. |
| Aceton és butanol termelés                    | <i>Clostridium</i> spp.                          |
| Laktóz, szaharóz, citromsav, urea hasznosítás | Enterális baktériumok                            |
| Pigmenttermelés                               | <i>Erwinia</i> spp., <i>Staphylococcus</i> spp.  |
| Gázvezikulum képzés                           | <i>Halobacterium</i> spp.                        |
| Másodlagos anyagcsere funkciók                |                                                  |
| Antibiotikum termelés                         | <i>Streptomyces</i> spp.                         |
| Bakteriocin termelés és rezisztencia          | Sok nemzetség                                    |

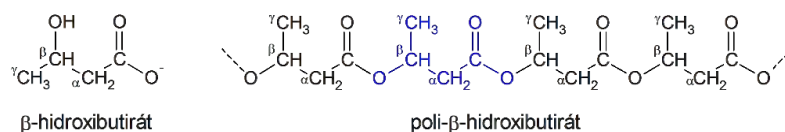


| Fenotípusos csoport                       | Előfordulás                                                        |
|-------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------|
| Konjugáció                                | Sok nemzetség           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

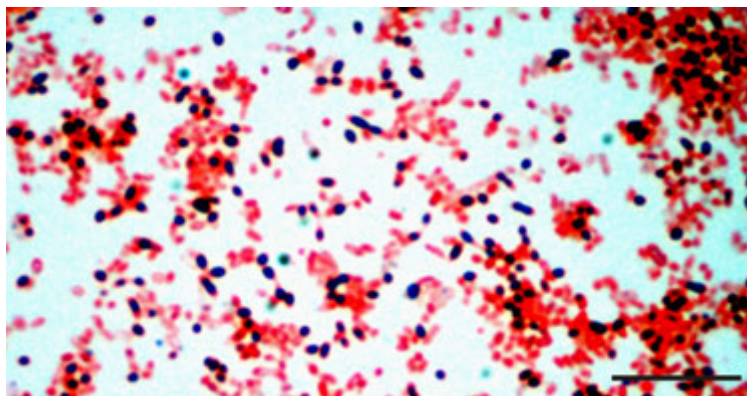
## 3.8. Citoplazmatikus zárványok, tartalék tápanyagok és gáz vezikulumok (Felföldi Tamás)

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 tartalékokat 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<sub>4</sub> 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

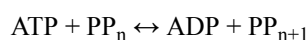


**3.8/1. kép. PHB zárványok *Ottowia pentelensis* sejtekben**

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

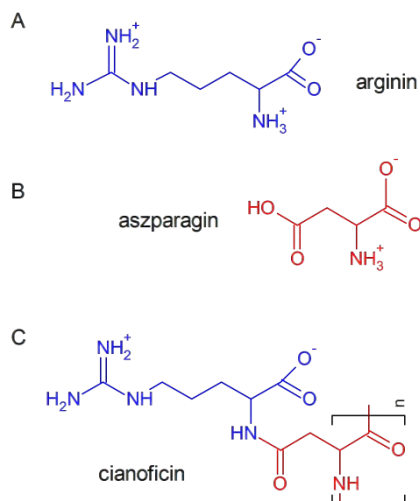
A szén- és energiaforrás típusú zárványok másik gyakori formája a glikogén szemcse. A glikogén hasonlít a növények fő tartalék-tápanyagához, a keményítőhöz, hiszen ahhoz hasonlóan glükóz egységekből felépülő polimer, viszont a monomerek kapcsolódási módjában eltér ( $\alpha$ -1,4-glikozidos kötéssel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



A kénszemcsék felhalmozása egyes kén-oxidáló baktériumokra jellemző, amelyek a  $\text{H}_2\text{S}$ -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).



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  $\text{HCO}_3^-$  (bikarbonát) formájában bejutó szervesetlen szén a karboxiszóma másik enzime, a szénsav anhidráz  $\text{CO}_2$ -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  $\text{O}_2$  helyett  $\text{CO}_2$  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 ( $\text{Fe}_3\text{O}_4$ ) kristályokat használnak, ami magnetoszómának nevezett képződményekbe tömörülnek. A magnetoszómák pontos szerepe ismeretlen, de jellemzően olyan mikroorganizmusokban fordulnak elő, amelyek kis  $\text{O}_2$  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 magnetoszómák 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 fehérjével, faluk folyadékok számára átjárhatatlan. Méretük változatos, de fajoként 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.

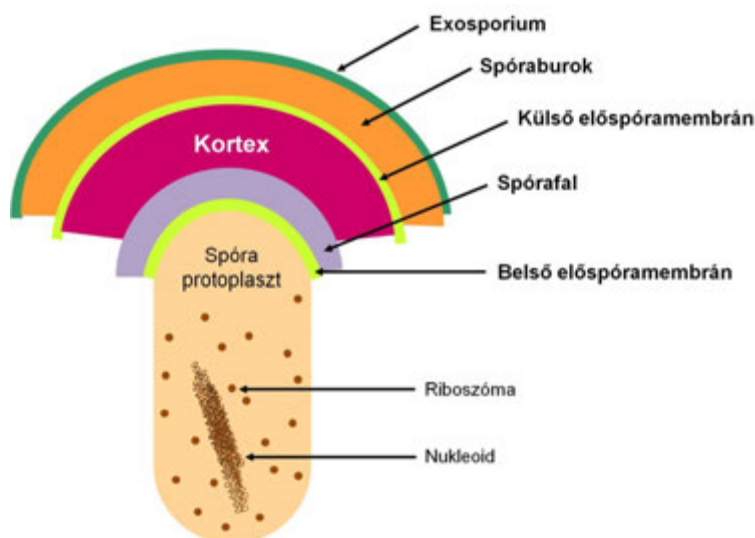
## 3.9. Az endospóra képződése, szerepe és felépítése (Felföldi Tamás)

A baktériumok egy része képes hőnek, sugárzásnak és a roncsoló hatású kémiai anyagoknak ellenálló kitaró 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 mikroorganizmusok terjedését is megkönnyítik a szél, víz vagy állatok

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*.

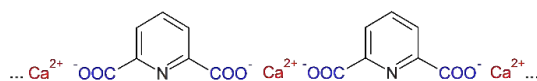
Az endospórát képző mikroorganizmusok élete ciklikus: a folyamatosan osztódó sejtek kedvezőtlen körülmények között spórát képeznek (sporuláció), spóra formájában akár hosszú évekig nyugalmi fázisba kerülnek, a környezeti feltételek kedvezővé válása során a spórák kicsíráznak (germináció), majd újra a 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 exosporium található, ami egy vékony fehérjeréteg. Ez alatt 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 kortextól. 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 elsőspóramembrán, majd a citoplaszma 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**

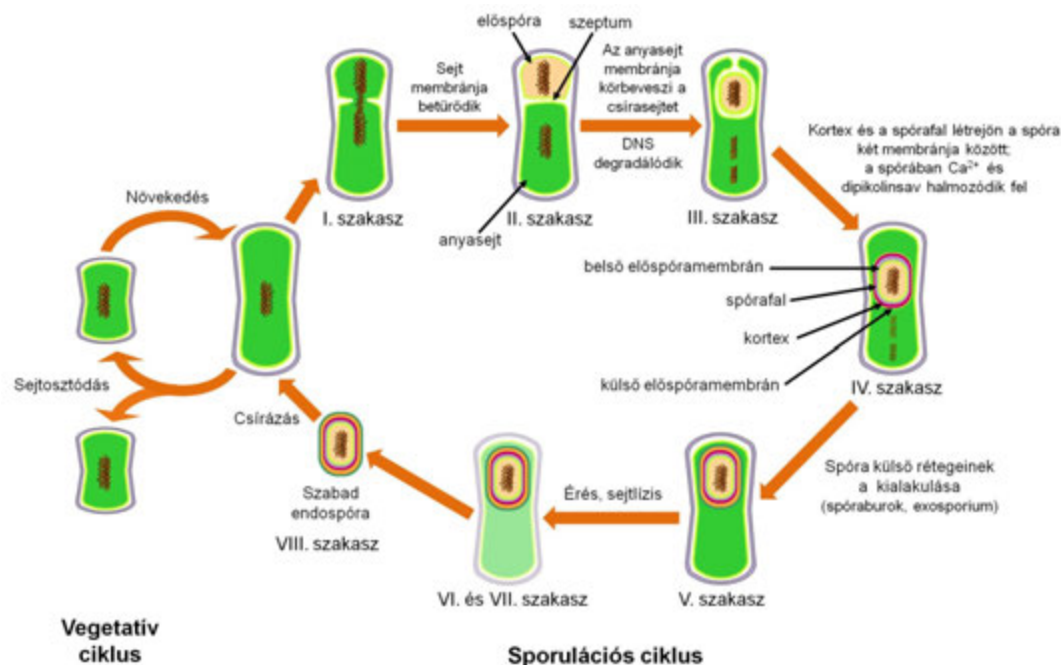
A spóra protoplazmájában két, a vegetatív sejtekre nem jellemző anyag is található, dipikolinsav és a DNS-hez kötő, kis méretű, savas közegben oldódó fehérjék ('small acid soluble protein', SASP). Mindkettőnek fontos szerepe van a protoplazma DNS-ének hővel és kémiai anyagokkal szembeni védelmében. A 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 hatása 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.



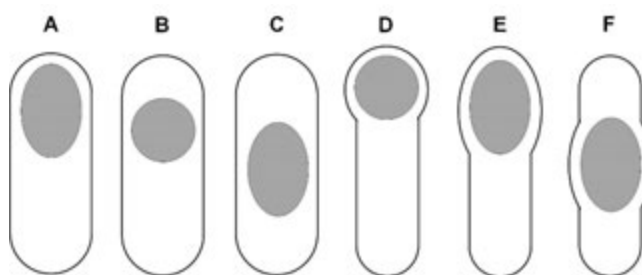
**3.9/2. ábra. A kalcium-dipikolinát kémiai szerkezete**

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 hossz tengelye mentén rendeződik;

(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 cortex, 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, anyagszere 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 megfesthetők. Az endospórákat és vegetatív sejteket megkülönböztető jellemzőket a **3.9/1. táblázat** összegzi.

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          |
| Léghési 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.



---

## 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 tenyészeinek 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 szervezet 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 növesztetni, 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 találkozhatnak, ami gátló hatást fejthet ki növekedésükre.

Ugyanakkor egyre inkább gátjaivá váltak a továbbhaladásnak a bizonytalan, gyakran táptalajfüggő határozóhatások (pl. a telep- illetve sejtmorfológia és egyéb fenotípusos tulajdonságok) valamint a nem vagy csak igen nehezen kitenyésző baktériumok mind szembeötlően nagy száma: a hagyományos tenyésztési 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 szintrof partner jelenlétében képes szaporodni.

Manapság már sokféle újabb táptalajt alkalmaznak mikrobák tenyésztésére, és egyre többféle új izolálási és tenyésztési technikát dolgoznak ki (mikromanipuláció, gradiens 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 tenyésztési 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 tenyésztési eljárásoknál szélesebb körben képesek feltárni, hiszen a molekuláris módszerek ugyan másképp, de szintén szelektívek.

A táptalajok előállításának általános szempontjai a következőkben kerülnek leírásra.

### 4.1.1. Tenyésztéshez szükséges tápanyagok

A baktériumok növekedéséhez különböző mennyiségekben kb. 35-40 elem nélkülözhetetlen. Hat nem fém elem (C, O, H, N, S és P) négy fém 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, $\alpha$ -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. $\alpha$ -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  $1\text{ g l}^{-1}$  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 tenyésztési 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 kémiaiilag nem definiálható, pl. pepton alkalmazása. A peptonok savasan, lúgosan vagy enzimatisz emésztéssel előállított fehérje hidrolizátumok. A komplex tápközégek 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,

transzportja a sejtbe gyakran sziderofórok (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 <sub>12</sub> tartalmú enzimek (pl. glutamát mutáz, metil-malonil-CoA mutáz) alkotója                    |
| Cu   | $Cu^{2+}$         | Citokróom oxidáz, plasztocianin, nitrit reduktáz, oxigenázok, szuperoxid diszmutázok része                         |
| Mo   | $MoO_4^{2-}$      | Nitrát reduktáz, nitrogeáz, xantin dehidrogenáz, formiát dehidrogenáz enzimek alkotója                             |
| Zn   | $Zn^{2+}$         | Karbonsav anhidráz, alkohol dehidrogenáz, alkalikus foszfátáz, aldoláz, RNS és DNS polimeráz, proteinázok alkotója |
| Ni   | $Ni^{2+}$         | Ureáz, hidrogenáz és F <sub>430</sub> kofaktor alkotója                                                            |
| V    | $V^{4+}$          | Vanádium függő nitrogeáz, brómperoxidáz enzimek alkotója                                                           |
| Se   | $SeO_3^{2-}$      | Formiát dehidrogenáz, hidrogenáz, <i>Clostridium</i> -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 autoinducer |

A két és háromértékű kationok neutrális és enyhén lúgos pH értéken gyakran képeznek oldhatatlan hidroxidokat vagy foszfátokat, ezzel elérhetetlenné válhatnak egy tenyésztőtalajban. Ezért tárolják gyakran a szervesetlen 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.

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

| Vitamin                           | fiziológiai szerepe                                                                                                          |
|-----------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| p-aminobenzoészav                 | Tetrahydrofolsav prekursora (C1 komponens transzfer)                                                                         |
| Biotin (B <sub>7</sub> )          | Széndioxid fixáció és felszabadítás (több karboxiláz enzim kofaktora), szerepe van a sejtek zsír és aminosav anyagcseréjében |
| Koenzim M                         | Metán előállítás                                                                                                             |
| Folsav (B <sub>9</sub> )          | Sejtek aminosav és nukleinsav anyagcseréjében vesz részt, a tetrahydrofolsav szerepet játszik a C1 metabolizmusban           |
| Liponsav                          | Piruvát dehidrogenáz komplex prosztetikus csoportja                                                                          |
| Tiamin (B <sub>1</sub> )          | Dekarboxilázok és transzketolázok prosztetikus csoportja                                                                     |
| Riboflavin (B <sub>2</sub> )      | FMN és FAD prekursora, flavoproteinek prosztetikus csoportja                                                                 |
| Pirodoxin (B <sub>6</sub> )       | Transzaminázok és aminosav dekarboxilázok prosztetikus csoportja                                                             |
| Cianokobalamin (B <sub>12</sub> ) | Molekuláris átrendeződési reakciókhoz (pl. glutamát mutáz reakció) szükséges                                                 |
| Pantoténsav                       | CoA prekursora, acil csoport hordozó fehérjék prosztetikus csoportja, részt vesz a zsírsav metabolizmusban                   |
| Nikotinsav                        | NAD és NADP prekursora, sok dehidrogenázban megtalálható                                                                     |
| K vitamin                         | Menakinonok prekursora                                                                                                       |
| Hemin                             | Citokrómok prekursora                                                                                                        |

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

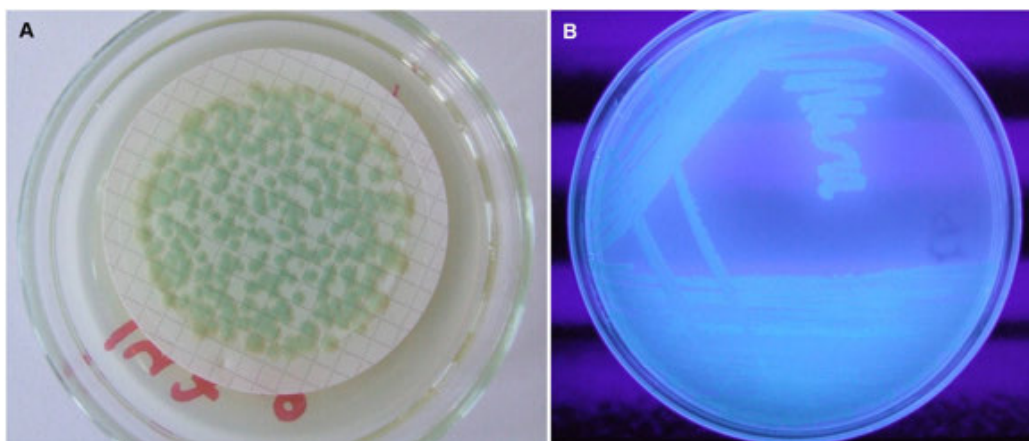
## 4.1.2. Táptalajok szilárdítása

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 keverhetők.



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 hidrolizisével 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,  $\beta$ -D-glükóz,  $\beta$ -D-glükuronsav és  $\alpha$ -L-ramnóz ismétlődő egységekből épül fel. Termotabil gél 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 lemezekben. 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.

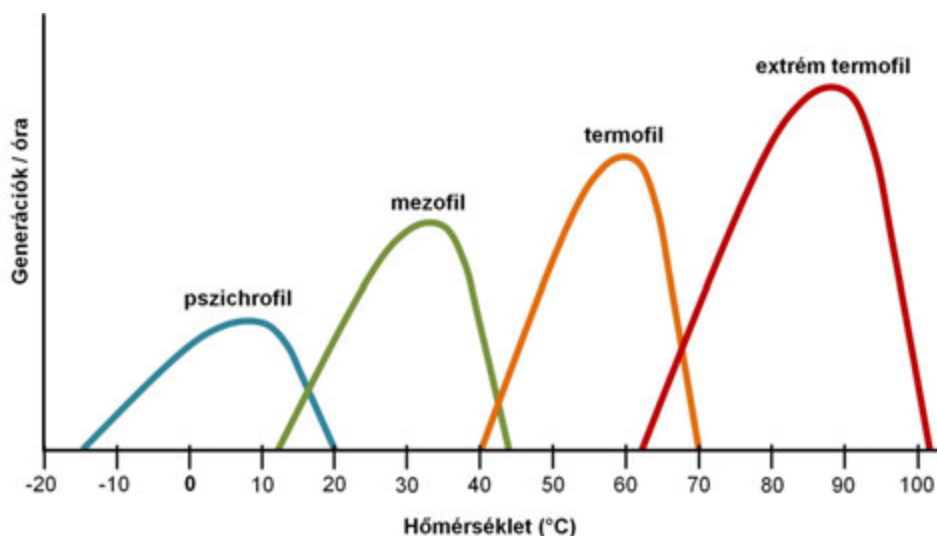
## 4. 2. Baktériumok növekedésének környezeti paramétereai (Tóth Erika)

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  $-17^{\circ}\text{C}$ -on, a maximális értéket a *Pyrolobus fumarii* fajnál írták le,  $+113^{\circ}\text{C}$ -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 optima 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 ( $< 15^{\circ}\text{C}$ ),  $20^{\circ}\text{C}$  felett nem mutatnak szaporodást, a minimumuk akár  $0^{\circ}\text{C}$  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 optima  $4^{\circ}\text{C}$ , maximuma  $12^{\circ}\text{C}$ , vagy a *Psychromonas* nemzetség tagjai, amelyek akár  $-12^{\circ}\text{C}$ -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



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. szezonális), 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 asszociáltak 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 szubsztátok, pl. komposztanyagok, forróvízű 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 ósbaktériumok közül kerül ki, és hogy általában a nem fototróf szervezetek nagyobb hőmérsékleteken is növekedhetnek, mint a fototróf szervezetek.

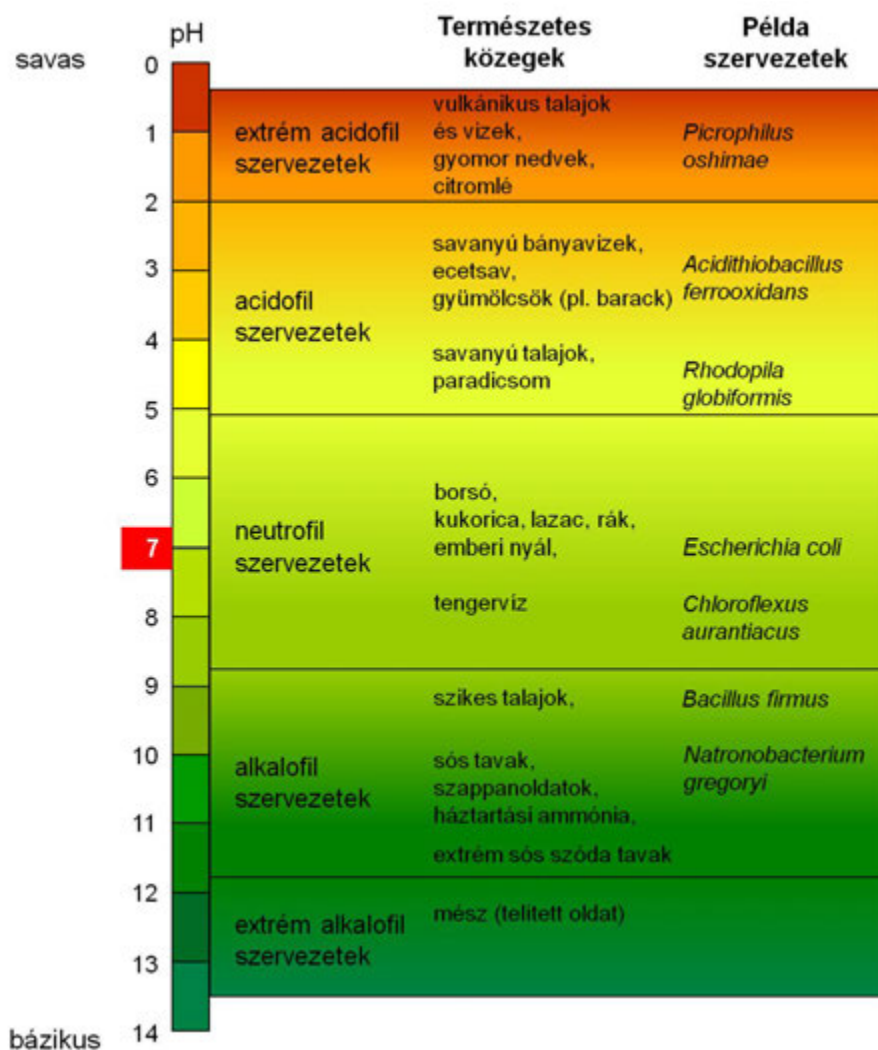
Vajon mi teszi lehetővé a különleges hőmérsékleteken való növekedést?

- A membránok anyagtranszport képessége erőteljesen függ annak fluiditásától: a membránok zsírsavai hideghez adaptálódott szervezeteknél több telítetlen kötést tartalmaznak, a szénláncuk 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 izoprén jelenléte, tipikus zsírsavakat ezen szervezetek nem tartalmaznak.
- A fehérjék harmadlagos és negyedleges szerkezete is illeszkedik 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 termofil 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 extrémítások elviselését a baktériumok hideg- illetve hősokk fehérjék termelésével segítik. Emellett ismert, hogy bizonyos szervezetek krioprotektáns anyagok termelését kezdik meg kedvezőtlen hőmérsékleti feltételek között (pl. vízőldékony szénhidrátok vagy polialkoholok), a 0°C alatt történő növekedéshez bizonyos baktériumok ún. „fagyásgátló” fehérjéket termelnek (pl. *Marinomonas primoryensis*).

A termofil körülmények közötti enzim stabilitást a biotechnológia is kihasználja, pl. a biomaszószerek 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 logaritmus, kifejezi az adott közeg „savasságát” illetve „lúgosságát”. Minden mikroorganizmus egy jól definiálható pH tartományban képes növekedni, a különböző pH tartományokat és természetes előfordulási példákat az **4.2. ábra** mutatja.



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 neutrálshoz 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 enzimeit is adaptálódottak a környezet lúgosságához, ezáltal iparilag is felhasználhatóak pl. biomaszszerekben, lehetnek papíripari cellulázok stb. Az alkalitoleráns szervezetek pH optimuma a neutrálshoz 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 neutrálshoz állnak közel. Ennek oka abban keresendő, hogy a DNS molekulák igen sav-labilak, az RNS molekulák pedig

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 tápközegek lúgosodását  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ ,  $\text{CaCO}_3$  vagy  $\text{NaOH}$  hozzáadásával érhetjük el. A pH savas tartományba való eltolódását  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ , almasav vagy citromsav biztosíthatja, esetenként  $\text{HCl}$ . 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. táblázatban láthatunk példákat is.

4.2/1. táblázat. A prokarióták oxigénhez való viszonya

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

Fontos tudnunk, hogy oxigén jelenlétében számos toxikus vegyület képződik: szuperoxid anion ( $\text{O}_2^-$ ), hidrogén peroxid ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ) és hidroxil gyökök ( $\text{OH}^*$ ). 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 redoxpotenciálal működő vas-kén fehérje) jelenlétében a szuperoxidból hidrogén peroxidot állít elő (sok szulfát redukáló és metanogén baktériumban).

Az aerotoleráns anaerob baktériumok is rendelkeznek ezen enzimek valamelyikével, ha nem, egy fehérje-mentes mangánáz 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 maradvány 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 vízáktívitás 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 vízáktívítási értékű környezeteket és néhány azt toleráló vagy éppen kedvelő példaszervezetet a 4.2/2. táblázat mutat be:

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

| Vízáktívitás ( $a_w$ ) | Anyag/környezet                            | Tipikus példaszervezet                                      |
|------------------------|--------------------------------------------|-------------------------------------------------------------|
| 1,000                  | Kémiailag tiszta víz (pl. desztillált víz) | <i>Caulobacter</i> sp., metilotróf szervezetek              |
| 0,98-0,95              | Főtt húskészítmények, kenyér               | <i>Campylobacter</i> sp., <i>Staphylococcus</i> sp.         |
| 0,995                  | Emberi vér                                 | <i>Streptococcus</i> sp., <i>Escherichia</i> sp.            |
| 0,95-0,98              | Tengervíz                                  | <i>Pseudomonas</i> sp., bíborbaktériumok, <i>Vibrio</i> sp. |
| 0,900                  | Bodzaszirup, sonka                         | Sokféle Gram-pozitív kokusz, pl. <i>Staphylococcus</i> sp.  |
| 0,850-0,910            | Szalámifélék                               | <i>Saccharomyces</i> sp.                                    |
| 0,750                  | Sós kekszek, sózott hal                    | <i>Halobacterium</i> sp., <i>Halococcus</i> sp.             |
| 0,800-0,750            | Dzsemek, lekvárok                          | <i>Debaryomyces</i> sp.                                     |
| 0,650-0,750            | Száritott gyümölcsök, töltött cukorkák     | <i>Xeromyces</i> , 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-ről beszélünk, a természetben a sók széles skálájával találkozhatunk ( $\text{NaHCO}_3$ , 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:

- Az aerob, extrém halofil Archaea-k (pl. *Halobacteriales*) és az anaerob halofil baktériumok (pl. *Haloanaerobiales*) szervezetlen 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 molekulahatárú, 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 igényel 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 tenészténünk. 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 sejtől, vagy telepképző egységből fejlődő sejttömeg. Az ismert eredetű, azonos szám és betűjelzéssel ellátott, folyamatos átoltással létrehozott tiszta tenyészetet baktérium törzsnek nevezzük, amelyek különböző technikák 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



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 anyageseréje 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 befertőződné. 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 életképesek maradnak.

### 4.3.2. A szárítással történő tárolás

Számos módszert írtak le mikroorganizmusok szárítva történő fenntartására, pl. a tenyészetek steril talajhoz keverve, szilika gélben, papírsíkokon 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 sejtsuszpenzió a vákuumban bekövetkezett párolgás miatti hővesztéstől 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 vízel távolítás a sejteket is érinti). A liofilizálást széles körben alkalmazzák, sok, különböző mikroorganizmus életképességét lehet ily módon évtizedekig megőrizni.



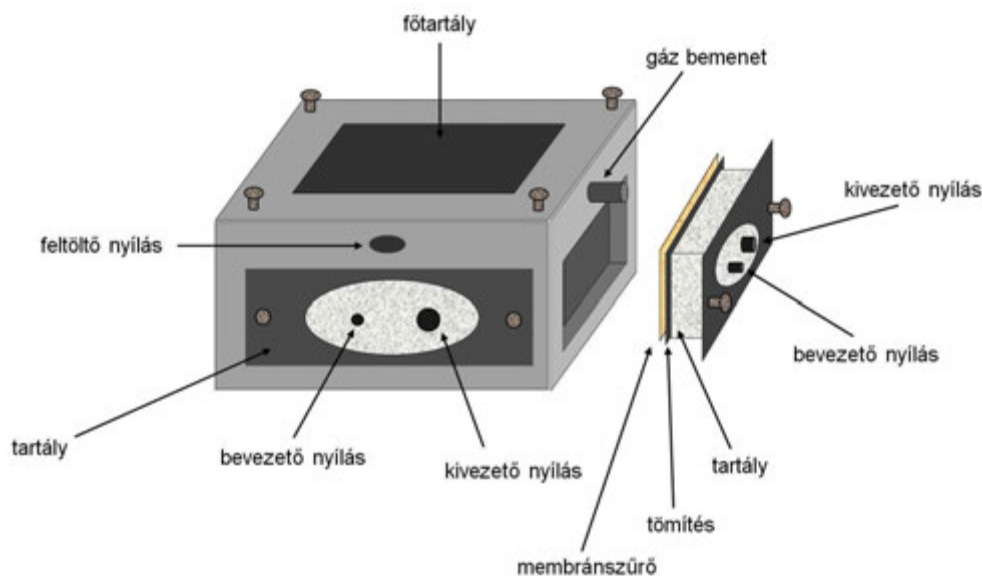


4.3/1. kép. A liofilizáló berendezés

## 4.4. Speciális tenyésztési technikák (Tóth Erika)

Jelenleg számos új tenyésztési technikát fejlesztenek vagy optimalizálnak. 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.

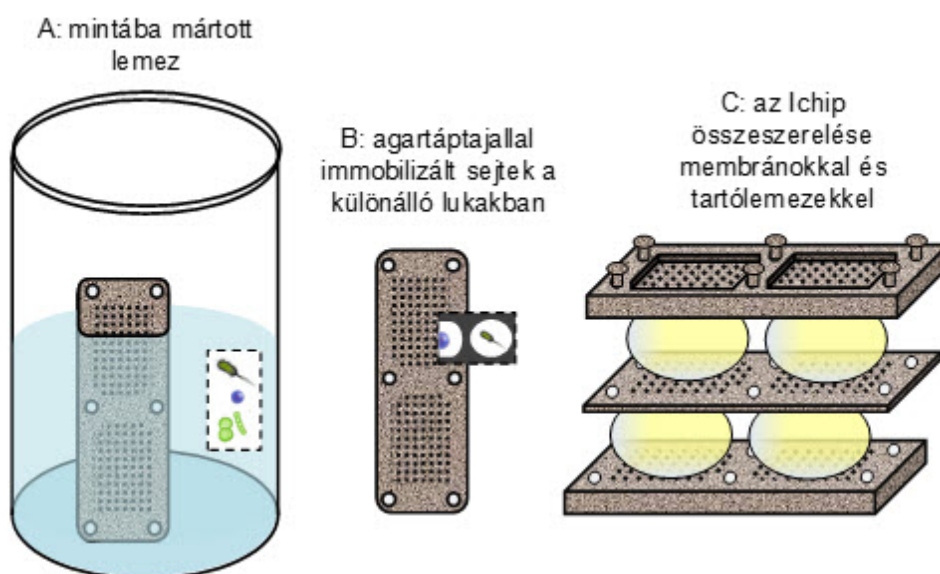
Ezek közül talán a legfontosabb a gradiens terekben történő tenyésztés, hiszen a hozzáférhető növekedési szubsztrátok, elektron akceptorok és donorok, a pH, a különböző sók, az oxigén, a fény intenzitás, a hőmérséklet, avagy a gátló komponensek a természetben gyakran térbeli gradiens mentén oszlanak 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 vízdékony molekulák vagy gázok hosszantartó, folyamatos gradienseinek felállítására. Valójában a kamra egy polikarbonát „doboz”, amelyben egy elkülönült főtartály található. Ebbe öntik a felszilárd táptalajt. A főtartály mellett tápanyagot tartalmazó melléktartályok vannak, melyeket egy félig áteresztő hártával különítenek el a főtartálytól. A membrán engedélyezi a kis molekulák szabad diffúzióját a melléktartályokból a gél tartalmazó főtartályba, de megakadályozza a mikrobák átjutását a tápforrásokot tartalmazó kisebb tartályok felé (4.4/1. ábra).



4.4/1. ábra. A grádiens kamra felépítése

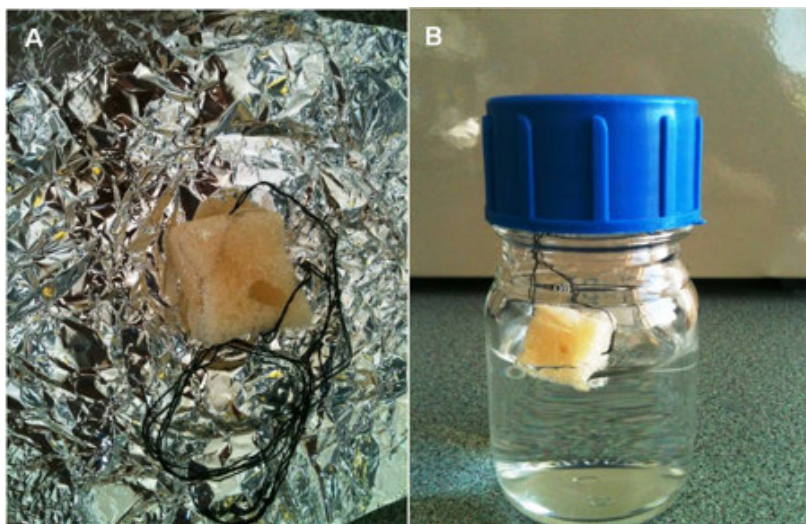
A kamra egy polikarbonát „doboz”, amelyben van egy főtartály (félszilárd táptalajjal feltöltve) és tápanyagot tartalmazó melléktartályok.

Ennek a technikának továbbfejlesztése az ún. Ichip, amely többszörösen átlukasztott, plastikus 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 tenyésztetni 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.

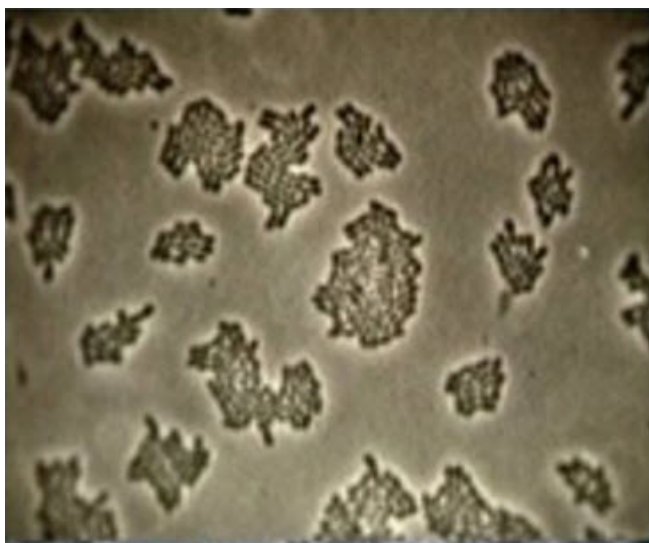


**4.4/1A-B. kép. Poliuretán hab hordozóként történő felhasználása a tenyésztés során**

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

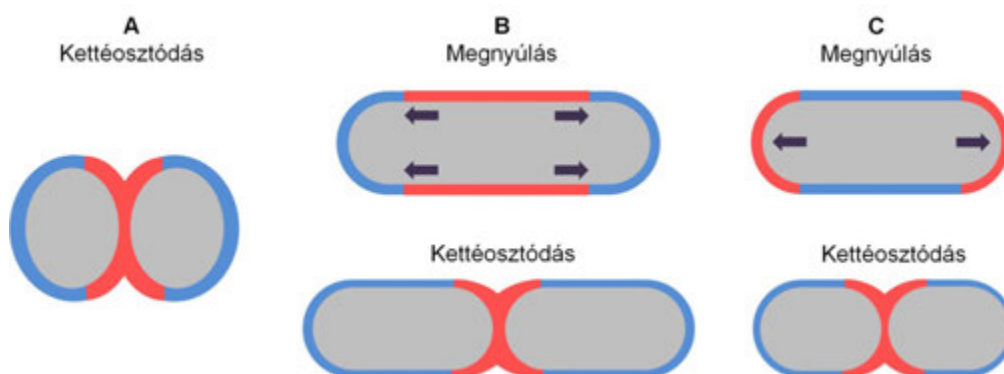
## 4.5. A baktériumsejtek osztódása (Felföldi Tamás)

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. Pálcsika alakú baktériumok sejtosztódásáról fáziskontraszt mikroszkóppal készített mozgóképek**

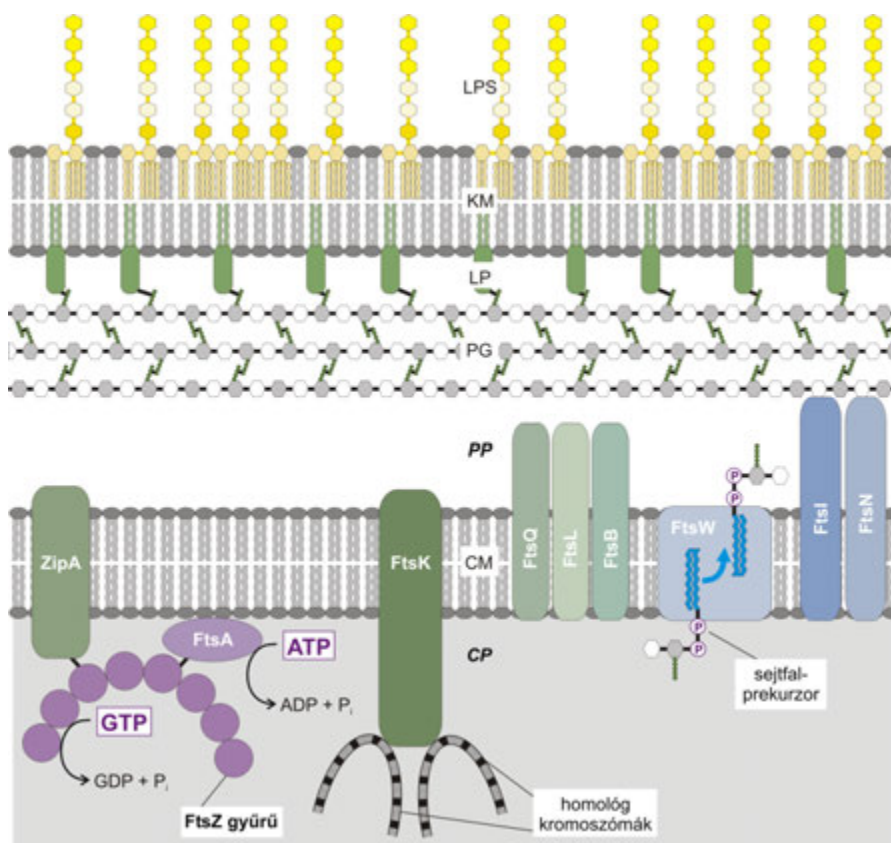
(Felvétel: Lovas Béla)

**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 pálka alakú sejtek középen megnyúlnak, majd kettéválnak, pl. *Bacillus subtilis*, *Escherichia coli*; C  
 típus: a megnyúlás a pálcika alakú sejtek pólusain történik, a kettéosztódás közepén, pl. *Corynebacterium diphtheriae*)

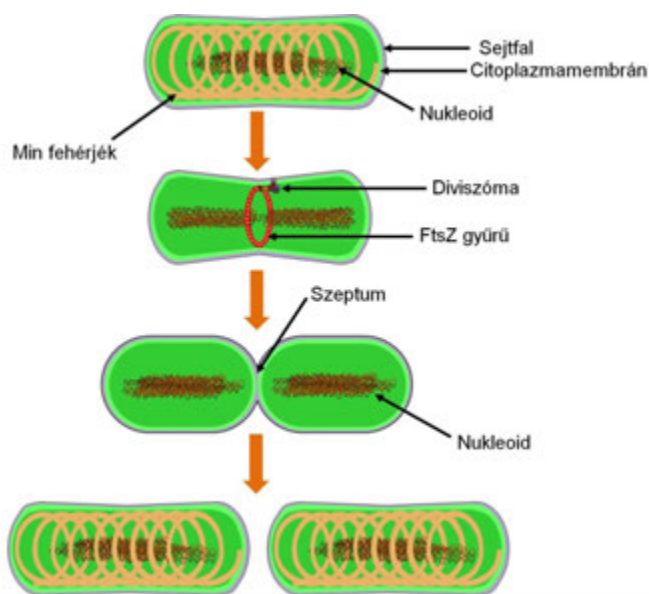
A sejtek osztódása során nagyon fontos szerepe van az Fts (fonalas hőérzékeny, 'filamentous temperature sensitive') fehérjének. Nevük onnan ered, hogy ha az ezeket a fehérjét kódoló génekben mutáció történik, akkor a sejtek képtelenek osztódni, és megnyúlt, fonalas alakot nyernek. A DNS replikációját követően a különböző típusú Fts fehérjék egy „divizóma” 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 hossz tengelyében spirálisan 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 divizóma többi fehérjeje kapcsolódik: az FtsZ gyűrűt membránba horgonyozó 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 lefüződik egymásról. Az FtsZ olyannyira központi szerepet játszik a sejtosztódásban, hogy valamennyi prokariótában, így a mitokondriumban és kloroplasztisban is megtalálható.





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.

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

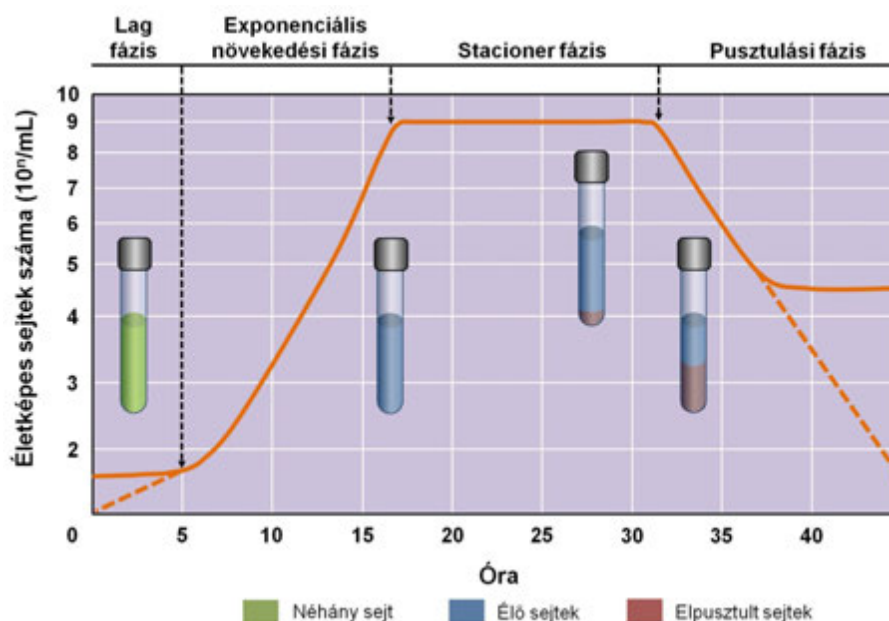
## 4.6. A szaporodási görbe (Felföldi Tamás)

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 görbét (4.6/1. ábra).

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

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





**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 növekvő 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 logaritmusos növekedés fázisa követi, ahol a sejtek osztódásának lényegében nincs gyakorlati korlátja, minden egyes sejtől 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  $\mu$  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 fenti egyenlet az alábbiak szerint módosul:  $dX/dt = 0$ .

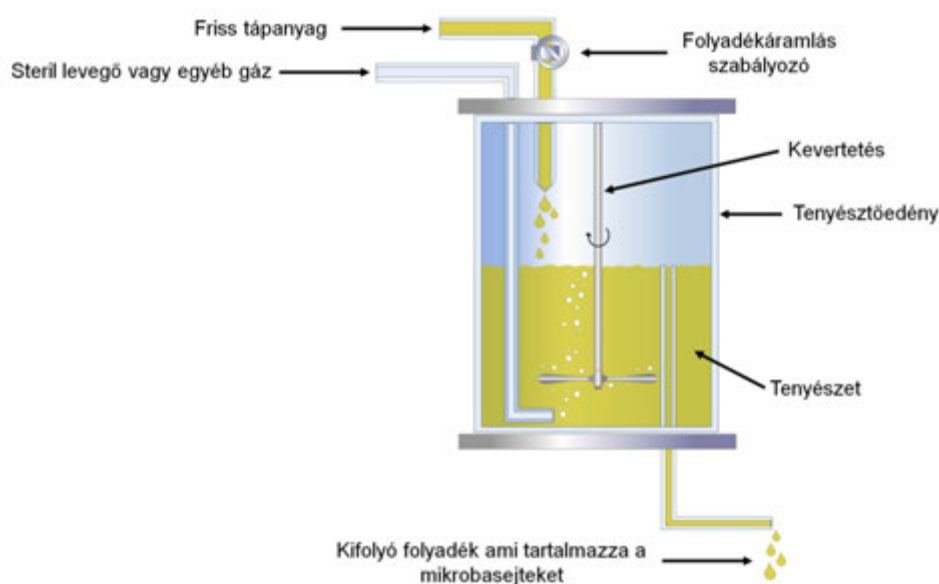
Végül a tenyészet a pusztulási fázisába ér, amit intenzív élősejtszám csökkenés jellemez. Természetesen nem feltétlenül pusztul el a teljes baktérium populáció, hiszen a tenyészetünk például spórák formájában hosszú ideig is életképes maradhat. Sokszor ez a fázis is exponenciális jelleggel rendelkezik,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

## 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 anyagszeréje 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 előállítását a cél, a stationer fázis fenntartása a fontos. A fermentorok kifejezetten ipari mikrobiológiai céllal létesített, általában nagyméretű tenyésztő rendszerek, ahol akár másodlagos metabolitok termelése is hatékonyan megvalósítható.

## 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 kicsinyiségéből 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, szűrővel) és kémiai (oldat, vagy gázfázisú szerekkel) módszerekkel, de mindig a kívánalmaknak megfelelően, a sterilizandó 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 túlélnek 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.

### 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 csíráltatandó tárgy a lánggal közvetlenül érintkezve nem károsodik. Különböző laboratóriumi eszközök (szike, kés, oltótű, oltókacs) nyílt lángon izzítva gyorsan és biztosan sterilizálhatók.

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

#### Sterilizálás 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 endospórák baktériumok a 10-15 perces kezeléssel nem pusztulnak el, így sterilizáló hatás a kifőzés során nem várható.

A pasztörizálás részleges csíráltatás 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 endospórák baktériumok, hanem hőre kevésbé érzékeny szervezetek, mint pl. a saválló sejtfalas *Mycobacterium* spp. sejtjei is túlélhetik. Azonban ultrapasztörizálás esetén a tej, illetve tejszín 135-150 °C-on 2 mp-es hőhatással való kezelése során a termék gyakorlatilag csíráltatlanná válik.

A tindálózás (frakcionált csírámentesítés, 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 utolsóknak kicsírázott endospórákat pusztítja el. Hőérzékeny tápközeg komponensek esetén (pl. zselatin) alkalmazhatjuk.

Sterilizálásra a leghatásosabb módszer a túlnyomáson, telített vízgőz jelenlétében alkalmazott nedves hő. Ez a hétköznapi életünkben is széles körben elterjedt, amikor is az otthoni kuktákban, nyomás alatt, gőzben főzzük az ételünket. 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 sterilizációs idő ennél hosszabb: 30, illetve 20 perc.

#### Sterilizálás sugárzással

Csíráltatásra 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 egyáltalán nem 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 erős 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 elegendő 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 sugározó lámpa) ionizálja az oxigént

és ózon ( $O_3$ ) keletkezik, ami rendkívül erős oxidálószerként, fertőtlenítőszerként ismert. Mint instabil molekula oxigénmolekulára ( $O_2$ ) és egyatomos, rendkívül reagens, úgynevezett naszcensz (atómi 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, áthatolóképesége kicsi, és hatékonyságát a felületeken található szennyeződések a sugárelnyelés révén jelentősen csökkentik.

A nagy energiájú ionizáló sugárzások közül ipari méretekben a jó áthatolóképeségű, rendszerint  $^{60}\text{Co}$ -izotópból származó gamma-sugárzást használják egyszer használatos injekciós tűk, fecskendők, kötszerek, gyógyszerek és egyes élelmiszerek (pl. fűszerek) sterilizálására. 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 sterilé válik. Ez a módszer hatását tekintve nem felel meg teljesen a sterilizálás alapelveinek, mert a mikroorganizmusok a szűrés során nem pusztulnak el. A szűrők 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  $0,22\ \mu\text{m}$  átmérőjű membránszűrők a legalkalmasabbak, ám ezek a vírusokat áteresztik, utóbbiak kiszűrésére még finomabb pórusméretű ( $0,02\text{--}0,05\ \mu\text{m}$ ) 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 tenyésztethetők 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)



### Sterilizálás kémiai módszerekkel

A kémiai anyagok széles köre alkalmas a mikrobák gátlására (lásd fertőtlenítőszer rész). Az anyagok egy része csupán szaporodásában gátolja a baktériumokat (bakteriosztatikus hatás), más része viszont előli (baktericid hatás). Az, hogy egy anyag sztatikus vagy cid hatású, az anyagi minőségen kívül függ a koncentrációtól és a behatási időtől is. A kémiai sterilizációra 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 sterilizációra használt anyagok lehetnek folyékony, vagy gáz halmazállapotúak. A folyékony szereket főként felületek sterilizálására 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 alkálító hatásuk révén a mikrobiális fehérjét, 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 sterilizálásában van nagy jelentőségük. A gázokkal és gőzökkel sterilizett anyagok és eszközök nem használhatók fel azonnal, hanem meghatározott ideig szellőztetni kell őket, hogy toxikus hatásuk megszűnjön. A nagy tisztaságú mikrobiológiai szekrények (lamináris boxok) "záro sterilizálását" is formaldehid gőzzel végzik. A "gázsterilizátorok" alkalmazása nagy körütekintést igényel, mert az alkálító 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 hatásmechanizmusuk szerint.

Az alkoholok közül az etilalkohol és az i-propil-alkohol 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 fehérjét, továbbá vízelvonó hatása van. Az abszolút alkohol (100%-os) vízelvonó hatása a legjobb, de nem koagulálja a fehérjét. 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 műtői területeket, az eszközöket, a kötszereket, sőt a műtők levegőjét is. A fenol fehérjét 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, Cl, 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



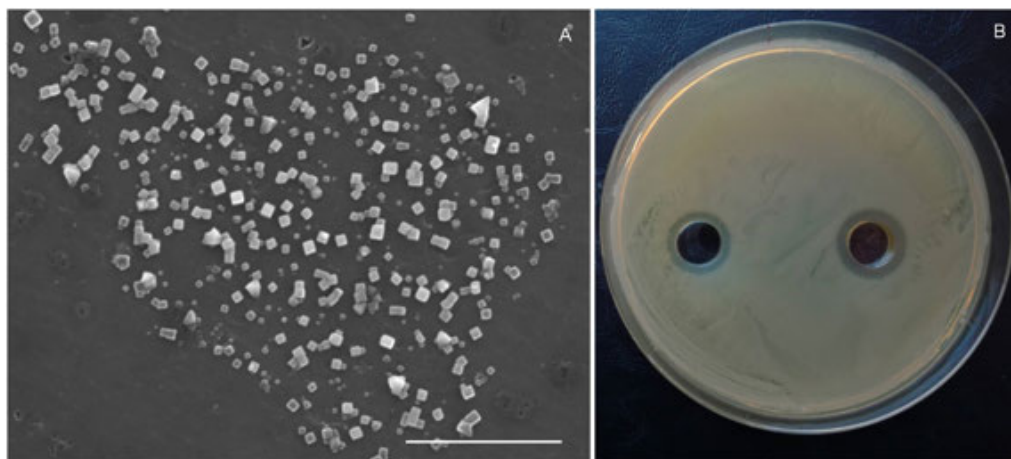
készítmények. A nátrium-hipoklorit (Hypo: 8% NaClO és 1% NaOH keveréke) az egyik legrégebben használt kiváló fehérítő, szagtalanító és fertőtlenítőszer. A klór és vegyületeinek hatása azon alapszik, hogy vizes oldataikban bomlás közben erős oxidálószer, naszcensz (atomi állapotú) oxigén ('O') szabadul 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 detergenssekkel képzett komplexeinek vizes oldatai) sebészeti bemosakodásra is alkalmasak. A sebfertőtlenítő Betadine oldat, illetve kenőcs (Povidon-jód komplex tartalmú készítmények, polivinil-pirrolidon polimer jódal 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 fertőtlenítőszer, 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 szulfhidril-csoportokhoz kötődve hatnak, főként a fehérjéket károsítják. Szerves, vagy szervetlen sóik formájában, elsősorban ezüst- és higanytartalmú készítmények vannak forgalomban. Nagy hatékonyságúknak bizonyulnak nanoezüst tartalmú fertőtlenítőszer, 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 detergens, vagy felületaktív anyagok olyan szerves molekulák, melyeket egy hosszú hidrofób szénlánc és egy hidrofíl "fej" alkot. A szénlánc töltése alapján beszélünk nem ionos, valamint anion- és kationaktív detergensokról. A nem ionos felületaktív anyagoknak nincs számottevő biocid (élő szervezeteket károsító anyag) hatásuk és az anionos detergens is csak korlátozott mértékben használható gyenge hatékonyságuk miatt. Ebbe a csoportba tartoznak a szappanok, amelyek hosszú szénláncú karbonsavak (zsírsavak) nátrium- vagy káliumsói. Önmagukban nem fertőtlenítenek, de zsíroló hatásuknál fogva hatékony tisztítószer. A három csoport vegyületei közül a kationaktív detergens a legjobb fertőtlenítőszer. Közéjük tartoznak a kvaterner ammóniumsók. A felületaktív anyagok hosszú szénláncukkal a sejtmembrán belső lipidrétegébe süllyednek, míg poláros, vízóldékony 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 sejtől. 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.



**4.8/2A-B. kép. Nanoezüst részecskékről készült pásztázó elektronmikroszkópos (SEM) felvétel (méretarány 5  $\mu\text{m}$ ) (A) és különböző szemcseméretű oldatának antimikrobiális hatásának kimutatása agardiffúziós teszttel (B)**

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

---

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

A prokarióták világában a morfológiai változatosság - az eukariótákhoz viszonyítva - relatíve csekély. Végletekig egyszerű a sejtés élethez szükséges *alapanyagcsere* is. A sejtfall 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 sejtés 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 organelumnak 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 sejtfall 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 megértéséhez. Aki a bakteriális energetikai anyagcserét mélységében megérti, rájön, hogy nem túlzóak azok a szakirodalomban bőségesen megtalálható kijelentések, hogy a baktériumok alkotják bioszféra 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 molekulákka 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 ( $\text{kg m}^2 \text{s}^{-2}$ ). 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°C-al történő megemeléséhez (pontosabban 287,5 K-ről 288,5 K-re emeléséhez).

$$1 \text{ cal} = 4,184 \text{ J}$$

$$1 \text{ J} = 0,239 \text{ cal}$$

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

közötti hőmérséklet különbséget a prokarióta sejtek általában nem tudják munkavégzésre igénybe venni. A biológiai rendszerekben a tárolt energia kiemelt fontosságú. A molekulák kémiai kötése 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. állapotváltozók 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) energiátartalmát 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!

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

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.

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

ahol  $U_A$  a rendszer kezdeti energiája,  $U_B$  a rendszer energiája a végállapotban; kémiai reakciók esetén  $U_{\text{reaktánsok}}$  a reakcióba lépő anyagok energiája,  $U_{\text{termékek}}$  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 ( $H$ ):

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

ahol  $\Delta H$  az entalpia változás,  $p$  a nyomás,  $\Delta V$  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  $\Delta H$  előjele árulja el, hogy a folyamat endoterm ( $\Delta H > 0$ ), vagy exoterm ( $\Delta H < 0$ ). Az endoterm folyamat esetében a rendszer hőt von el környezetéből (maga lehül), 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°C) hőmérsékleten (definíciószerűen) 0. A kémiai reakciók entalpiaváltozása azonban kiszámítható. A képződéshő, ill. reakcióhő megfelelő mérőrendszerek alkalmazásával (kaloriméter) megmérhető.

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 ( $\Delta S$ ) 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:

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

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.

$$G = H - TS$$

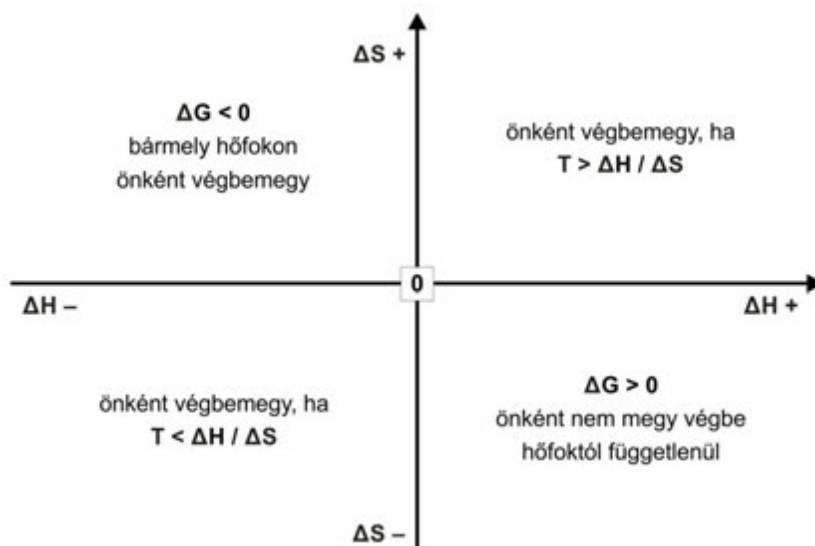
ahol G a Gibbs féle szabadenergia, H a rendszer entalpiája (hőtartalma), T a hőmérséklet K fokokban és S a rendszer entrópiája. Ha egy rendszer hőmérséklete (T) és nyomása nem változik, akkor egy reakció önként akkor fog lezajlani, ha a Gibbs féle szabadenergia változás értéke negatív.

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

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

$$\Delta G = \sum \Delta G_K(\text{termékek}) - \sum \Delta G_K(\text{reaktánsok})$$

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



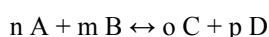
### 5.1/1. ábra. A Gibbs féle szabadenergia és az entalpia összefüggése önként végbemenő kémiai reakciók esetén

Egy rendszer Gibbs féle szabadenergia változását a rendszer állapotváltozók 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 ( $\Delta G^0$ ) értéke 1013,25 hPa nyomásra és 1,0 M reaktáns és termék oldatkonzentrációra (gázok esetén 1013,25 hPa nyomás) vonatkozik. Ha még a víz proton koncentrációját is figyelembe vesszük, akkor a  $\Delta G^{0'}$  érték 7-es pH meglétére utal. Olyan kémiai folyamatokban, amelyekben a  $H^+$  részt vesz a pH-t az alábbi összefüggés szerint tudjuk figyelembe venni:

$$\Delta G^{0'} = \Delta G^0 + m \Delta G_f^0(H^+)$$

ahol  $m$  a reakcióban részt vevő protonok nettó értéke (proton felszabadulás esetén pozitív, protonfogyás esetén negatív érték) és a  $\Delta G_f^0(H^+)$  tag pH 7 és 25°C értéken a proton képződés szabadenergia változása, vagyis - 39,83 kJ M<sup>-1</sup>.

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



reakció esetén

$$\Delta G = \Delta G^0 + RT \ln([C]^o [D]^p / [A]^n [B]^m)$$

ahol  $R$  az egyetemes gázállandó,  $T$  a hőmérséklet K fokokban, majd pedig a termékek és reaktánsok mólkonzentrációjának (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

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



Az egyetemes gázállandó (R) értéke  $8,29 \text{ kJ}^{-1} \text{ K}^{-1}$ . A standard érték megadásánál  $25^\circ\text{C}$  (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  $\Delta G$  érték ismeretében következtethetünk.

Az egyes kémiai reakciók Gibbs féle szabadenergia változását a korábban már felírt 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:

$$\Delta G^{0'} = \sum \Delta G^{0'}_{K(\text{termékek})} - \sum \Delta G^{0'}_{K(\text{reaktánsok})}$$

Az **5.1/1. táblázatban** 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 egyeznie; 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<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>);
- egy elem ionjának az oxidációs száma megegyezik az ion töltésével (pl. az S<sup>2-</sup> esetében - 2, a Mn<sup>2+</sup> esetében +2);
- egy molekulában az azt alkotó atomok oxidációs számának összege 0, vagyis definíciószerűen „semleges” (pl. CH<sub>4</sub>, a metánban a C oxidációs száma -4 és a 4 hidrogén együttesen +4; a CO<sub>2</sub> molekulában a C oxidációs száma +4, a 2 oxigén 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<sub>4</sub><sup>2-</sup> a S oxidációs száma +6 és a 4 oxigén 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<sub>6</sub>H<sub>12</sub>O<sub>6</sub>) molekulában a C oxidációs száma 0, akárcsak a tejsav (C<sub>3</sub>H<sub>6</sub>O<sub>3</sub>) esetében. Az etilalkoholban (C<sub>2</sub>H<sub>6</sub>O) - 4.

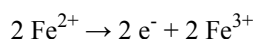
**5.1/1. táblázat. A (mikro)biológiai folyamatokban leggyakrabban előforduló vegyületek (ionok) Gibbs féle képződési szabadenergia értékei (kJ M<sup>-1</sup>)**

| Vegyület (ion)                | $\Delta G^{0'}$ | Vegyület (ion)                | $\Delta G^{0'}$ |
|-------------------------------|-----------------|-------------------------------|-----------------|
| Acetaldehid                   | -139.9          | H <sub>2</sub> O              | -237.17         |
| Acetát                        | -369.41         | H <sub>2</sub> O <sub>2</sub> | -134.1          |
| Aceton                        | -161.17         | H <sub>2</sub> S              | -27.87          |
| Alanin                        | -371.54         | H <sub>2</sub> Se             | -77.09          |
| Arginin                       | -240.2          | HCO <sup>3-</sup>             | -586.85         |
| Aszpartát                     | -700.4          | HgS                           | -49.02          |
| Benzol                        | +124.5          | HS <sup>-</sup>               | +12.05          |
| Butirát                       | -352.63         | Laktát                        | -517.81         |
| C <sub>2</sub> H <sub>4</sub> | 68.12           | Laktóz                        | -1515.24        |
| C <sub>2</sub> H <sub>6</sub> | -32.9           | Malát                         | -845.08         |
| CaCO <sub>3</sub>             | -1129           | Metilamin                     | -40.0           |
| CH <sub>3</sub> OH            | -175.39         | Metionin                      | -502.92         |

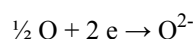
| Vegyület (ion)                            | $\Delta G'^0$        | Vegyület (ion)                              | $\Delta G'^0$         |
|-------------------------------------------|----------------------|---------------------------------------------|-----------------------|
| CH <sub>4</sub>                           | -50.75               | Mn <sup>2+</sup>                            | -227.93               |
| CHCl <sub>3</sub>                         | -73.72               | Mn <sup>3+</sup>                            | -82.12                |
| Cisztein                                  | -339.8               | MnO <sub>2</sub> <sup>4+</sup>              | -456.71               |
| Citrát                                    | -1168.34             | MnO <sup>4+</sup>                           | -506.57               |
| CO                                        | -137.34              | MnSO <sub>4</sub>                           | -955.32               |
| CO <sub>2</sub>                           | -394.4               | MoS <sub>2</sub>                            | -225.42               |
| CO <sub>3</sub> <sup>2-</sup>             | -527.90              | N <sub>2</sub> O                            | +104.18               |
| Cu <sup>+</sup>                           | +50.28               | n-Butanol                                   | -171.84               |
| Cu <sup>2+</sup>                          | +64.94               | NH <sub>3</sub>                             | -26.57                |
| CuS                                       | -49.02               | NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>                | -79.37                |
| Dimetilamin                               | -3.3                 | NO                                          | +86.57                |
| Etanol                                    | -181.75              | NO <sub>2</sub>                             | +51.95                |
| Fe <sup>2+</sup>                          | -78.87               | NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>                | -37.2                 |
| Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub> (hematit)  | -724.2               | NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>                | -111.34               |
| Fe <sup>3+</sup>                          | -4.6                 | OH <sup>-</sup>                             | -157.3 pH = 14 esetén |
| Fe <sub>3</sub> O <sub>4</sub> (magnetit) | -1015                | OH <sup>-</sup>                             | -198.76 pH = 7 esetén |
| FeCO <sub>3</sub>                         | -673.23              | Oxalát                                      | -674.04               |
| Fenol                                     | -47.6                | Palmitinsav                                 | -305                  |
| FeS <sub>2</sub>                          | -150.84              | PbS                                         | -92.59                |
| FeSO <sub>4</sub>                         | -829.62              | Piruvát                                     | -474.63               |
| Formaldehid                               | -130.54              | PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup>               | -1026.55              |
| Formiát                                   | -351.04              | Propionát                                   | -361.08               |
| Fruktóz                                   | -951.38              | Ribóz                                       | -757.3                |
| Furmarát                                  | -604.21              | S <sup>2-</sup>                             | +85.8                 |
| Glicerát                                  | -658.1               | S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup> | -513.4                |
| Glicerín                                  | -488.52              | SeO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>              | -439.95               |
| Glicerinaldehid                           | -437.65              | SeO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>              | -744.6                |
| Glicin                                    | -314.96              | SO <sub>3</sub> <sup>2-</sup>               | -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 <sup>+</sup>                            | 0 pH = 0 esetén      | Urea                                        | -203.76               |
| H <sup>+</sup>                            | -39.83 pH = 7 esetén | ZnS                                         | -198.60               |
| H <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>            | -623.16              | α-Ketoglutarát                              | -797.55               |

## 5.2. Elektron donorok és elektron akceptorok

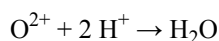
A kémiai reakciók legtöbbje atomok közötti elektronátadással is jár, amely akár új kémiai kötések kialakulásához is vezethet. Az az atom, amelyik elektront ad le oxidálódik (az elektronleadás oxidáció), míg az, amelyik elektront vesz fel redukálódik (az elektronfelvétel redukció). Miután kémiai reakciókban „az elektronok megmaradnak”, ezért miközben egy atom, vagy molekula oxidálódik, egy másiknak redukálnia 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 ( $\text{Fe}^{2+}$ ) ionok oxidációja molekuláris oxigén jelenlétében a citokróom láncban. Itt pusztán elektron átvitelt figyelhetünk meg.



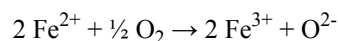
elektron donor félreakció



elektron akceptor félreakció

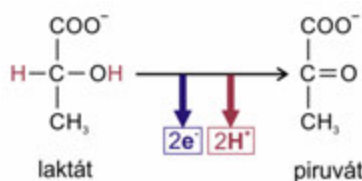


víz képződése



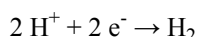
a reakció egyenlet

Másik példaként vegyük szemügyre a tejsav - piroszölősav átalakulást:

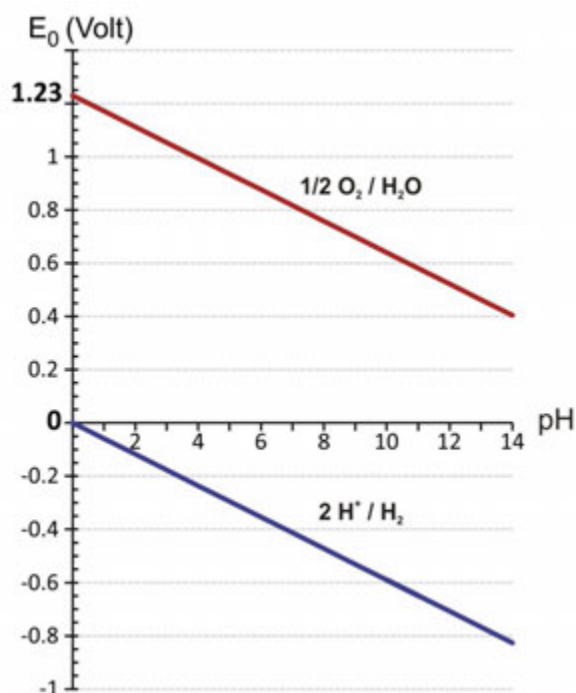


Ebben az esetben a tejsav oxidálódik és piroszölőssavvá alakul, miközben két elektront és két protont vesz. Ez az elektron donor félreakció. Az elektron akceptor félreakcióban pedig a  $\text{NAD}^+$  molekula két elektront vesz fel és  $\text{NADH} + \text{H}^+$  molekulává alakul át. Amint az a biológiai 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 akzeptorként viselkednek-e a redox reakciókban. Az anyagok elektron veszteségi, ill. elektron felvételi erélyét redox potenciálnak nevezzük (E) és a referenciának kijelölt hidrogénhez viszonyítva voltban (V) mérjük:



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.



**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  $\text{H}_2$  és  $\text{O}_2$  párosában előbbi elektrondonor, utóbbi elektron akceptor lesz. Másképp megfogalmazva a negatívabb redoxpotenciálú anyag redukálja a pozitívabb redoxpotenciálút, miközben maga oxidálódik.

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

| Redox pár                                                                                                 | $E_0'$ (V) |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| $\text{SO}_4^{2-} / \text{HSO}_3^-$                                                                       | -0.52      |
| $\text{CO}_2 / \text{formiát}$                                                                            | -0.43      |
| $2 \text{H}^+ / \text{H}_2$                                                                               | -0.41      |
| $\text{S}_2\text{O}_3^{2-} / \text{HS}^- + \text{HSO}_3^-$                                                | -0.40      |
| Ferredoxin ox / red                                                                                       | -0.39      |
| $\text{NAD}^+ / \text{NADH} + \text{H}^+$                                                                 | -0.32      |
| Citokróm $c_3$ ox / red                                                                                   | -0.29      |
| $\text{CO}_2 / \text{acetát}^-$                                                                           | -0.29      |
| $\text{S}_0 / \text{HS}^-$                                                                                | -0.27      |
| $\text{CO}_2 / \text{CH}_4$                                                                               | -0.24      |
| $\text{FAD} / \text{FADH}_2$                                                                              | -0.22      |
| $\text{SO}_4^{2-} / \text{HS}^-$                                                                          | -0.217     |
| Acetaldehid / etanol                                                                                      | -0.197     |
| Piruvát <sup>-</sup> / laktát <sup>-</sup>                                                                | -0.19      |
| FMN / FMNH                                                                                                | -0.19      |
| Dihidroxiaceton foszfát / glicerinfoszfát                                                                 | -0.19      |
| $\text{HSO}_3^- / \text{HS}^-$                                                                            | -0.116     |
| Menakinon ox / red                                                                                        | -0.075     |
| $\text{APS} / \text{AMP} + \text{HSO}_3^-$                                                                | -0.060     |
| Rubredoxin ox / red                                                                                       | -0.057     |
| $\text{S}_4\text{O}_6^{2-} / \text{S}_2\text{O}_3^{2-}$                                                   | +0.024     |
| Fumarát <sup>2-</sup> / szukcinát <sup>2-</sup>                                                           | +0.033     |
| Citokróm b ox / red                                                                                       | +0.035     |
| Ubikinon ox / red                                                                                         | +0.113     |
| $\text{AsO}_4^{3-} / \text{AsO}_3^{3-}$                                                                   | +0.139     |
| $\text{Fe}(\text{OH})_3 + \text{HCO}_3^- / \text{FeCO}_3 (\text{Fe}^{3+} / \text{Fe}^{2+}, \text{pH } 7)$ | +0.20      |
| $\text{S}_3\text{O}_6^{2-} / \text{S}_2\text{O}_3^{2-} + \text{HSO}_3^-$                                  | +0.225     |
| Citokróm $c_1$ ox / red                                                                                   | +0.23      |
| $\text{NO}_2^- / \text{NO}$                                                                               | +0.36      |
| Citokróm $a_3$ ox / red                                                                                   | +0.385     |
| $\text{NO}_3^- / \text{NO}_2^-$                                                                           | +0.43      |
| $\text{SeO}_4^{2-} / \text{SeO}_3^{2-}$                                                                   | +0.475     |
| $\text{Fe}^{3+} / \text{Fe}^{2+} (\text{pH } 2)$                                                          | +0.77      |
| $\text{Mn}^{4+} / \text{Mn}^{2+}$                                                                         | +0.798     |
| $\text{O}_2 / \text{H}_2\text{O}$                                                                         | +0.82      |
| $\text{ClO}_3^- / \text{Cl}^-$                                                                            | +1.03      |
| $\text{NO} / \text{N}_2\text{O}$                                                                          | +1.18      |
| $\text{N}_2\text{O} / \text{N}_2$                                                                         | +1.36      |

Egy redox reakcióban résztvevő párok potenciálkülönbsége ( $\Delta E_0'$ ) 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  $96,48 \text{ kJ V}^{-1}$  és

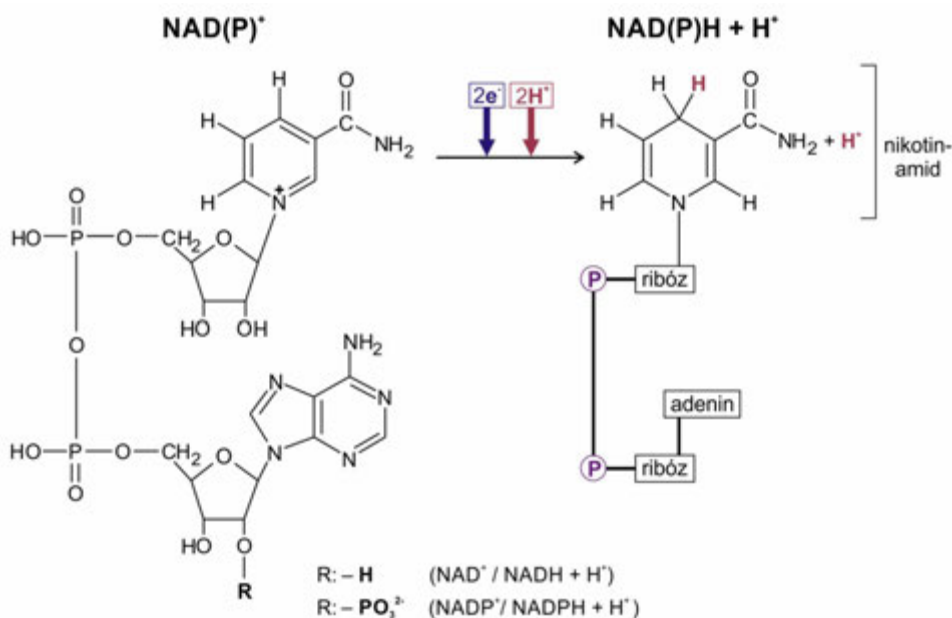
$$\Delta E_0' = E_0'(\text{elektron akceptor}) - E_0'(\text{elektron donor})$$

(Megjegyezzük, hogy  $1 \text{ M}$  (vagyis  $6 \times 10^{23}$ ) elektron töltése  $96480 \text{ coulomb.}$ )

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  $1 \text{ M}$  mennyiségét feltételezi. A valóságban pedig ezek koncentrációja lényegesen különbözhet. Gondoljunk csak arra, hogy pl.  $\text{pH } 7$  értéken a  $\text{Fe}^{3+}$  ionok oldhatatlan  $\text{Fe(OH)}_3$  csapadék formájában kiválnak, vagyis ezen a  $\text{pH-n}$  a  $\text{Fe}^{3+}/\text{Fe}^{2+}$  redszerből a  $\text{Fe}^{3+}$  szinte hiányzik, míg  $\text{pH } 2$  értéken akár a  $\text{Fe}^{2+}$  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 ( $\text{pH } 7$ ,  $298 \text{ K}$  és  $1013,25 \text{ hPa}$ ),  $R$  az egyetemes gázállandó ( $8,31 \text{ J K}^{-1} \text{ M}^{-1}$ )  $T$  az abszolút hőmérséklet ( $\text{K}$ ),  $F$  pedig a Faraday féle szám ( $96,48 \text{ kJ V}^{-1}$ ),  $n$  az átvitt elektronok / töltések száma. A  $2,303 \text{ RT/nF}$  értéke  $0,058 \text{ V}$ , ha  $n = 1$ , míg  $0,03 \text{ V}$ , ha  $n = 2$ .

Lényeges észlelnünk azt is, hogy a sejtekben az energiaforrásként szolgáló redox párok (elektron donor anyag és elektronakceptor anyag) között a kapcsolat leggyakrabban elektron, ill.  $\text{H}$  (proton és elektron) szállító kismolekulák közreműködésével zajlik. Ilyen molekulák jellemzően a nikotinsav adenin dinukleotid ( $\text{NAD}^+$ ), illetve a foszfátja, a  $\text{NADP}^+$ . Megjegyezzük, hogy a  $\text{NAD}^+ / \text{NADH} + \text{H}^+$  inkább a katabolikus folyamatokban, míg a  $\text{NADP}^+ / \text{NADPH}$  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 találhatóak a sejtekben), hiszen folyamatosan redukálódva, ill. oxidálódva regenerálódnak.

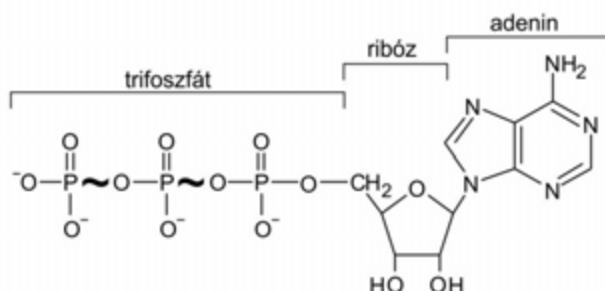


**5.2/2. ábra. A  $\text{NAD}^+$  és a  $\text{NADP}$  szerkezete**



## 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 kötések tartalmazó (foszfát) vegyületek. A nagyenergiájú kötések esetében  $\Delta G^0 > -25-30 \text{ kJ M}^{-1}$ . 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 adenosin trifoszfát szerkezete

~ nagyenergiájú foszfoanhidrid kötések

A leggyakoribb nagyenergiájú vegyületeket az 5.3/1. táblázatban 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 | $\Delta G^0, \text{kJ M}^{-1}$ |
|--------------------------------------------------|---------------------------|--------------------------------|
| foszfoenol-piruvát                               | enol foszfát              | -51,6                          |
| 1,3-biszfoszfo-glicerát                          | acil foszfát              | -51,9                          |
| $\text{ATP} \rightarrow \text{AMP} + \text{P}_i$ | foszfoanhidrid            | -45,6                          |
| $\text{ATP} \rightarrow \text{ADP} + \text{P}_i$ | foszfoanhidrid            | -31,8                          |
| $\text{ADP} \rightarrow \text{AMP} + \text{P}_i$ | foszfoanhidrid            | -31,8                          |
| acetyl-CoA                                       | tioészter                 | -35,7                          |
| acetyl-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                          |

Amint láthatjuk az ATP nagyenergiájú kötéseinek hidrolízise mintegy  $-35 \text{ kJ M}^{-1}$  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 [ $\text{P}_i$ ]). Ilyen körülmények között 1 M ATP szintézisének az aktuális energiaigénye  $-55-60 \text{ kJ M}^{-1}$  érték.

Habár az ATP a sejtek rövid távon, dinamikusán 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- $\beta$ -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.

## 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  $\text{NADH} + \text{H}^+ / \text{NAD}^+$  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  $\text{CO}_2$  fixáció változatos mechanizmusait mutatjuk be, vagy a sejtek nagyon fontos szerkezeti elemeinek végső szintézisét (pl. sejtfa 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 koncentrálnunk, 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 milliárdnyi molekulája végzi az anyagcsere folyamatokat. Ennek a hihetetlenül komplex gépezetnek a működtetése másodpercenként 2 milliárdnál 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 ősből rendszer, a *szubsztrát szintűfoszforiláció*. A másik esetben az ATP szintézise, a *foszforiláció proton hajtóerő segítségével*, annak rovására történik. A proton hajtóerő létrejötte

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

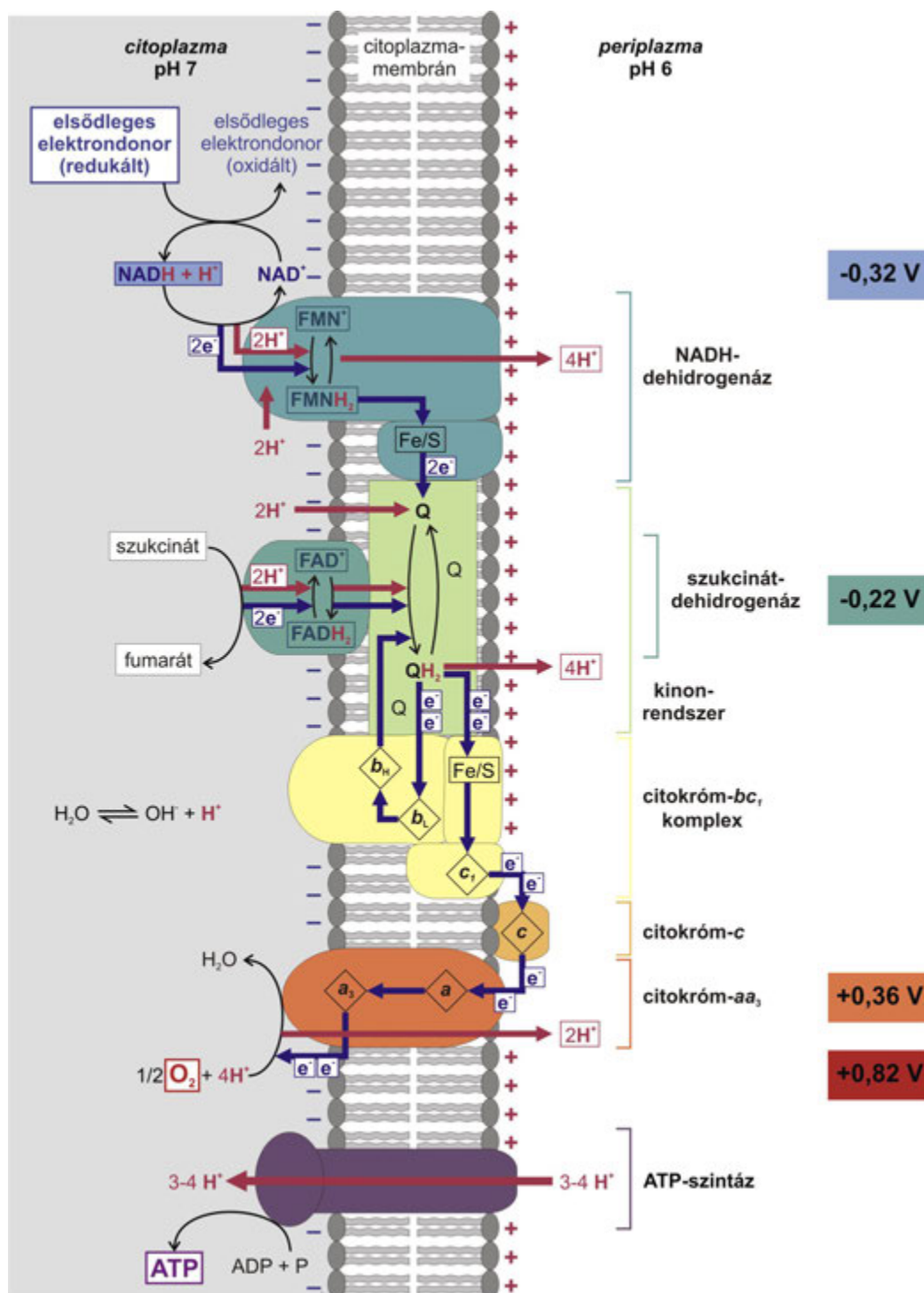
Az élővilág legnagyobb részében a proton hajtóerő kialakulása elektrontranszporthoz kötött. Ezt az elektrontranszport folyamatot az oxidatív foszforiláció esetében elsődleges elektron donorok és végső elektron akceptorok közötti elektromos potenciálkülönbség hajtja. A fotofoszforiláció folyamatában az 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 köztermékekből 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 őseinek a *Paracoccus denitrificans* baktériumnak az aerob anyagcseréjét vesszük például (**6.1/1. ábra**). Az ábrán látható, hogy a citoplazmatikus oldalon H<sup>+</sup> szállítók oxidálódnak. A leadott elektronok és protonok útja azonban kettéválk. 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<sup>+</sup>), 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 „részekeskék”) egyebekben „átjárhatatlan”. Emiatt az elektron transzport folyamata pH gradienst ( $\Delta pH$ ) alakít 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).



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<sup>+</sup>) juttatják a membránba az elektronokat és protonokat. Az elektronok a membránban elhelyezkedő elektronszállítókon keresztül (elektrontranszportlánc) a végső elektron akceptorra (O<sub>2</sub>) 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 potenciálgradiens*, más néven *proton hajtóerő* jön létre. Hasonlíthatjuk ezt egyfajta akkumulátorhoz is, ahol az elsődleges elektron donor és a végső elektron akceptor

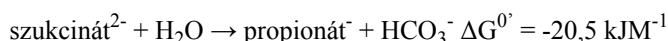
közötti redoxpotenciál különbséggel ( $\Delta E$ ) alakítjuk ki a proton hajtóerővel feltöltött állapotot. Az elektrontranszport révén létrejött potenciális energia az ATP szintáz enzimek segítségével nagyenergiájú kötésekbe konvertálható. Megjegyezzük, hogy a proton hajtóerő közvetlenül felhasználható a baktériumsejtek (csilló)mozgására, membrántranszportjának energizálására, a citoplazmatikus pH homeosztázis fenntartására stb. Fontos tudnunk azt is, hogy az ATP szintáz enzimszisztéma 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 sejtnél a felépítő anyagcsereje ellátásához két feltételnek kell megfelelnie: energiát (ATP) kell előállítani és e mellett fenn kell tartania a sejt redox egyensúlyát ( $\text{NAD}^+/\text{NADH}+\text{H}^+$ ). 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 szubsztát egyúttal a redukáló erő forrása is: *kemoorganotróf anyagcsere*. Megjegyezzük, hogy a fermentációs energiatermelő folyamatok elektron akceptora jellemzően az elektron donor szubsztát egy „bomlásterméke” és az ATP pedig szubsztát szintű foszforiláció segítségével termelődik (lásd részletesen 8.1.1. fejezet). Az így előállított ATP-ből a sejtek az ATP szintáz ATP-áz irányban használva képesek proton hajtóerőt generálni, ami membrántranszportjuk, a csillómozgás stb. energizálását teszi lehetővé.

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



|                             |                                                                                                                                       | VÉGSŐ ELEKTRON AKCEPTOROK                                                                                                                 |                                                                                                                                                                     |                                                                                                     |
|-----------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------|
|                             |                                                                                                                                       | SZERVETLEN                                                                                                                                |                                                                                                                                                                     | SZERVES                                                                                             |
|                             |                                                                                                                                       | $\text{O}_2$<br>(AEROB LÉGZŐK)                                                                                                            | $\text{NO}_3^-$ , $\text{NO}_2^-$ , $\text{SO}_4^{2-}$ , $\text{S}_0$ , $\text{Fe}^{3+}$ , $\text{CO}_2$<br>(ANAEROB LÉGZŐK)                                        |                                                                                                     |
| ELSŐDLEGES ELEKTRON DONOROK | SZERVES<br>C – C<br>kötés van<br>1-C<br>hasznosító<br>(ORGANOTRÓFOK)                                                                  | KEMOORGANOTRÓF AEROB LÉGZŐK                                                                                                               | KEMOORGANOTRÓF ANAEROB LÉGZŐK<br><br>NITRÁT LÉGZÉS<br>SZULFÁT LÉGZÉS<br>VAS LÉGZÉS<br>CO <sub>2</sub> LÉGZŐK (METANOGÉNEK)                                          | FERMENTÁCIÓ<br><br>IONPUMPÁVAL<br>FERMENTÁLÓK<br><br>SZERVES<br>ANYAGGAL LÉGZŐK<br>(FUMARÁT LÉGZÉS) |
|                             | SZERVETLEN<br>NH <sub>3</sub><br>NO <sub>2</sub> <sup>-</sup><br>S <sub>0</sub><br>Fe <sup>2+</sup><br>H <sub>2</sub><br>(LITOTRÓFOK) | KEMOLITOTRÓF AEROB LÉGZŐK<br><br>NITRIFIKÁLÓK<br>KÉNBAKTÉRIUMOK<br>VASBAKTÉRIUMOK<br>„DURRANÓGÁZ” BAKTÉRIUMOK<br>= AEROB HIDROGÉNOXIDÁLÓK | KEMOLITOTRÓF ANAEROB LÉGZŐK<br><br>NITRÁT LÉGZŐ<br>KÉNBAKTÉRIUMOK<br>VAS LÉGZŐ KÉNBAKTÉRIUMOK<br>ANAEROB HIDROGÉNOXIDÁLÓK<br>[CO <sub>2</sub> 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 – szubsztát szintű foszforiláció, sötétebb zöld - ionpumpával fermentálók.

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



eredményeképpen csak egyetlen töltött részecskényi ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{H}^+$ ) proton hajtóerő jön létre. Aktuális szabadenergiában kalkulálva ez  $\Delta G = -12 \text{ kJ M}^{-1}$  energiát jelent, vagyis ez standard szabadenergiában számolva akár enyhén  $\geq 0$  értékű is lehet (lásd 8.1.1. fejezet, Szintrófia). Megjegyezzük, hogy az ősi típusú ATP szintáz enzimek nem pusztán protonokat, hanem nátrium ionokat ( $\text{Na}^+$ ) is elfogadnak (sőt ritkán  $\text{K}^+$  ionokat is). Néhány a baktériumok filogenetikai fájában „mélyen” leágazó csoport tagjaiban jellemzően  $\text{Na}^+$  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 légzőket*, valamint az *anaerob légzőket*. Ez utóbbi esetben az elektron akceptorok redukálható szerves anyagok, mint pl. a  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{Fe}^{3+}$ , vagy a  $\text{CO}_2$  (lásd 8.1.2. fejezet). A kemoorganotróf légző mikrobák különleges csoportját alkotják a C-C kötést nem tartalmazó szerves vegyületeket elsődleges elektron donorként hasznosító *metilotrófok* élettani csoportja (8.1.2. fejezet)

A *kemolitotróf légzők* elektron donorjai szerves anyagok (mint pl.  $\text{NH}_3$ ,  $\text{S}^{2-}$ ,  $\text{Fe}^{2+}$ ,  $\text{H}_2$ ), amelyeket vagy aerob módon,  $\text{O}_2$  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.  $\text{S}_0$ -elemi kén), vagyis esetükben a redukáló erő ( $\text{NADH} + \text{H}^+$ ) fenntartása közvetlenül nem lehetséges. A kemolitotróf mikrobák az anabolizmusukhoz szükséges redukáló erőt jellemzően ún. *fordított elektron transzport* segítségével alakítják ki. Ez esetben végül is ATP energiája rovására jön létre a  $\text{NADH} + \text{H}^+$  (8.2 fejezet). A fordított elektron transzport magyarázza, hogy pl. egy  $\text{NO}_2^-$  oxidáló nitrifikáló baktérium légzési elektron transzport láncáért tartalmaz  $\text{NADH}$ -dehidrogenázt, pedig az  $\text{NO}_3^-/\text{NO}_2^-$  redox pár a citokróm-a szintjén csatlakozik az elektron transzport láncához.

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 csatlakozásával „legalább egy protonnyi” proton hajtóerő jön létre (aktuális szabadenergiában számolva  $\Delta G = -12 \text{ kJ M}^{-1}$ ). Példát láthatunk majd erre a vaskbaktériumok 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 szerves anyagokat használnak ( $\text{H}_2$ ,  $\text{S}^{2-}$ ,  $\text{S}_0$ , akár  $\text{NH}_3$ ), 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 tenyésztéseinek 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 helyzetük 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.

| A FOTOFOSZFORILÁCIÓ<br>MECHANIZMUSA                                                                                                                                                                                                                                         | A REDUKÁLÓ ERŐ<br>FORRÁSA                                                                                                                                                                                                                                                                                       |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>FÉNY HAJTOTTA<br/>ELEKTRONTRANSPORTLÁNC -<br/>FOTOFOSZFORILÁCIÓ</b><br><br><b>EGY FOTORENDSZER</b><br>ZÖLD KÉNBAKTÉRIUMOK<br>BÍBOR KÉNBAKTÉRIUMOK<br>BÍBOR NEMKÉN BAKTÉRIUMOK<br>HELIOBAKTÉRIUMOK<br><br><b>KÉT FOTORENDSZER</b><br>CIANOBAKTÉRIUMOK /<br>KLOROPLASZTISZ | <b>FOTOREDUKCIÓ</b><br><br><b>ANOXIKUS FOTOSZINTÉZIS</b><br>$H_2$ , $S^{2-}$ , $S^0$ , $SO_3^{2-}$<br>$H_2$ , $S^{2-}$ , $S^0$ , $SO_3^{2-}$ , $NH_3$<br>$H_2$ , $S^{2-}$ , $SO_3^{2-}$ , szerves anyag<br>KEMOORGANOTRÓF<br>ALAPANYAGCSERE<br><br><b>OXIGÉNTERMELŐ<br/>FOTOSZINTÉZIS</b><br>$H_2O$ – FOTOLÍZIS |
| <b>FÉNY HAJTOTTA PROTONPUMPA</b>                                                                                                                                                                                                                                            | KEMOORGANOTRÓF<br>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** szerves C forrásokból ( $CO_2$ ,  $HCO_3^-$ ,  $CO_3^{2-}$ ) képesek szerves anyagaikat felépíteni, a szén - szén kötések 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. ábrákon színekkel 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 kötések) 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, eritroz-4-P, dihidroxiaceton-P, glicerinsav-3-P, foszfoenol-piruvát, oxálacetát,  $\alpha$ -ketoglutarát, szukcinil-CoA, piruvát, acetyl-CoA. Az ezekre épülő lényeges bioszintetikus utakat csak felsoroljuk:

1. Szedoheptulóz-7-P  $\rightarrow$  lipopoliszacharid alkatrészek (pl. 2-keto-3-dezoxioktoncuát).
2. Glukóz-6-P  $\rightarrow$  cukor nukleotidok (pl. uridin difoszfoglukóz), murein bioszintézis, energiátároló poliszacharidok.

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.  $\alpha$ -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 anyagcseretípusot 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 <sup>-1</sup> ) |
|-------------------------------------------------------------|----------------------------------------------|--------------------------------------|
| O <sub>2</sub> / H <sub>2</sub> O                           | NAD <sup>+</sup> / NADH + H <sup>+</sup>     | -220                                 |
| NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> / NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> | CO <sub>2</sub> + H <sub>2</sub> O / formiát | -167                                 |
| NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> / NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> | NAD <sup>+</sup> / NADH + H <sup>+</sup>     | -145                                 |
| NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> / NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> | glicerinaldehid / glicerinsav-3-P            | -120                                 |
| DMS / DMSO                                                  | NAD <sup>+</sup> / NADH + H <sup>+</sup>     | -92                                  |
| TMA / TMAO                                                  | NAD <sup>+</sup> / NADH + H <sup>+</sup>     | -86                                  |
| szukcinát / fumarát                                         | NAD <sup>+</sup> / NADH + H <sup>+</sup>     | -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 megfelelően történik. Az előbb már említett bíbor nemkén baktériumnál maradván, szulfid ionokban gazdag élőhelyen fény jelenlétében fotolitotróf anyagcserét folytat. Ha nincs fény, akkor a kemoorganotróf légzés az energetikailag hasznosabb, míg a legkevesebb energiát a fermentációval nyeri.

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<sup>+</sup> 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.

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

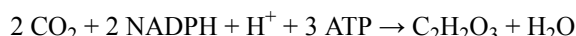
## 7.1. Anabolikus folyamatok (Borsodi Andrea, Tóth Erika)

### 7.1.1. Autotróf szén-dioxid fixációs mechanizmusok

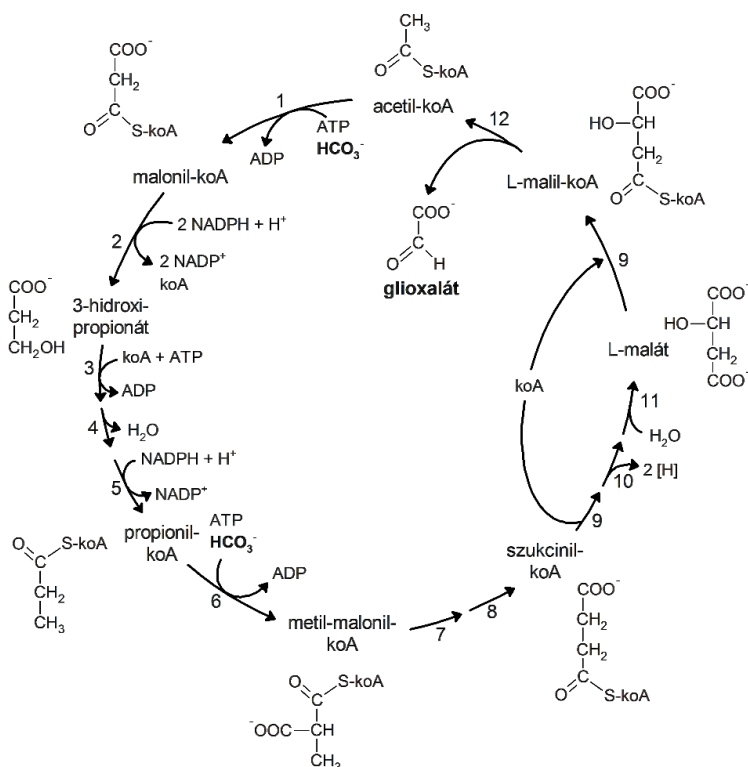
Autotróf szén-dioxid fixáció során az oxidált állapotú szén-dioxid molekulák a baktériumsejtekben különféle mechanizmusok révén redukálódnak, majd a sejt szerves anyagaként asszimilálódnak. Számos prokarióta szervezet képes autotróf anyagcserére, beleértve a legtöbb fotolitotróf és kemolitotróf szervezetet.

#### 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:



A hidroxi-propionát úton 2 molekula szén-dioxid fixációja megy végbe (7.1/1. ábra). Ennek során először az acetyl-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 acetyl-koenzimA, másrészt a sejt szerves anyagainak kiinduló vegyületeként glioxalát keletkezik.



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

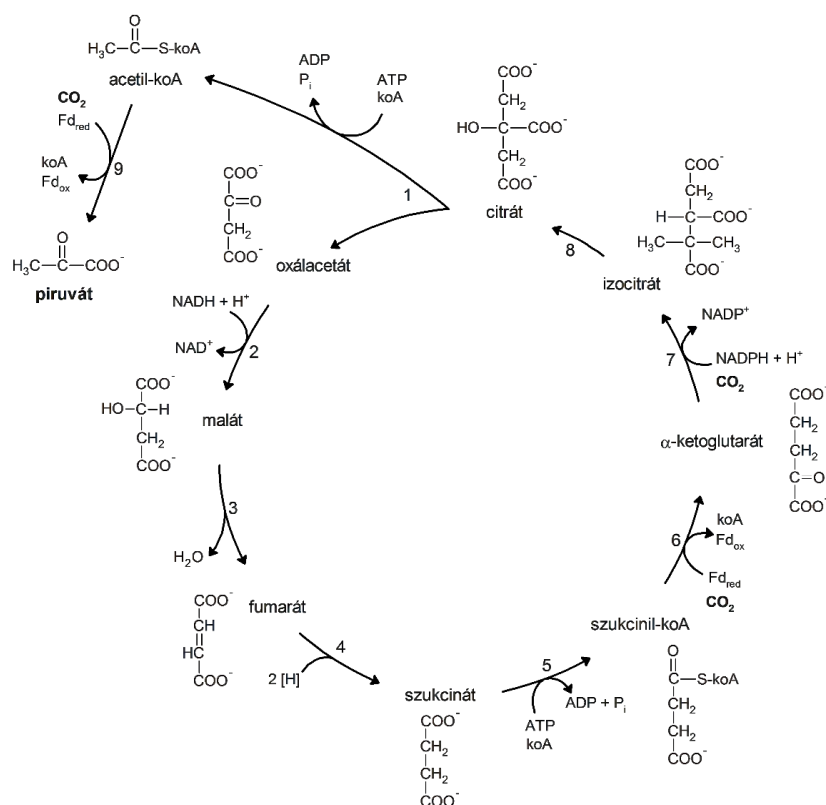
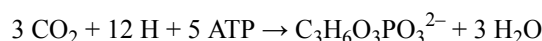
(A folyamat egyes lépéseiben résztvevő enzimek: 1, acetil-koA-karboxiláz; 2, malonil-koA-reduktáz; 3, 3-hidroxi-propionát-koA-szintetáz; 4, 3-hidroxi-propionát-koA-dehidratáz; 5, akrilil-koA-reduktáz; 6, propionil-koA-karboxiláz; 7, metilmalonil-koA-epimeráz; 8, metilmalonil-koA-mutáz; 9, szukcinil-koA:L-malát-koA-transzferáz; 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, amelyek 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:



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

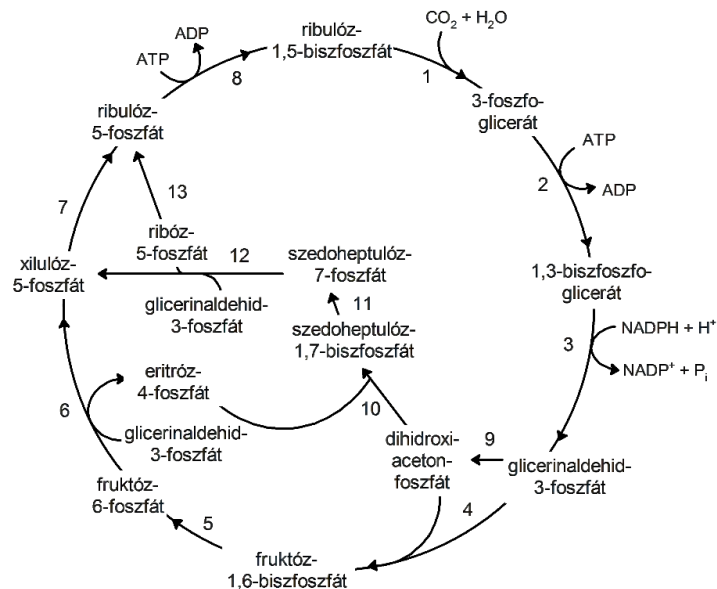
(A folyamat egyes lépéseiben résztvevő enzimek: 1, ATP-citrát-liáz; 2, malát-dehidrogenáz; 3, fumarát-hidratáz; 4, fumarát-reduktáz; 5, szukcinil-koA-szintetáz; 6, α-ketoglutarát-ferredoxin-oxidoreduktáz; 7, izocitrát-dehidrogenáz; 8, akonitáz-hidratáz; 9, piruvát-ferredoxin-oxidoreduktáz)



A redukzív citrát-ciklusban a 3 közül 1 szén-dioxid molekula fixálása az  $\alpha$ -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  $\alpha$ -ketoglutársavvá, míg a másikban az acetyl-koenzimA piruváttá. Az ezekhez a reakciókhoz szükséges elektrondonorként szolgáló redukált ferredoxin a zöld kénbaktériumok fotoszintetikus anyagcseréjének főnyakaszában keletkezik. A redukzív 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 redukzív ciklusra jellemző, és a citromsavnak oxálecetsav és acetyl-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 munkatársával (A. Bensonnal és J. Basshammal) együtt végzett kutatását 1961-ben kémiai Nobel-díjjal ismerték el. A prokarióták közül Calvin-ciklus (más néven redukzív pentóz-foszfát-ciklus) segítségével a bíbor baktériumok, a cianobaktériumok, az aerob kemolitotróf baktériumok és egyes ősbaktériumok képesek a szén-dioxid megkötésére.

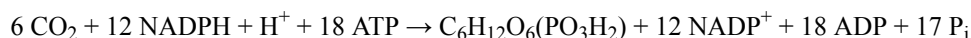


7.1/3. ábra. A Calvin-ciklus révén végbemenő autotróf szén-dioxid fixáció folyamata

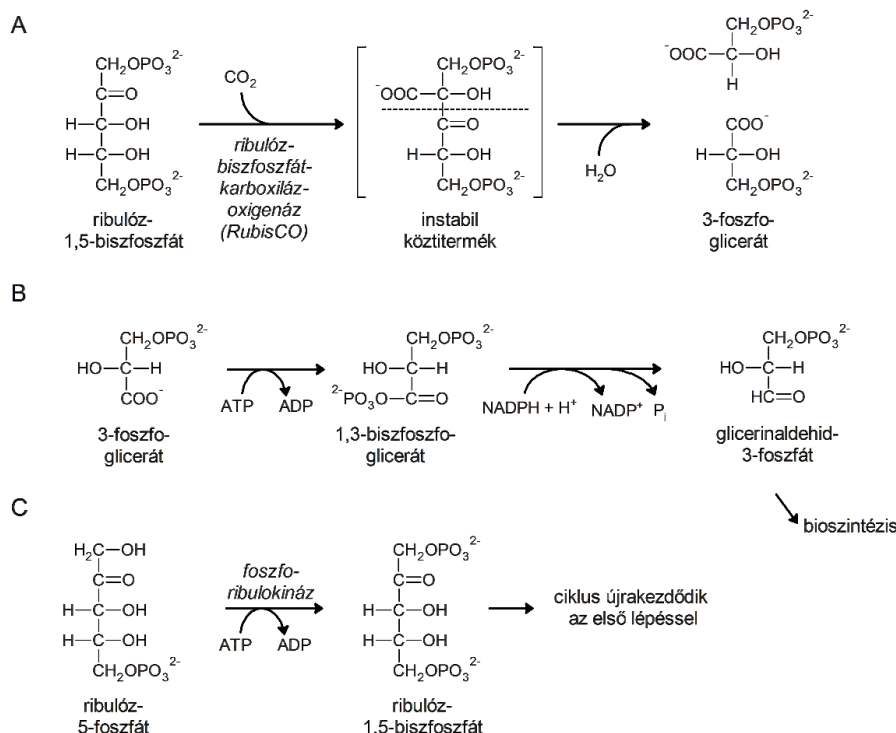
(A folyamat egyes lépéseiben résztvevő enzimek: 1, ribulóz-1,5-biszfoszfát-karboxiláz-oxigenáz; 2, foszfo-glicerokináz; 3, glicerinaldehid-3-foszfát-dehidrogenáz; 4, fruktóz-biszfoszfát-aldoláz; 5, fruktóz-1,6-biszfoszfátáz; 6, transzketoláz; 7, ribulóz-5-foszfát-epimeráz; 8, foszfo-ribulokináz; 9, trióz-foszfát-izomeráz; 10, transzaldoláz; 11, szedoheptulóz-1,7-biszfoszfátáz; 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 szervesetlen szén felvétele a baktériumsejtbe általában bikarbonát ( $\text{HCO}_3^-$ ) 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 így módon biztosítja, hogy a RuBisCO enzim a ribulóz-1,5-biszfoszfát molekulának a kevesebb energiát és redukálóképességet igénylő karboxilálását, ne pedig oxidálását katalizálja.

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



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



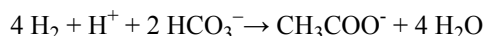
#### 7.1/4A-C. ábra. A Calvin-ciklus révén végbemenő autotróf szén-dioxid fixáció folyamatának legfontosabb lépései

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  $\text{NAD(P)H} + \text{H}^+$  segítségével glicerinaldehyd-3-foszfát jön létre. A ciklus második szakaszának lépéseit a foszfoglicerokináz és a glicerinaldehyd-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.

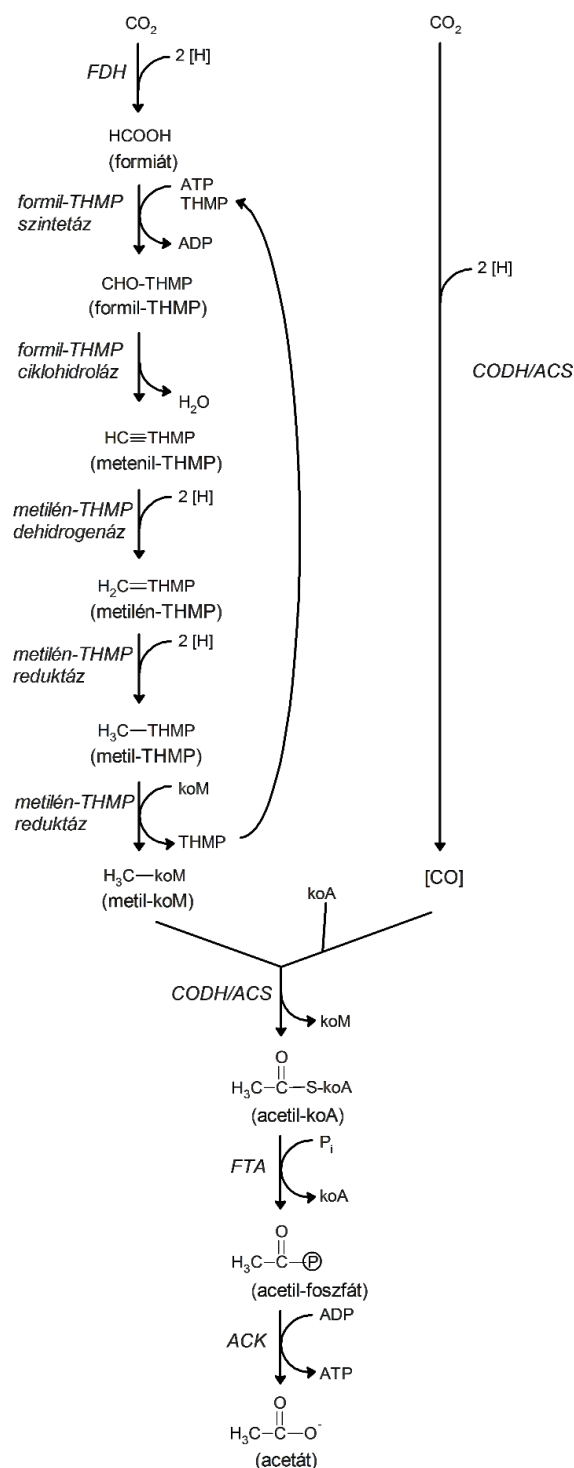
#### 7.1.1.4. Acetil-koenzimA reakcióút

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.

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



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 előbbtől 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 redukatív 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  $\text{Na}^+$  mozgóerő jön létre, ami ATP szintézisét teszi lehetővé. Egy további ATP szintézisére is lehetőség nyílik az acetil-koenzimA acetát átalakulás során.



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)





### 7.1.3. Nitrogén fixáció

A légköri nitrogéngáz megkötésére kizárólag prokarióta szervezetek (Bacteria és Archaea) képesek, melyek lehetnek szabadon élő vagy növényekkel asszociált (szimbióta) mikroorganizmusok. A szimbióta 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 szimbióta 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 szimbióta diazotróf szervezetekétől.

---

120

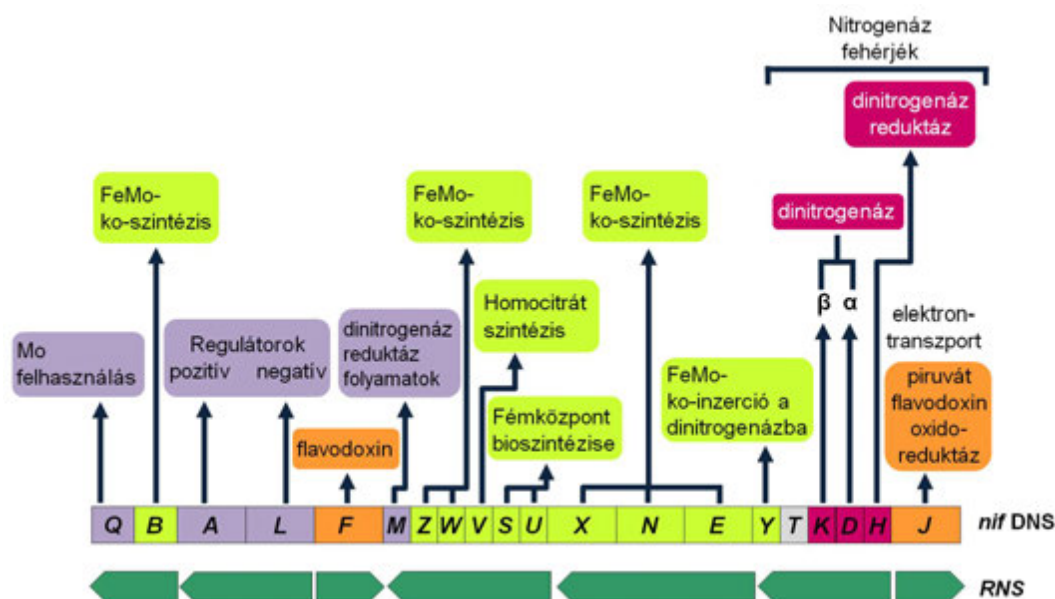


elhanyagolható. Kivételt képeznek ez alól a nitrogénben szegény fakorhadékot fogyasztó állatok (pl. bizonyos termeszkek és a gyászbagár lárvák), melyek nitrogén szükségletük kielégítésére szimbióta kapcsolatot hoznak létre nitrogénfixáló baktériumokkal.

Bár a nitrogénfixációhoz szükséges *nif* struktúrgének meglehetősen konzervatívok, a nitrogénfixációra képes prokarióták taxonómiai, filogenetikai és anyagcsere szempontból is meglehetősen változatosak. Közülük egyesek különleges környezetekben élők, ún. extrémofil 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.

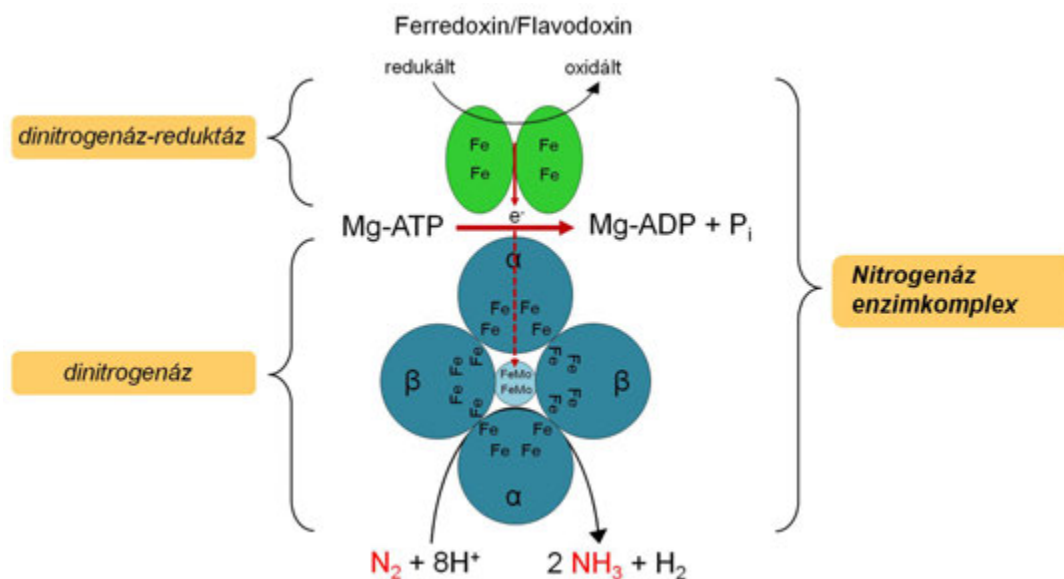
Az elemi nitrogénnek ammóniává történő redukcióját a nitrogenáz enzimkomplex katalizálja. A folyamat során protonoknak hidrogénné történő redukciója is végbemegy, de a nitrogenáz enzimkomplex más kettős vagy hármas kötést tartalmazó vegyület (pl. az acetilén, vagy a cianid) redukálására is képes. A nitrogénfixációra 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 ( $\text{Mo}_1\text{Fe}_7\text{S}_9$  és homocitrát) és a P klasztert ( $\text{Fe}_8\text{S}_7$ ), 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  $\text{N}_2$  redukció katalitikus helyét, míg a dinitrogenáz-reduktáz az elektrondonor a dinitrogenáz számára (7.1/9. ábra).



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 fiziológias 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 közti-termékek keletkezése nélkül. Az elemi nitrogén redukciója során az elektronok és az ATP egy része protonoknak hidrogénné történő redukciójára használdik fel, így a nitrogén fixáció során az ammónia képződése mellett számolni kell a hidrogénnek, mint mellékterméknek 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  $\alpha$  és  $\beta$  alegységek mellett egy  $\delta$  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 acetilénrel gátolható. Az 1960-as évek végén fedezték fel a kutatók, hogy a nitrogenáz az acetilént (C<sub>2</sub>H<sub>2</sub>) is tudja redukálni etilénné (C<sub>2</sub>H<sub>4</sub>), ami az enzimpreparátumoktól kezdve egészen a talajmintákban lévő nitrogenáz aktivitás kimutatásáig olcsó és egyszerű gázkromatográfiás detektálásra ad lehetőséget.

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.

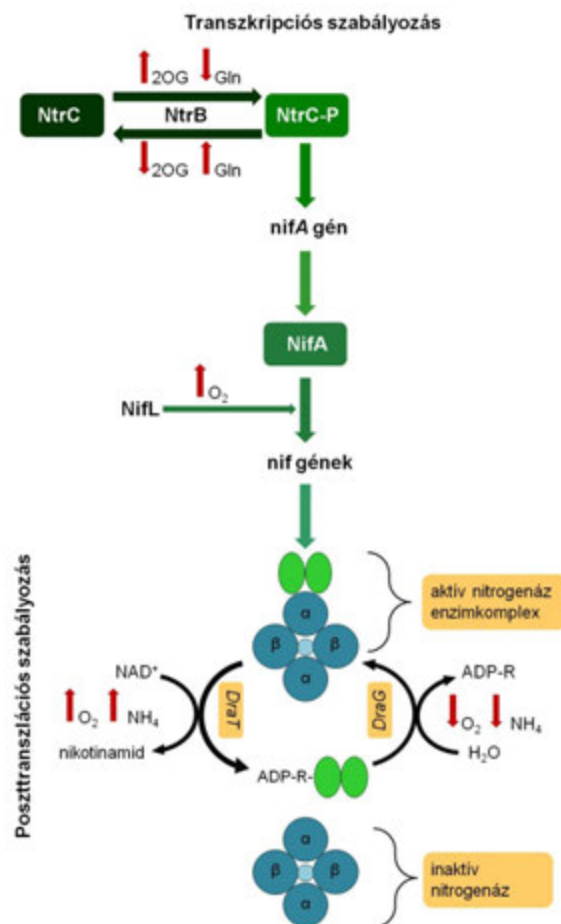
Az *Azotobacter* fajok nitrogenáz enzimkomplexe a dinitrogenáz-reduktázon és a dinitrogenázon kívül egy harmadik, ún. Shethna (FeS II) proteint is tartalmaz, ami ún. konformációs védelmet biztosít az enzimkomplexnek az oxigén inaktivációjával szemben. A legtöbb szabadon élő diazotróf szervezet azonban 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 ( $\leq 25 \mu\text{M}$ ). Ilyen mikroaerofil növekedésre képes szervezetek közé tartoznak például az *Azospirillum*, az *Aquasprillum*, a *Magnetosprillum* és a *Pseudomonas* nemzetségek, továbbá a metanotrófok diazotróf képviselői, melyek gyakran kolonizálják különféle növények (pl. a rizs) rizoszféraját.

Egyes cianobaktériumok, mint például a fonalas *Anabaena* fajok általában minden 10. vagy 12. vegetatív sejtjük helyett egy heteroci(szt)ának nevezett, nitrogén fixációra specializált sejtet képeznek. Ezekből a sejtekből hiányzik a II. fotorendszer, így a heteroci(szt)ákban 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 *Anabaena azollae* 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(szt)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(szt)ás 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 inaktíválja 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-ribosziltranszferáz (DraT) / dinitrogenáz-reduktáz aktiváló glikohidroláz (DraG) enzimszisztéma közvetítésével az egyik dinitrogenáz-reduktáz fehérje alegység egy specifikus arginin maradékánál reverzibilis ADP-ribosilációt eredményez. Ammónia jelenlétében a DraT aktiválódik, és a  $\text{NAD}^+$ -ról származó ADP-ribóznak a specifikus arginin maradékra történő áthelyezését katalizálja, ami megakadályozza a dinitrogenáz-reduktáznak a dinitrogenázzal való komplexképződését, és ezáltal a nitrogenáz inaktíválódásához vezet. Kis ammónia koncentráció esetén a DraG aktiválódik, ami eltávolítja az ADP-ribózt a dinitrogenáz-reduktáztól, így ismét kialakulhat az aktív nitrogenáz enzimkomplex.

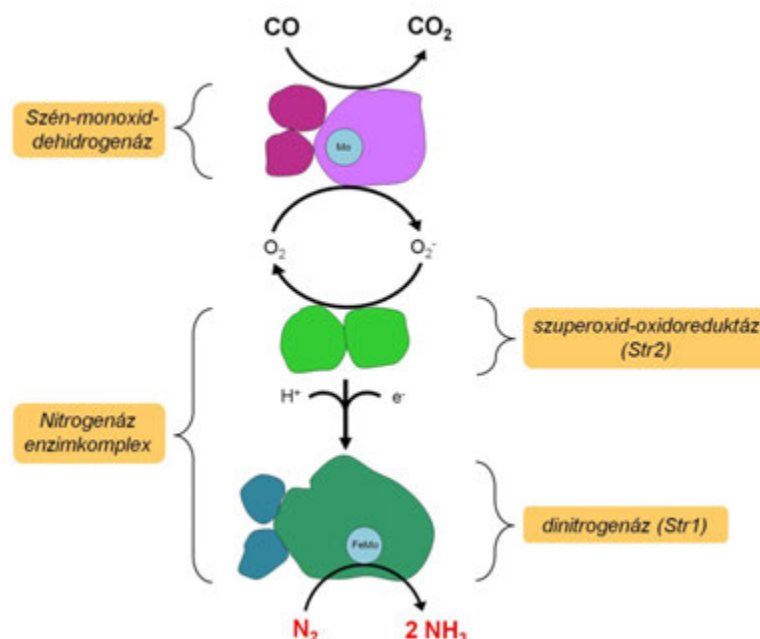
A nitrogén fixációt az ammónia egy másik fehérje, az NtrC segítségével gátolhatja. Ammónia limitált környezetben az NtrC fehérje aktív, és elősegíti a *nifA* génen keresztül a *nif* struktúrgének átíródását. A baktériumsejtben a nitrogenáz által szintetizált ammónia azonban nem gátolja a nitrogén fixációt,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



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 *Streptomyces thermoautotrophicus* (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).



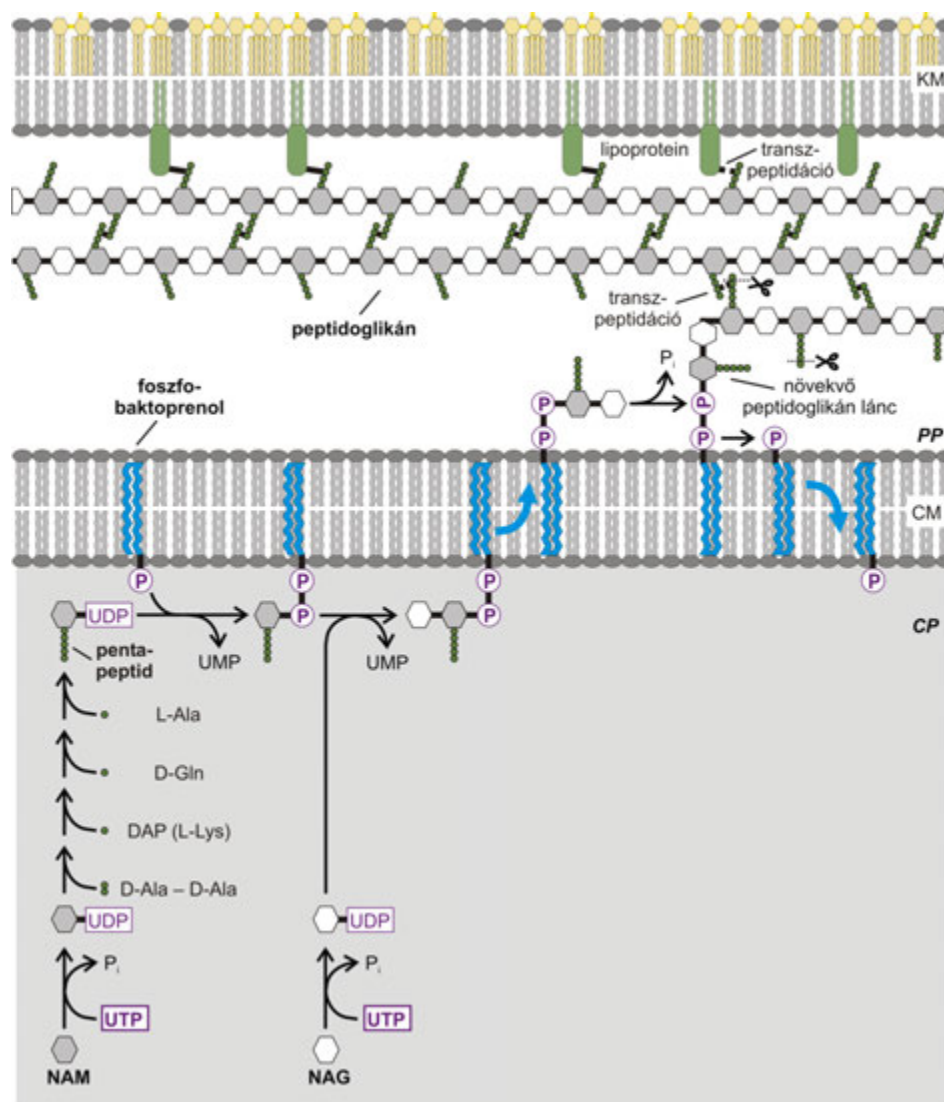
7.1/11. ábra. A *Streptomyces thermoautotrophicus* nitrogén fixációja

A *S.thermoautotrophicus* nitrogénáz enzimkomplexe is két részből áll: egy  $\alpha\delta\gamma$  heterotrimer szerkezetű MoFeS proteinből (Str1) és egy a klasszikus nitrogénázban 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* nitrogénáza nemcsak hogy érzéketlen az oxigén jelenlétére, hanem kifejezetten igényli is annak jelenlétét. Ezzel a tulajdonságával magyarázható az is, hogy a többi nitrogénázhoz 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) kapcsoltn. 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  $\beta(1-4)$  kötéseket. Ezután történik a párhuzamos peptid oldalláncok peptid kötésű kereszthidainak kiépülése. Ez utóbbi első lépéseként a transzpeptidáz enzim 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.





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.



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 elsőként mindig a számára kedvezőbbet, a könnyebben bonthatót, a nagyobb energiaértékűt hasznosítja, míg a kisebb energiaértékűek és nehezebben bonthatók hidrolizálásához szükséges enzimek szintézise gátlódik. Amennyiben például glükóz és laktóz áll rendelkezésre, 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.

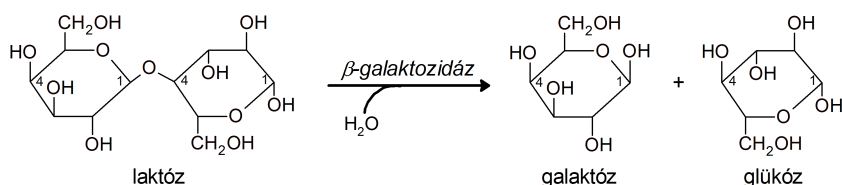
A sejt lebontó folyamatainak szabályozását elsőként az *Escherichia coli* laktóz bontásánál tanulmányozták, amikor is a laktóz, mint induktor a lac-operon strukturgénjeinek (mint  $\beta$ -galaktozidáz, permeáz, transzacetiláz) derepresszióját idézi elő.

### 7.2.1.1. Diszacharidok és poliszacharidok bontása

#### 7.2.1.1.1 Diszacharidok bontása

##### Laktóz bontás

A laktóz két cukor molekulából áll, és hidrolízise során egy molekula glükózra és egy galaktózra bomlik (7.2/1. ábra). Az  $\alpha$ -laktózban  $\alpha$ -D-glükóz, a  $\beta$ -laktózban  $\beta$ -D-glükóz kapcsolódik a  $\beta$ -D-galaktóz molekulához. A két módosulat kémiai tulajdonságai megegyeznek, csak fizikai tulajdonságaik - mint az oldhatóság, forgatóképesség és olvadáspont - különböznek. A  $\beta$ -laktóz vízben való oldhatósága például jóval nagyobb, mint az  $\alpha$ -laktózé. A hőmérséklet emelkedésével azonban mindkettő oldhatósága fokozódik, és savakkal szemben a tejcukor mindkét módosulata nagyon ellenálló.



7.2/1. ábra. A laktóz molekula  $\beta$ -galaktozidáz katalizálta hidrolízise

A hidrolízis egyrészt a sejtfalhoz kötött extracelluláris  $\beta$ -galaktozidáz, másrészt a laktóz permeáz és az intracelluláris  $\beta$ -galaktozidáz együttes működése révén történhet. Az extra- és intracelluláris  $\beta$ -galaktozidázok sokszor egy fajon

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.

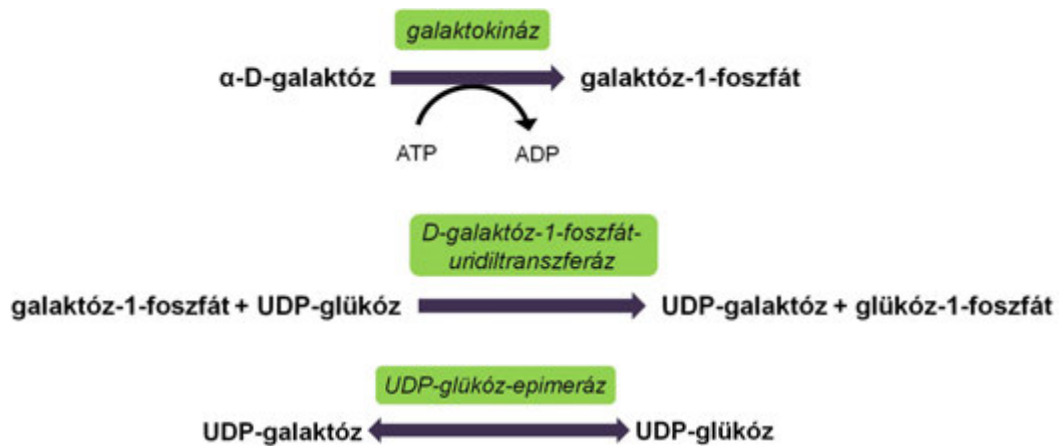
A laktóz membrántranszportja történhet a PEP-dependens foszfo-transzferáz rendszeren át. Ekkor a laktóz-6-foszfát intracelluláris hidrolízisét követően a galaktóz-6-foszfát tagatóz-6-foszfáton és tagatóz-1,6-biszfoszfáton át kapcsolódik a glikolízisbe. Ilyenrel találkozhatunk pl. a *Lactobacillus casei* 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 sejtek energiaforrásként (7.2/2. ábra).

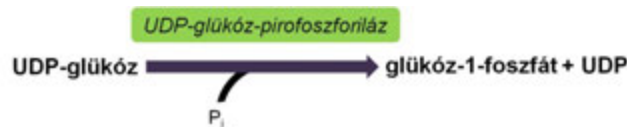
A Leloir út előkészítő reakciójaként a D-galaktóz-mutatoráz  $\beta$ -D-galaktózt  $\alpha$ -D-galaktózzá alakítja (pl. a *Lactococcus lactis* és a *Penicillium notatum* esetén).

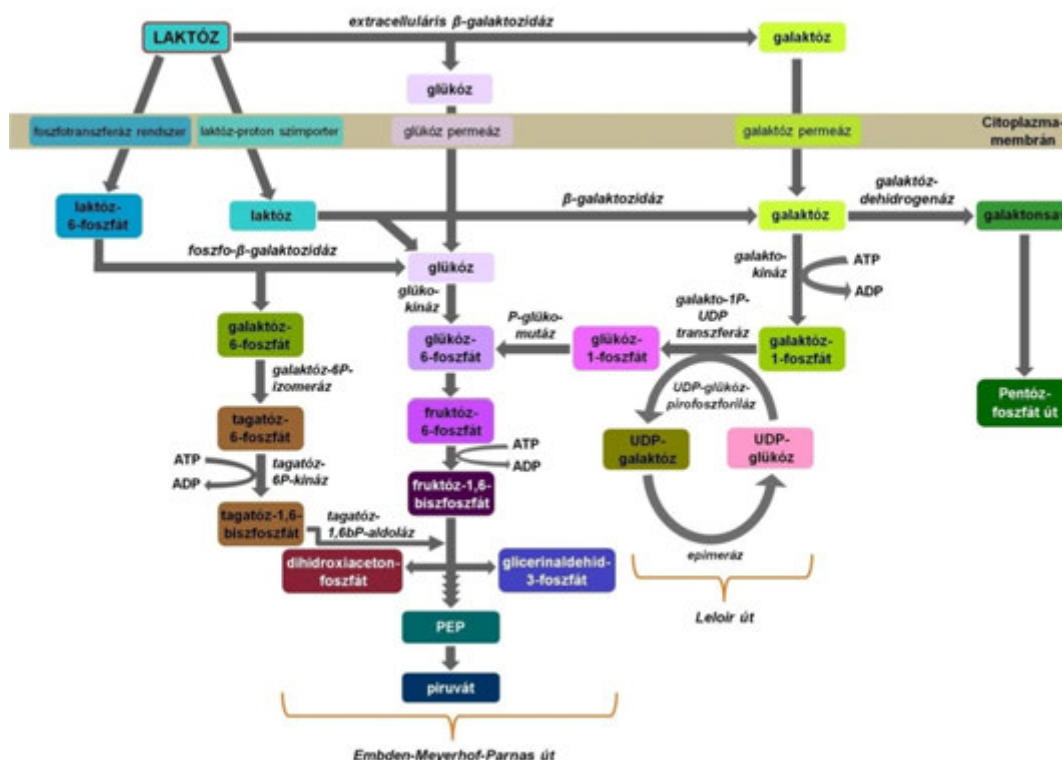


Az út első - a galaktokináz katalizálta - lépésében a galaktózból galaktóz-1-foszfát keletkezik, amire aztán a galaktóz-1-foszfát-UDP-transzferáz egy UDP-glükórról UMP csoportot helyez át. Az így képződött UDP-galaktóz egy epimerizációs folyamatban - hidroxil térszerkezetét megváltoztatva - UDP-glükózzá 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 foszfo-glükomutáz katalízise révén képződött glükóz-6-foszfát aztán Embden-Meyerhof-Parnas-úton át kapcsolódik be a sejt katabolikus folyamataiba.





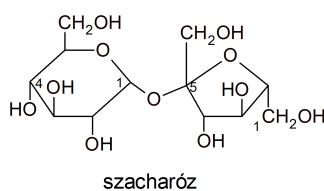
7.2/2. ábra. A laktóz bontás útvonalainak vázlata

Néhány gomba, mint például a *Trichoderma reesei* és az *Aspergillus nidulans* a galaktokináztól független, redukzív úton is bontja a galaktózt.

#### Szacharóz bontás

A szacharóz a laktóznál könnyebben hidrolizálható, és a tejcukorral ellentétben nagyobb szacharóz koncentrációval a bontás aktivitása fokozható.

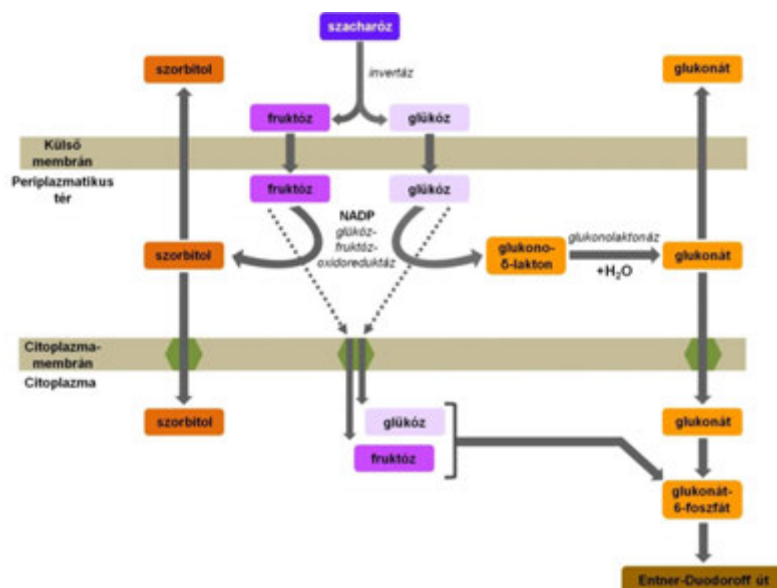
A szacharóz nem redukáló diszacharid (7.2/3. ábra), amelyben egy aldohexóz glükóz és egy ketohexóz fruktóz kapcsolódik glikozidos kötéssel.



7.2/3. ábra. Szacharóz molekulájának szerkezeti képlete

A baktériumok közül több aerob és a fakultatív anaerob szervezet is bontja a szacharózt. Az előbbiekre tartoznak pl. a *Pseudomonas* genusz tagjai, míg utóbbiakhoz a *Zymomonas mobilis*.

A 7.2/4. ábrán 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<sup>+</sup> koenzimmal oxidálja. A fruktózból D-szorbitol lesz. A glükózból pedig előbb glukono- $\delta$ -lacton, majd egy molekula víz belépésével glukonsav képződik. Ez utóbbi reakciót a periplazmatikus glukonolaktónáz 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.



7.2/4. ábra. A *Zymomonas mobilis* szacharóz bontásának útja (Rogers, 2006)

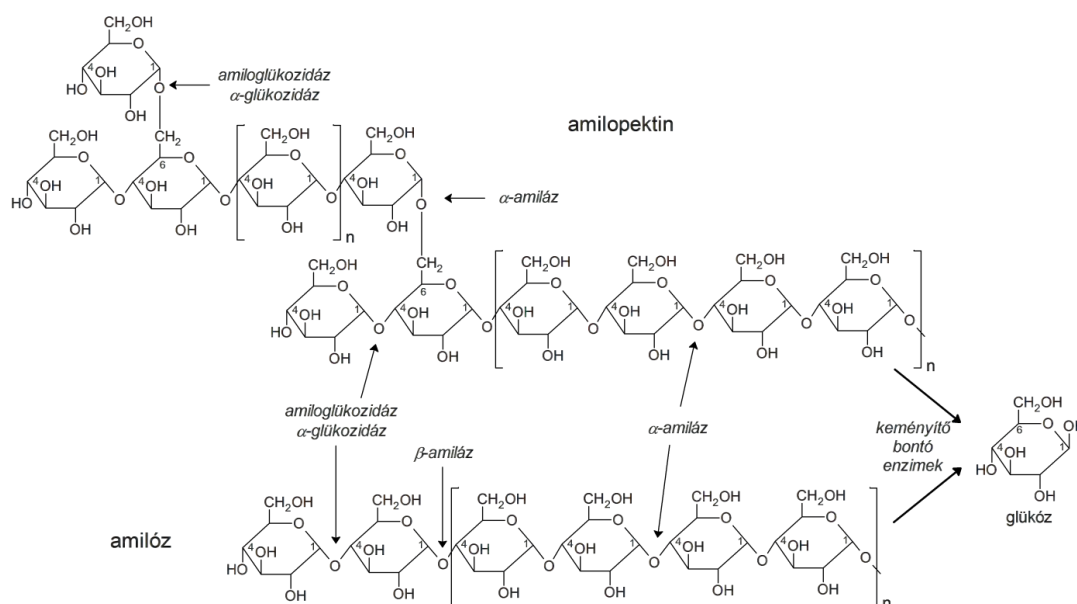
Nagy szacharóz, illetve glükóz és fruktóz koncentráció mellett, a sejt normál anyagcseréjét blokkolva, a szorbitol és glukonsav ekvimolekuláris mennyiségben áramlik ki a sejtől, a periplazmatikus térből. Ezt a folyamatot a biotechnológiai iparban bakteriális glukonsav szintézisre hasznosíthatják.

### 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 lineáris szerkezetű, és benne a glükóz molekulák mindvégig  $\alpha$  (1,4) glikozidos kötessel kapcsolódnak, míg az amilopektint elágazó szerkezet jellemzi, ahol az alapláncban  $\alpha$  (1,4) glikozidos kötessel, míg az elágazásoknál  $\alpha$  (1,6) glikozidos kötésekkel kapcsolódnak a glükóz molekulák.



7.2/5. ábra. A keményítőt felépítő amilóz és amilopektin szerkezete, valamint az ezeket bontó enzimek

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  $\alpha$ -amilázok vagy glikozilhidrolázok családjába tartozik.

Az  $\alpha$ -amiláz főként az  $\alpha$  (1 $\rightarrow$ 4)- és némely esetben az  $\alpha$  (1 $\rightarrow$ 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  $\beta$ -amiláz is bontja a keményítő mindkét alkotórészét. De az előzővel ellentétben ez az enzim kizárólag az  $\alpha$  (1 $\rightarrow$ 4) glikozidos kötéseknél támad, és mindig a láncvégekről hasít le maltóz egységeket. A maltózt aztán az  $\alpha$ -glükózidáz bontja tovább glükóz molekulákká.

Az  $\alpha$ -glükózidáz az  $\alpha$ -térállású glikozidos hidroxilt tartalmazó glükóz glikozidjait hidrolizálja, legyen az akár  $\alpha$  (1 $\rightarrow$ 4) vagy  $\alpha$  (1 $\rightarrow$ 6) glikozidos kötés.

Az amilopektin elágazások  $\alpha$  (1 $\rightarrow$ 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 enzimek hidrolizálják.

A keményítő bontó enzimek széles körben megtalálhatók a prokariótákban, tartozzanak ezek akár a *Bacteria* (pl. *Bacillus* spp.) akár az *Archaea* doménba.

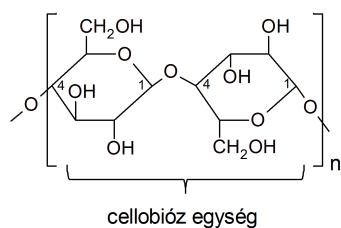
Az  $\alpha$ -amilázt az élelmiszeripar is nagymértékben hasznosítja. A sütőiparban a keményítő hidrolízisére először a *Bacillus amyloliquefaciens*, majd a *Geobacillus stearothermophilus* vagy *Bacillus licheniformis* baktériumtörzsekből izolált  $\alpha$ -amilázt alkalmazták. De használnak még  $\alpha$ -amilázt sörök és gyümölcslevek derítésénél, valamint a mosó- és mosogatószeres adalékanyagként is.

### Cellulóz bontás

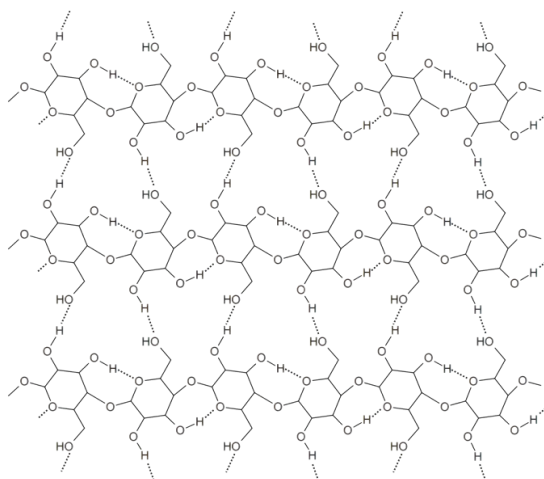
A keményítőhöz hasonlóan a cellulózt is glükóz egységek építik fel. De míg a keményítő  $\alpha$ -glükóz egységekből áll, a cellulózt  $\beta$ -glükóz monomerek alkotják. További különbség, hogy a vízben oldódó, spirális térszerkezetű keményítővel ellentétben, a cellulóz molekula lánc alakú és vízben 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  $\beta$ -1,4-glikozidos kötéssel kapcsolódnak az anhidro-glükóz monomerek. Az elágazás nélküli lánc  $\beta$ -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).



7.2/6. ábra. A cellobióz egység szerkezeti képlete



7.2/7. ábra. A cellulóz inter- és intramolekuláris kötése

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 kevésbé 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 enzime, 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- $\beta$ -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  $\beta$ -glükózidáz katalizálja a cellobióz monomerekre bontását. A  $\beta$ -glükózidáz, a hasítások révén keletkezett oligomerek nem redukáló végéről is glükóz egységeket távolít el.

A vízben oldhatatlan cellulózzal ellentétben, a jól oldódó glükóz - a sejt anyagszere 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. Köztük mesofil és termofil szervezetek, valamint anaerob és aerob mikrobák egyaránt megtalálhatók. Anaerob hidrolizálók például a *Clostridium omelianskii*,



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 olívaolaj préselésétől a gyümölcsle vagy sörgyártásig számos helyen alkalmaznak cellulázos kezelést. De hasonlóképpen fontos a takarmánygyártásban is. Ezekben az esetekben a használatos  $\beta$ -glükánázok 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 cellulóznál 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  $\beta$ -1-4 kötések mellett a  $\beta$ -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  $\beta$ -1-4-glikozidos-kötések vannak, és az alaplánc glükóz egységeinek mintegy feléhez  $\beta$ -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  $\beta$ -1-4-, az elágazásoknál pedig  $\beta$ -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 alapláncához ugyanis legtöbbször még további egységek kapcsolódnak. Így a D-xilóz 2-es és 3-as szénatomjának hidroxil csoportjait acetilcsoportok észtereszítik. Oligoszacharid oldalláncaik pedig – aszerint, hogy arabinoxilánokról, vagy metil-glükuronoxilánokról 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- $\beta$ -xylanase az alapváz  $\beta$ -1-4-, és  $\beta$ -1-3-D-xilozidos kötéseit hidrolizálja, míg az exo-  $\beta$ -1-4- és  $\beta$ -1-3-xylosidase a  $\beta$ -1-4- és  $\beta$ -1-3-xilán nem redukáló végéről hasít le D-xilóz egységeket. Az  $\alpha$ -L-arabinofuranosidase az  $\alpha$ -1-3- és/vagy  $\alpha$ -1-5-kötésekkel kapcsolódó L-arabinofuranosid végeket hidrolizálja, míg az acetil-észteráz aktivitása az acetil kötések hidrolízise révén alkohol és ecetsav képződéséhez vezet.

A **mannánok** szerkezetének alapját a  $\beta$ -1-4-kötésekkel kapcsolódó D-mannóz egységek alkotják, amihez néha még  $\beta$ -1-6-kötésekkel is társulhatnak D-mannóz molekulák.

Ehhez az alaphoz  $\beta$ -1-4 kötéssel D-glükóz és D-galaktóz, valamint  $\beta$ -1-6- ill.  $\beta$ -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- $\beta$ -mannozidáz  $\beta$ -1-4-D-mannozidos kötések a mannán, galaktomannán és a glükomannán belső részein hidrolizálja, míg az exo- $\beta$ -1-4-mannobiohidroláz a mannán nem redukáló végéről hasít le mannobióz egységeket. Az endo- $\beta$ -1-6-mannozidáz pedig a mannán  $\beta$ -1-6-D-mannozidos kötéseit hidrolizálja.

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.

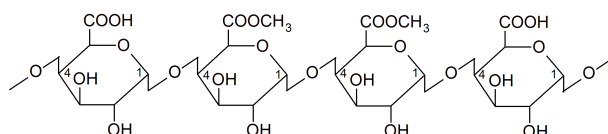
A hemicellulóz fermentálható egységekre bontása fontos kutatási területe pl. a fa-és egyéb növényi anyagok lebontásán és hasznosításán (pl. bioetanol gyártás) alapuló ipari technológiák kidolgozásának.

#### Pektin bontás

A növényi sejtfalban a hemicellulózok a pektinnel együtt alkotják azt a mátrixot, melybe a cellulóz beágyazódik.

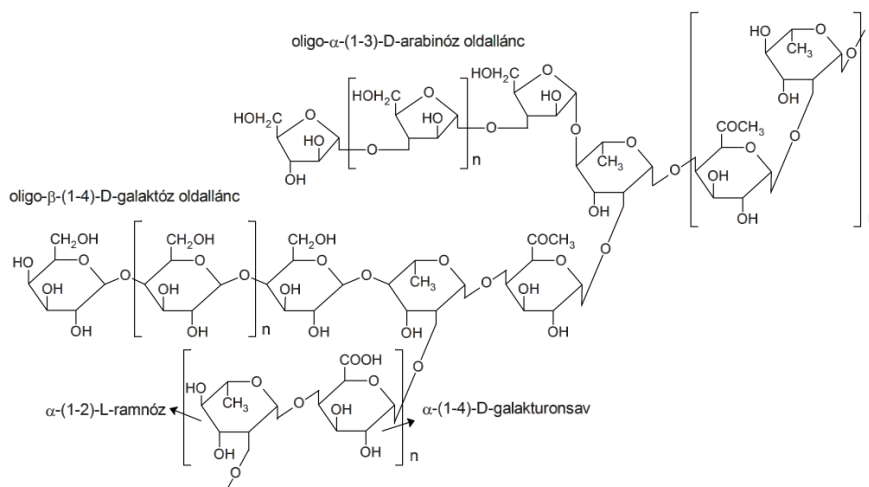
A pektin is rendkívül változatos felépítésű poliszacharid. Szerkezetük alapján a pektinben három csoportot (egységet) különböztethetünk meg

A homogalakturonát  $\alpha$ -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  $\alpha$ -1,5-L-arabinóz és  $\beta$ -1,4-D-galaktóz monoszacharidok kapcsolódnak (7.2/9. ábra).

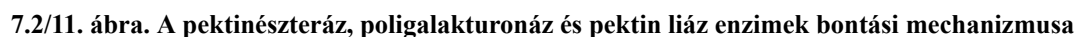


7.2/9. ábra. A ramnogalakturonát I. szerkezete

Ramnogalakturonát II. pedig még összetettebb felépítésű. A fő vázát 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).



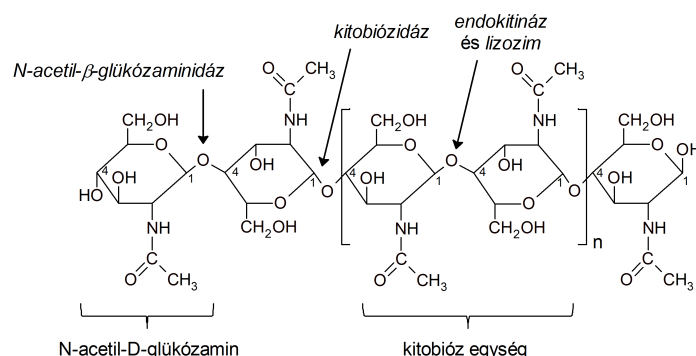
A lázok az alfa-1,4-glükozidos kötés hasítását katalizálják (transz-eliminációval). Ennek során a nem redukáló láncegyen levő galakturonsav, vagy galakturonsav-metilészter 4. és 5. szénatomja között egy kettős kötés képződik (7.2/11. ábra).



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 alkális pektinázokat főképp a papíriparban, valamint kávé és tea feldolgozásánál hasznosítják.

A bontásáért, hidroliziséért felelős kitináz rendszer mindig több, különböző méretű és specifitású enzimből tevődik össze. Hasítási tulajdonságaik alapján az enzimek endokitinázokra,  $\beta$ -N-acetil-hexóزامинидázokra és kitobiozidázokra

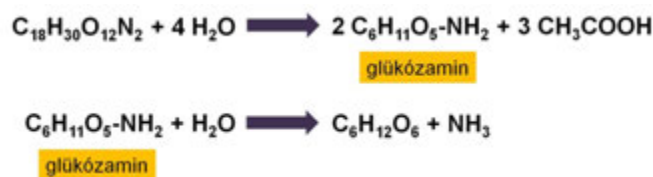
oszlanak. Az endokitinázok a lánc belsejében random módon hasítanak, aminek eredményeként kitin oligomerek keletkeznek. Az N-acetil-glükózaminidázok ezeknek a kitin oligomereknek, illetve az intakt kitinnek a nem redukáló láncvégeiről hidrolizálnak monomereket. A kitobiozidáz pedig kizárólag kitobióz dimereket hasít le a kitinszáll nem redukáló végéről.



**7.2/12. ábra. A kitin felépítése, valamint a kitint bontó N-acetil-glükózaminidáz, 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-ketoglutarátsavra kerül, és így L-glutaminsav képződik.



A glükóz aztán a mikrobák energiaszerző anyagcsere folyamataiba bekapcsolódva, oxidatív körülmények között akár CO<sub>2</sub>-dá és H<sub>2</sub>O-vá oxidálódhat, s ezzel a mineralizáció teljessé válik.

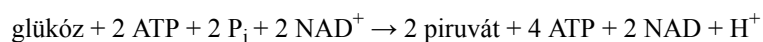
A kitinbontók közül példaként a *Bacillus*, az *Actinomyces*, *Streptomyces* valamint az *Achromobacter*, *Pseudomonas*, *Flavobacterium*, *Serratia* és a *Cytophaga* nemzetség egyes fajait említhetjük. A gombáknál pedig az *Aspergillus*, *Fusarium*, *Mucor*, *Penicillium*, valamint a gombaparazita *Gliocladium* 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 enzimatis 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 piruvátsav képződik, az alábbiak szerint összesíthetjük.



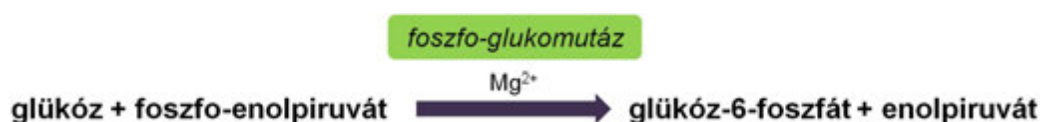
A reakciósor több szakaszra bontható: egy energia befektetést igénylő bevezető, egy oxido-redukciós és egy energiatermelő szakaszra. (7.2/13. ábra)

## 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 foszfortranszferáz rendszer közreműködésével történő aktív transzport során - foszforilálódik. A foszfát donor ebben az esetben a foszfo-enol-piroszőlősav, ami a glikolízis egyik intermediér vegyülete.



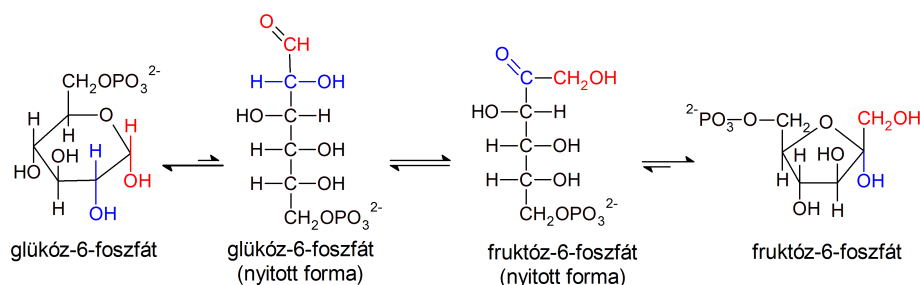
Ez jellemzi pl. anaerob *Clostridium* spp. vagy a fakultatív anaerob *Escherichia coli*, *Salmonella typhimurium* baktériumokat.

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  $\text{Mg}^{2+}$  koenzim közreműködésével.



A nagy szabadenergia csökkenés ( $\Delta G^{01} = -20,9 \text{ kJ/mol}$ ) miatt ez a reakció irreverzibilis.

2. A következő, a glükóz-6-foszfát fruktóz-6-foszfáttá való átalakulása, a kis szabadenergia változásnak ( $\Delta G^{01} = 2,2 \text{ kJ/mol}$ ) 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.

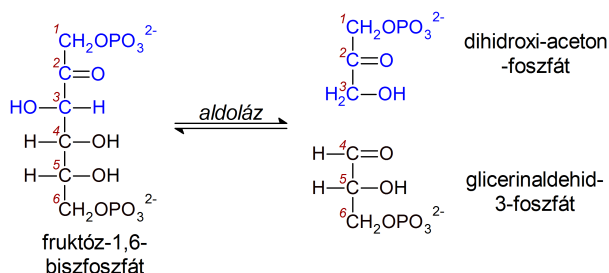


A reakció és egyben a glikolízis kulcsenzime a foszfofruktokináz, aminek fontos szerepe van a glükóz anyagcsere szabályozásban. Aktivitását több tényező is befolyásolja. Ilyen pl. ATP – ADP arány. Az ATP ugyanis nemcsak szubsztrátja, hanem alloszterikus inhibitora is a fruktokináznak, és így inkább szénhidrát megtartó szerepe van,

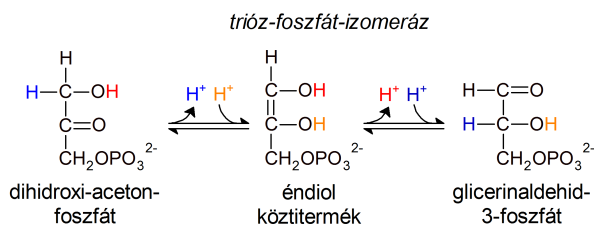
míg az ADP serkenti a működését, azaz a glikolízis irányába tolja el a folyamatot. Az ATP-hez hasonlóan a szénhidrátlebontás egyes intermedier vegyületei (mint pl. glicerinsav-foszfátok, PEP) is alloszterikusan gátolják az foszfofruktokináz működését.

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  $\Delta G^{0'} = -22,8 \text{ kJ/mol}$  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.



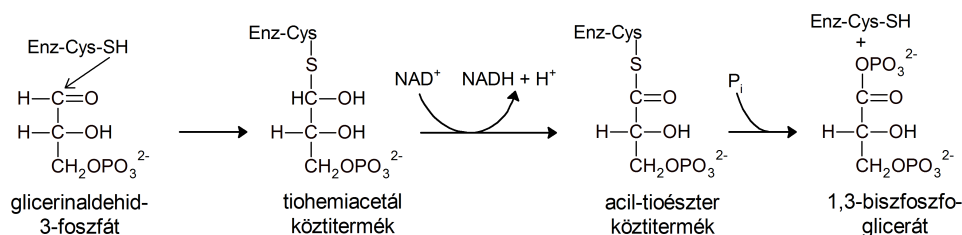
És ezzel lezárult a glikolízis bevezető, előkészítő szakasza, ami utat nyit az oxidoredukciós és az energiatermelő folyamatoknak.

## II. szakasz

6. A következő lépések a glicerinaldehid-3-foszfátból indulnak ki, ami egy dehidrogenáz enzim és a  $\text{NAD}^+$ -koenzim közreműködésével glicerinsav-foszfáttá oxidálódik, miközben triózonként egy  $\text{NAD}^+$  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.

### glicerinaldehid-3-foszfát dehidrogenáz



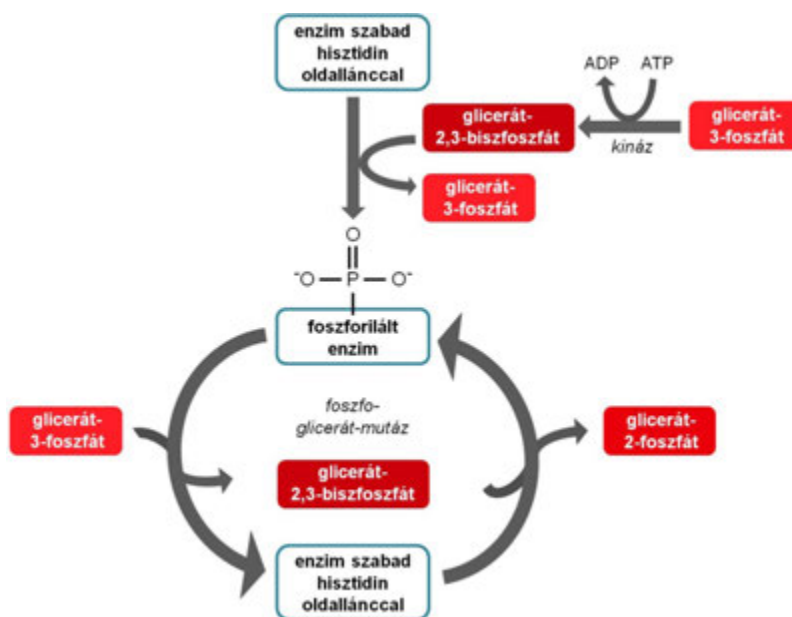


### III. szakasz

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.

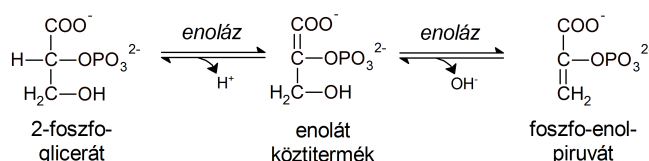
Ezzel megtörtént az első energianyerés, amikor is az előbb beépült anorganikus foszfát egy ADP-re került. Ez a glikolízis első szubsztrát szintű foszforilációja, ami a reakciósor sztöchiometriáját tekintve, egy kiindulási glükóz molekulára számítva, 2 molekula ATP képződését jelenti.

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 foszfogliceró-mutáz katalizálja.

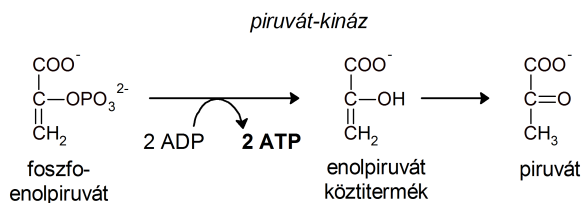


9. A foszfoenolpiruvát képződéséhez is feltétlenül szükség van  $Mg^{2+}$  ionra. Ebben az energianövelő lépésben a 2-foszfoglicerinsav foszfátcsoportja kis energiájú kötésből nagy energiájúba megy át.

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 enolpiroszölősav keletkezik. És ezzel megtörténik a glikolízis második szubsztrátszintű 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 enolpiroszölősav, a sokkal stabilabb piroszölősavvá már spontán, nem enzimatis úton alakul át.

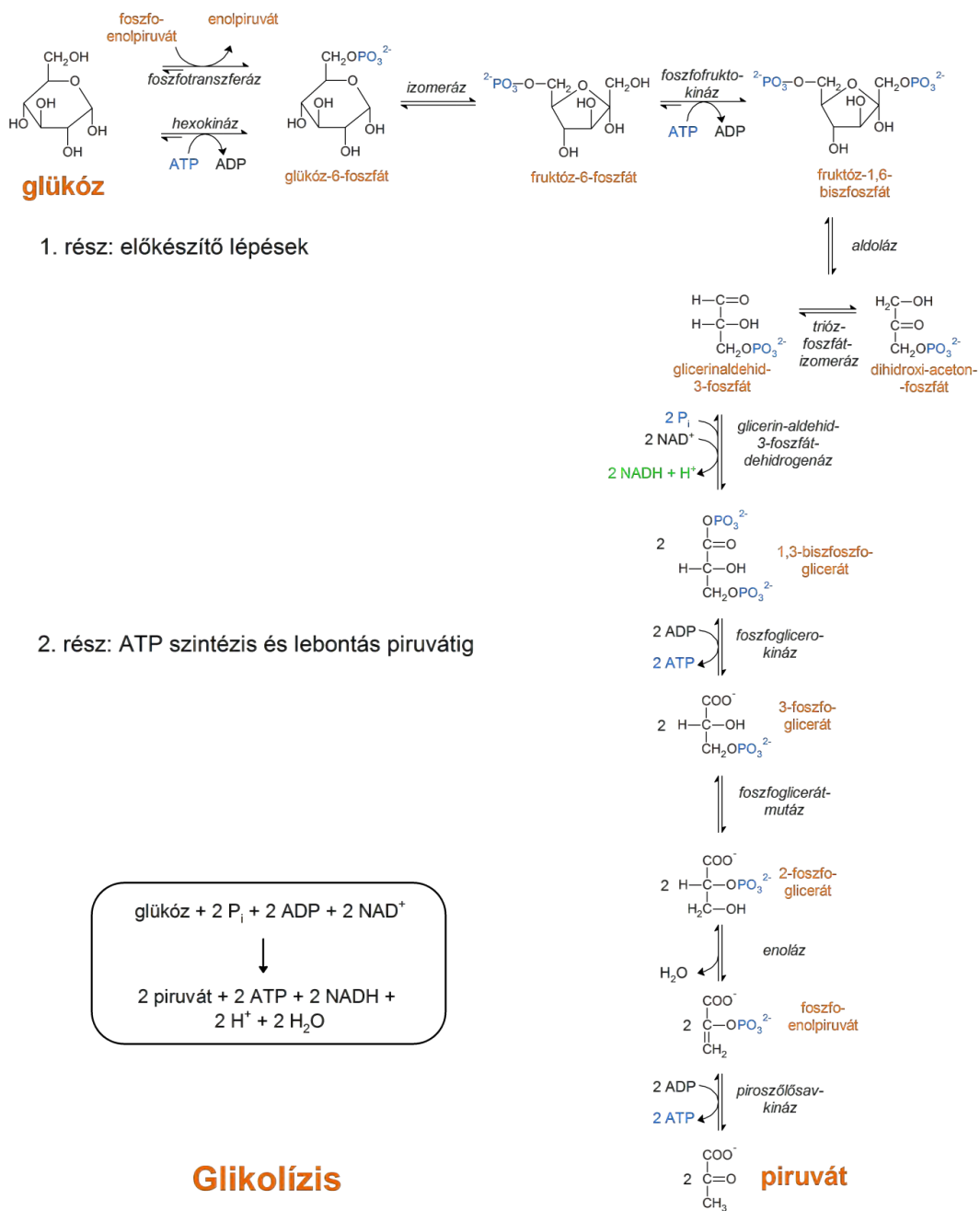


A piroszölősav képződése a glikolízis utolsó lépése. A piroszölősav azonban fontos elágazási pont, ahonnan a reakcióutak - a sejt anyagcsere rendszere, valamint a környezet oxigén parciális nyomásának függvényében - mind az anaerob, mind az aerob anyagcsere irányában folytatódhatnak.

Anaerob körülmények között a fermentáció irányába, amikor is a piruvát redukciója során - a glikolízis egyetlen oxidoredukciós lépésében - keletkezett  $\text{NADH} + \text{H}^+$  visszaoxidálódik.

Aerob körülmények között pedig az oxidáció irányába. Ekkor a piroszölősav acetyl-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  $\text{NADH} + \text{H}^+$  1 molekula glükózra vonatkoztatott mennyiségét, az egyes reakciók enzimeit és a szabadenergia változás értékét ( $\Delta G^0$ ) a **7.2/13. ábrán** foglaltuk össze (lásd még **7.2/1. táblázat**).



**7.2/1. táblázat. Az Embden-Meyerhof-Parnas út során keletkezett ATP és NADH+H<sup>+</sup> egy molekula glükózzal vonatkoztatott mennyisége, az egyes reakciók enzimeit és a szabadenergia változás értéke (ΔG<sup>0'</sup>: 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 enzimeit                   | NAD(P)H + H <sup>+</sup><br>/FADH <sub>2</sub> | ATP | ΔG <sup>0'</sup> (kJ/mol) |
|---------------------------------------------|------------------------------------------------|-----|---------------------------|
| Citrát-szintáz                              |                                                |     | -31,4                     |
| Akonitáz                                    |                                                |     | + 6,3                     |
| Izocitrát-dehidrogenáz                      | NAD(P)H + H <sup>+</sup>                       |     | -8,4                      |
| α-ketoglutarát-dehidrogenáz<br>enzimkomplex | NADH + H <sup>+</sup>                          |     | -33,5                     |
| Szukcinil-koA-szintetáz                     |                                                | 1   | -3,3                      |
| Szukcinát-dehidrogenáz                      | FADH <sub>2</sub>                              |     | 0                         |
| Fumaráz                                     |                                                |     | -3,8                      |
| Malát-dehidrogenáz                          | NADH + H <sup>+</sup>                          |     | + 29,7                    |

A glikolízis folyamata, aminek során egy molekula glükózból két piruvát képződik, a sejt alapvető szükségleteit biztosítja: 1 NADH + H<sup>+</sup> alakjában redukáló képességet, triózfoszfát intermediereket, valamint 2 ATP-t, amiben a cukorfoszfátok átalakulása során keletkezett energia konzerválódott.

A sejteknek azonban még szüksége lehet négy-, öt- és hét-szénatomos intermedierekre, valamint további redukáló kapacitásra, amit más, hasonlóképpen a glükóz-6-foszfátból kiinduló alternatív anyagcsere utak biztosítanak. Ilyen például a pentóz-foszfát- vagy az Entner-Doudoroff-út.

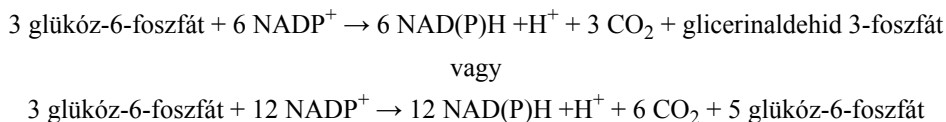
Azt sem szabad elfelejteni, hogy számos baktériumban nem működik az Embden-Meyerhof-Parnas-út, s ezekben különös fontossága van egy, a glükóztól piruvátsavig vezető alternatív útnak.

### 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:



A fenti egyenletből jól látszik, hogy a teljessé vált ciklus NADPH + H<sup>+</sup>-t és glicerinaldehid-3-foszfátot állít elő. Tehát a különböző szénatom számú intermedierek túlmenően, a pentóz-foszfát út fő funkciója NADPH + H<sup>+</sup> előállítása a sejtben folyó redukáló bioszintetikus folyamatok (pl. zsírsavszintézis) számára (7.2/14. ábra).

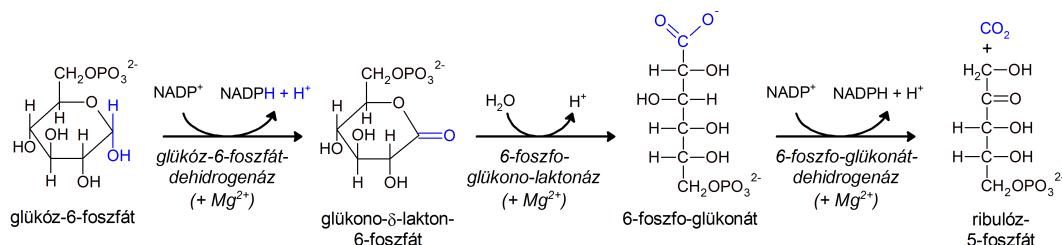
Másrészt az itt keletkező glicerinaldehid-3-foszfát – a glikolízis első szabályozási pontjait elkerülve – kapcsolódhat be az Embden-Meyerhof-Parnas-útba, és ezzel annak folyamatosságát biztosíthatja, vagy éppen a glükoneogenezis irányába futva ismét glükóz-6-foszfáttá alakulhat.

De nézzük, hogyan is zajlik a pentóz-foszfát út. A reakciósor két részre, egy oxidatív és egy nem oxidatív szakaszra bontható.

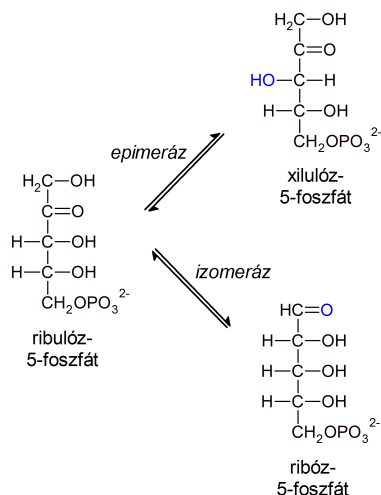
## 1. Az első a glükóz direkt oxidációja

Ennek során a glükóz-6-foszfátot a  $\text{NADP}^+$  specifikus glükóz-6-foszfát-dehidrogenáz oxidálja, miközben egy molekula  $\text{NADP}^+$  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  $\text{NADP}^+$  redukálódik. Közben a szénlánc megrövidül, egy  $\text{CO}_2$  kilép, és ribulóz-5-foszfát keletkezik

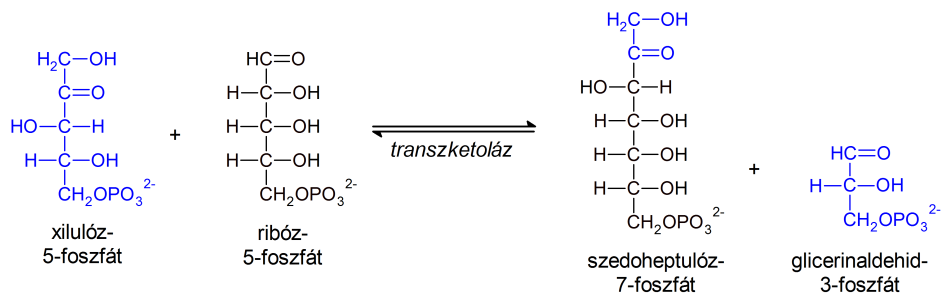


2. A pentóz-foszfát út második szakaszában - a nem oxidatív jellegű reakciók sorozata következik, amit a ribulóz-5-foszfátnak xilulóz-5-foszfáttá és ribóz-5-foszfáttá alakulása vezet be. Ez az izomerizációs folyamat a sejt számára pentóz raktárt biztosíthat.

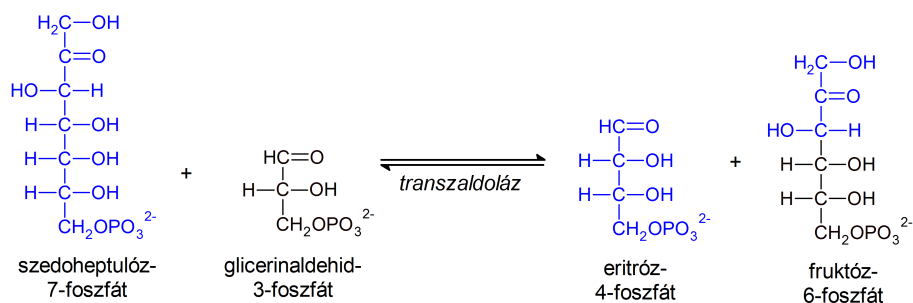


A transzketoláz és transzaldoláz reakciók sora pedig különböző szénatom számú intermedierekkel szolgál, valamint regenerálhatja a hat szénatomos cukorfoszfátokat.

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 gliceraldehid-3-foszfát és egy szedoheptulóz-7-foszfát. A reakciót a transzketoláz enzim és tiamin-pirofoszfát koenzim komplex katalizálja.



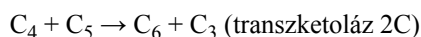
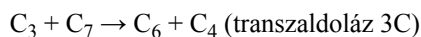
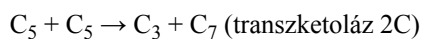
A következő lépésben egy transzaldoláz hatására a szedoheptulóz-7-foszfátról egy három szénatomos dihidroxiaceton egység kerül a glicerinaldehyd-3-foszfátra. A három szénatomos aldóz akceptor ezáltal fruktóz-6 foszfáttá, míg a szedoheptulóz-7-foszfát maradvány négy szénatomos eritróz-4-foszfáttá alakul.



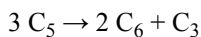
Ezt követően ismét a transzketoláz enzim (+tiamin pirofoszfát koenzim) tesz át egy két szénatomos egységet aldózzról ketózra, amikor is az eritróz-4-foszfátból és xilulóz-5-foszfátból, fruktóz-6-foszfát és glicerinaldehyd-3-foszfát képződik.

A pentóz-foszfát utat pentóz-foszfát-ciklusnak is nevezik, mivel megfelelő körülmények között a glicerinaldehyd-3-foszfát és a fruktóz-6-foszfát glükóz-6-foszfáttá alakulva regenerálhatja a kiindulási hat szénatomos cukorfoszfátokat.

A transzketoláz és transzaldoláz reakciók sorozatával történő átalakulás a szénatom számokat tekintve a következőképpen alakul.

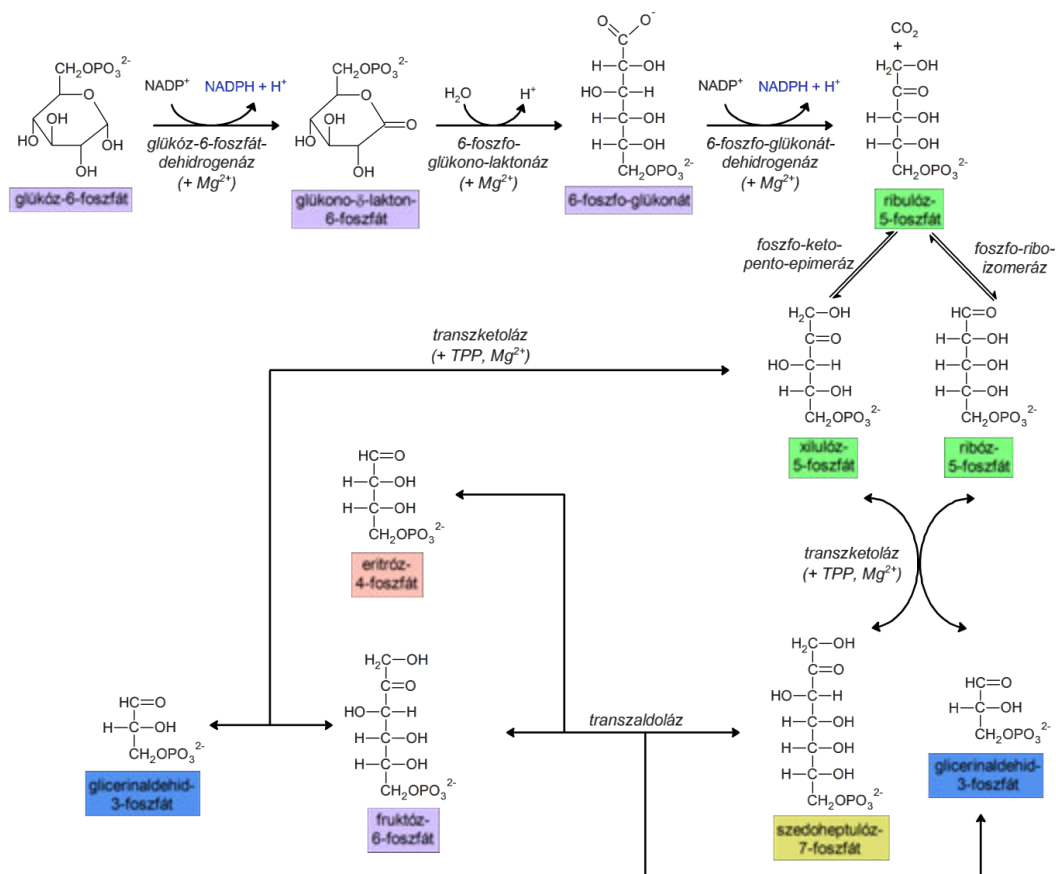


Nettó reakció



A  $\text{C}_3$  aztán belép a glikolízis, vagy a glükoneogenezis folyamatába.





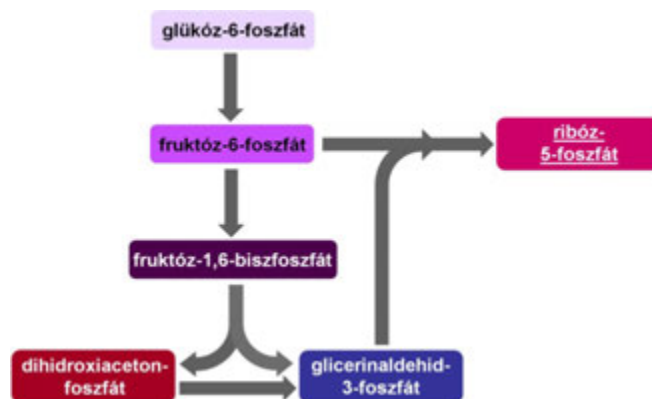
7.2/14. ábra. A pentóz-foszfát-út folyamata

A pentóz-foszfát-út - az anyagcserében betöltött sokoldalú szerepéből adódóan - esszenciális a sejt számára, mivel

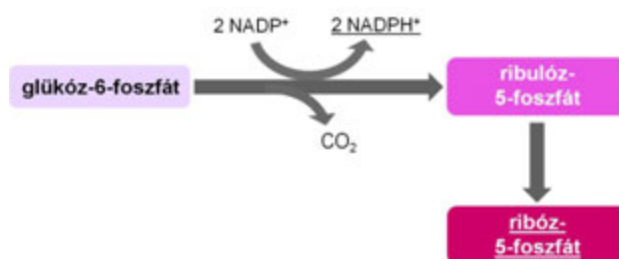
1. a bioszintézisekhez  $\text{NADPH} + \text{H}^+$ -t állít elő;
2. a folyamat során képződött eritróz-4-foszfát, enolpiroszölősav-foszfáttal kapcsolódva, az aromás gyűrűk szintézisének kiinduló pontja;
3. a ribulóz-5-foszfát autotróf mikrobákban ribulóz-1,5-biszfoszfáttá alakulva, a  $\text{CO}_2$ -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  $\text{NADPH} + \text{H}^+$  koncentrációja a meghatározó tényező, a fő szabályozási pont.

1. Ha a sejtnek több ribózra és kevesebb  $\text{NADPH} + \text{H}^+$ -ra van szüksége, akkor a glükóz-bontás folyamata a glikolitikus útvonalon indul el, és halad glicerinaldehyd-3-foszfátig, majd ezt követően transzaldoláz és -ketoláz reakciókkal ribóz-5-foszfát képződik.



2. Abban az esetben, ha ribózra és  $\text{NADPH} + \text{H}^+$ -ra azonos mértékben van igény, a folyamat a pentóz-foszfát-úton, a glükóz direkt oxidációjával indul, és megy ribóz-5-foszfátig.

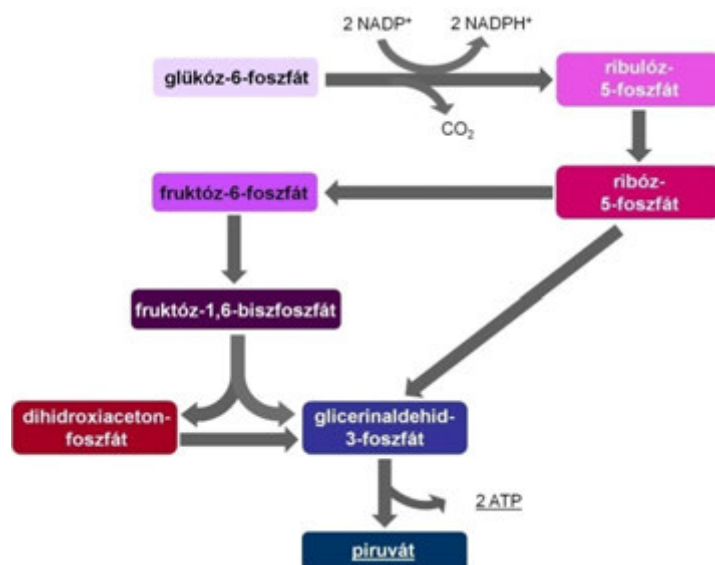


3. Máskor meg a redukáló képességre,  $\text{NADPH} + \text{H}^+$ -ra nagyobb szüksége van a sejtnek, mint az öt szénatomos szénvázra. A glükóz-6-foszfát bontása ekkor is a pentóz-foszfát-úton indul, de a reakciósor végén keletkező glicerinaldehid-3-foszfát az Embden-Meyerhof-útba becsatlakozva glükóz-6-foszfáttá alakul vissza.



Vannak mikroorganizmusok, melyeknél a pentóz-foszfát-út legfontosabb feladata - a fentihez hasonlóan - a  $\text{NADPH} + \text{H}^+$  szintézise, de ez itt elsősorban is az energianyerés, az ATP szintézis céljait szolgálja. Ebben az esetben hat glükóz-foszfát molekulából egy-egy  $\text{CO}_2$  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  $\text{NADPH} + \text{H}^+$ -vel számolhatunk, mely a légzés során 36 molekula ATP-t szolgáltat.

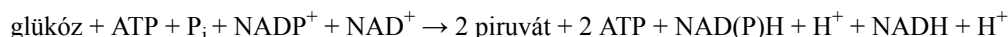
Más mikroorganizmusoknál a pentóz-foszfát-út legfontosabb rendeltetése  $\text{NADPH} + \text{H}^+$  és ATP szintézise. Itt a glükóz-foszfát a direkt oxidáció során pentóz-foszfáttá alakul, majd a transzketoláz és aldoláz reakciók révén létrejött glicerinaldehid-3-foszfátból a glikolízisbe belépve piroszölősav lesz, ami az oxidatív bontása során elegendő ATP-t szolgáltat.



Ha a mikroorganizmusok számára külső tápforrásként pentózok szolgálnak, akkor ezek a sejten belül 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

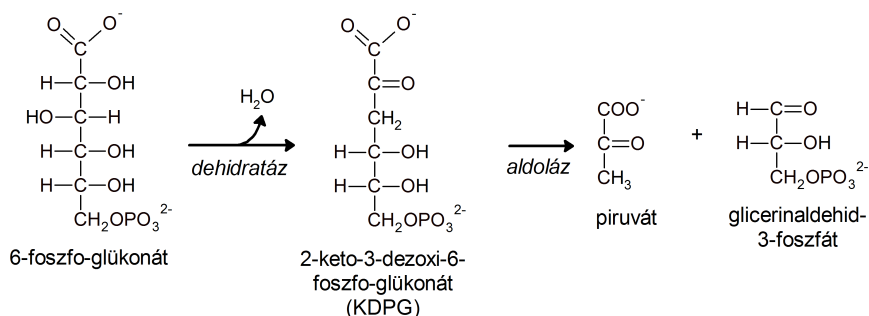
Az Entner-Doudoroff-út is a hexózok degradációját szolgálja (7.2/15. ábra). Ezt az archeákban és valódi baktériumokban egyaránt fellelhető reakciósort a *Pseudomonas saccharophila*-t vizsgálva fedezték fel (1951). A folyamatot, aminek során egy molekula glükózból 2 piruvátsav képződik, az alábbiak szerint összesíthetjük.



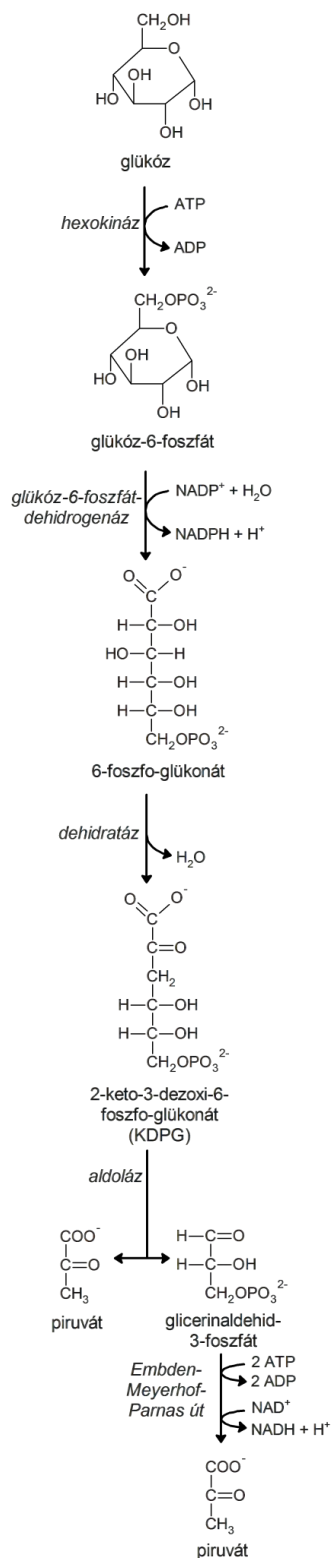
Az Entner-Doudoroff-út az Embden-Meyerhof-Parnas féle glikolízis alternatív útjának tekinthető.

Indítása mégis a pentóz-foszfát útéval azonos, miszerint a glükóz-6-foszfátot a glükóz-6-foszfát-dehidrogenáz oxidálja, miközben egy molekula  $\text{NADP}^+$  redukálódik, és előbb 6-foszfoglukonolakton, majd 6-foszfoglukonsav képződik.

És itt tér el az Entner-Doudoroff-út, amikor is a glükonsav-6-foszfátból - a 6-foszfoglukonsav-dehidratáz katalízise mellett - egy molekula víz elvonásával 2-keto-3-dezoxi-6-foszfoglükonsavat hoz létre:

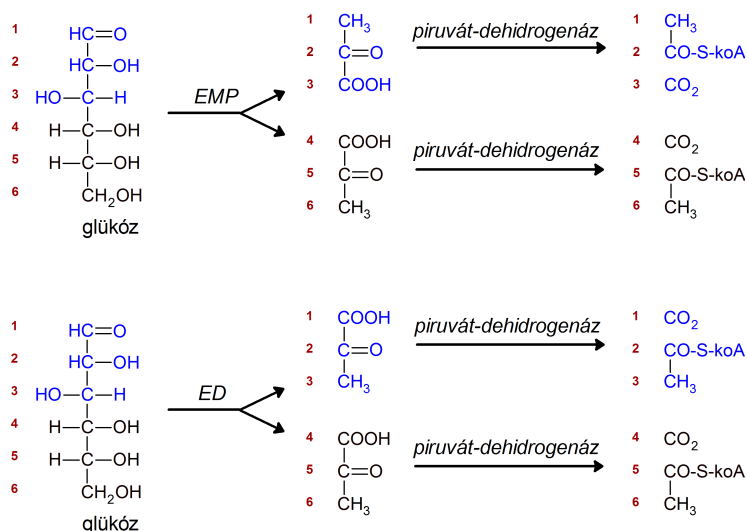


Ezt a hatszénatomos savat a következő lépésben egy aldoláz piruvátsavra és glicerinaldehid-3-foszfátra hasítja. Az utóbbit aztán - az Embden-Meyerhof-Parnas-útba csatlakozva - a glikolízis enzimei piruvátsavvá alakítják. Az Entner-Doudoroff-út így módon a glikolízis regulációs pontjait elkerülve képes triózfoszfátot képezni.



7.2/15. ábra. Az Entner – Doudoroff –út folyamata

A teljessé vált ciklus ugyan mindkét esetben piroszölősavat 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 piruvát karboxilcsoportját (7.2/16. ábra).



**7.2/16. ábra. A CO<sub>2</sub> 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<sup>+</sup> képződik, míg az Entner-Doudoroff-út során 1 ATP, 1 NADPH + H<sup>+</sup> és 1 molekula NADH + H<sup>+</sup> a nyereség.

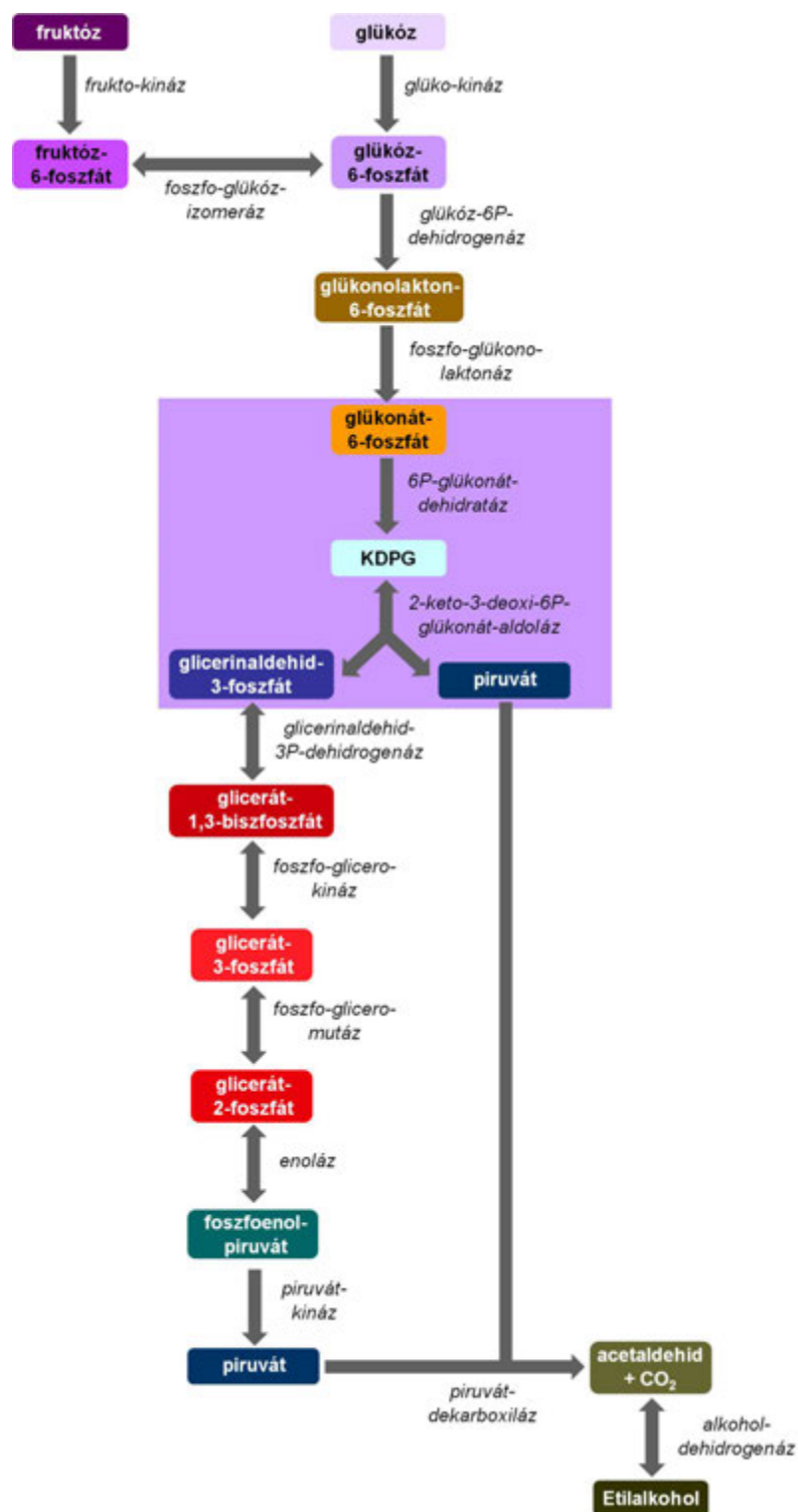
Az bakteriális anyagcserében az Entner-Doudoroff-út különböző módosulásaival találkozhatunk.

#### 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 prekursorokat, 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<sub>2</sub> kilépésével acetaldehyd, majd etilalkohol keletkezik. A folyamat során 1 glükózra számítva nettó 1 ATP képződik.

A *Neisseria gonorrhoea* enál 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.



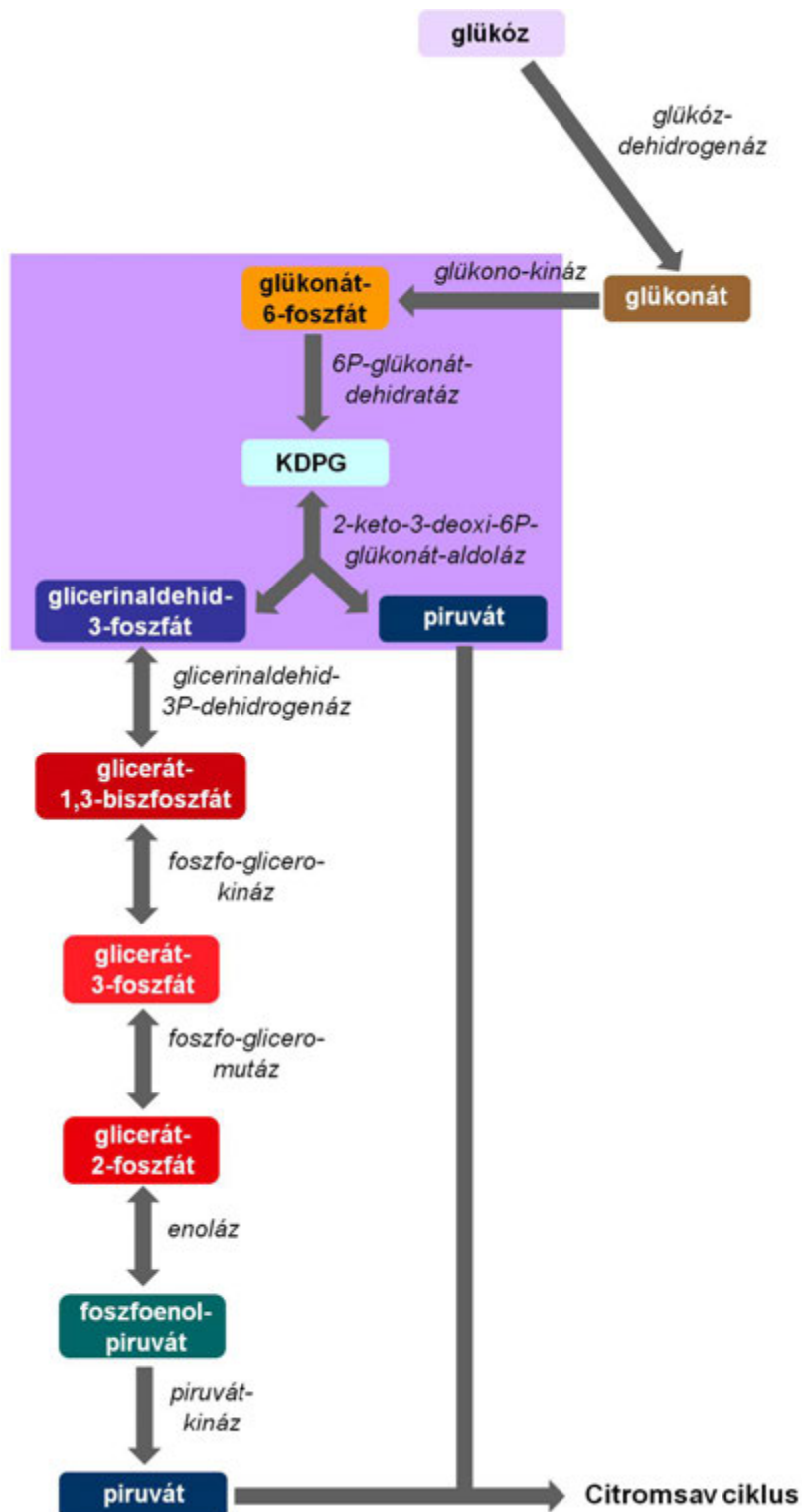
7.2/17. ábra. Az Entner-Doudoroff út 1. változata: Konstitutív lineáris út a *Zymomonas mobilis* esetén

## 2. Indukálható lineáris út

Az Entner-Doudoroff-út számos esetben csak periférikus 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 piroszölősav képződik belőle, aminek a további bontása



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 lineáris Entner-Doudoroff-úton keresztül végzik.



7.2/18. ábra. Az Entner-Doudoroff út 2. változata: indukálható lineáris út az *Escherichia coli* esetén

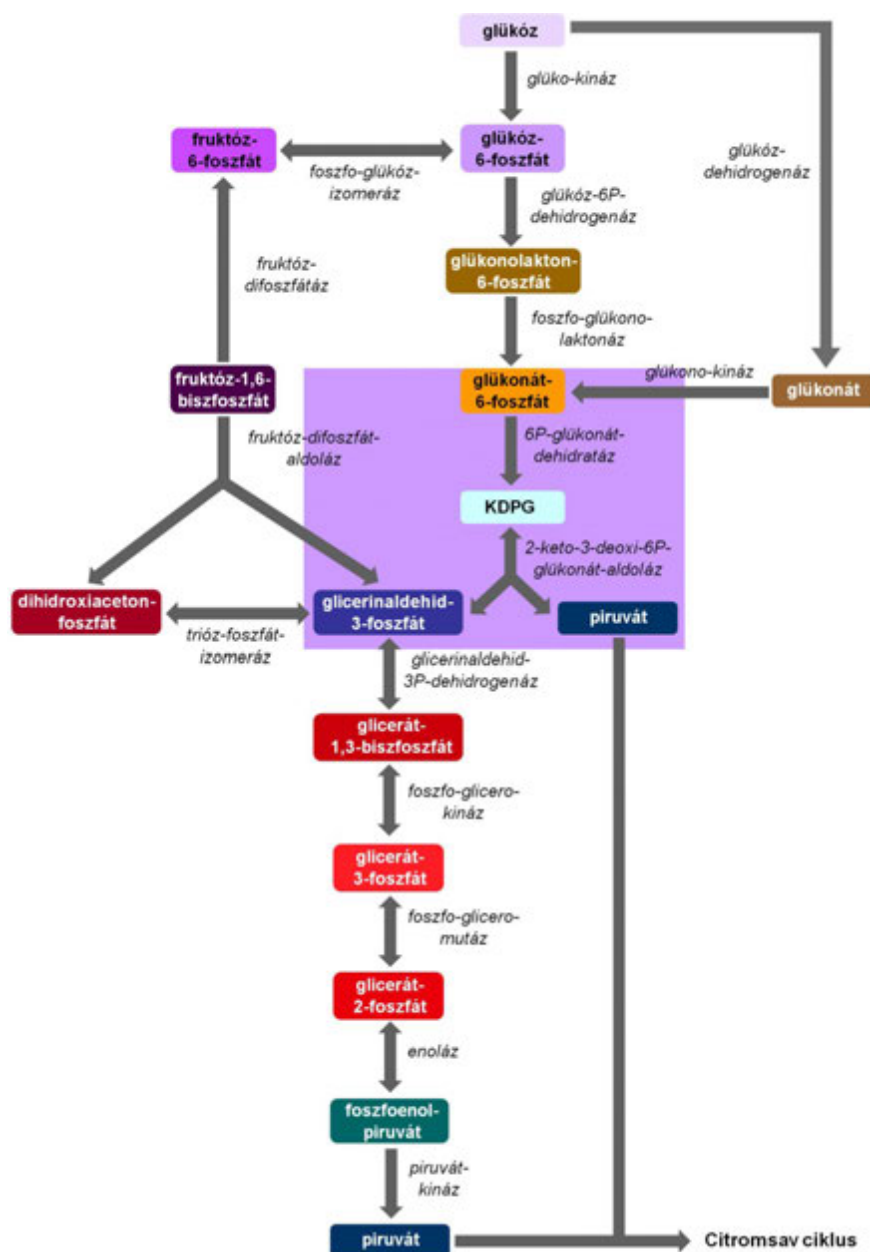
### 3. Ciklikus út

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 reakcióson végigfutva, egy ATP szintézise mellett piroszörlővává alakulhat. Másrészt ciklust alkotva, a glükoneogenezis irányába haladhat, amikor is a glicerinaldehid-3-foszfát a dihidroxiaceton-foszfáttal előbb fruktóz-1,6-difoszfáttá, majd fruktóz-6-foszfáttá és végezetül a kört bezárva, glükóz-6-foszfáttá alakul. Ez utóbbi három reakciót egy aldoláz, a fruktóz-difoszfátáz 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 fentiekén 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.



7.2/19. ábra. Az Entner-Doudoroff út 3. változata: indukálható ciklikus út az *Pseudomonas aeruginosa* esetén

#### 4. Módosult Entner-Doudoroff-út

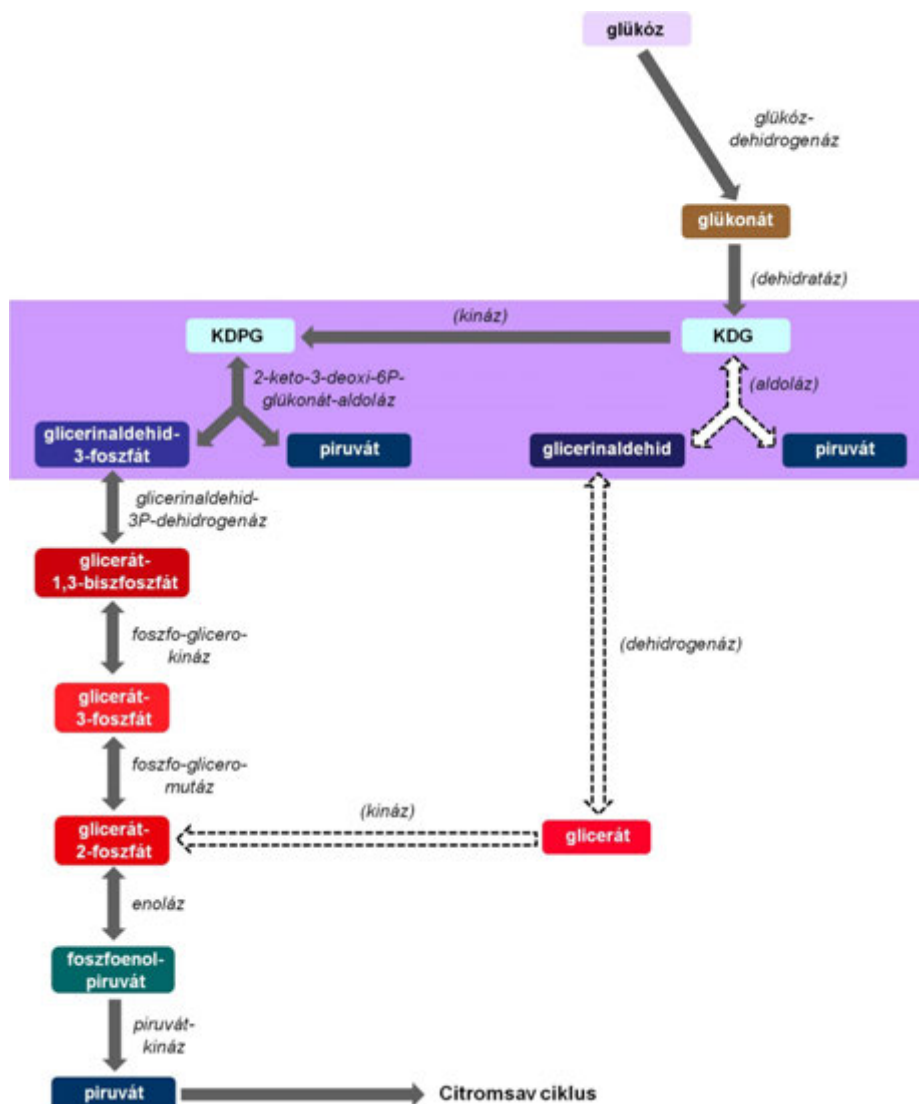
A glükóz bontásnak ezt a változatát elsőként a *Rhodobacter sphaeroides*-nél írták le. (7.2/20. ábra)

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-deoxi-6-foszfo-glukonsav egy aldoláz hatására piroszölősavvá és glicerinaldehyd-3-foszfáttá alakul. A továbbiakban aztán az Embden-Meyerhof-Parnas-úthoz csatlakozva, a glicerinaldehyd-3-foszfátból is piroszölősav lesz. Ez az út néhány *Clostridium* fajra, mint például a *Clostridium acetivum*-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 piroszölősav és glicerinaldehyd szintetizálódik. Az utóbbi aztán egy dehidrogenáz, majd egy kináz

hatására előbb glicerinsavvá, majd 2-foszfo-glicerinsavvá alakul, s lép be a glikolízis folyamatába. Ez a verziót az *Archaeak* 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 anyagszere köztermékeket (intermediereket), másrészt szubsztát 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  $\text{NAD}^+$ -ot, mind  $\text{NADP}^+$ -t redukálhat, míg más baktériumoknál, mint pl. az *Escherichia coli*-nál szigorúan  $\text{NADP}^+$  specifikus.

Az Embden-Meyerhof-Parnas-út, a pentóz-foszfát-út és az Entner-Doudoroff-út működése, jelenléte, vagy éppen hiánya, az egyes mikroorganizmusok anyagszere rendszerének, enzimkészletének, valamint a környezeti feltételek függvényében nagyon változó lehet. Erre láthatunk néhány példát a 7.2/2. táblázatban.

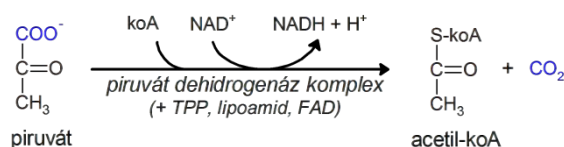
**7.2/2. táblázat. Az Embden-Meyerhof-Parnas-(EMP), a pentóz-foszfát-(PF), és az Entner-Doudoroff (ED) út százalékos megoszlása 9 baktérium faj esetén (Szentirmai, 2000)**

| Mikroorganizmusok                | Embden-Meyerhof út | Pentóz-foszfát út | Entner-Doudoroff út |
|----------------------------------|--------------------|-------------------|---------------------|
| <i>Candida utilis</i>            | 70-80 %            | 20-30 %           | -                   |
| <i>Streptomyces griseus</i>      | 97%                | 3%                | -                   |
| <i>Penicillium chrysogenum</i>   | 77%                | 23%               | -                   |
| <i>Escherichia coli</i>          | 72%                | 27 %              | -                   |
| <i>Bacillus subtilis</i>         | 74%                | 26%               | -                   |
| <i>Pseudomonas aeruginosa</i>    | -                  | 29%               | 71 %                |
| <i>Gluconobacter oxydans</i>     | -                  | 100 %             | -                   |
| <i>Pseudomonas saccharophila</i> | -                  | -                 | 100 %               |
| <i>Alcaligenes eutrophus</i>     | -                  | -                 | 100 %               |

A fentiek jól tükrözik, hogy a különböző szénhidrátok bontási, illetve hasznosítási folyamatainak kezdeti lépéseinél számos anyagcsereút jöhet számításba. Ugyanakkor valamennyi szénhidrát bontásának eredményeként piroszölősav képződik. Ebből aztán anaerob viszonyok között a fermentáció irányába terelődik a szénhidrátok lebontása. Aerob feltételek mellett pedig a piroszölősav acetyl-koenzimA-vá oxidálódik és ebben az alakban lép be a citrát ciklusba.

#### A piroszölősav oxidációja

A prokarióta sejtekben aerob feltételek között a piroszölősav oxidálódik, és ennek eredményeként az anyagcsere egyik legfontosabb intermedier vegyülete, acetyl-koenzimA (KoASH) jön létre.

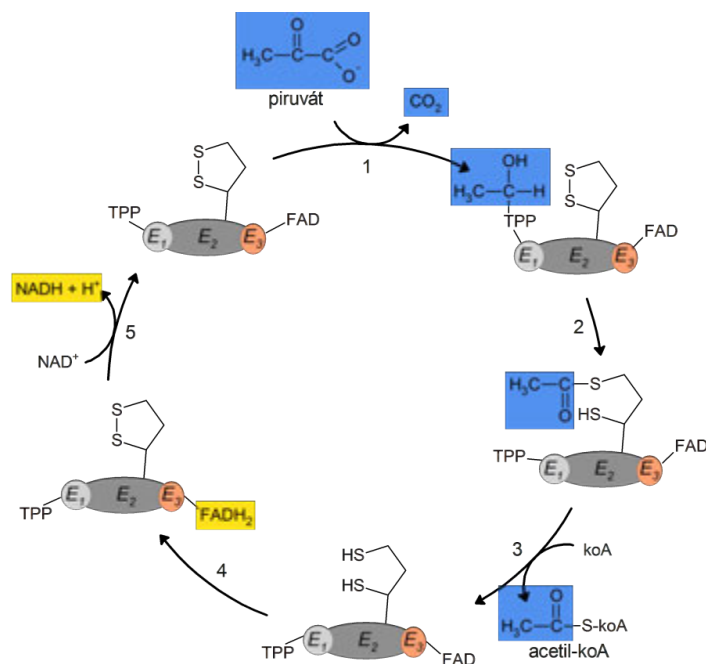


A reakciót több köztilépésen át a piruvát dehidrogenáz enzimkomplex katalizálja. A komplexet három enzim (E<sub>1</sub>, E<sub>2</sub>, E<sub>3</sub>) és öt koenzim (TPP, lipoamid, KoASH, FAD, NAD) alkotja. A koenzimek közül a NAD<sup>+</sup> és a KoA szöchiometrikus kofaktor, míg a tiaminopirofoszfát, 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 <sub>1</sub> | TPP                  | piruvát oxidatív dekarboxilációja     |
| Dihidrolipol-transzacetiláz       | E <sub>2</sub> | Lipoamid             | acetyl csoport szállítása a koA-hoz   |
| Dihidrolipoil-dehidrogenáz        | E <sub>3</sub> | FAD                  | oxidált lipoamid formák regenerációja |

A piruvát dehidrogenáz először - a tiaminopirofoszfát közreműködésével - egy CO<sub>2</sub>-t hasít le a piroszölösavról. Az így létrejött dekarboxilációs termék aztán a liponsavamidra kerül, miközben egy oxidációs folyamattal két elektront veszít. Ezt követően az acetyl csoport egy koenzimA-hoz kötődik, és létrejön az acetyl-KoA. Az utolsó két lépés a regenerációs szakasz, amikor is a liponsavamidot a FAD, míg az így keletkezett FADH<sub>2</sub>-t a NAD<sup>+</sup> oxidálja. (7.2/21. ábra)



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 raktározott tartalék tápanyagként lipideket. A *Pseudomonas solanacearum*, vagy a *Bacillus megaterium* például poli- $\beta$ -hidroxivajsavat. 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 *Rhizopus* sp. fajokat említhetnénk a zsírbontó szervezetek közül.

#### A lipidek hidrolízise

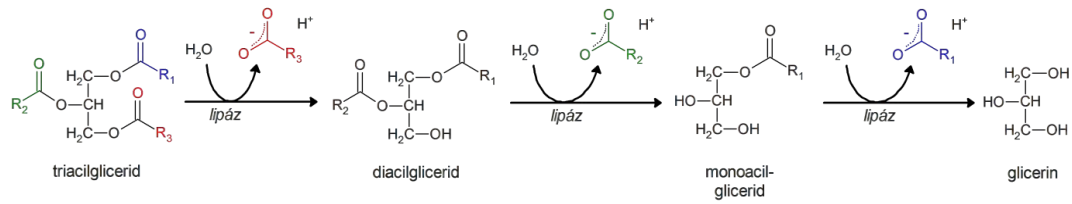
**A neutrális lipidek** döntő többségét a zsírsavak glicerinnel alkotott észterei képezik. A zsírsavak a glicerinhez – ehhez a háromértékű alkoholhoz – észter-, ritkábban éter-, vagy savamidkötéssel kapcsolódhatnak.

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.

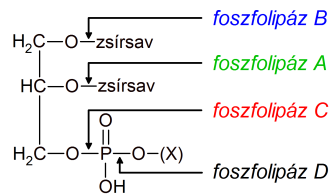
A lipázok olyan enzimek, amelyek lipideket és nagyon különböző lánchosszúságú acilésztereket hidrolizálnak (acil-hidrolázok, acil-transzferázok). A valódi lipázok szubsztrátjai (a neutrális zsírok és olajok) a triacil-gliceridek, melyek az enzim hatására glicerinre és zsírsavakra bomlanak. Ebben a lipáz 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.

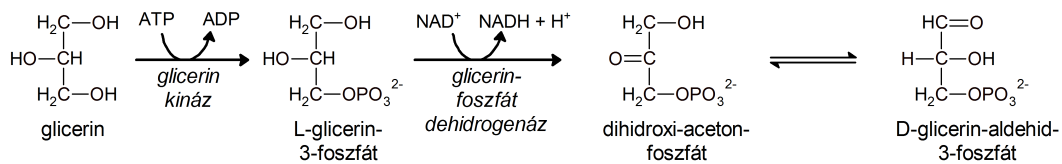




A foszfolipideket speciális enzimek, a foszfolipázok bontják. Ezeket a foszfolipázokat különböző betűjelzéssel látják el aszerint, hogy melyik észterkötést hasítják. A foszfolipáz A és B - a korábban leírt lipázokhoz hasonlóan - a zsírsavak észterkötéseit hasítja. Közülük a foszfolipáz A a 2. szénatomon elhelyezkedő, a foszfolipáz B pedig az 1. szénatomon levő acilláncot 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 glicerint aztán - a glicerin kináz katalizálta folyamatban - glicerin-3-foszfáttá alakulhat, ami a glicerin-foszfát-dehidrogenáz hatására dihidroxiaceton-foszfáttá illetve glicerin-aldehid-3-foszfáttá oxidálódik, miközben egy molekula  $NAD^+$  redukálódik.

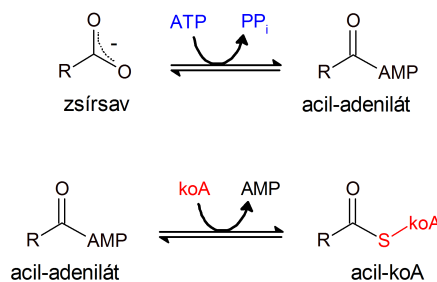


Az oxidációt követően a glicerin-aldehid-3-foszfát beléphet az Embden-Meyerhof-Parnas-útba. Itt aztán - a sejt igényei szerint - a glükoneogenezis lépésein keresztül fruktóz-1,6-diszfoszfáttá, majd glükózzá alakulhat, vagy a glikolízisen át piruvátsavvá lesz, és pl. a Szent-Györgyi-Krebs ciklusban eloxidálódhat.

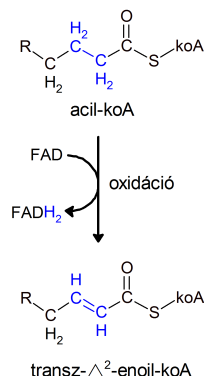
A szabaddá váló zsírsavak egyrészt a szénhidrátok felépítéséhez nyújthatnak szénvázakat, másrészt energiaforrásként szolgálva, a zsírsavak  $\beta$ -oxidációs folyamatain keresztül bomlanak le.

#### A lipidlebontás oxidatív folyamatai

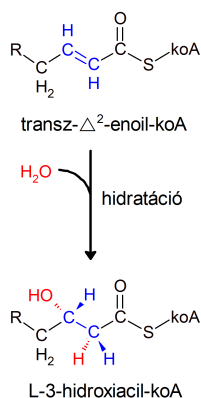
A zsírsavak jelentős része a  $\beta$ -oxidáció lépésein keresztül bomlik le (7.2/22. ábra). A folyamatot a zsírsav aktiválása vezeti be. Az aktiváláshoz szükséges energiát egy ATP, a katalízisét pedig az acetyl-coenzimA szintetáz biztosítja. Ennek során a zsírsav előbb egy zsírsav adenilát köztes terméket képez, ami aztán tioészter kötéssel egy koenzimA-hoz kötődik, miközben az ATP-ből AMP és pirofoszfát képződik.



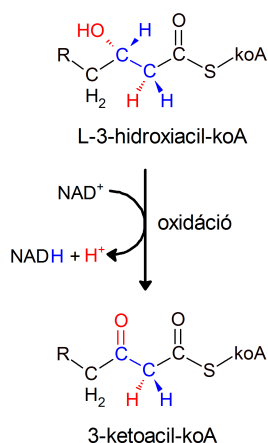
Oxidatív lebontásuk előtt tehát a zsírsavak egy koenzimA-hoz kapcsolódnak. Az acil-koenzimA első oxidációs – acil-CoA dehidrogenáz enzim és a FAD koenzim katalizálta - lépése során egy FAD redukálódik, miközben egy transz kettőskötést tartalmazó transz- $\Delta^2$ -enonil-koenzimA keletkezik.



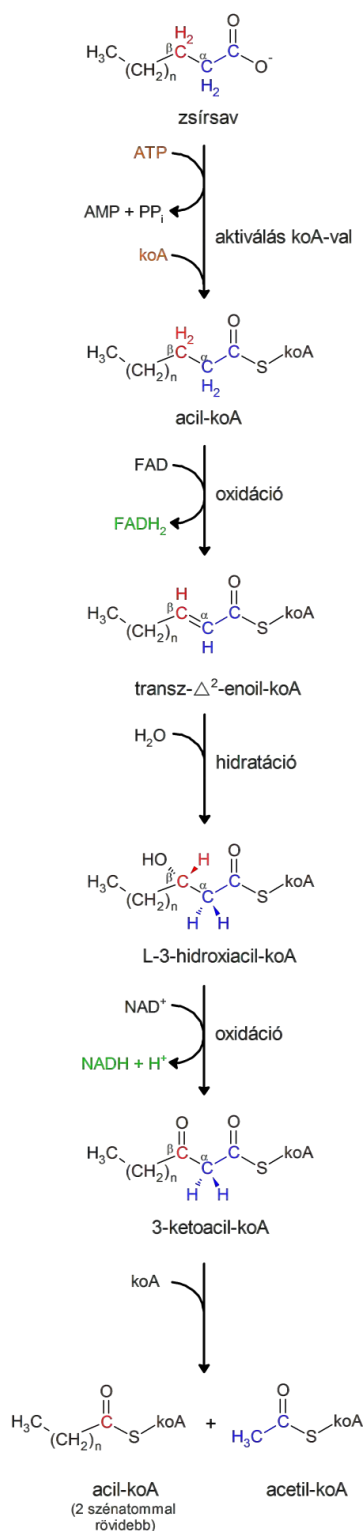
Ebből azután egy molekula víz addíciójával, és így a telítetlen kötés hidratálásával L-3-hidroxiacil-koenzimA keletkezik. Ezt az enonil-koenzimA hidratáz enzim katalizálja.



Ezután megint egy oxidációs lépés következik, amiben a  $\text{NAD}^+$  redukálódik, miközben az előbbi hidroxil származék a 3-ketoacil-koenzimA-ban keto származékká oxidálódik.



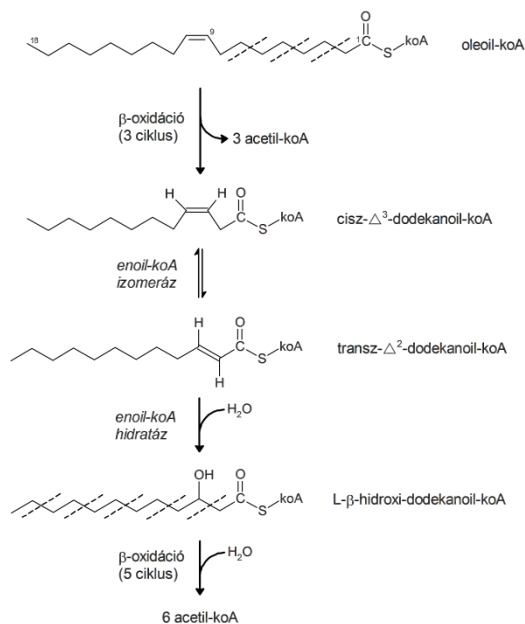
A reakciósorba aztán belép egy újabb koenzimA, míg a 3-ketoacil-koenzimA egy tioklasztikus bomláson megy keresztül, aminek során acetyl-koenzimA-vá, és egy két szénatommal megrövidült zsírsav-acil-koenzimA-vá hasad.



7.2/22. ábra. A zsírsavak  $\beta$ -oxidációs folyamata

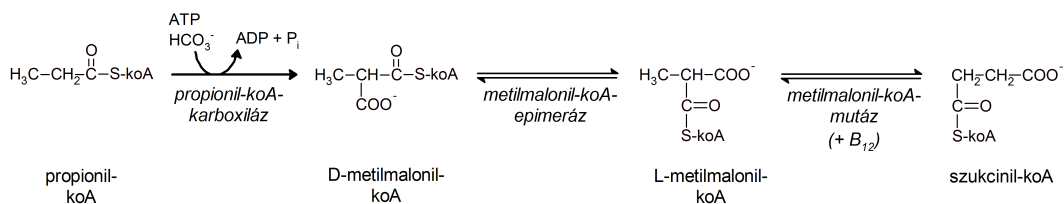
A zsírsavak  $\beta$ -oxidációs folyamata során a fenti reakciók – mint az oxidáció, hidratálás, újabb oxidáció, és tiolízis – ismétlődnek, miközben egy-egy ilyen ciklus alatt a zsírsav lánc 2 - 2 szénatommal megrövidül. Ezek a  $\text{C}_2$  fragmentumok pedig acetyl-koenzimA formában kapcsolódnak be a sejt anyagcseréjébe. A végtermék is egy két szénatom számú acetyl-koenzimA lesz, ami a szénlánc rövidülése során leszakadó  $\text{C}_2$  egységekhez hasonlóan, a glioxalát-ciklusba vagy a Szent-Györgyi-Krebs-ciklusba juthat.

A telítetlen zsírsavak  $\beta$ -oxidációja alapján véve megegyezik a telített zsírok fent leírt folyamataival, de a lebontási folyamat során a kettős kötéshez érve, az enoil-koenzimA izomeráz a  $\text{cis}\Delta^3$  formációjú kettős kötetést  $\text{trans}\Delta^2$  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  $\beta$ -oxidációs folyamata

A páratlan szénatom számú zsírsavak  $\beta$ -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.



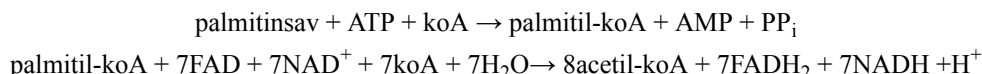
#### A $\beta$ -oxidáció energetikai vonatkozásai

A lipid bontás és ezen belül is a zsírsavak  $\beta$ -oxidációja alapvető szerepet játszik az energiefelszabadítás 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 lépünk még vissza a zsírsavlánc  $\beta$ -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.

A zsírsavak  $\beta$ -oxidációs folyamatát, példaként a páros szénatom számú, 16 szénatomos palmitinsavat kiválasztva, a 7.2/3. táblázat szerint összesíthetjük.



**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 <sup>+</sup> /FADH <sub>2</sub> száma | Képződött ATP száma |
|---------------------------------------|----------------------------------------------------------|---------------------|
| Acetil-KoA-szintetáz                  |                                                          | -1                  |
| Acetil-KoA-dehidrogenáz               | 7 FADH <sub>2</sub>                                      | 14                  |
| $\beta$ -hidroxiacil-koA-dehidrogenáz | 7 NADH + H <sup>+</sup>                                  | 21                  |
| Izocitrát-dehidrogenáz                | 8 NADH + H <sup>+</sup>                                  | 24                  |
| $\alpha$ -ketoglutarát-oxidáz         | 8 NADH + H <sup>+</sup>                                  | 24                  |
| Szukcinil-koA-szintetáz               |                                                          | 8                   |
| Szukcinát -dehidrogenáz               | 7 FADH <sub>2</sub>                                      | 16                  |
| Malát-dehidrogenáz                    | 8 NADH + H <sup>+</sup>                                  | 24                  |
| <b>Összesen</b>                       |                                                          | <b>130</b>          |

Egyetlen 16 szénatom számú zsírsavlánc oxidációja során tehát 130 ATP képződik. A triglicerid (triacylglycerid, vagy diacylglycerid) 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 prokarióták 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 életű 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 prokarióták fehérje bontása az  $\alpha$ - és  $\beta$ -alegységből álló proteoszóma enzimkomplexekben, és a proteázok segítségével történhet. Az előbbi a sejt rövid féléletű 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.

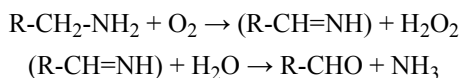
### Aminosavak bontása

#### 1. Aminosavak dekarboxilálása

Az aminosavak karboxilcsoportját lehasítva aminok keletkeznek. A bontásnak ezt a módját a szűk szubsztrátspecifitású dekarboxilázok katalizálják, csoportjuk a piridoxál-foszfát.

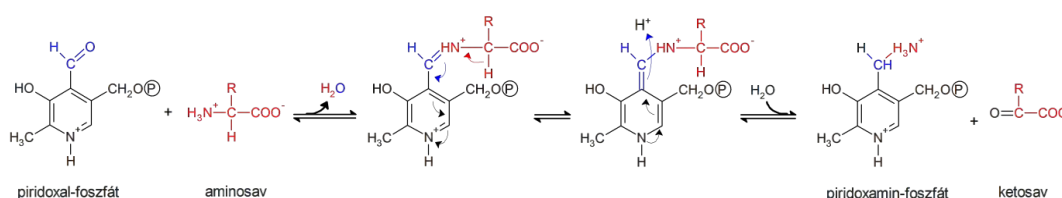


Az aminokat aztán az amin-oxidázok az alábbiak szerint bontják tovább

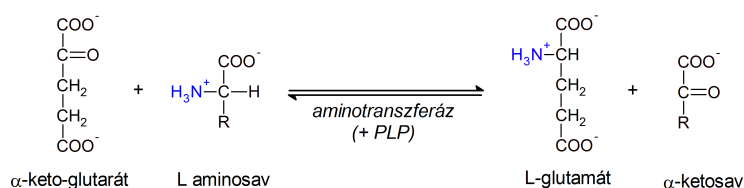


## 2. Aminosavak transzaminálása, oxidatív dezaminálása

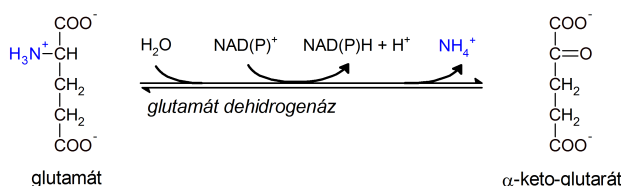
A bontási folyamat transzaminálással indul. Ennek során az aminosavak  $\text{NH}_2$ -csoportja egy  $\alpha$ -ketosavra kerül. Az aminosavból tehát ketosav keletkezik, miközben az  $\alpha$ -ketoglutársavra transzportálódott amino csoport a glutaminsavban akkumulálódik. A folyamatot az aminotranszferázok és prosztetikus csoportjuk, a piridoxálfoszfát (PLP) katalizálja (7.2/24. ábra).



7.2/24. ábra. Az aminotranszferáz és piridoxálfoszfát (PLP) katalizálta transzaminációs folyamat



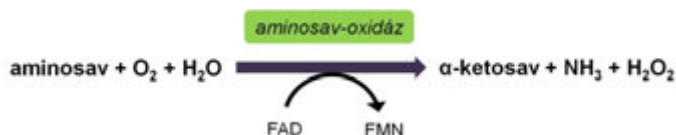
Az így keletkező glutaminsav aztán – a glutamát dehidrogenáz hatására -  $\alpha$ -ketoglutársavvá oxidálódik. A transzaminálás során tehát az aminosavnak megfelelő  $\alpha$ -ketosav és ammónia keletkezik.



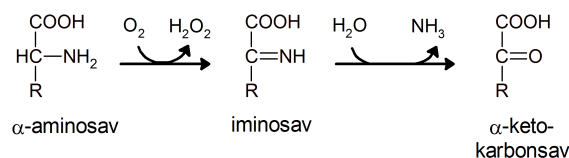
Baktériumokban  $\text{NAD}^+$ -dal és  $\text{NADP}^+$ -vel működő dehidrogenázokat is kimutattak. Közülük az utóbbi az ammónia asszimilációjában, míg a  $\text{NAD}^+$ -dal működő glutamát lebontásában vesz részt.

### Direkt oxidatív dezaminálás

Az aminosav oxidázok flavoproteinek. Ezeknek az enzimeknek az oxidatív dezaminálása mellett hidrogén-peroxid is keletkezik, amit a kataláz enzim bont le.

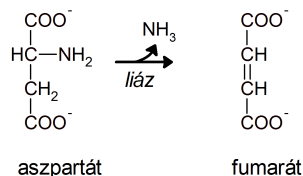






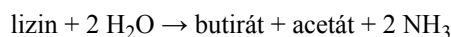
### Egyéb dezaminálási folyamatok

A dezaminálás más módját a liázok végzik. Az ammónia itt egy kettős kötés hátrahagyásával távozik. Ily módon például az aszpartátból fumarát és ammónia képződik.

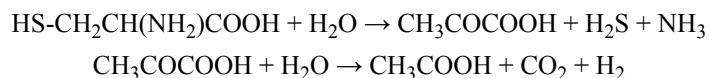


A mikroorganizmusoknál azonban az aminosavak bontásának egyéb specifikus módjai is megellelhetők.

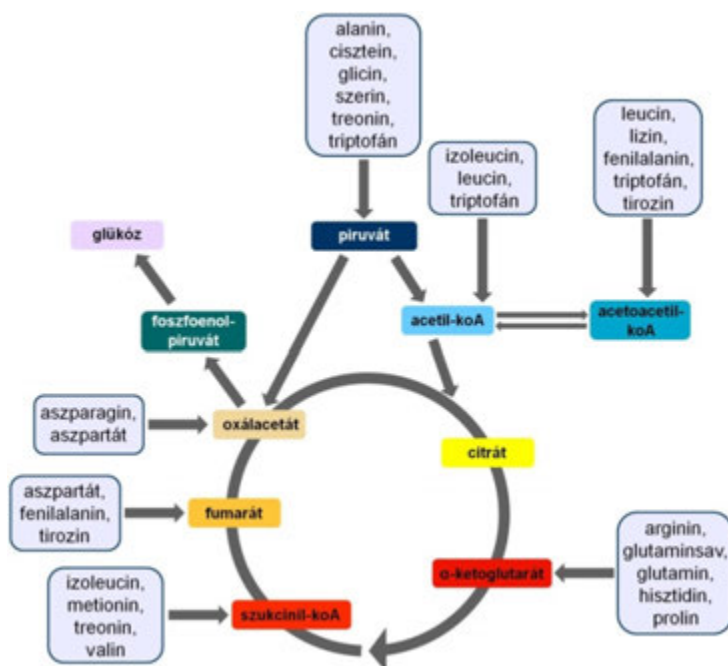
Az anaerob *Clostridium*ok bontása során pl. az ammónia keletkezése mellett lizinből butirát és acetát képződik.



Az obligát anaerob *Desulfovibrio desulfuricans* pedig a ciszteint bontja acetáttá, kénhidrogénné, szén-dioxiddá és ammóniává.



Az aminosavak bontása során képződött molekulák azután a piroszölősavon, az acetyl-koenzimA-n és aceto-acetyl-koenzimA-n keresztül, vagy közvetlenül a Szent-Györgyi-Krebs-ciklusba –  $\alpha$ -ketoglutarátsav, szukcinil-koenzimA, fumarát vagy oxálecetsav molekuláknál - becsatlakozva eloxidálódnak, és a sejt számára energiaforrást nyújtanak. (7.2/25. ábra)



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

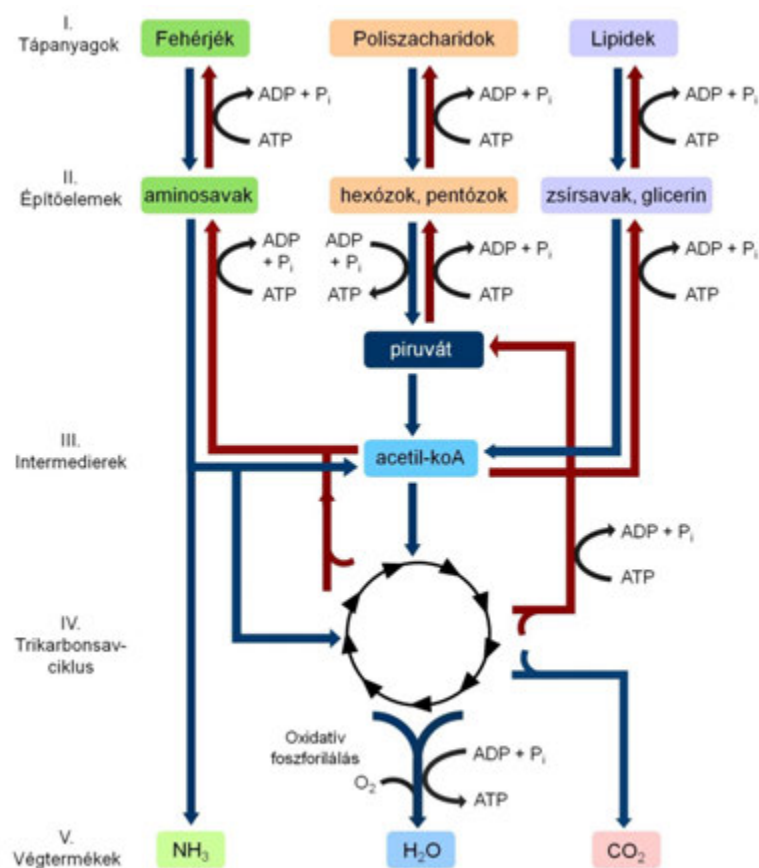
A különböző tápanyagok – mint a szénhidrátok, zsírok, fehérjék - bontási és hasznosítási folyamatainak számos, egymástól eltérő anyagcsereútja jöhet számításba. Ugyanakkor szinte valamennyi tápanyag oxidációjának végső lépései a Szent-Györgyi – Krebs ciklusba, más néven trikarbonsav- vagy citrát (citromsav) ciklusba torkollanak.

Az 7.3/1. ábrán látható, hogy a biopolimerek (I.) katabolikus irányban először építő elemeikre (II.) bomlanak, majd intermedierekké (III.) alakulnak. Ilyen intermedier az acetyl-koenzimA, ami egyaránt keletkezhet szénhidrátok, fehérjék, valamint a lipidek zsírsav és glicerol frakciójának bontásából. De kiindulásként is szolgálhat a felépítésükhöz.

A különböző tápanyagok a citrát ciklusba (IV.) már acetyl-koenzimA-vá, illetve az aminosavak ezen túlmenően még  $\alpha$ -keto-glutársavvá, szukcinil-koenzimA-vá, fumaráttá, vagy oxálcetsavvá oxidálódva kapcsolódhatnak be.

A citromsav-ciklus - a közös IV. szint - jelenti az amfibiótikus szakaszt, ahonnan a folyamatok - az igényeknek megfelelően – akár katabolikus, akár anabolikus irányban haladhatnak.

Az V. szint irreverzibilis. Ez a végtermékek (mint pl.  $\text{CO}_2$ ,  $\text{NH}_3$  stb.) keletkezésének útja.

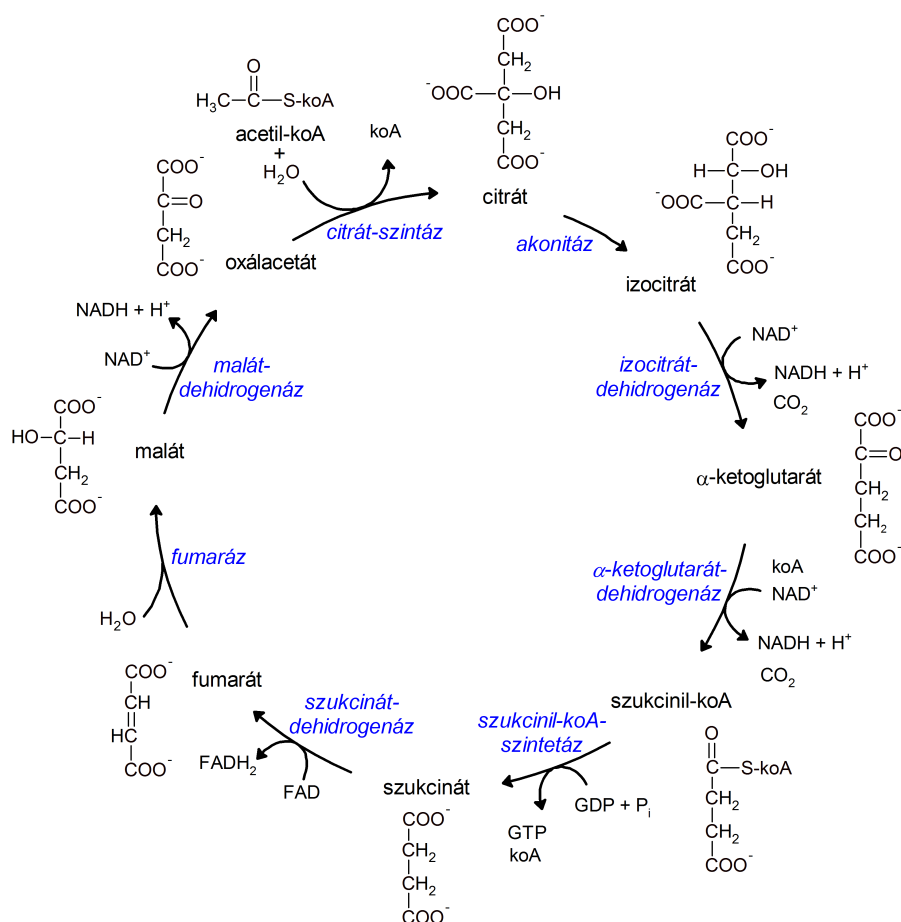


7.3/1. ábra. Az anyagáramlás útvonalai

A kék színű vonalak a katabolikus, a pirosak az anabolikus irányt jelölik.

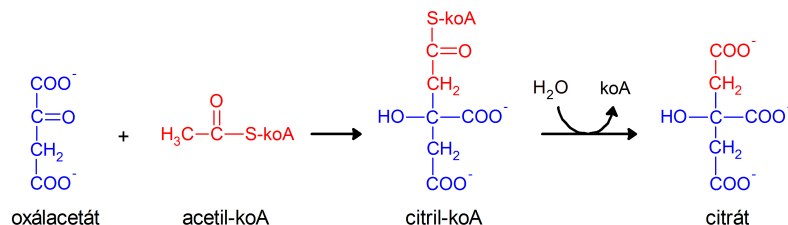
## 7.3.1. A Szent-Györgyi – Krebs ciklus (citromsav ciklus)

A legtöbb anyagcsereút a citrát-ciklusban (7.3/2. ábra) egyesül, aminek a szerepe és fontossága igen sokrétű.

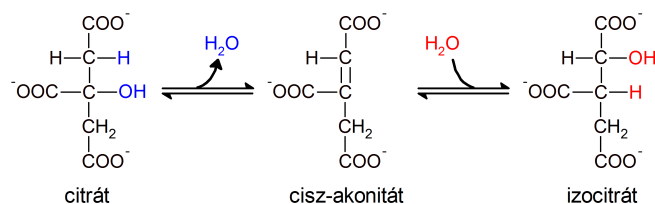


7.3/2. ábra. A Szent-Györgyi – Krebs ciklus folyamata

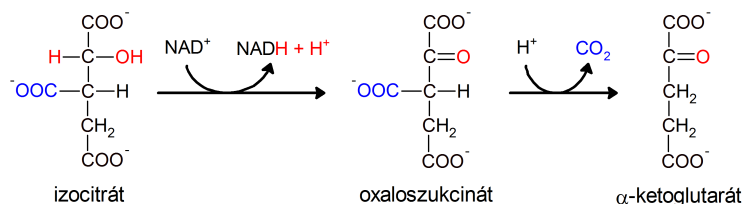
A ciklus első lépésében az acetyl-koenzimA két szénatomos acetyl csoportjának és a négy szénatomos oxálacetát kondenzációjának révén citromsavat kapunk. A folyamatot a citrát szintáz katalizálja, amihez előbb az oxálacetát, majd az ennek hatására történő konformációváltozást követően, az acetyl-koenzimA kapcsolódik. Végezetül a koenzimA lehasad. A kondenzáció folyamatosságát ennek a tioészter-kötésnek a bontási energiája biztosítja.



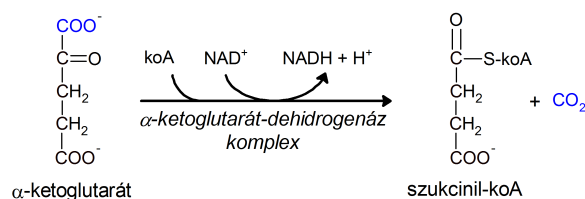
Az ezt követő izomerizációs folyamatban a citromsavból egy vízmolekula kilépésével előbb cisz- akonitsav, majd egy sztereospecifikus vízaddícióval izocitromsav képződik. Az akonitáz aktivitásához  $\text{Fe}^{2+}$  ionok kellenek, amelyek az enzim centrumában lévő vas-kén magban találhatók.



Az izocitromsav oxidációja során egy  $\text{NADPH}^+$  redukálódik, és előbb egy instabil oxálorostyánkőssav, majd ennek dekarboxilációjával  $\alpha$ -ketoglutársav keletkezik. A  $\text{NADP}^+$ -t egyes esetekben, - mint pl. az *Escherichia coli*-nál -  $\text{NAD}^+$  helyettesíti.



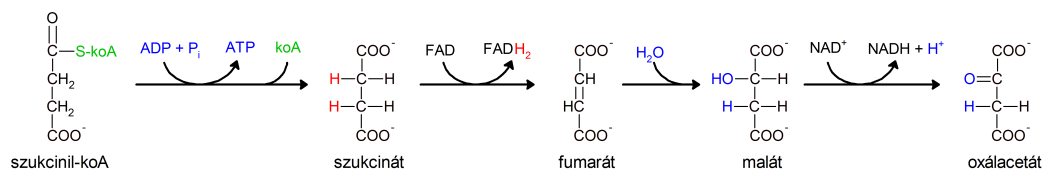
Az  $\alpha$ -ketoglutársav  $\rightarrow$  szukcinil-koenzimA átalakulás oxidatív dekarboxilációja  $\text{NADH} + \text{H}^+$  képződéssel jár. A reakciót katalizáló  $\alpha$ -ketoglutársav dehidrogenáz enzimkomplexet három enzim ( $\alpha$ -ketoglutársav dehidrogenáz, dihidrolipoil-transzszukciniláz, dihidrolipoil-reduktáz) és öt koenzim (TPP, lipoamid, KoASH, FAD,  $\text{NAD}^+$ ) alkotja. A  $\Delta G^0 = -33,5 \text{ kJ/mol}$  értékű nagy szabadenergia csökkenés miatt ez a lépés gyakorlatilag megfordíthatatlan.



A citrát-körben eddigre két szénatom eloxidálódott, és ezzel két  $\text{CO}_2$  eltávozott. Ebből adódóan a ciklus kiindulási molekuláját, az oxálcetsavat, 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 borostyánkőssav képződik. Ezt a reverzibilis reakciót a szukcinil-koenzimA szintetáz katalizálja.

A borostyánkőssav után telítetlen fumársavvá oxidálódik a szukcinát dehidrogenáz és koenzime, a  $\text{FAD}^+$  hatására. Elektron akceptorként itt  $\text{FAD}^+$  szerepel, mivel a reakció szabadenergia változása nem lenne elegendő egy  $\text{NAD}^+$  redukálásához.

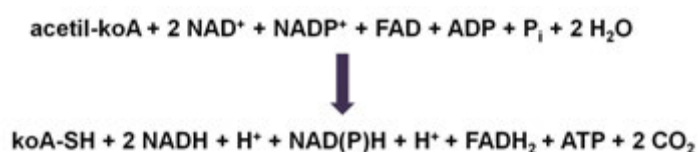


A fumársav után egy víz molekula sztereospecifikus addíciójával előbb L-almasavvá, majd az almasav dehidrogenáz katalízise mellett egy  $\text{NAD}^+$  redukciójával oxálcetsavvá alakul. Az utóbbi reakció a  $\Delta G^0 = +29,7 \text{ kJ/mol}$  szabadenergia változás ellenére is reverzibilis. És ezáltal bezáródott a kör, mivel a ciklus első lépésében felhasznált oxálcetát újratermelődött.

**7.3/1. táblázat. A citromsav ciklus enzimeit, a folyamat során keletkezett ATP és redukált koenzimek mennyisége, valamint az egyes reakciók szabadenergia változás értéke ( $\Delta G^0$ ) (Voet, 2004)**

| Citromsav-ciklus enzime                      | NAD(P)H + H <sup>+</sup> /FADH <sub>2</sub> | ATP | ΔG0' (kJ/mol) |
|----------------------------------------------|---------------------------------------------|-----|---------------|
| Citrát-szintáz                               |                                             |     | -31,4         |
| Akonitáz                                     |                                             |     | +6,3          |
| Izocitrát-dehidrogenáz                       | NAD(P)H + H <sup>+</sup>                    |     | -8,4          |
| α-ketoglutarát-sav-dehidrogenáz enzimkomplex | NADH + H <sup>+</sup>                       |     | -33,5         |
| Szukcinil-koA-szintetáz                      |                                             | 1   | -3,3          |
| Szukcinát-dehidrogenáz                       | FADH <sub>2</sub>                           |     | 0             |
| Fumaráz                                      |                                             |     | -3,8          |
| Malát-dehidrogenáz                           | NADH + H <sup>+</sup>                       |     | +29,7         |

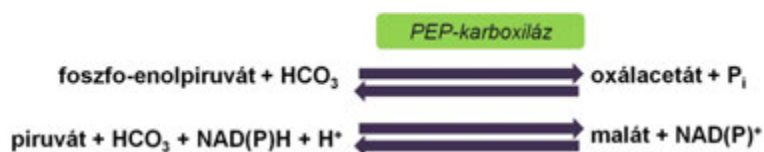
A citrát körben tehát az acetyl-koenzimA acetyl csoportjából 2 molekula CO<sub>2</sub>, 2 NADH + H<sup>+</sup>, 1 NADPH + H<sup>+</sup>, 1 FADH<sub>2</sub>, és 1 molekula ATP keletkezett.



A citromsav ciklus oxidatív reakciói révén energia a szubsztárszintű foszforiláció mellett, elektrontranszport-foszforiláció útján is képződhet. A folyamat során képződött redukált koenzimek visszaoxidálása ugyanis az elektrontranszport láncán keresztül történhet. Aerob folyamatok esetén az oxidatív foszforiláció során itt minden egyes NAD(P)H + H<sup>+</sup> 3, míg a FADH<sub>2</sub> 2 ATP szintézisét jelenti. Ciklusonként tehát a citromsavtól számítva 12 ATP, míg a piruvátból 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<sup>+</sup> pedig a fentiekén 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-piruváttól vagy piruváttól 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.

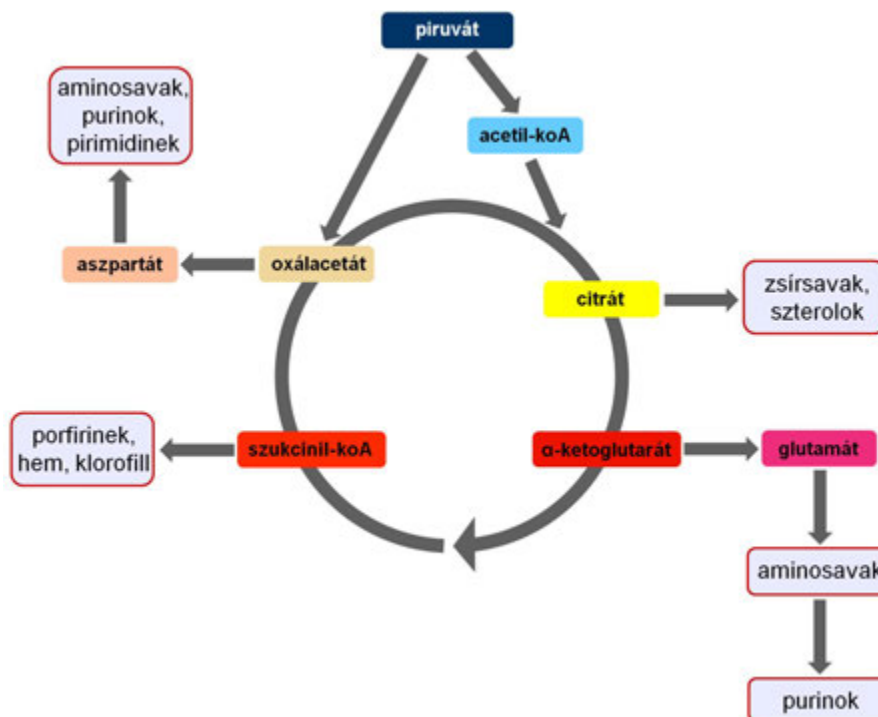
Másrészt a különböző biopolimerek – mint fehérjék és zsírok - degradációs termékei, a citrát-cikluson, illetve az oxálacetáton át foszfo-enolpiruváttá alakulva, beléphetnek az Embden-Meyerhof-Parnas-útba, ahol a glükoneogenezis útján glükóz, vagy glikogén szintézishez használódhatnak fel.

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 intermediereinek mennyiségét az azokból kiinduló szintézisek csökkenthetik.

A citrátkör a legfontosabb forrása több esszenciális anyagcsere-prekursorak. Ilyen például az α-keto-glutarát-sav, ami az ammónia akceptoraként glutaminsavvá, vagy oxálacetátsav ami szintén az ammónia akceptoraként aszparaginsavvá alakulhat, és ezzel mindkettő kulcspozíciót tölt be az a nitrogén szerves kötésbe vitelében.

A szukcinil-koenzimA pedig a porfiringyűrű prekuzora, ami például a citokróm, a klorofill, a B<sub>12</sub>-vitamin vagy a hem proszterikus csoportot tartalmazó kataláz struktúrájának az alapját képezi.

A citromsav ciklus tehát a sejtben zajló bioszintetikus folyamatok számára mind prekuzorokat, mind energiát biztosít (7.3/1. táblázat).



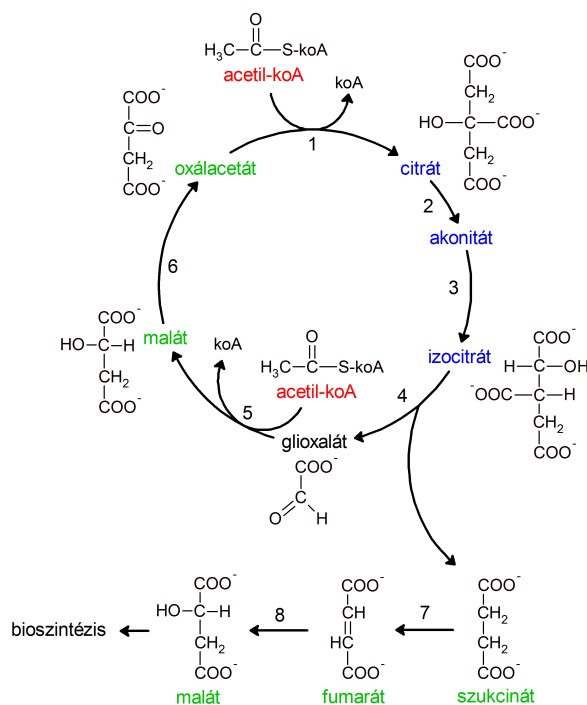
7.3/3. ábra. A citromsav ciklus anyagcsere-prekuzorai és az azokból kiinduló bioszintetikus folyamatok iránya.

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 veszteséssel járó lépései.

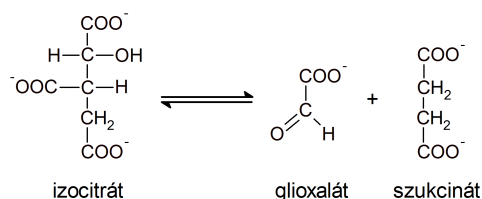




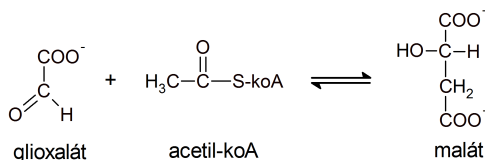
7.3/4. ábra. A glioxalát ciklus folyamata

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.



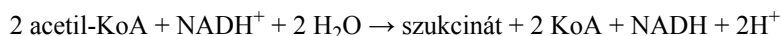
Ezt követően a glioxálsav egy acetil-koenzimA-val kapcsolódva - a malát szintetáz hatására - almasavat képez, ami aztán az almasav dehidrogenáz hatására oxálecetsavvá alakul, - és ezzel a kör bezárul.



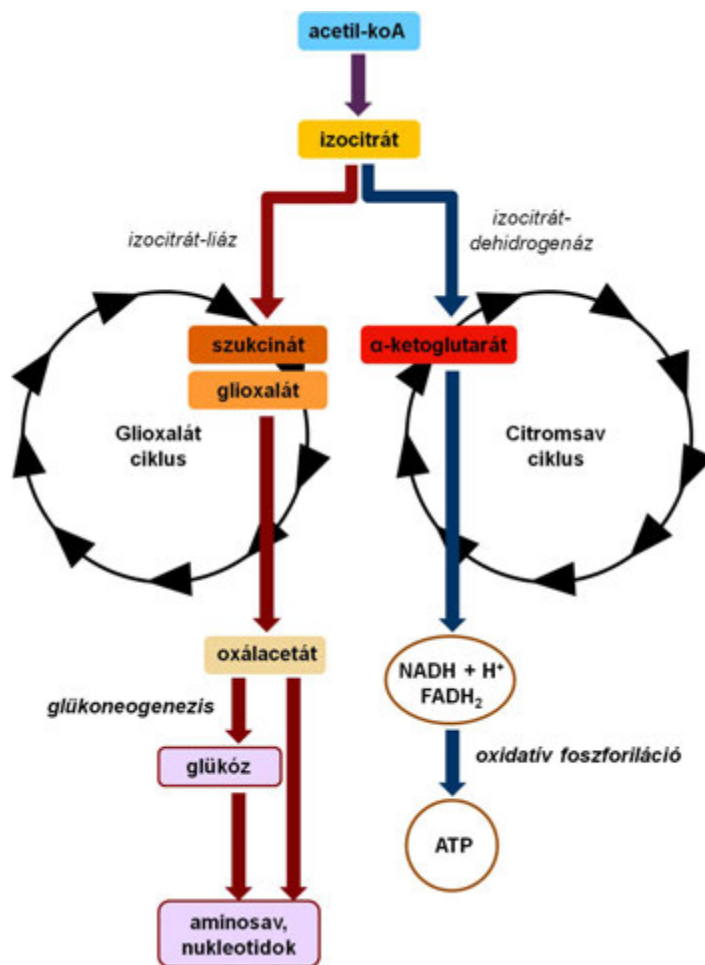
Az izocitráz-liáz másik terméke, a borostyánkősav - szintén a citromsav-ciklusból ismert módon – fumársavon és almasavon át képez oxálecetsavat. De ez az oxálecetát már nem része a ciklusnak, s így szintézisekhez (pl. aminosav szintézishez), a ciklus zavartalan működése mellett felhasználható. A folyamat két kulcsenzime az izocitrát-liáz és az almasav-szintetáz. Ezeknek köszönhetően számos aerob baktérium acetáton, mint egyedüli szénforráson növekedni képes.

Tehát a glioxalát-ciklusban a citromsav ciklushoz hasonló reakciósorok futnak. De a citromsav-ciklusban az acetyl-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 acetyl-koenzimA-ból ciklusonként egy négyszénatomos dikarbonsav képződik, ami lehetőséget nyújt a citromsav-ciklus intermediereinek feltöltésére anélkül, hogy a sejtnak CO<sub>2</sub>-fixációhoz kellene folyamodnia. (7.3/5. ábra)



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

---

# 8. fejezet - A prokarióták változatos energiatermelése

## 8.1. Kemoorganotróf anyagcsere

### 8.1.1. Erjesztési folyamatok

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 láncához, 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-sönhöz kapcsolódó, valamint a különböző speciális utakon végbemenő fermentációk.

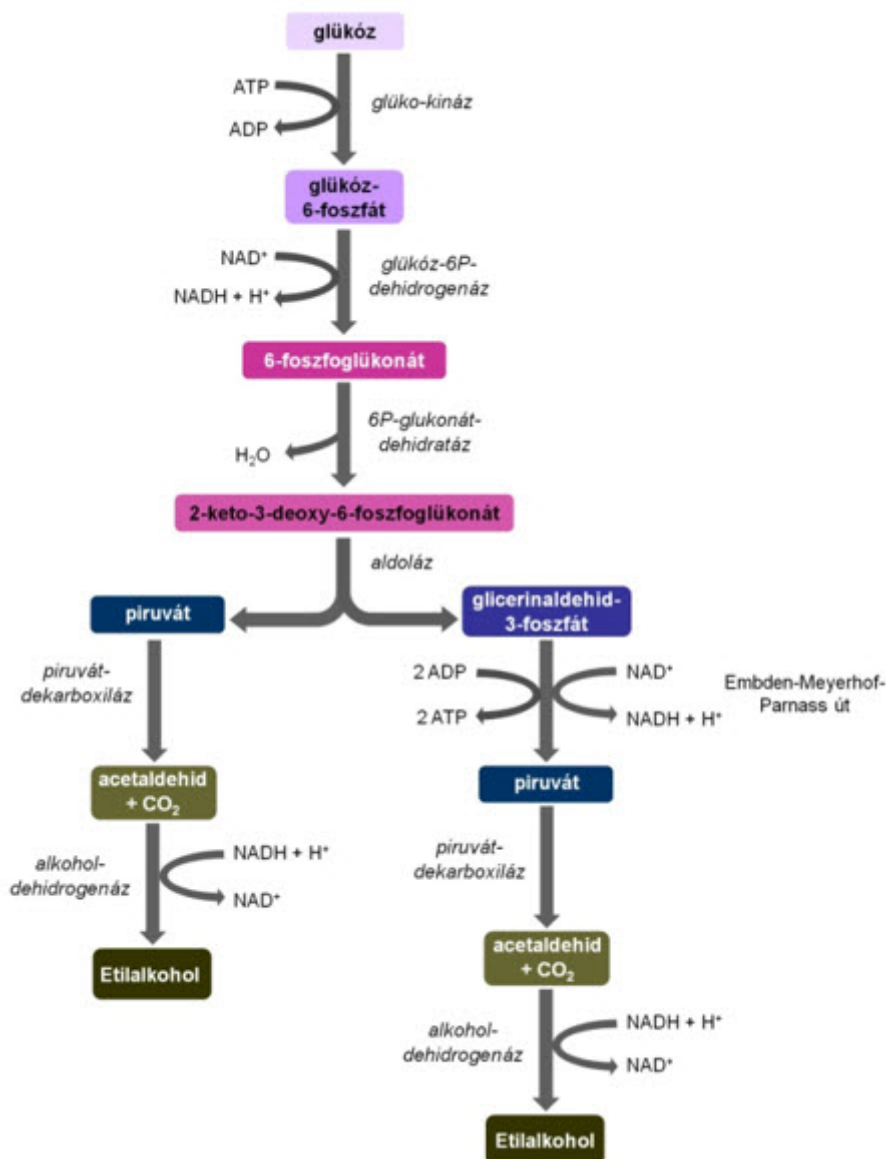
#### 8.1.1.1. Az Entner-Doudoroff-útra épülő fermentáció

*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  $\text{NAD}^+$  specifikus dehidrogenáz hatására glükonsav-6-foszfáttá oxidálódik, ami víz kilépéssel 2-keto-3-deoxi-6-foszfoglükonsavvá alakul. Ez aztán piroszőlősavra és gliceraldehid-3-foszfátra hasad.

Ezt követően a piroszőlősav, - mely a glükóz 1-3 szénatomjait tartalmazza, - egy szén-dioxid kilépésével acetaldehiddé alakul, majd a  $\text{NADH} + \text{H}^+$  és az alkohol dehidrogenáz hatására etilalkohollá redukálódik. A gliceraldehid-3-foszfátból pedig a glikolízis reakcióútján keresztül képződik piroszőlősav, ami ugyancsak egy acetaldehiden át bomlik szén-dioxidra és etilalkoholra. A folyamat során redukálódott  $\text{NAD}^+$  koenzimek regenerálása tehát az acetaldehid segítségével történik. A két szén-dioxid a glükóz 1. és 4. szénatomjából származik.

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 piroszőlőssavig halad, miközben szubsztrátszintű foszforilációval két molekula ATP keletkezik és két molekula  $\text{NAD}^+$  redukálódik. A piruvátból kiinduló fermentációs lépés, vagy lépések során aztán a redukált  $\text{NAD}^+$  oxidálódik, miközben elektron donorként szolgál a különböző fermentációs termékek képzéséhez.

#### *Homofermentatív etilalkoholos erjedés*

Az etilalkoholos erjedésnél, a glükózból a glikolízis útján piroszőlőssav, majd ebből etanol és szén-dioxid keletkezik.

A piruvát dekarboxiláz hatására a piroszőlősavról egy  $\text{CO}_2$  lehasad és így acetaldehiddé alakul. Ez aztán - az alkohol-dehidrogenáz katalizálta folyamatban - alkohollá redukálódik, miközben egy  $\text{NADH} + \text{H}^+$  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 prokariótánál 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/1 molekula 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 tartozó 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 enzimatis (α-, β-amiláz, glukozidáz) bontása során képződnek. Ezeket aztán a *Saccharomyces cerevisiae* és a *S. carlsbergensis* törzsekkel erjesztik, aminek során alkohol és széndioxid keletkezik. A széndioxid a sörgyártás mellékterméke, 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 etilalkoholt 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 kiejedt gyümölcscefre desztillálását, lepárlását követően, 40-60% alkoholtartalmú italt kapunk. A gyümölcscefrét 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  $\text{CO}_2$ -nak köszönhetjük.

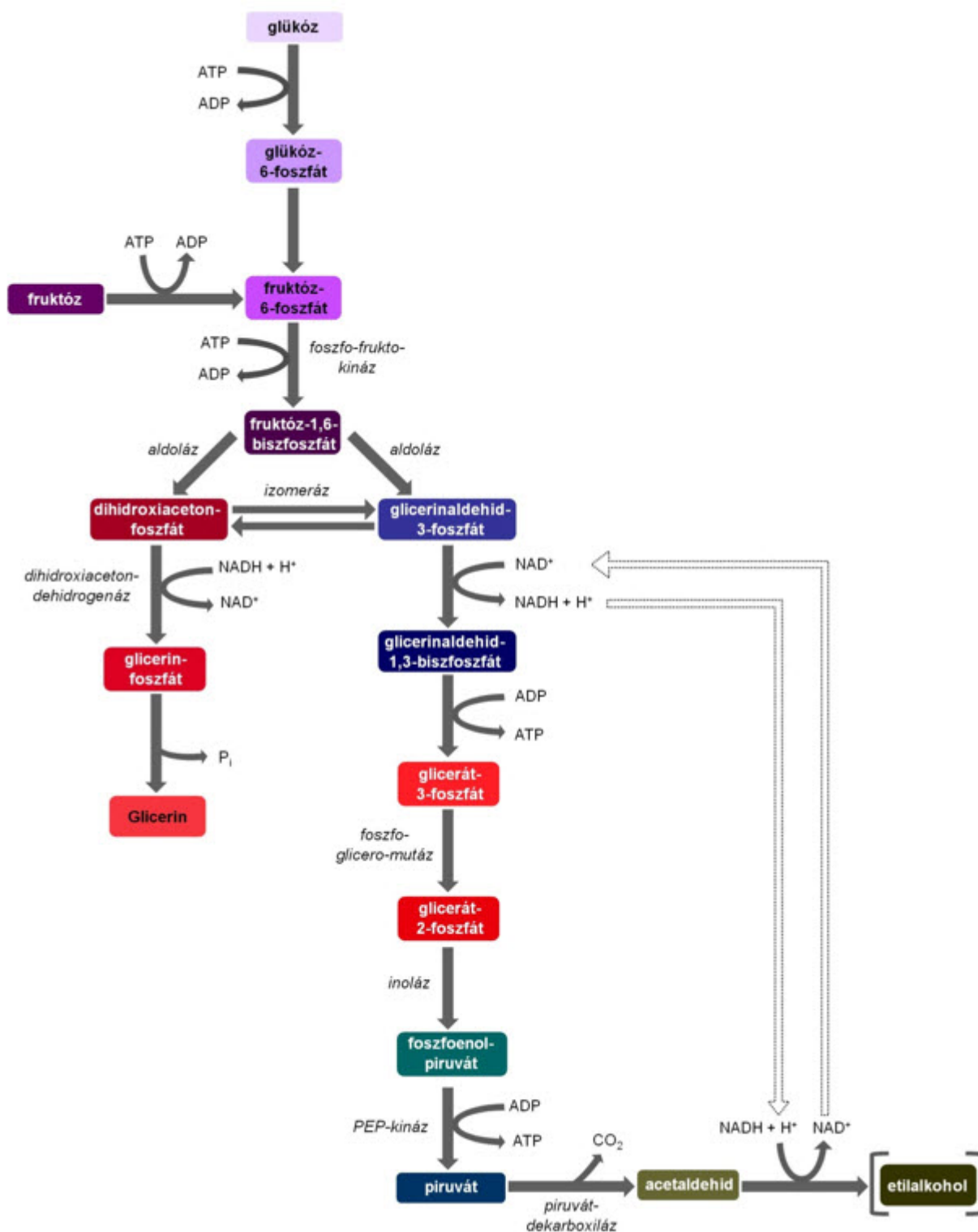
A nagy keményítő tartalmú kukorica és burgonya felhasználása mellett/helyett, az emberi ételmezésre nem hasznosítható nyersanyagokból (mint pl. kukoricaszár és rost, kenderpozdorja, hulladékpapír, kommunális hulladék) ipari méretekben előállított etanol pedig jó alternatíva a fosszilis üzemanyagok és a kőolaj alapú termékek kiváltására.

### Glicerines erjedés

1. Ha a glikolízis során keletkezett  $\text{NADH} + \text{H}^+$ -t az alkohol-dehidrogenáz helyett a glicerinfoszfat-dehidrogenáz regenerálja, glicerinné képződik. Ennek megfelelően, az etanolos erjedés során az etilalkohol prekursorát, az acetaldehidet elvonva, a  $\text{NADH} + \text{H}^+$  a dihidroxiaceton-foszfátra kerül, és az etanol helyett glicerinné keletkezik. (8.1/2. ábra)



A glicerines erjedés és a nagy (7-24 g/l) glicerintartalom például az aszú borokra jellemző, növeli az édes érzetet és a bor testességét.



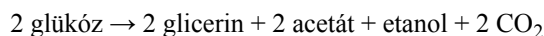
8.1/2. ábra. A glicerines erjesztés folyamata

2. Más baktériumok, (így pl. egyes *Bacillus* fajok), heterofermentatív glicerines erjesztést valósítanak meg. Végtermékeik szerint ennek több típusa ismert.



A glicerín-butándiolos fermentáció során a piroszölősavból, pontosabban az ebből keletkező acetaldehidből acetoin, ill. butándiol képződik.

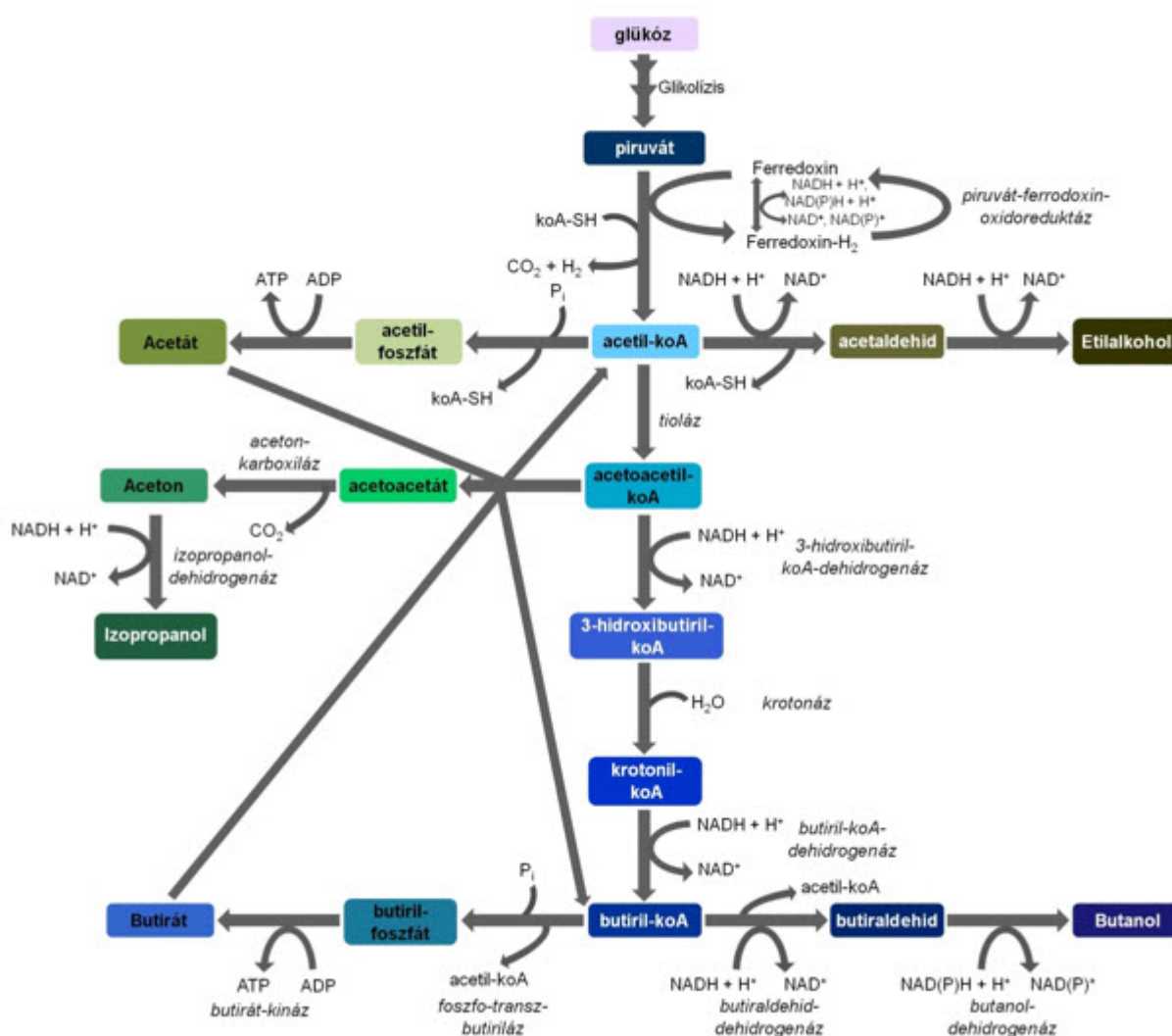
A glicerín-ecetsavas-alkoholos fermentáció eredményeként a glicerín mellett etanol és ecetsav jelenik meg, míg a glicerín-acetonos és glicerín-izopropanolos erjesztés végtermékei között acetón, illetve izopropanol szerepel.



A glicerint főként a kozmetikai ipar, a glicerín-karbonátot pedig, amit oldószerként is alkalmaznak, a kozmetikai mellett a polimeripar is széles körben hasznosítja.

### Butilalkoholos-vajsavas fermentáció

Butilalkoholos-vajsavas erjesztéssel a piroszölősavból végtermékként ecetsav, vajsav, butilalkohol, acetón, izopropilalkohol, etanol, CO<sub>2</sub> és H<sub>2</sub> képződhet. (8.1/3. ábra)



8.1/3. ábra. A butilalkoholos-vajsavas fermentáció folyamata

A fermentáció során a piroszölősav először decarboxileződik, és egy koenzimA-hoz kapcsolódik. Kis redoxpotenciál érték mellett a folyamatban résztvevő NADH + H<sup>+</sup> regenerálásában a ferredoxin H<sub>2</sub>-képzéssel vesz részt.

Az így képződött acetyl-koenzimA-ból, illetve a koenzimA felszabadulása mellett, annak acetyl-csoportjából pedig több irányban futhatnak tovább a fermentációs folyamatok.

Az elsőben a  $\text{NADH} + \text{H}^+$ -dehidrogenáz hatására az acetyl-csoport előbb acetaldehiddé, majd etilalkohollá redukálódik.

A másodikban egy foszforsav belépésével acetyl-foszfát, majd ecetsav jön létre, miközben egy ATP szintetizálódik.

Ez az ecetsav aztán az acetyl-koenzimA-val reagálva aceto-acetyl-koenzimA-t hoz létre, ami újabb két irányt szab a folyamatnak. Egyrészt egy hidrolízist és dekarboxilezést követően – a koenzimA felszabadul – és acetont, illetve ebből egy hidrogénfelvétellel izopropilalkoholt lesz.

Másrészt az aceto-acetyl-koenzimA  $\text{NADH} + \text{H}^+$  függő redukciójával, 3-hidroxi-butiril-koenzimA-n és krolonil-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.  $\text{pH}=5,2$ -re), amit a szerves savak, az ecetsav és főként a vajsav képződése okoz. Ennek hatására a sejtek gyors szaporodása és a savképzés csökken. A stationer növekedési fázisba kerülő sejtek ekkor már egyre inkább acetont és butanolt állítanak elő. A folyamat előrehaladtával a pH is emelkedik. Elegendő  $\text{NADH} + \text{H}^+$  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 mikroba (pl. *Clostridium aurantibutyricum*, *Clostridium butyricum*, *C. beijerinckii* törzsei) redukálja izopropanollá.

A fermentációs termékek minőségi megoszlását a faji, ill. törzsi identitás mellett a tenyésztési – 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 időben a szintetikus gumi gyártásához használt butadién, a háború alatt a TNT (trinitrotoluol) robbanóanyaghoz szükséges acetont, 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. kukoricakeményítékből, melaszából és szacharózból állítanak elő butanolt, acetont, izopropanolt és etanolt.

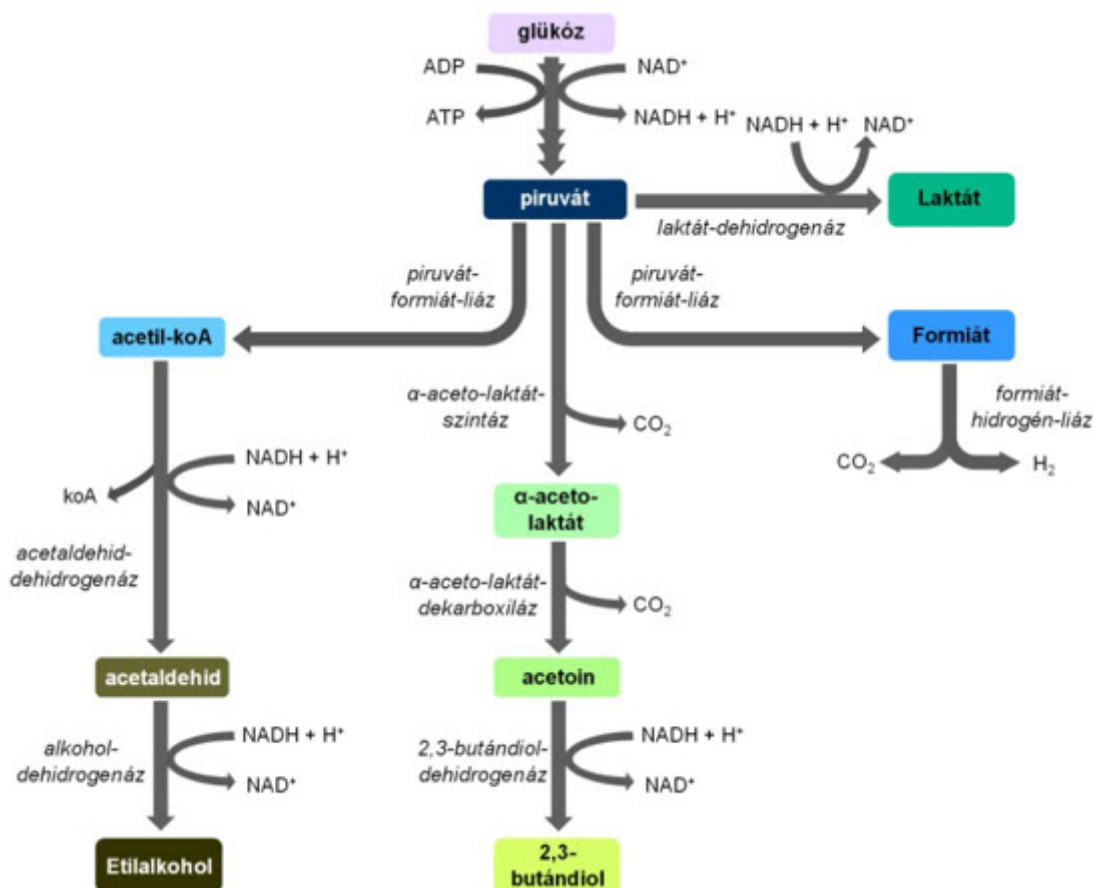
A tejiparban azonban a nemkívánatos erjedési formák, és így a *Clostridium butyricum* is a nemkívánatos baktériumok közé tartozik, mivel a sajtok másodlagos vajsavas erjedését és puffadását okozza.

#### 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  $\alpha$ -acetolaktát-szintáz hatására két piroszőlősav kondenzációja, és dekarboxileződése révén előbb  $\alpha$ -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 acetyl-koenzimA-n és acetaldehiden át etanol a végtermék. **(8.1/4. ábra)**



8.1/4. ábra. A butilén-glikolos erjesztés folyamata

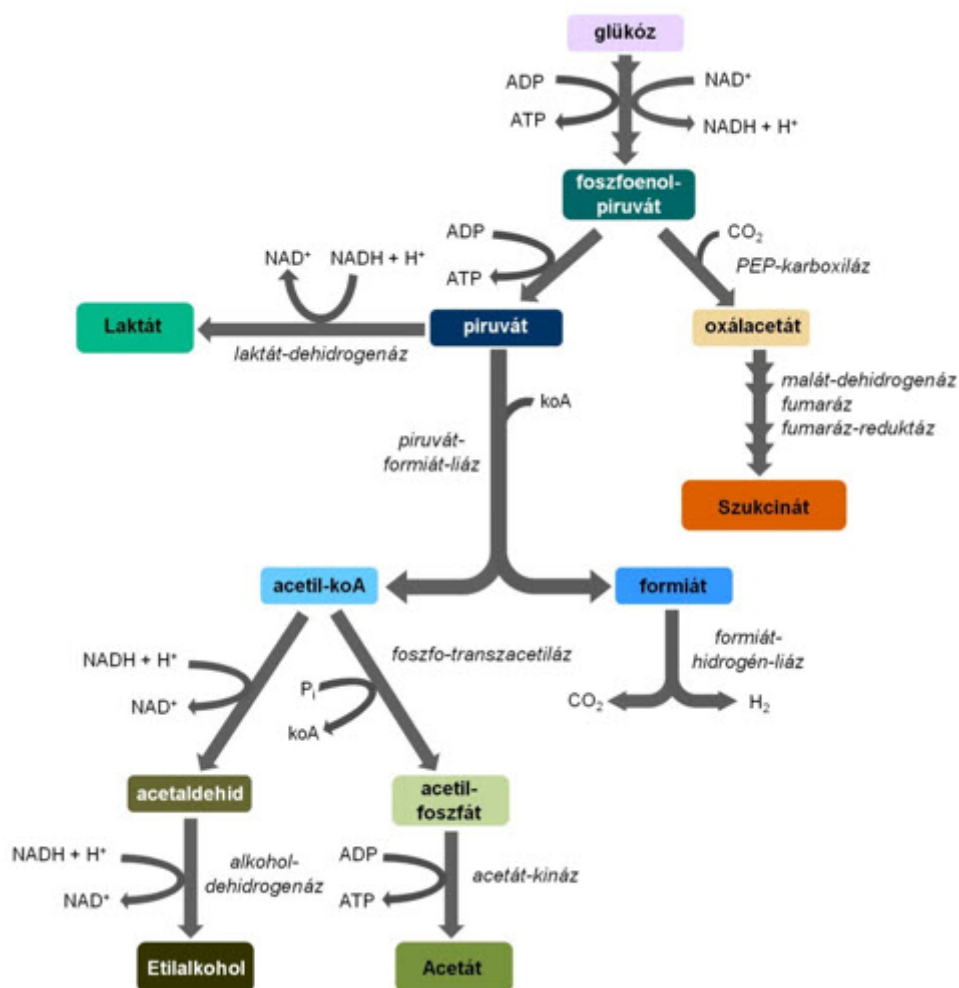
*Vegyes savas fermentáció*

Az *Escherichia*, *Salmonella*, *Shigella*, és *Proteus* genuszok tagjait az ún. vegyes savas erjesztés jellemzi, aminek során tejsav, etanol, ecetsav, hangyasav, borostyánkősav, szén-dioxid és hidrogén termelődik. (8.1/5. ábra)

Az erjesztés során a piroszölősavból egyrészt a laktát-dehidrogenáz hatására tejsav képződik, másrészt a piruvát-formiát-liázzal acetyl-koenzimA-ra és hangyasavra bomlik. Az utóbbi esetleges bomlása  $\text{CO}_2$  és  $\text{H}_2$  gázokat eredményez.

Az acetyl-koenzimA acetylsoportjából pedig a dehidrogenázok hatására acetaldehiden át etilalkohol képződik, a foszfoetransacetyláz és egy kináz katalízisével meg acetyl-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.



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.

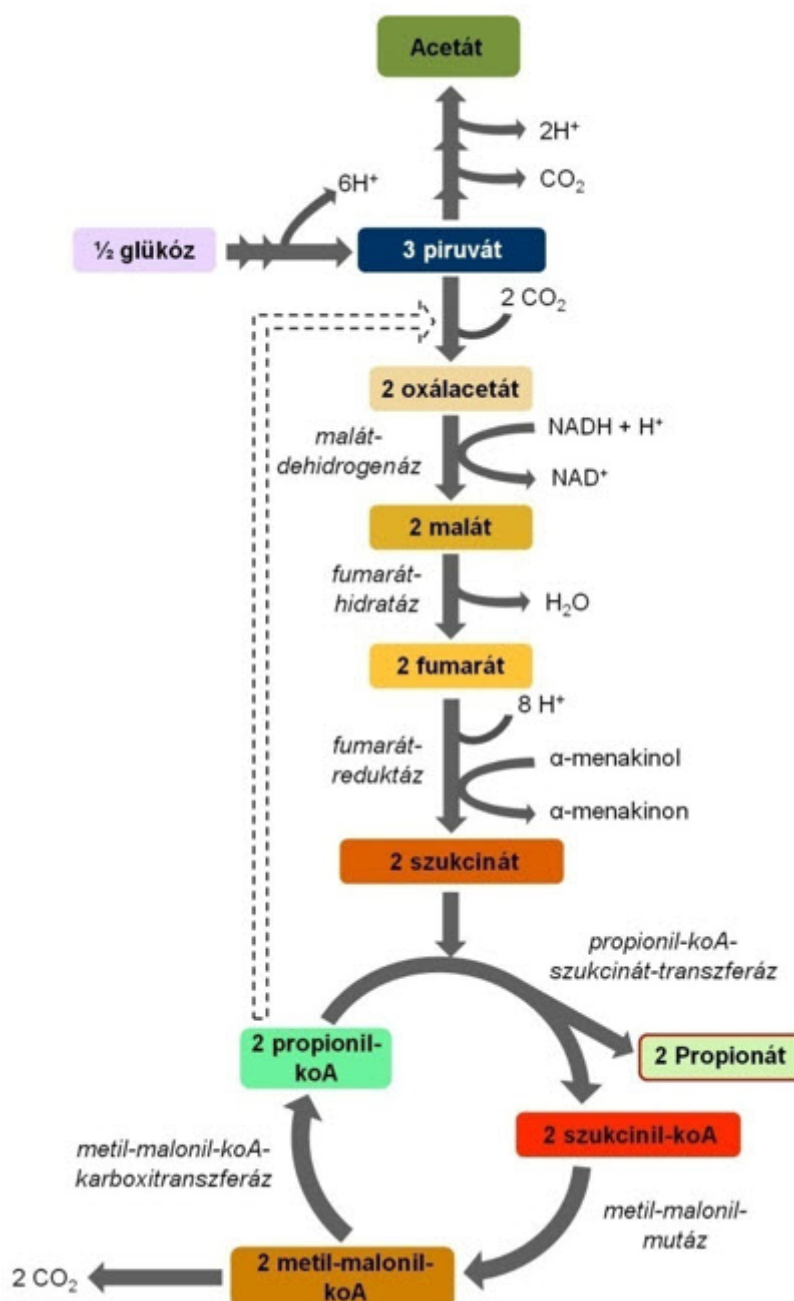
#### Propionsavas erjedés

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 piroszölősavból, 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 piroszölősavból propionsavat, szén-dioxidot és ecetsavat (2:1:1 arányban).

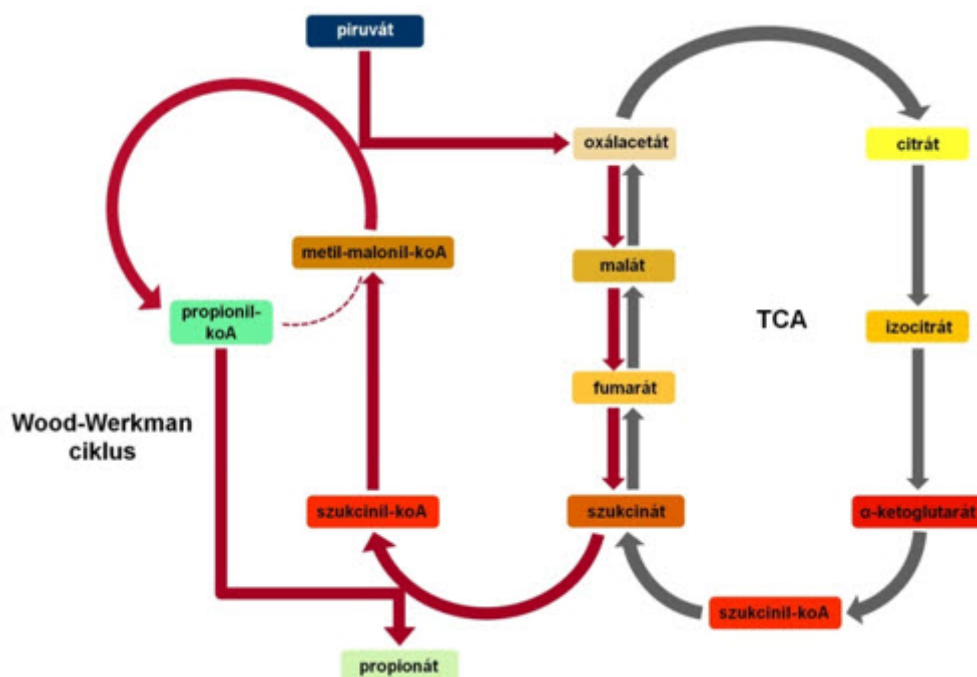
A fermentáció során a piroszölősav egy részéből szén-dioxid és ecetsav keletkezik. Más piroszölősav molekulák egy szén-dioxid felvételével oxálecetsavvá, a malát-dehidrogenáz hatására almasavvá, majd fumársavon át borostyánkősavvá alakulnak. Az ebből létrejövő szukcinil-KoA-ból a metil-malonil-koenzimA-mutáz és epimeráz hatására metil-malonil-koenzimA képződik, ami aztán dekarboxilálódik. Az így kapott propionil-koenzimA-ról pedig propionsav szabadul fel. (8.1/6. ábra)



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)



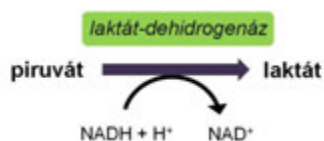
**8.1/7. ábra. A piroszólósav Wood-Werkman úton történő (piros vonallal jelölt) anaerob fermentatív, valamint a Szent-Györgyi-Krebs cikluson át futó (szürke színnel jelölt) oxidatív bontása – a *Propionibacterium freudenreichii* esetén**

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 glicerín átalakításával képeznek propionsavat.

Bár a tejben nem találhatók, fontos szerepük van a sajt készítésben. *Propionibacterium* (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, piroszólósavból tejsavat képeznek, miközben egy molekula  $\text{HADH}^+ + \text{H}^+$  oxidálódik.



Ily módon például a *Lactobacillus helveticus* vagy a *Lactobacillus delbruckii* subsp. *bulgaricus* egy molekula glükózból, a glikolízis útján két piroszólósavat képez, ami azután két molekula tejsavvá redukálódik. A redukció 2 ATP képzését és a  $\text{NAD}^+$  regenerálódását eredményezi.

A tejsavbaktériumok (*Lactobacillaceae*) a *Firmicutes* osztályba tartozó Gram-pozitív, pálcá alakú, obligát fermentáló szervezetek. Energiát kizárólag tejsavas erjedéssel nyernek. Porfirinek (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



membrántranszportja a *Lactobacillus delbrueckii* subsp. *bulgaricus* és *Lactobacillus helveticus* esetén a laktóz-permeáz- $\beta$ -galaktozidáz úton, míg a *Lactobacillus lactis* és *Lactobacillus casei* fajoknál a foszfo-enolpiruvát-foszfortranszferáz és foszfo- $\beta$ -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.

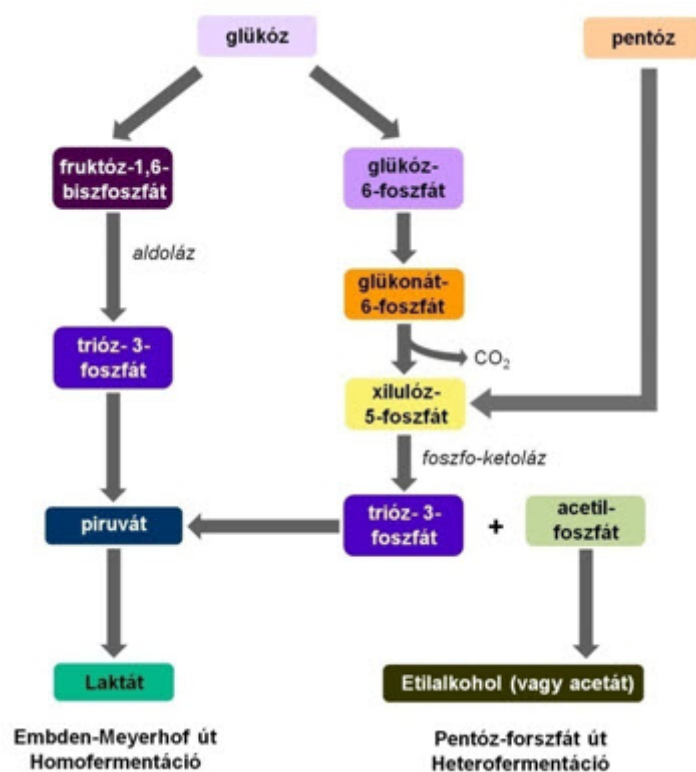
Az élelmiszeripar az évezredek tapasztalatokat a legújabb kutatási eredményekkel ötvözve hasznosítja a tejsavbaktériumokat. A tejsavas erjesztés gyakorlati alapjait a tejtartósítás és sajt készítése során rakták le, amit aztán a zöldségek, és a húsok tartósítása követett. A XIX. századtól pedig már elérkezett 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 láncosszal) – 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-sőntre alapuló fermentáció. A fakultatív törzsek pedig a környezet változása (pl. a szénhidrát típusa és koncentrációja) szerint módosítják anyagcsere útjukat és válhatnak 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*.

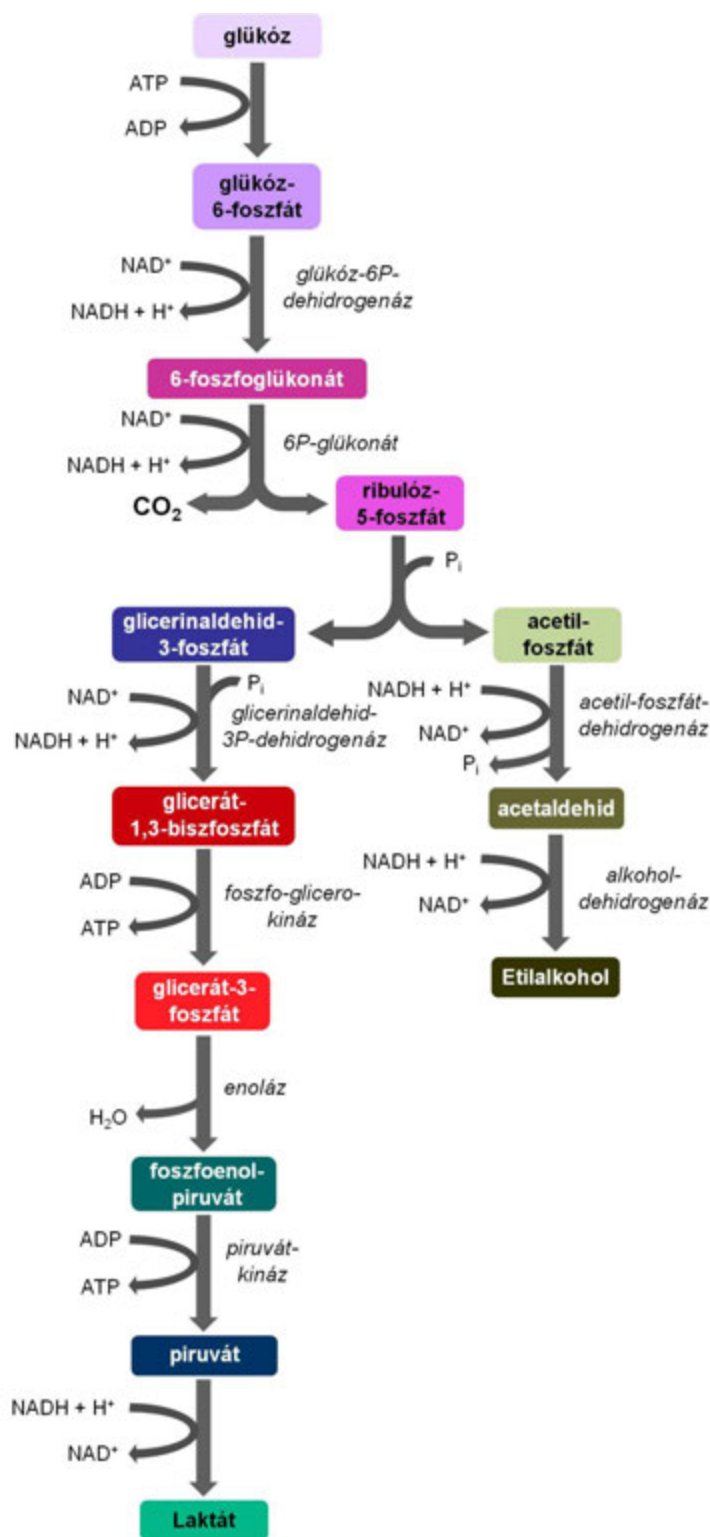


8.1/8. ábra. Az Embden-Meyerhof-Parnas úthoz kapcsolódó homofermentatív és a pentóz-foszfát úthoz kapcsolódó heterofermentatív tejsavas erjedés összehasonlítása

### 8.1.1.3. A pentóz-foszfát-útra épülő fermentációk

#### Heterofermentatív tejsavas erjedés

A heterofermentatív tejsavas erjesztők, - így pl. a *Leuconostoc* 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<sup>+</sup> itt is valamely fermentációs köztermékkel oxidálódik, regenerálódik (8.1/9. ábra).



8.1/9. ábra. A heterofermentatív tejsavas erjesztés folyamata

A reakciósor első lépései megegyeznek a pentóz-foszfát útával. Egyetlen különbség, hogy itt  $\text{NAD}^+$  és nem  $\text{NADP}^+$  szerepel hidrogénszállítónak.

A folyamat során a glükóz-6-foszfátot a  $\text{NAD}^+$  specifikus glükóz-6-foszfát-dehidrogenáz oxidálja, miközben egy molekula  $\text{NAD}^+$  redukálódik, és 6-foszfoglukonsav képződik. Ez aztán egy újabb  $\text{NAD}^+$  redukciójával 3-keto-foszfoglulonsavvá alakul. A következő, dekarboxilációs lépésben a szénlánc megrövidül, egy  $\text{CO}_2$  kilép, és ribulóz-5-foszfát keletkezik. A ribulóz-5-foszfát a foszfoketoláz hatására xilulóz-5-foszfáttá alakul, majd egy anorganikus

foszfát belépésével glicerinaldehid-3-foszfát és acetyl-foszfát molekulákra hasad. Ezt követően a glicerinaldehid-3-foszfát a glikolízis reakcióútján haladva piruvát savon át tejsavvá fermentálódik, miközben egy ATP képződik, és egy  $\text{NAD}^+$  regenerálódik. Az acetyl-foszfát pedig acetaldehidre át etanolt képez, miközben két, a korábbi lépésekben képződött  $\text{NADH} + \text{H}^+$  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.

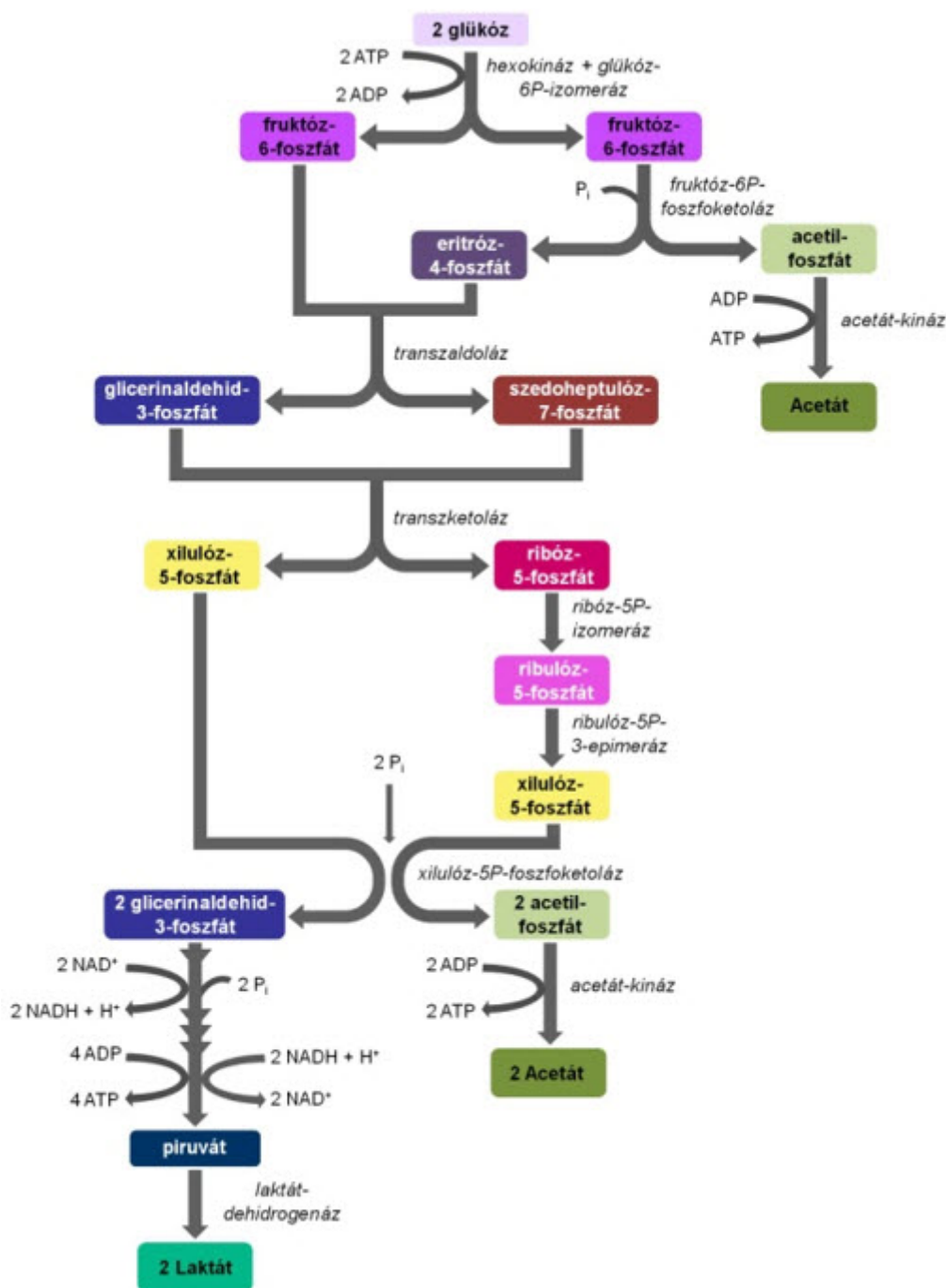
Így pl. a *Lactobacillus kefir* a tej alvasztásában, a kefir készítésében, a *Leuconostoc mesenteroides* a zöld olajbogyó erjesztésénél és a káposzta savanyításánál játszik meghatározó szerepet. A *Lactobacillus reuteri* törzseket pedig – az élelmiszeripari technológiában és a gyógyászatban - probiotikumként 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 acetyl-foszfát és ezekből egy-egy ecetsav, másrészt két molekula glicerinaldehid-3-foszfát jön létre. Ez utóbbiakból a glikolízisből már ismert reakcióúton két piruvát sav, majd abból két molekula tejsav keletkezik. A folyamat energiahozamát tekintve, két glükóz molekulára számítva nettó öt ATP szintetizálódik (8.1/10. ábra).

8.1/10. ábra. *Bifidobacterium*ok tejsavas-ecetsavas erjesztése

(2 glükóz molekulánként nettó 5 ATP)

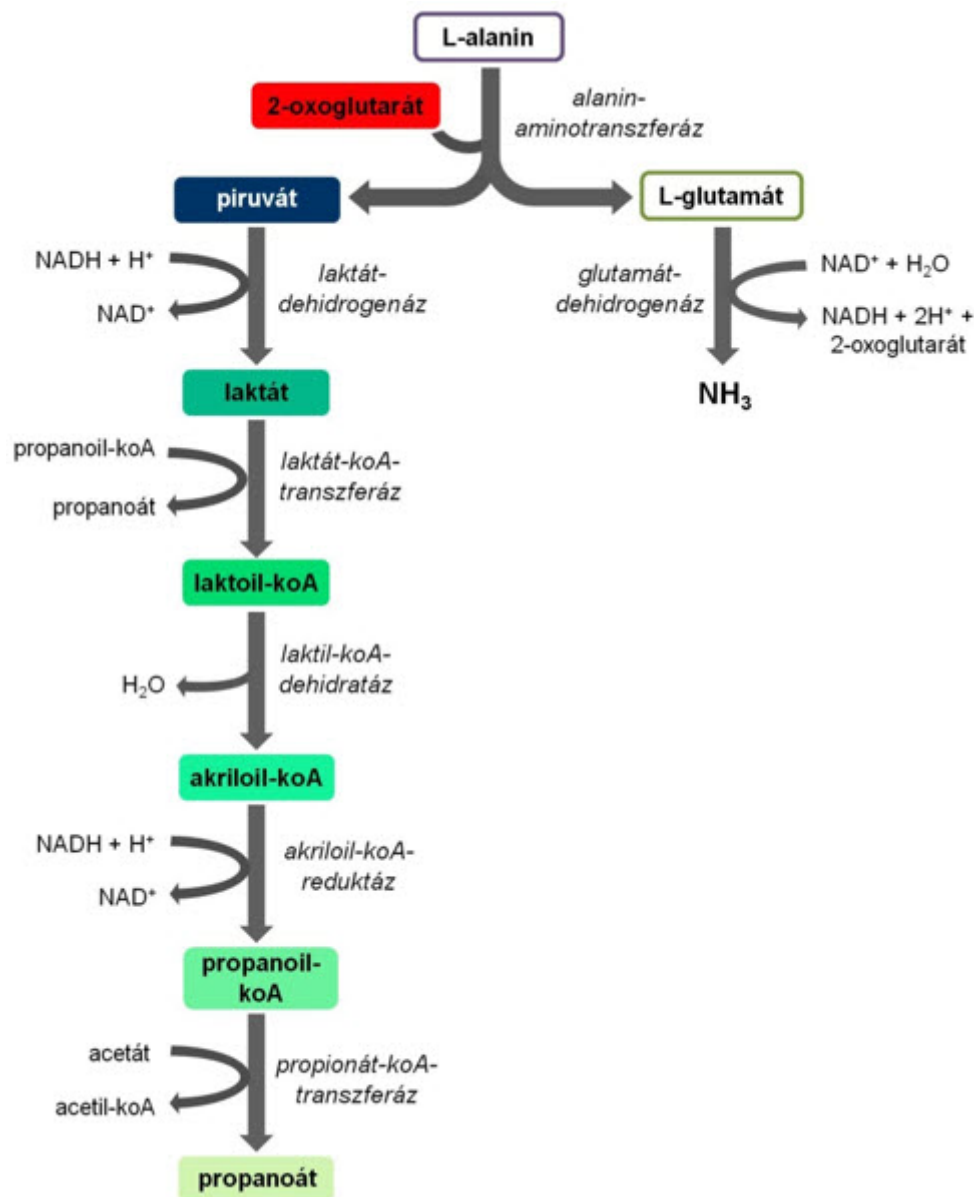
A *Bifidobacterium*ok a csecsemők bélbiotájának domináns tagjai. Az egészséges, anyatejjel táplált csecsemők székletének ez adja a jellegzetes szagát.

Azok az anaerob prokarióták, amelyek nem rendelkeznek Embden-Meyerhof-Parnas-úttal, energianyerésre nem szénhidrátokat, hanem különböző aminosavakat, 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 aminosav, pl. az alanin, míg más fermentációs folyamatok aminosav párok bevonásával mennek végbe.

A *Clostridium propionicum* propionsavas fermentációja

A *Clostridium propionicum*-nál az alaninból – egy alanin aminotranszferáz hatására – glutaminsav és piroszölősav képződik. Az előbbinél egy ammónia kilép, s közben egy  $\text{NAD}^+$  redukálódik. A piroszölősavból pedig egy  $\text{NADH} + \text{H}^+$  oxidációja mellett tejsav képződik. A tejsavból laktoil-koenzimA, majd egy dehidratáz hatására akrilolil-koenzimA intermedier képződik. Ez aztán propanoil-koenzimA-vá redukálódik, miközben egy  $\text{NADH} + \text{H}^+$  oxidálódik. Végezetül a koenzimA lehasad, és propionsav keletkezik. (8.1/11. ábra)

8.1/11. ábra. A *Clostridium propionicum* propionsavas fermentációja

## Stickland-reakció

A *Clostridium*-mokban 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 ekközben 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  $\text{NAD}^+$  redukálódása mellett piroszölősav és ammónia keletkezik. Ezt követően a ketosav  $\text{NAD}^+$ -dal oxidálódik, és egy szén-dioxid távozik. A redukálódó aminosav a glicin.

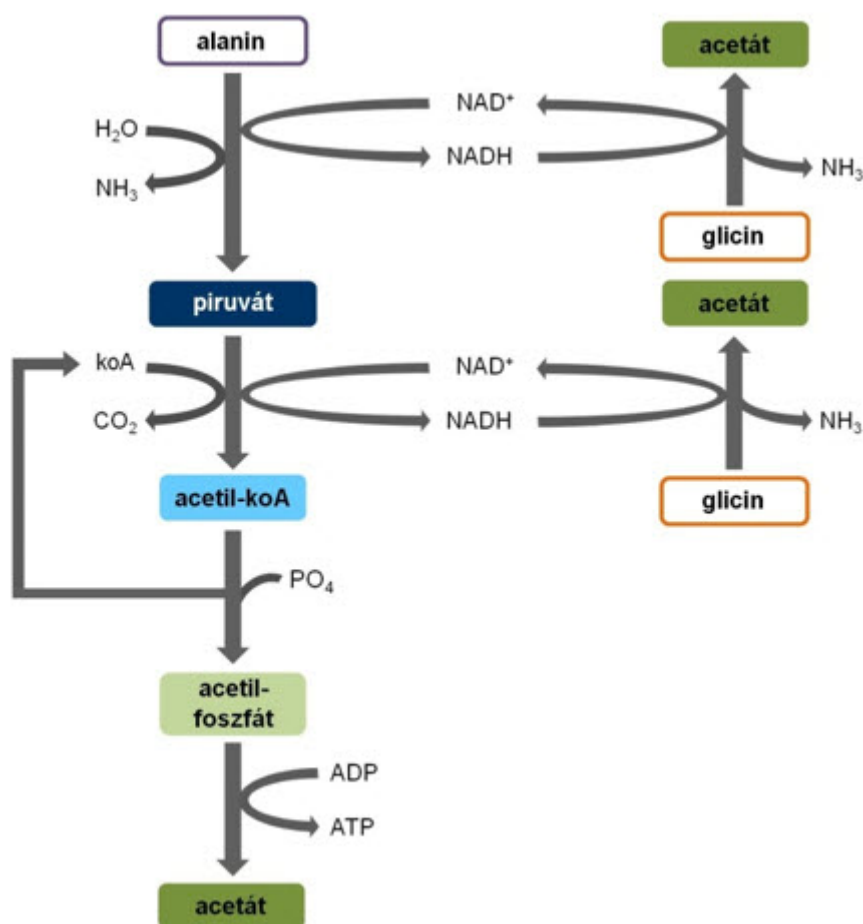


A nagy energiájú foszfátok előállítása pedig a  $\text{NADH} + \text{H}^+$ -ról a glicinre irányuló elektron-, ill. hidrogénátvitellel során történik.

A folyamatot összegezve, egy alaninból és két glicin molekulából kiindulva, három ATP a nyereség.



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 rendelkezik ehhez elegendő energiával, és így a fermentáció szubsztrátszintű foszforiláció nélkül történik.

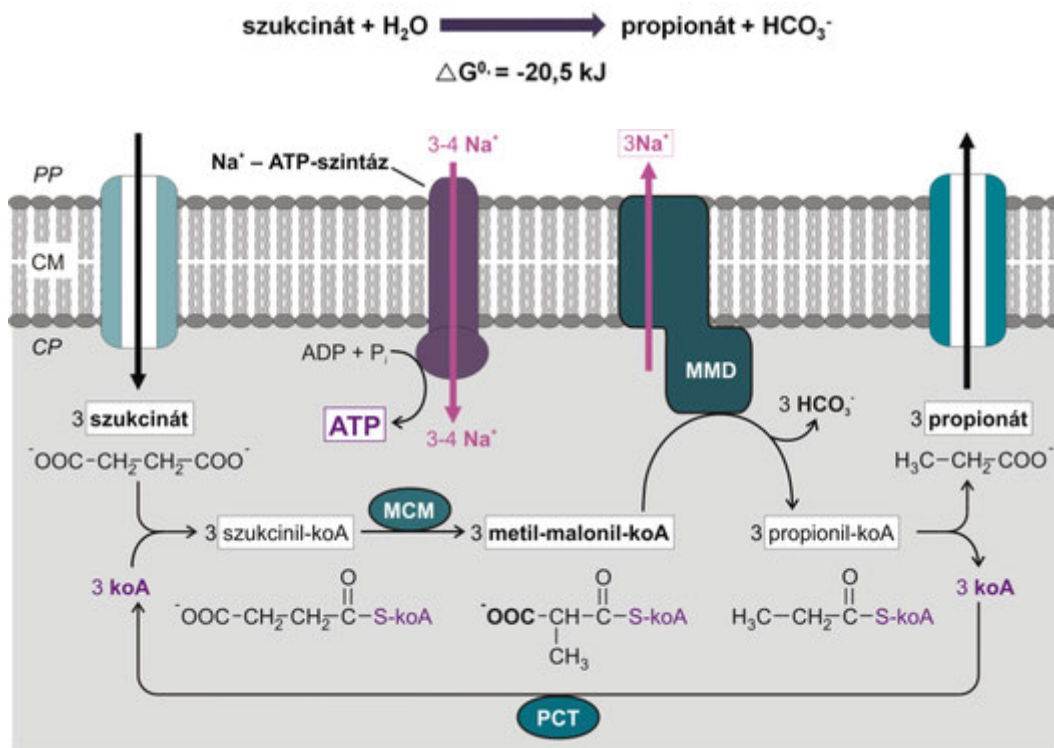
#### Fermentáció szubsztrátszintű foszforiláció nélkül

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

lesz propionil-koA. Ez utóbbi,  $\text{Na}^+$  kiszállítással egybekötött dekarboxiláció révén, a citoplazmamembránon keresztül  $\text{Na}^+$  ionok kerülnek a periplazmatikus térbe, amelyeknek a citoplazmába való újbóli transzlokációja során egy  $\text{Na}^+$ -ATP-szintáz ATP-t képez. (8.1/13. ábra)

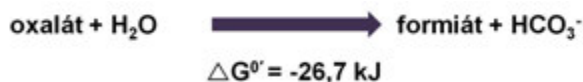
*A Propionigenium modestum*ot ez ideig üledékekből és szájüregből izolálták.

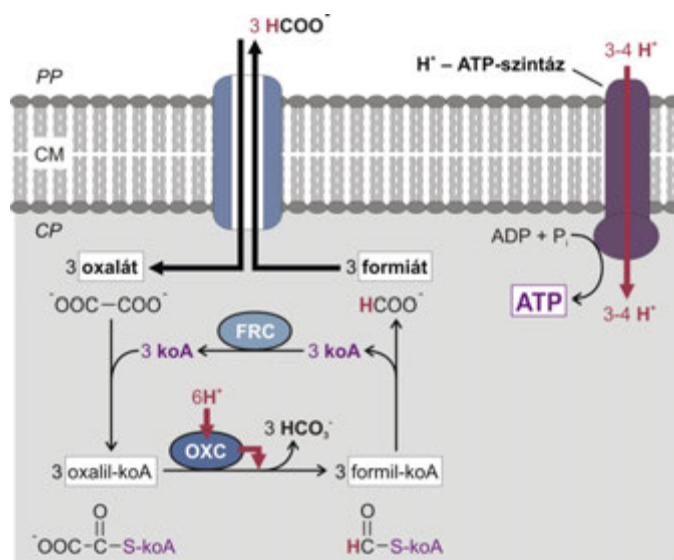


8.1/13. ábra. A *Propionigenium modestum* – szukcinát/propionátos – szubsztrátszintű foszforiláció nélküli foszforilációja (MCM, metilmalonil-mutáz; MMD, metilmalonil-dekarboxiláz)

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  $\text{H}^+$  mozgatóerőn alapuló ATP szintézis a  $\text{H}^+$ -ATP-szintáz rendszeren keresztül történik.





8.1/14. ábra. Az *Oxalobacter formigenes* - formiát/oxalátos - szubsztrátszintű foszforiláció nélküli foszforilációja

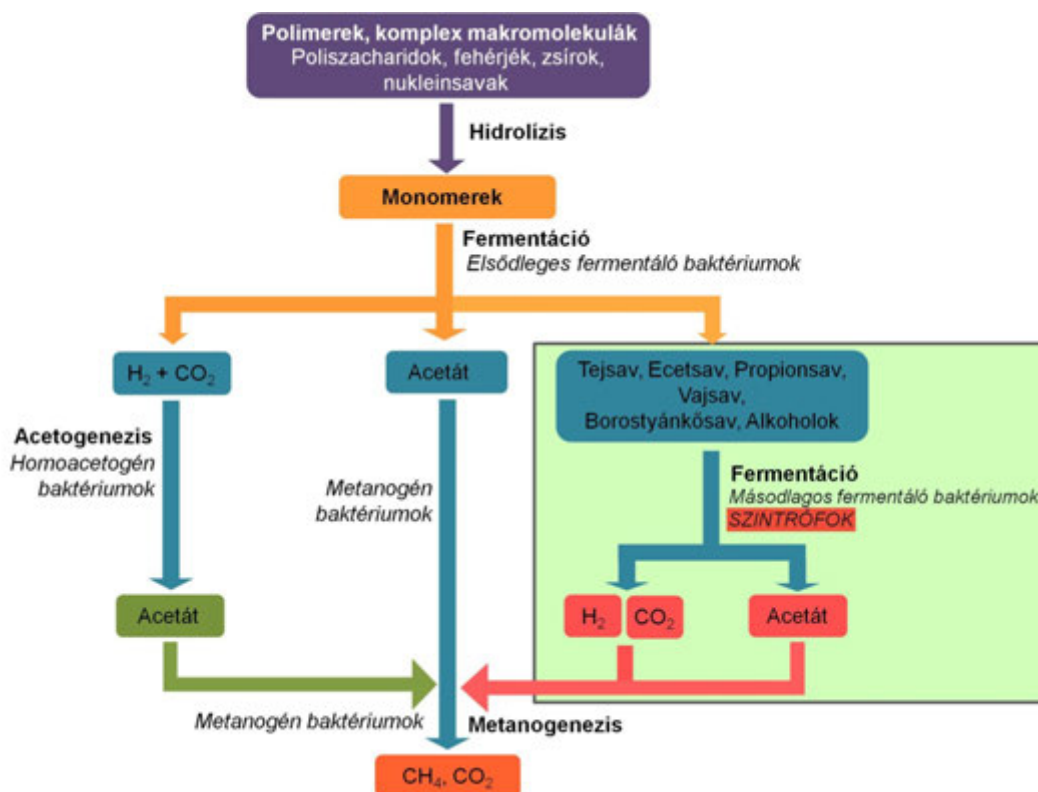
### 8.1.1.5. Szintrófia

Szerves vegyületeink bontásához a prokarióták 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)



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*) kezdik meg. Ezek a polimereket alkotóelemeikre bontják, majd az így kapott monomereket fermentálják. Az egyes prokarióta szervezetek eltérő anyagcsere folyamataitól függően, mind a fermentációs utak, mind ezek végtermékei nagyon különbözők lehetnek. Találunk köztük pl. egyszerű szerves savakat, alkoholokat, de képződhet  $\text{CO}_2$  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 szintrófnak 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 szintróf anyagcsere végtermékeinek a környezetben való alacsony koncentrációját és teszi lehetővé, hogy a másodlagos fermentálók anyagcsere folyamata energia felszabadulás mellett mehessen végre.

De hogyan határozhatjuk meg ennek a mértékét?

A baktériumok energiát elektron átvitelével állítanak elő, miközben az egyik komponens oxidálódik, a másik redukálódik. Ezek egymáshoz viszonyított mértékét az oxidációs-redukációs (O/R) potenciál fejezi ki.

Standard oxidációs-redukációs potenciált, ( $E^0$ ) 1 atm. nyomás, 1 mol anyag, és 25°C esetén mérünk.

$$E^0_c = E^0_{\text{red}} + E^0_{\text{ox}}$$

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  $\text{NAD}^+$  a fermentációs termékek, (pl etilalkohol, butirát, propionát stb.) képződésekor oxidálódik. Egyes baktériumok azonban a  $\text{NAD}^+$  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 ( $\Delta G^0 = +19,4$  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.

### Etanol fermentációja



$$\Delta G^\circ = +19,4 \text{ kJ/reakció}$$

### Metántermelés



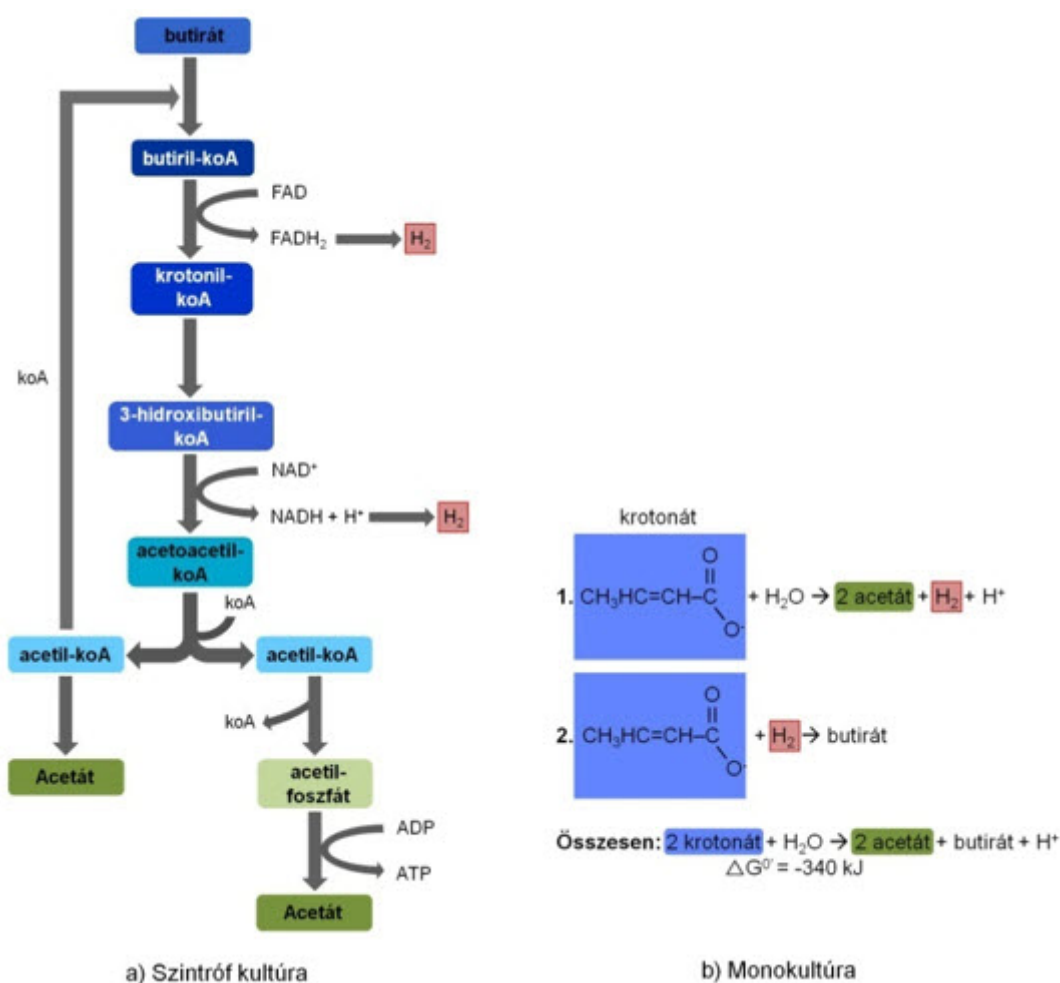
$$\Delta G^\circ = -130,7 \text{ kJ/reakció}$$

### Összekapcsolt reakció



$$\Delta G^\circ = -111,3 \text{ kJ/reakció}$$

Hasonlóképpen, a butirát oxidációjának reakciónkénti  $\Delta G^\circ = +48,2 \text{ kJ}$  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)



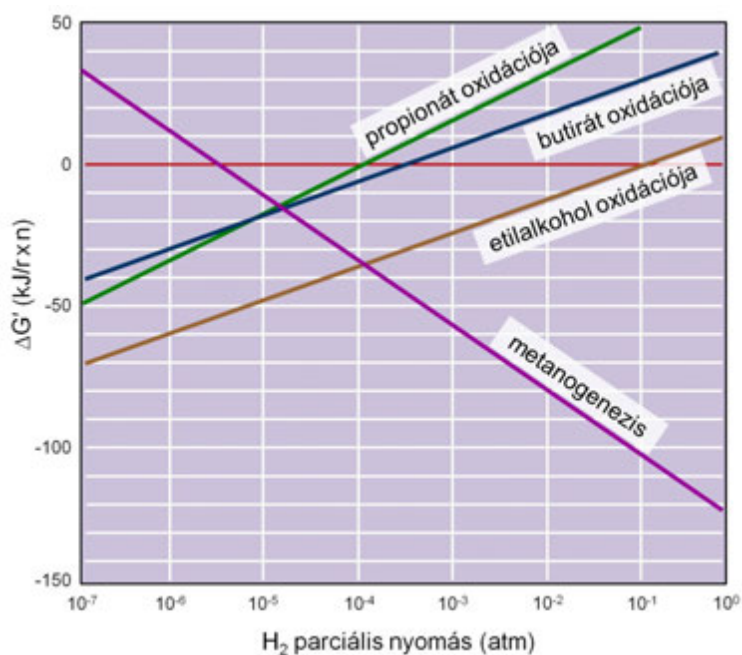
8.1/16. ábra. Az butirát bontás szintrofikus és nem szintrofikus útjának összehasonlítása

A másodlagos fermentálók és a metanogének anaerob viszonyok között lejátszódó szervesanyag bontó reakcióit és a hozzájuk tartozó szabadenergia változásokat ( $G^\circ$ ) a 8.1/1. táblázat foglalja össze, míg ugyanezen folyamatoknál  $\Delta G^\circ$  (kJ/rxn) értékét a parciális H<sub>2</sub> nyomás függvényében a 8.1/17. ábra mutatja.

8.1/1. táblázat. Másodlagos fermentáló és metanogén baktériumok szintrof szerves anyag (etilalkohol, butirát, propionát) bontásának reakciói



| Szerves anyagok (etilalkohol, butirát és propionát) anaerob bontása |                                |                                                                                                                                  | Szabadenergia változás<br>(kJ/reakció) |                                         |
|---------------------------------------------------------------------|--------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------|-----------------------------------------|
| Szubsztrát                                                          | Mikroorganizmus                | Reakciók                                                                                                                         | $\Delta G^0$ /<br>kJ/rxn               | $\Delta G^0$ /<br>kJ/molCH <sub>4</sub> |
| Etilalkohol                                                         | <i>Pelobacter venetianus</i>   | $2 \text{ etilalkohol} + 2 \text{ H}_2\text{O} \rightarrow 2 \text{ acetát} + 2 \text{ H}^+ + 4 \text{ H}_2$                     | +19,3                                  |                                         |
|                                                                     | metanogén                      | $4 \text{ H}_2 + \text{HCO}_3^- + \text{H}^+ \rightarrow \text{CH}_4 + 3 \text{ H}_2\text{O}$                                    | -135,6                                 |                                         |
|                                                                     |                                | $2 \text{ etilalkohol} + \text{HCO}_3^- \rightarrow 2 \text{ acetát} + \text{H}^+ + 4 \text{ H}_2\text{O} + \text{CH}_4$         | -116,3                                 | --116,3                                 |
| Butirát                                                             | <i>Syntrophomonas wolfei</i>   | $2 \text{ butirát} + 4 \text{ H}_2\text{O} \rightarrow 4 \text{ acetát} + \text{H}^+ + 4 \text{ H}_2$                            | +96,2                                  |                                         |
|                                                                     | metanogén                      | $4 \text{ H}_2 + \text{HCO}_3^- + \text{H}^+ \rightarrow \text{CH}_4 + 3 \text{ H}_2\text{O}$                                    | -135,6                                 |                                         |
|                                                                     |                                | $2 \text{ butirát} + \text{HCO}_3^- + \text{H}_2\text{O} \rightarrow 4 \text{ acetát} + \text{H}^+ + \text{CH}_4$                | -39,4                                  | --39,4                                  |
| Propionát                                                           | <i>Syntrophobacter wolinii</i> | $4 \text{ propionát} + 12 \text{ H}_2\text{O} \rightarrow 4 \text{ acetát} + 4 \text{ HCO}_3^- + 4 \text{ H}^+ + 12 \text{ H}_2$ | -304,6                                 |                                         |
|                                                                     | metanogén                      | $12 \text{ H}_2 + 3 \text{ HCO}_3^- + 3 \text{ H}^+ \rightarrow 3 \text{ CH}_4 + 9 \text{ H}_2\text{O}$                          | -406,6                                 |                                         |
|                                                                     |                                | $4 \text{ propionát} + 3 \text{ H}_2\text{O} \rightarrow 4 \text{ acetát} + \text{HCO}_3^- + \text{H}^+ + 3 \text{ CH}_4$        | -102,0                                 | -34                                     |



8.1/17. ábra. A szabadenergia változás ( $\Delta G'$ ) értéke a  $\text{H}_2$  parciális nyomásának függvényében – az etilalkohol, butirát és propionát metanogenezissel összekötött oxidációja során

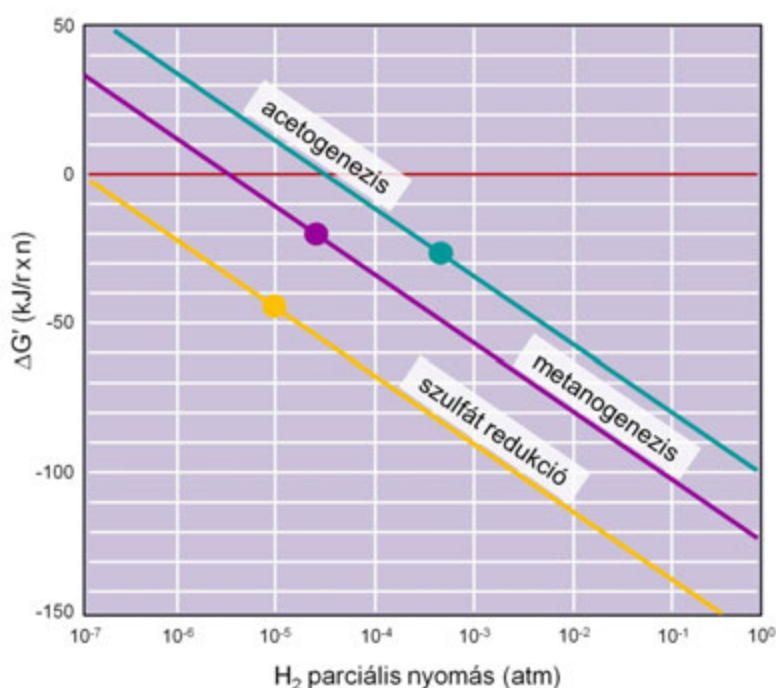
(10 mM etilalkohol, butirát, propionát és acetát koncentráció esetén)

A szintrofikus folyamatokba más hidrogénhasználó 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).

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<sub>2</sub>)

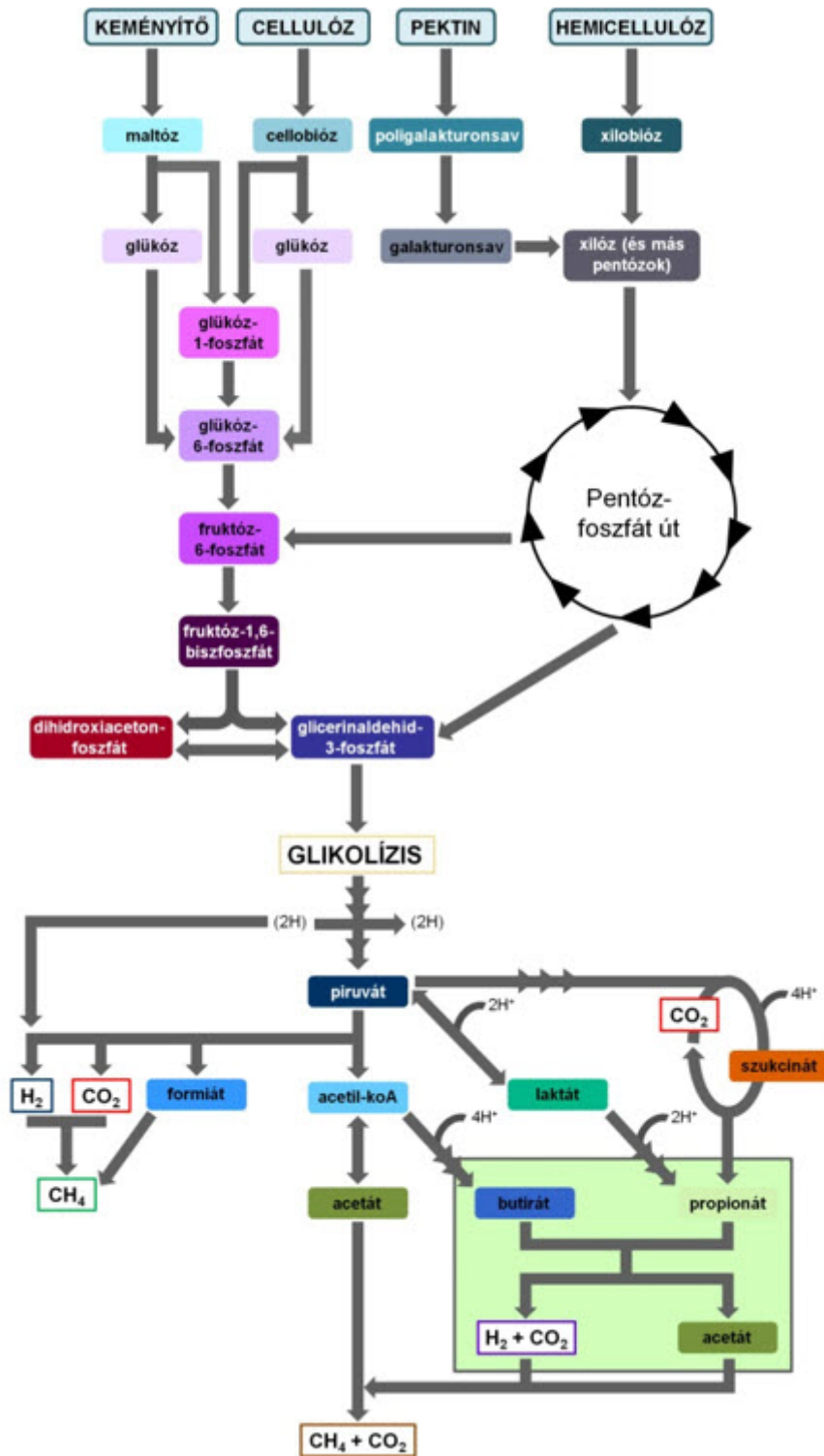
| Mikroorganizmusok típusa | Reakciók                                                                                                     | $\Delta G^0/(\text{kJ/mol H}_2)$ |
|--------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------|
| Acetogén                 | $4 \text{ H}_2 + 2 \text{ HCO}_3^- + \text{H}^+ \rightarrow \text{CH}_3\text{COO}^- + 4 \text{ H}_2\text{O}$ | -26,1                            |
| Metanogén                | $4 \text{ H}_2 + \text{HCO}_3^- + \text{H}^+ \rightarrow \text{CH}_4 + 3 \text{ H}_2\text{O}$                | -33,3                            |
| Szulfátredukáló          | $4 \text{ H}_2 + \text{SO}_4^{2-} + \text{H}^+ \rightarrow \text{HS}^- + 4 \text{ H}_2\text{O}$              | -38,0                            |



8.1/18. ábra. A szabadenergia változás ( $\Delta G'$ ) mértéke a H<sub>2</sub> parciális nyomásának függvényében szulfátredukció, metanogenezis és acetogenezis esetén

A természetes 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 amyloctica* és a *Ruminobacter amylophilus*, a pektint meg a *Lachnospira multiparus* bontja építő egységeire, amelyeket aztán tovább fermentálnak. A másodlagos fermentálók, a szintofók pedig ezekből a metabolikus termékekből képeznek CO<sub>2</sub>-t, H<sub>2</sub>-t és acetátot, amit a metanogén baktériumok (pl. *Methanobacterium omelianskii*) igen gyorsan metánná alakítanak. (8.1/19. ábra)



8.1/19. ábra. A poliszacharidok bontásának folyamata a bendőben

A prokarióták közti szintrofizmus széles körben elterjedt anyagcsere folyamat. A fentiekén 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 utóbbiak egymáshoz viszonyított aránya, illetve az acetátért folytatott versenye a bontási folyamatok irányának meghatározó tényezője.

## 8.2. Kemolitotróf anyagcsere (Borsodi Andrea)

A baktériumok kemolitotróf anyagcsere képességére utaló első feljegyzés Szergej Vinogradszkijtől 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 sejteikben felhalmozott kén szemcsé, 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 képesek heterotrófok), továbbá mixotrófok (melyek energia vagy szén szükségletüket szervetlen és szerves forrásokból is képesek biztosítani) és kemilito-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 így 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 törzsfá 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

energiaszerző mechanizmussal rendelkező szervezetek heterotrófok voltak, és abiotikus úton szintetizálódtak szerves szénvegyületeket hasznosítottak.

Az elsőként megjelent autotróf CO<sub>2</sub>-fixációs folyamatok a ma élő szulfát- és kén-redukáló szervezetekben, illetve az ősbaktériumokban megfigyelhető autotróf mechanizmusokhoz hasonlíthatnak. 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 ősbibb, mint azt korábban gondolták, és feltehetően azokban a kemolitotróf mikroorganizmusokban alakulhatott ki, melyekben az egyszerű cukrok hasznosításának képessége kifejlődött. A szén-monoxid-dehidrogenáz (acetyl-coenzimA) 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<sub>2</sub>-fixációra is szükség van. Így tehát valószínűsíthető, hogy az elsőként létrejött autotróf CO<sub>2</sub>-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 szulfít-reduktáz és adenzin-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 szerves anyagok 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 nitrát oxidáció is a sokkal ősbibb metán-oxidációból fejlődhetett ki. Ezt támasztja alá az ammóniaoxidáló szervezetek metánoxidálásra való képessége és az is, hogy az ammónia- és a metán-monooxygenáz 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 szerves 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 kemolitotróf 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 hőforrásokban 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.

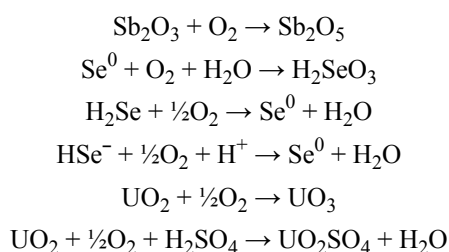
Egy kemolitotróf szervezet anyagcseréje során elvileg bármilyen redukált szerves anyag exergonikus oxidációs reakciója végbemehet, feltéve, hogy a sejtmembránhoz kötött elektrontranszport során végbemegy proton transzlokáció, és így a reakció elegendő energiát biztosít az ATP szintézis számára, továbbá, 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



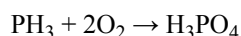
koncentrációban vannak jelen vagy nem hozzáférhetők a baktériumok számára, és nincs olyan szelektív nyomás vagy előny, ami valamely szervezet túlélését ilyen oxidációs lépésekkel biztosítaná.

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.



További energiaszerzéssel járó bakteriális oxidáció alapulhat még a tellúr, a molibdén, a vanádium és például a foszfin számos közterméken keresztül ortofoszfáttá történő átalakításán.



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 szubsztátumok sohasem fordultak elő olyan mennyiségben a Földön, hogy kifejlődhessen a mikroba túlélését az adott kemolitotróf reakció révén biztosító enzimrendszer.

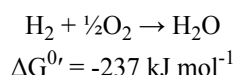
A szervetlen vegyületek oxidációjából származó kemolitotróf energianyerés hatékonyságára irányuló becslések termodinamikai számításokból és a mikroorganizmusok növekedésének és szén-dioxid asszimilációjának a méréséből származnak. A redoxpotenciál értékek figyelembevételével kiszámítható, hogy számos különböző szervetlen vegyület oxidációja elegendő energiát biztosíthat az ATP szintéziséhez, ha oxigén a végső elektron akceptor. A  $\text{H}^+/\text{H}_2$  redox-pár és az  $\frac{1}{2}\text{O}_2/\text{H}_2\text{O}$  redox-pár közti redoxpotenciál különbség például -1,23 V, ami -237,2 kJ/mol szabadenergia nyereséggel egyenértékű. Ha azonban a  $\text{H}^+/\text{H}_2$  redox-pár és a  $\text{NO}_3^-/\text{NO}_2^-$  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  $\text{H}^+/\text{H}_2$  pár redoxpotenciálja negatívabb, mint a  $\text{NAD}^+/\text{NADH} + \text{H}^+$  pár redoxpotenciálja, a redukált szervetlen vegyületek oxidációja általában a citokróm rendszerhez kapcsolódik, és ezért a  $\text{NADH} + \text{H}^+$  előállítása energiaigényes, reverz elektrontranszport révén történik. A kemolitotróf szervezetek gyors növekedését gátolja, hogy energetikai anyagcseréjük nagymértékben függ a  $\text{NADH} + \text{H}^+$  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.

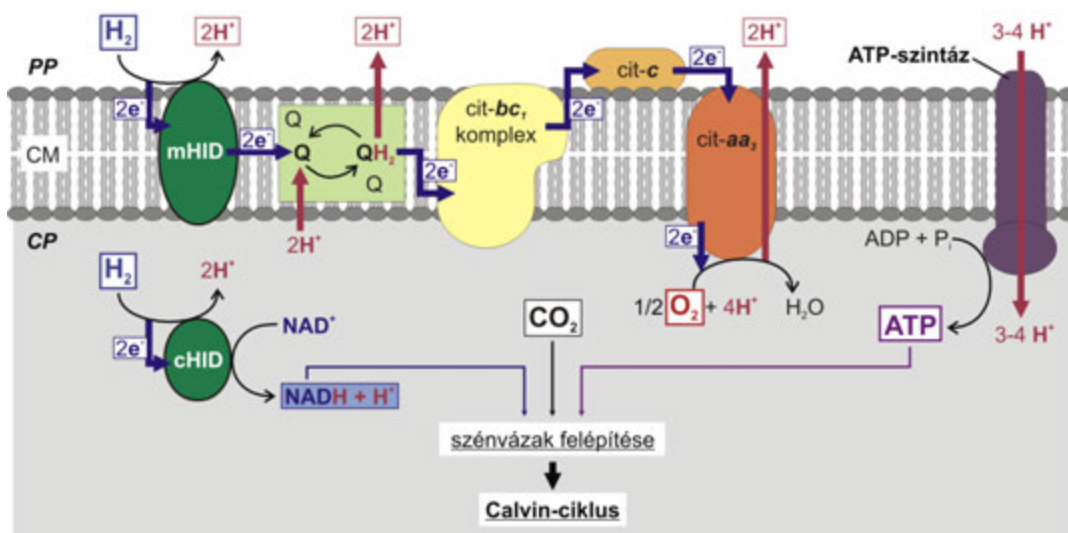


## 8.2.1. Aerob hidrogénoxidáció

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.



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 membránkött és egy citoplazmatikus hidrogenáza van (8.2/2. ábra). Közülük a citoplazmamembránban lokalizált hidrogenáz enzim az elektrontranszportláncához kapcsolódva az energia előállító folyamatban vesz részt, míg a citoplazmában elhelyezkedő hidrogenáz a Calvin-ciklus számára szükséges  $\text{NADH} + \text{H}^+$ -t szolgáltatja. A csak egyféle membránkött hidrogenáz enzimmel rendelkező baktériumok a redukáló erőt a kinonoktól a  $\text{NAD}^+$  felé irányuló reverz elektrontranszport segítségével állítják elő. Autotróf növekedésük során az aerob hidrogénoxidáló baktériumok a szén-dioxidot Calvin-ciklus segítségével fixálják.



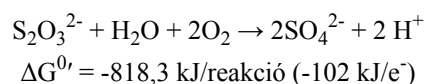
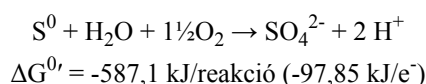
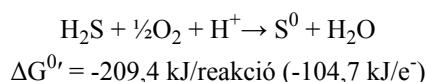
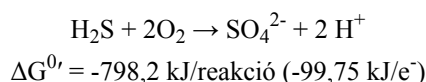
8.2/2. ábra. Az aerob hidrogénoxidáló baktériumok elektrontranszportlánc

(PP, periplazmatikus tér; CM, citoplazmamembrán; CP, citoplazma; mHID, membránkött hidrogenáz; cHID, citoplazmatikus hidrogenáz)

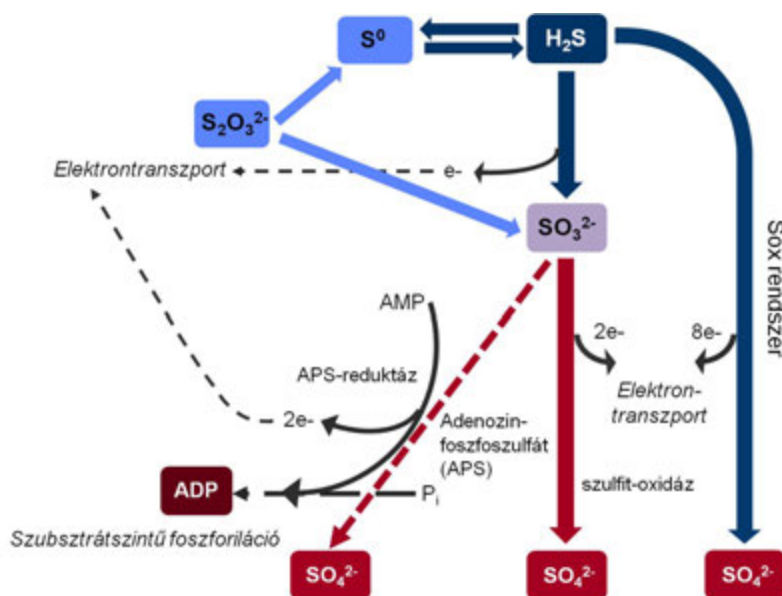
A legtöbb hidrogénoxidáló baktérium kemoorganotróf növekedésre is képes, így tehát fakultatív kemolitotrófnak tekinthetők. Természetes környezetekben a mikrobiológiai folyamatok (pl. a fermentáció) során termelt hidrogén legnagyobb része anoxikus körülmények között keletkezik, és ott is hasznosul, ezért 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.

## 8.2.2. Kénvegyületek és az elemi kén oxidációja

A bakterioklorofilt és egyéb fotoszintetikus pigmentet nem tartalmazó, ún. színtelen kénbaktériumok számos redukált kénvegyületet (pl. a kénhidrogént [ $\text{H}_2\text{S}$ ], a tioszulfátot [ $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ ]) és az elemi ként [ $\text{S}^0$ ] is képesek elektrondonorként hasznosítani. Az oxidációs folyamatok eredményeképpen leggyakrabban szulfát, ritkábban elemi kén keletkezik.



A szulfid oxidációja rendszerint szakaszosan történik (8.2/3. ábra). A folyamat során köztiterméként 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 oldhatósága miatt a baktériumsejtek a ként membránkött vagy periplazmatikus enzimeik segítségével oldják, majd először redukálják. A sejtfelszíni reakció során keletkező tiolszulfát ( $\text{HS}^-$ ) 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 optima pH <3.

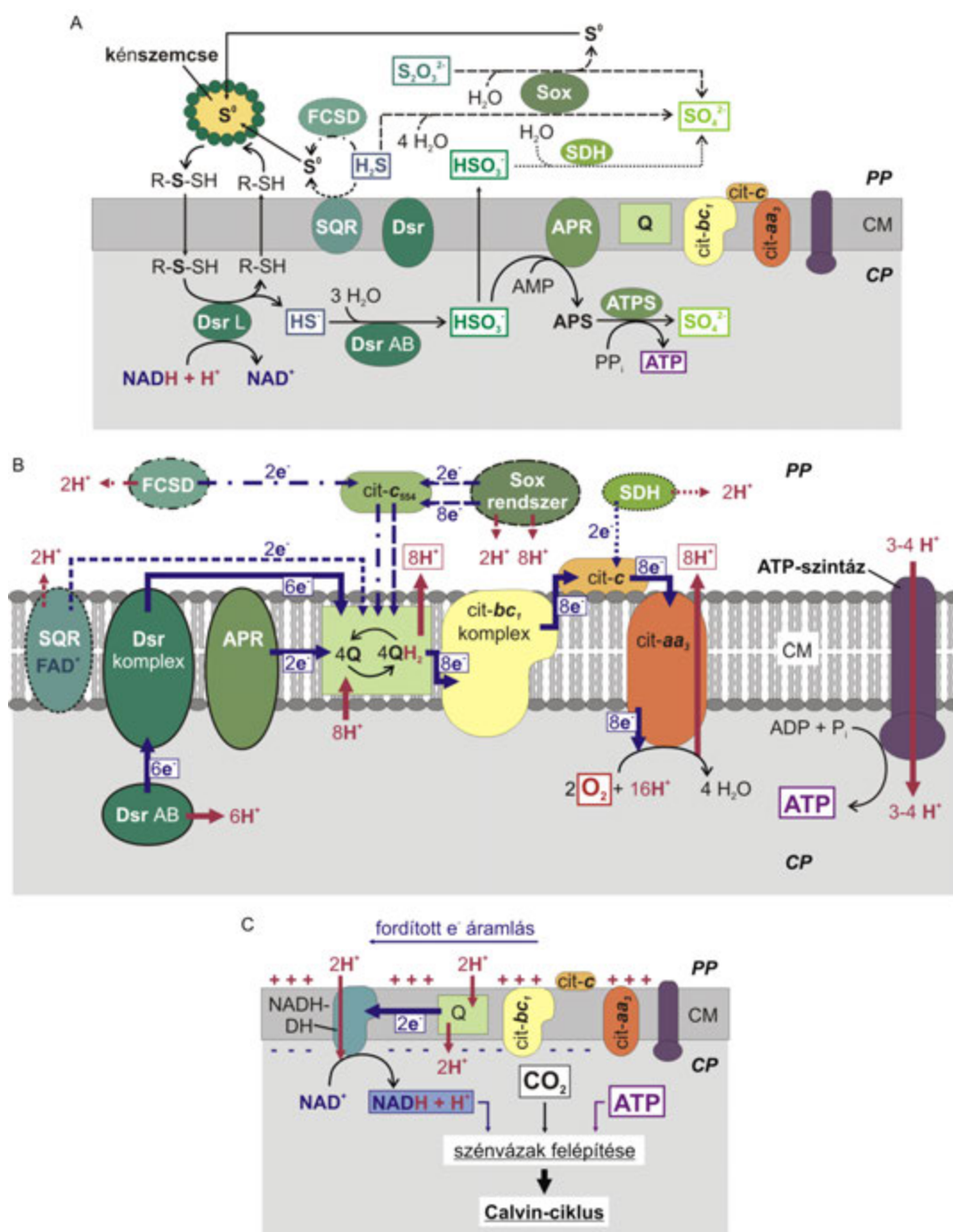


8.2/3. ábra. A redukált kénvegyületek és az elemi kén bakteriális oxidációja

A redukált kénvegyületek oxidációjának három útvonala ismert (8.2/3. ábra). Közülük kettő a rendszerint 6 elektron leadásával járó és szulfít ( $\text{SO}_3^{2-}$ ) képződéséhez vezető reakcióval kezdődik. A keletkező szulfít azonban már eltérő úton oxidálódhat tovább szulfáttá ( $\text{SO}_4^{2-}$ ). A legtöbb esetben egy szulfid-oxidáz enzim segítségével az elektronok közvetlenül az elektrontranszportláncban lévő citokróm-c-re kerülnek. Ebben az esetben ATP az elektrontranszport

során képződő protonmozgató erő terhére jön létre. Bizonyos szintelen 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 tiosulfát 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 tiosulfát 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 elektronszállítóhoz (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).



8.2/4A-C. ábra. A színtelen kénbaktériumok elektrontranszportlánc

(PP, periplazmatikus tér; CM, citoplazmamembrán; CP, citoplazma; FCSD, flavocitokróm-c-szulfid-dehidrogenáz; SQR, szulfid-kinon-reduktáz; Dsr, disszimilatörikus szulfid-reduktáz; Q, kinon; SDH, szulfid-dehidrogenáz; APR, adenosin-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).

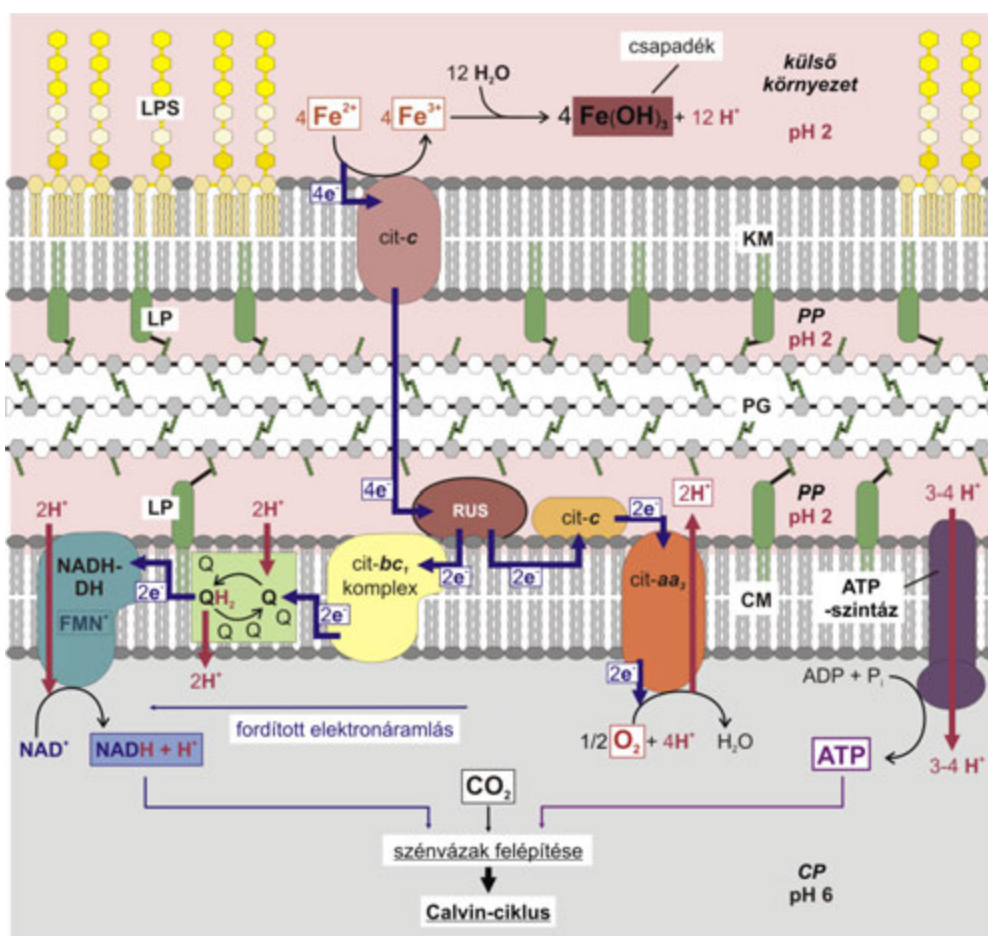
### 8.2.3. A vas oxidációja

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

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  $[\text{Fe}(\text{OH})_3]$  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  $\text{Fe}^{3+}/\text{Fe}^{2+}$  redox-pár meglehetősen pozitív (pH 2 értéken  $E_0' = +0,77 \text{ V}$ ) redoxpotenciál értéke miatt az elektronok útja az elektrondonortól a végső elektronakceptorként szolgáló oxigénig ( $1/2\text{O}_2/\text{H}_2\text{O}$   $E_0' = +0,82 \text{ V}$ ) 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 ( $E_0' = +0,68 \text{ V}$ ), 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*<sub>3</sub>-ra és végül az oxigénre kerülnek.



8.2/5. ábra. A vasoxidáló baktériumok elektrontranszportlánc



(LPS, lipopoliszacharid; KM, külső membrán; PG, peptidoglikán; PP, periplazmatikus tér; LP, lipoprotein; CM, citoplazmamembrán; CP, citoplazma; RUS, ruszticianin; 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 elektronakceptorok, 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.

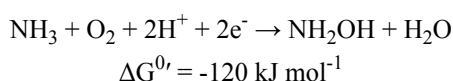
A Fe(II)-ion anoxikus körülmények között végbemenő oxidációjára a kemolitotróf baktériumokon kívül egyes anoxikus fotoszintetizáló zöld és bíbor baktériumok is képesek. A  $\text{Fe}^{3+}/\text{Fe}^{2+}$  redoxpotenciál értéke pH 7 értéken, ahol ezek a baktériumok élnek +0,2 V, így a Fe(II)-ionról származó elektronok a citokró-m-c közvetítésével lépnek be az elektrontranszportláncba. Kemolitotrófokban a végső elektronakceptor rendszerint a nitrát ( $\text{NO}_3^-$ ), ami nitríté ( $\text{NO}_2^-$ ) vagy elemi nitrogénné ( $\text{N}_2$ ) 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 nitráttá történő oxidációját foglalja magába (**9.2/1. ábra**). A folyamatban egymást követő lépések során az ammónia először hidroxil-aminon keresztül nitríté, majd ezt követően a nitrít 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 nitrtoxidáló baktériumok (NOB; pl. a *Nitrobacter* fajok) a nitrítet használják növekedésükhöz energiaforrásként és elektrondonorként. A nitrifikáló baktériumok által használt elektrondonorok redoxpotenciálja relatíve nagy ( $\text{NO}_2^-/\text{NH}_3$   $E_0' = +0,34$  V,  $\text{NO}_3^-/\text{NO}_2^-$   $E_0' = +0,43$  V), így csak az ezeknél még pozitívabb redoxpotenciálú elektronakceptor használata teszi lehetővé számukra az energiatermelést. Az ammónia vagy a nitrít 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 nitrít oxidációja azonban közvetlenül nem teszi lehetővé az anabolikus folyamatokhoz szükséges redukáló erő létrehozását, ezért a nitrifikáló baktériumok a  $\text{NAD(P)H} + \text{H}^+$ -t reverz elektrontranszport révén állítják elő.

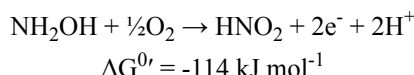
Rendes körülmények között általában az ammóniaoxidáció sebessége korlátozza a nitrifikáció folyamatát, az ammóniából keletkező nitrít már gyorsan továbboxidálódik.

Az ammónia oxidációja komplex folyamat, számos enzim és fehérje közreműködésével zajlik. A folyamat során először hidroxil-amin ( $\text{NH}_2\text{OH}$ ) 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  $\text{H}^+$  segítségével vízzé redukálódik.

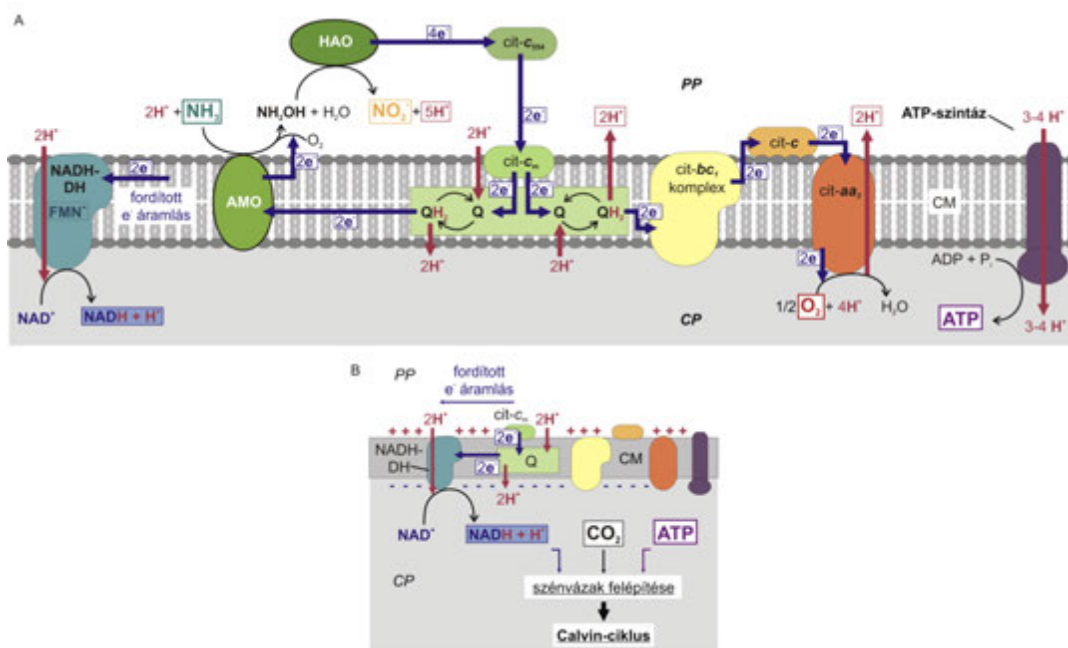


A hidroxil-amin ezt követően a periplazmatikus hidroxil-amin-oxidoreduktáz (HAO) enzim segítségével nitríté oxidálódik.





Az oxidáció során keletkező 4 elektronból 2 egy újabb ammónia molekula hidroxil-aminná történő átalakulására használdik fel, így csak 2 elektron lép be a légzési elektrontranszportláncba (8.2/6A. ábra), és vesz részt az energia előállítás folyamatokban. A hidroxil-amin oxidációjából származó elektronok egy periplazmatikus, majd pedig egy membránhoz rögzült c-típusú citokrómra 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 szintézist teszi lehetővé.

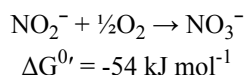


8.2/6A-B. ábra. Az ammóniaoxidáló baktériumok elektrontranszportláncja

(PP, periplazmatikus tér; CM, citoplazmamembrán; CP, citoplazma; AMO, ammónia-monooxygenáz; HAO, hidroxilamin-oxidoreduktáz; NADH-DH, NADH-dehidrogenáz)

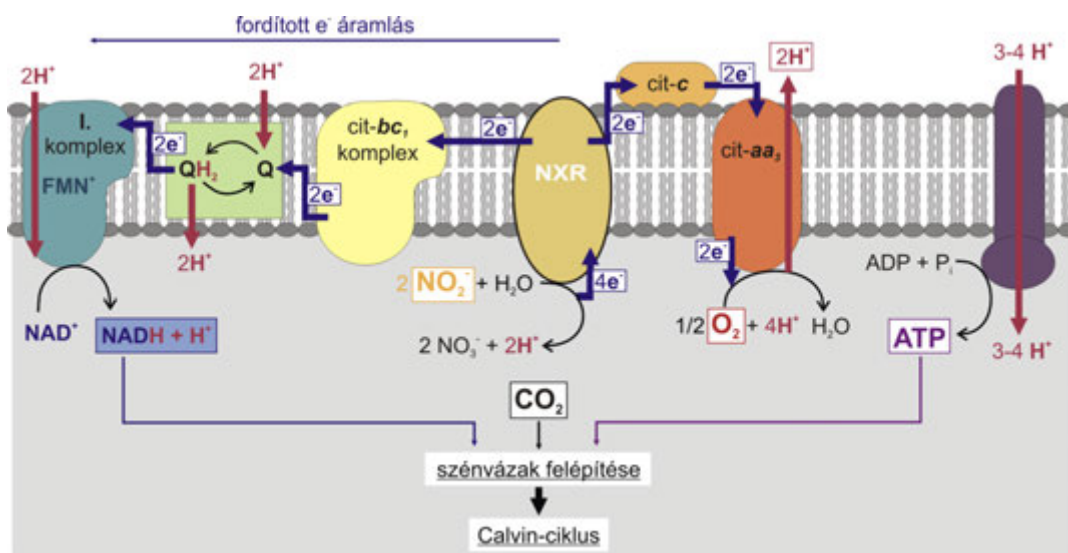
Valamennyi ammóniaoxidáló baktériumban az AMO enzimet kódoló *amoCAB* gének egy klaszterbe szerveződtek, míg egy másik génklaszter, a *hao-orf2-cycAB* kódolja a HAO enzimet és a két *c*-típusú citokrómot. Mindkét génklaszter (*amo* és *hao*) átíródását az ammónia indukálja.

A nitrit oxidációja nitráttá a nitrit-oxidoreduktáz (NXR) enzim közreműködésével egyetlen reakciólépésben végbemegy.



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 ( $\text{NADH} + \text{H}^+$ -t) reverz elektrontranszporttal állítják elő. A szén-dioxidot általában a Calvin-ciklus révén kötik meg (8.2/6B. és 8.2/7. ábrák).



8.2/7. ábra. A nitrítóidáló baktériumok elektrontranszportlánc

(NXR, nitrit-oxidoreduktáz)

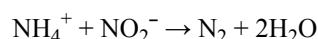
A litotróf nitrifikáló szervezeteken kívül különféle heterotróf baktériumok (pl. a *Pseudomonas denitrificans*), gombák (pl. az *Aspergillus flavus*), sőt egyes algák is képesek az ammónia nitríté történő oxidációjára, de ez a heterotróf nitrifikációnak nevezett folyamat rendszerint nem jár együtt energiatermeléssel. 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-oxidá ( $N_2O$ ) 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 nitríté történő ko-oxidációjára az ammóniaoxidáló baktériumokban jelenlévő AMO enzimmel homológ, membrán-kötött metán-monooxygenáz 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 nitríté 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.

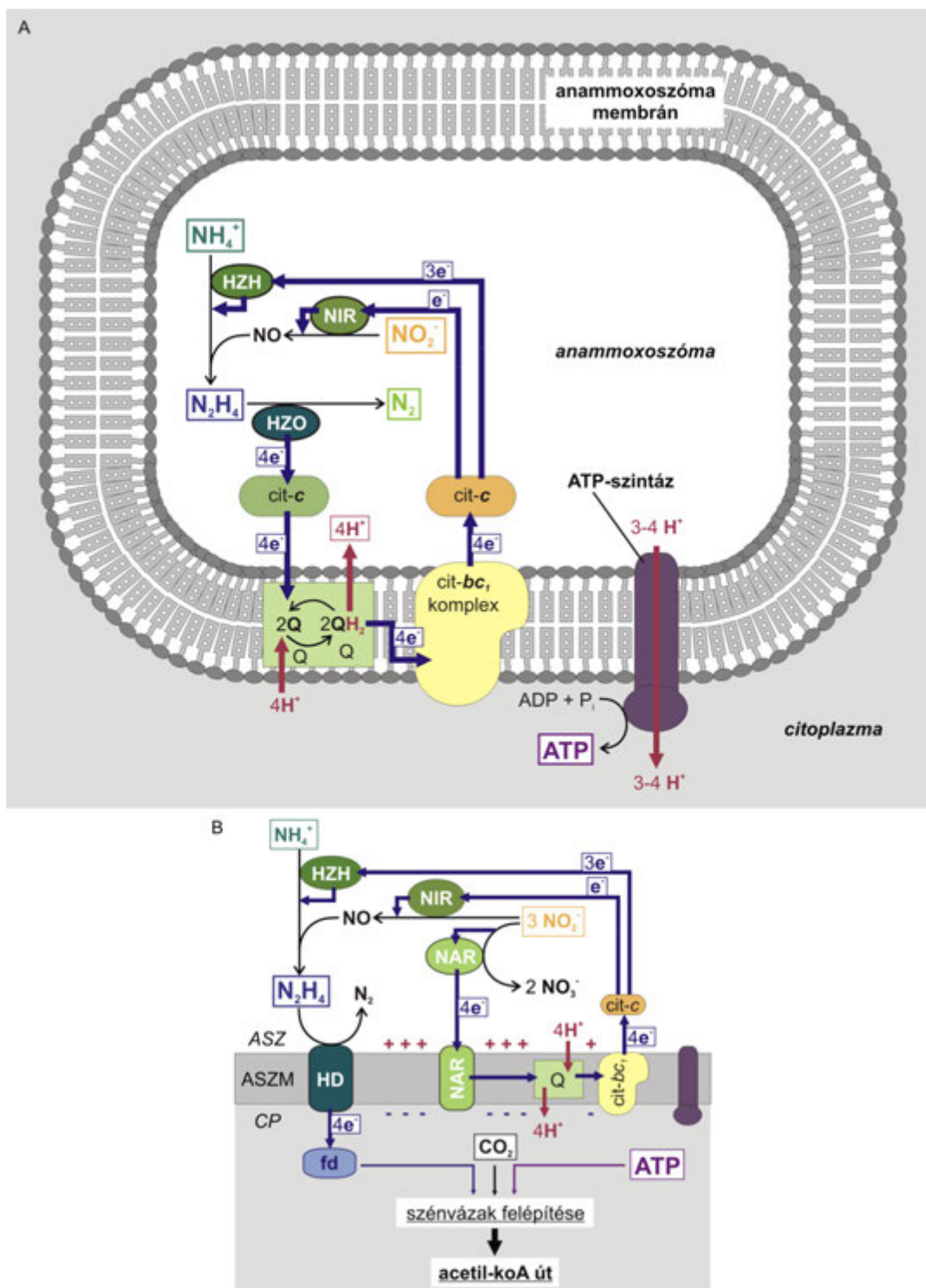
## 8.2.5. Anaerob ammóniaoxidáció

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.



$$\Delta G^{0'} = -357 \text{ kJ mol}^{-1}$$

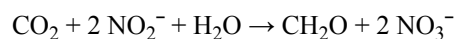
Az anaerob ammóniaoxidáció folyamatában először egy az anammoxoszómában található nitrit-reduktáz enzim (NIR) a nitritet nitrogén-monoxiddá (NO) redukálja. Ezt követően egy a HAO enzimhez hasonló, és ugyancsak az anammoxoszómában lévő hidrazin-hidroláz enzim (HZH) a nitrogén-monoxidot ammónia segítségével hidrazinná ( $\text{N}_2\text{H}_4$ ) 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.



**8.2/8A-B. ábra. Az anaerob ammóniaoxidáló baktériumok elektrontranszportlánc**

(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.



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 reakciót használgják (8.2/8B. ábra). A rendelkezésükre álló nitrit azonban közvetlenül nem képes a szén-dioxid redukciójában részt venni, mivel a  $\text{NO}_2^-/\text{NO}_3^-$  redoxpár potenciálja meglehetősen pozitív (+0,42 V) ahhoz, hogy az acetil-koenzimA reakciót résztvevő ferredoxinnak (-0,4 V) elektronokat adjon át. Így a ferredoxin redukciója az anaerob ammónia oxidáció egyik szabad köztermékének, a hidrazinnak (-0,5 V) a segítségével történik.

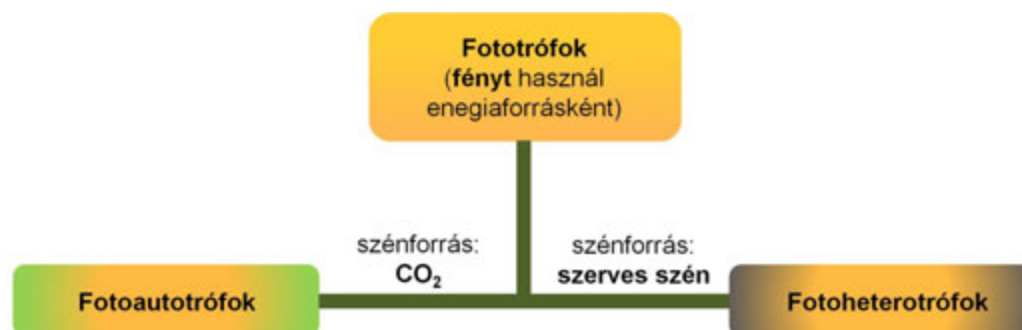
## 8.3. Fototróf anyagcsere (Makk Judit)

*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 szervesen C-forrás redukciójával ( $\text{CO}_2$  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 eukarióták között nemcsak evolúciónárisan 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 klorofil alapú fototróf anyagcsere-re képes baktériumok tartoznak. Ezek a 16S rRNS gén alapú törzsfá 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 fototróf 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  $\text{O}_2$ -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 tenyészhető 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 szervesen 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 szervesen C - t hasznosítanak C-forrásként, hanem szerves vegyületeket, fotoheterotrófoknak nevezzük (8.3/1. ábra). A prokarióták között fotoheterotróf és fotoautotróf 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  $56 \times 10^{23}$  J energia éri el a napból. Ennek körülbelül fele visszaverődik (pl. víz molekulákról, porszemcsékről), illetve elnyelődik (pl. vízpára,  $\text{O}_2$ ,  $\text{O}_3$ ,  $\text{CO}_2$  által) az atmoszférában, másik fele a



Föld felszínére jut. A felszínre érkező sugárzásnak szintén körülbelül fele esik olyan hullámhossztartományba (vagyis 360-1060 nm), amely a fototróf anyagszere folyamatokban hasznosulhat (ez kb.  $15 \times 10^{23}$  J/év). Becslések szerint a felszínre 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. Terresztrális 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  $1,72 \times 10^{11}$  tonna száraz anyag keletkezik évente, ami  $3 \times 10^{21}$  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 ( $55 \times 10^9$  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<sub>2</sub> 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 szövetedeket, 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 légkörre 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 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<sub>2</sub> 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.

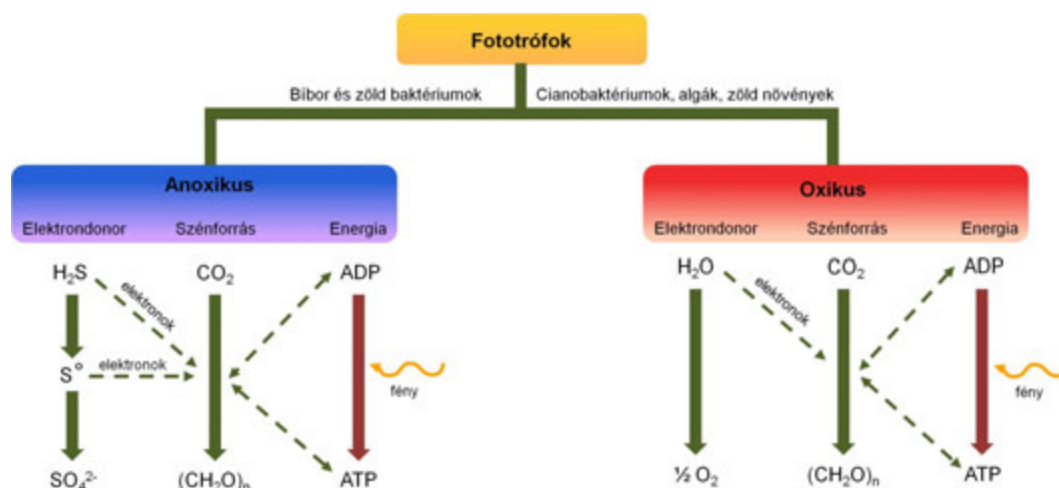
Bár a különböző szervezetekben a klorofill alapú fotoszintézis reakció útjai eltérőek lehetnek, ha általánosan akarjuk a fotoszintézis lényegét megfogalmazni, akkor azt kell szem előtt tartanunk, hogy a fotoszintézis bonyolult



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 klorofilok 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<sub>2</sub>] 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 sötét szakasz fényt nem igényel, ebben a szakaszban történik a szén-dioxid megkötése és átalakítása szerves anyagokká a fényszakaszban előállított redukált koenzimek [NAD(P)H<sub>2</sub>] és ATP felhasználásával. A sötét szakasz energetikai feltételei tehát a fényszakaszban teremtetnek meg.



**8.3/2. ábra. Elektrondonorok, valamint szerves anyag és ATP előállítás az anoxikus és oxigéntermelő (oxikus) fotoszintetizáló mikrobáknál**

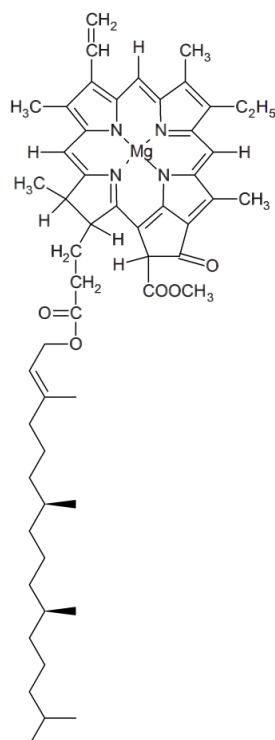
A ~ 3,2 milliárd évvel ezelőtt az oxigént termelő fotoszintézisre képes cianobaktériumok megjelenésének köszönhetjük, hogy a sejtek fotoszintézise során kibocsátott oxigén az ősi oxigénben szegény Föld légkörét megváltoztatta. A felhalmozódó oxigén megteremtette a lehetőséget az oxigénigényes élőlények evolúciójára. A légkörben felhalmozódó oxigénből ( $\text{O}_2$ ) a Naptól érkező UV sugárzás hatására a sztratoszférában ózon ( $\text{O}_3$ ) képződik napjainkban is, amely a Föld felszínén élő szervezeteket védi az UV sugárzás káros hatásaitól.

#### *Fotoszintetikus pigmentek*

##### Klorofilok és bakterioklorofilok

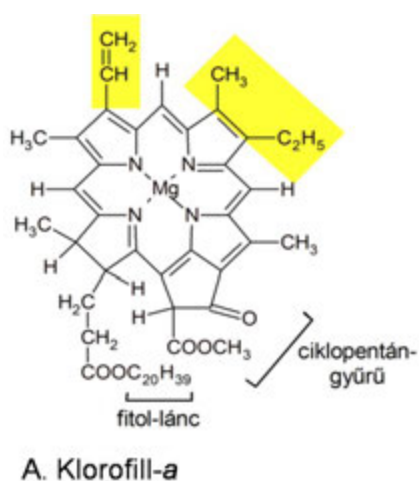
A klorofill-*a* és *b* a növények színyanyagai. Porfirinvázis vegyületek. Négy ciklusos pirrolgyűrűt tartalmaznak, amelyek egymással kapcsolódva porfirinvázis hoznak létre. A porfirin gyűrű közepén Mg-atom helyezkedik el. A négy pirrolgyűrű mellett egy öttagú ciklopentanon gyűrű is található a molekulában. 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-

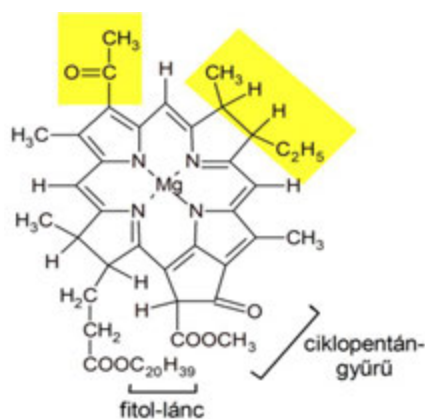
, hanem formil-csoport kapcsolódik. A fényabszorpcióért a klorofill molekula porfirinváza a felelős a váltakozó egyes és kettes kötéseiről. A fényabszorpció tulajdonságait kémiai szerkezetük és körülöttük lévő szomszédos molekulák befolyásolják. Míg a hosszú szénhidrogén oldalláncuk [20 C-atomos fitol, (C<sub>20</sub>H<sub>39</sub>O-)] a fotoszintetikus membránba való beágyazódásáért felelős (**8.3/3. ábra**).



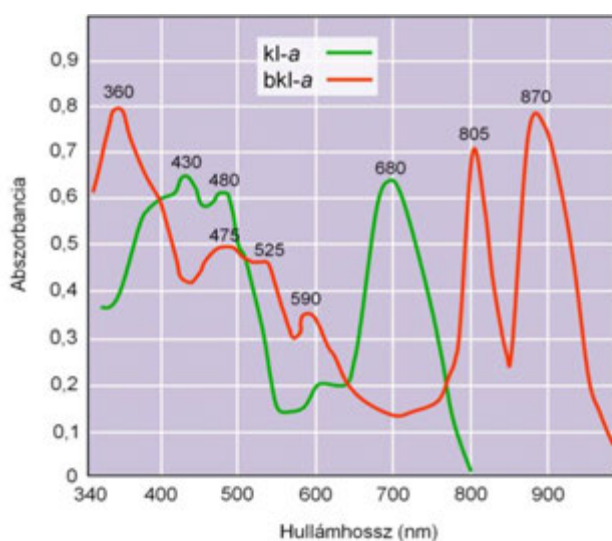
**8.3/3. ábra. Klorofill-a molekula fitol láncsal**

A zöld színű fotoszintetikus klorofill pigmentek a látható fény fotonjaival kölcsönhatásba lépnek. Ha különböző hullámhosszú fényel megvilágított pigment fényelnyelését vizsgáljuk, akkor megkapjuk a pigment abszorpció spektrumát. A klorofilok az ibolya, a kék, a narancs és a vörös színű fény elnyelésénél mutatnak fényabszorpció csúcsot, míg az 500-600 nm közötti zöld és sárgászöld színű fényt nem nyelik el. Ennek köszönhető a zöld színüket. A klorofill-a pigmentet tartalmazó sejtek legerősebben abszorbeálják a vörös (abszorpció maximum 680 nm-nél) és kék sugarakat (maximum 430 nm-nél) (**8.3/4A és C. ábra**).





B. Bakterioklorofil-a



C. Klorofil-a és bakterioklorofil-a abszorpciós spektruma

### 8.3/4A-C. ábra. Klorofil-a (A) és bakterioklorofil-a (B) szerkezete és abszorpciós spektruma (C)

A klorofil-a és bakterioklorofil-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 klorofil-a, 480 nm-nél a karotinoid pigment tartalomnak köszönhető), a piros színű görbével a *Rhodospseudomonas palustris* bíbor baktérium abszorpciós spektruma látszik (870, 805, 590 és 360 nm-nél az abszorpciós csúcsok a bakterioklorofil-a, 525 és 475 nm-nél a karotinoid pigment tartalomnak köszönhető) (C).

A klorofil-a az edényes növények és zöldalgák fő fotoszintetikus pigmentje, a sejtjeikben kisebb mennyiségben jelenlévő klorofil-b-vel együtt. A barna- és kovaalgákban a klorofil-a mellett nem klorofil-b található, hanem klorofil-c<sub>1</sub> és klorofil-c<sub>2</sub>. A vörösalgákban a klorofil-a-t klorofil-d kíséri. A cianobaktériumokban klorofil-a fordul elő, a klorofil-b nem, míg kivételként a cianobaktériumokhoz tartozó prokloronokban a növényekhez hasonlóan mindkettő, az *Acharyochloris* fajokban a klorofil-d a domináns pigment, és a nemrégiben felfedezett klorofil-f-et sztramatolitokból izolált cianobaktériumokból sikerült kimutatni (lásd 10.15.6. alfejezetben részletesen).

Az oxigént nem termelő fototróf baktériumok klorofilokhoz hasonló felépítésű pigmentjeit bakterioklorofiloknak nevezik. Kémiai szerkezetüket tekintve vannak különbségek és ennek következményeként más fényabszorpciós tulajdonsággal rendelkeznek, mint a klorofil vegyületek (8.3/4B-C. ábra). A bakterioklorofilok abban is eltérnek a klorofiloktól, hogy a IV. pirrolgyűrűben a 7. számú szénatomhoz kapcsolódó propionsavat nem csak 20 C-atomos alkohol, a fitol észteresíti, hanem farnezol (C<sub>15</sub>H<sub>25</sub>O-), geranil-geraniol (C<sub>10</sub>H<sub>17</sub>O-), vagy sztearil-alkohol (C<sub>18</sub>H<sub>37</sub>O-) tartalmú oldalláncok is kapcsolódhatnak.

A bakterioklorofilok számos típusa létezik, amelyeket *a*-tól *g*-ig kisbetűkkel jelölnek. A bakterioklorofil-*a* megtalálható a legtöbb bíbor baktériumban, amelynek abszorpciós maximuma 800 és 945 nm között van, de ez függ a baktériumfajtól is. A bakterioklorofil-*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 bakterioklorofiloknak az abszorpciós maximumaik a látható és infravörös tartományba esnek. *In vivo* a bakterioklorofil-*a* tartalmúaknál (pl. bíbor baktériumokban) 805 nm-nél és 830-890 nm között; a bakterioklorofil-*b* tartalmúaknál (pl. bíbor baktériumokban) 835-850 nm és 1020-1040 nm között; a bakterioklorofil-*c* tartalmúaknál (pl. zöld kénbaktériumokban) 745-755 nm között; a bakterioklorofil-*c*<sub>s</sub> tartalmúaknál (pl. zöld nem kénbaktériumokban) 740 nm-nél; a bakterioklorofil-*d* tartalmúaknál (pl. zöld kénbaktériumokban) 705-740 nm között; a bakterioklorofil-*e* tartalmúaknál (pl. zöld kénbaktériumokban) 719-726 nm között és a bakterioklorofil-*g* tartalmúaknál (pl. heliobaktériumokban) 670 és 788 nm-nél van az abszorpciós maximumuk.

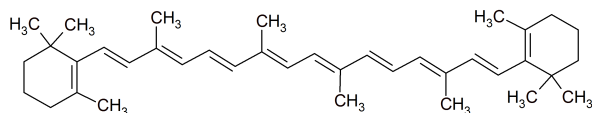
A természetben nagy jelentősége van annak, hogy a különböző szerkezetű klorofilokat, illetve bakterioklorofilokat tartalmazó fototróf szervezetek fényabszorpciós maximumai különböző hullámhosszúságú fénysugaraknál találhatók. Így lehetséges, hogy a fototróf szervezetek közössége az elektronmágneses sugárzás 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 bakterioklorofilok 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 kötések 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 bakterioklorofilok színét.

A karotinoidok szoros kapcsolatban vannak a klorofil és bakterioklorofil 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 klorofil nem tud gyorsan visszajutni az alapállapotba, akkor az oxigénnel reagál és rendkívül toxikus szinglet oxigén (<sup>1</sup>O<sub>2</sub>) 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  $\beta$ -karotin szerkezete

#### Fikobilinek

A fikobilinokat 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 fikoeritobilin (PEB), a sárga színű fikourobilin (PUB) és a bíbor színű fikobiliviolin (PVB, másik rövidítése CV). A fikobilinokra 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

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.

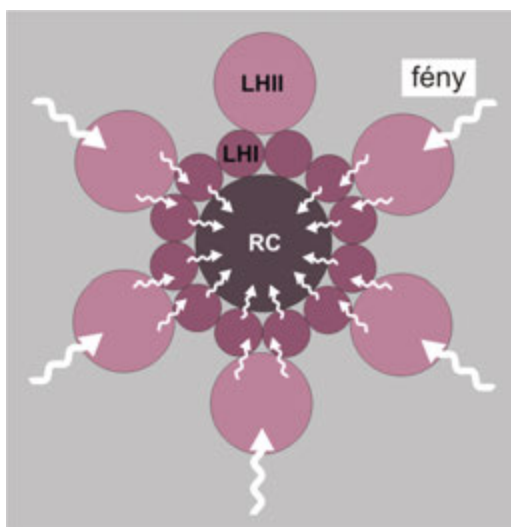
#### Reakciócentrumok és antenna pigmentek

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**).



**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

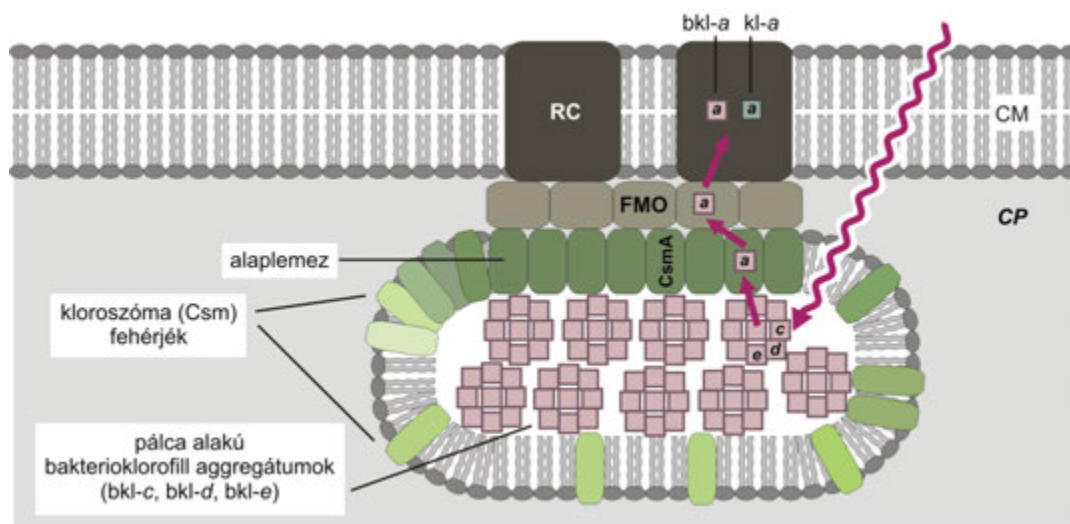
A bíbor kén (pl. *Chromatium*) és bíbor nemkén baktériumok (pl. *Rhodospirillum*) fénygyűjtő antenna komplexeik két membrán kötődésű,  $\alpha$ - és  $\beta$ -polipeptid láncból, és ezekhez nem kovalens kötéssel kapcsolódó bakterioklorofill-*a*-kból és *b*-kből, illetve karotinoidokból állnak. A feltekeredett 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, periférikus 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 hólyagocskában, 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 hossz tengelye 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.





**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*, bakteriochlorofill-*a*; kl-*a*, klorofill-*a*)

A cianobaktériumok fikobiliszómái és tilakoid membránrendszerük

A cianobaktériumok különleges fénygyűjtő komplexekkel 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 fikoeritrin, vagy fikoeritrocianint), valamint az őket összekötő fehérjék vesznek részt. A multiprotein-komplexxként felfogható fikobiliszómák a fent említett pigmenteken kívül még különböző karotinoidokat tartalmaznak (pl. mixoxantin,  $\beta$ -karotin, zeaxantin, nostoxantin, ekinenon és kaloxantin). Az antennaként funkcionáló fikobiliproteinek nagy határfokkal 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 fikoeritrin (PE) hordoz. A nagy mennyiségben fikoeritrin (PE) és kis mennyiségben fikocianint (PC) szintetizáló vörös színű cianobaktériumok tipikus élőhelyei a mély tavak és tengerek. A nyílt vízű óceánokban tipikusan előforduló cianobaktériumok, mint a *Synechococcus* és *Trichodesmium* fajok viszont nagy mennyiségben tartalmaznak fikourobilinben gazdag fikoeritrin (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  $\beta$ -karotin, a PS II fotorendszeréhez klorofill-*a*, *b* és zeaxantin kapcsolódik. A *Prochlorococcus marinus* viszont a divinil-klorofill-*a* és divinil-klorofill-*b* tartalom jellemző. A PS II fotorendszerrel kapcsolatban álló klorofill-*b*-t és zeaxantin-t tartalmazók

leginkább a 450-500 nm közötti fénysugarakat abszorbeálják, ennek köszönhető, hogy oligotróf óceánok mélyebb eufotikus rétegei jelentik a számukra kedvező környezetet. 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 fotorendszerénél. Az *Acaryochloris marina* tartalmaz még nyomokban klorofill-*c*-szerű pigmenteket is, továbbá tipikusan cianobaktériumokra jellemző karotinoidokat ( $\alpha$ -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<sub>2</sub> fixálásra képesek, ami a bíbor baktériumoknál Calvin-ciklussal, zöld kénbaktériumoknál fordított citrátkörrel, illetve a zöld fonalas baktériumoknál hidroxipropionát 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 csöves, valamint csököteges 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 membrán kötődésű 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*<sub>1</sub> 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 találhatóak 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 fényabszorpció tulajdonságai miatt P870-nek is nevezik. A reakciócentrumban az összes komponens úgy helyezkedik el, hogy egymással együttműködve nagyon gyors elektrontranszportot tesznek lehetővé.

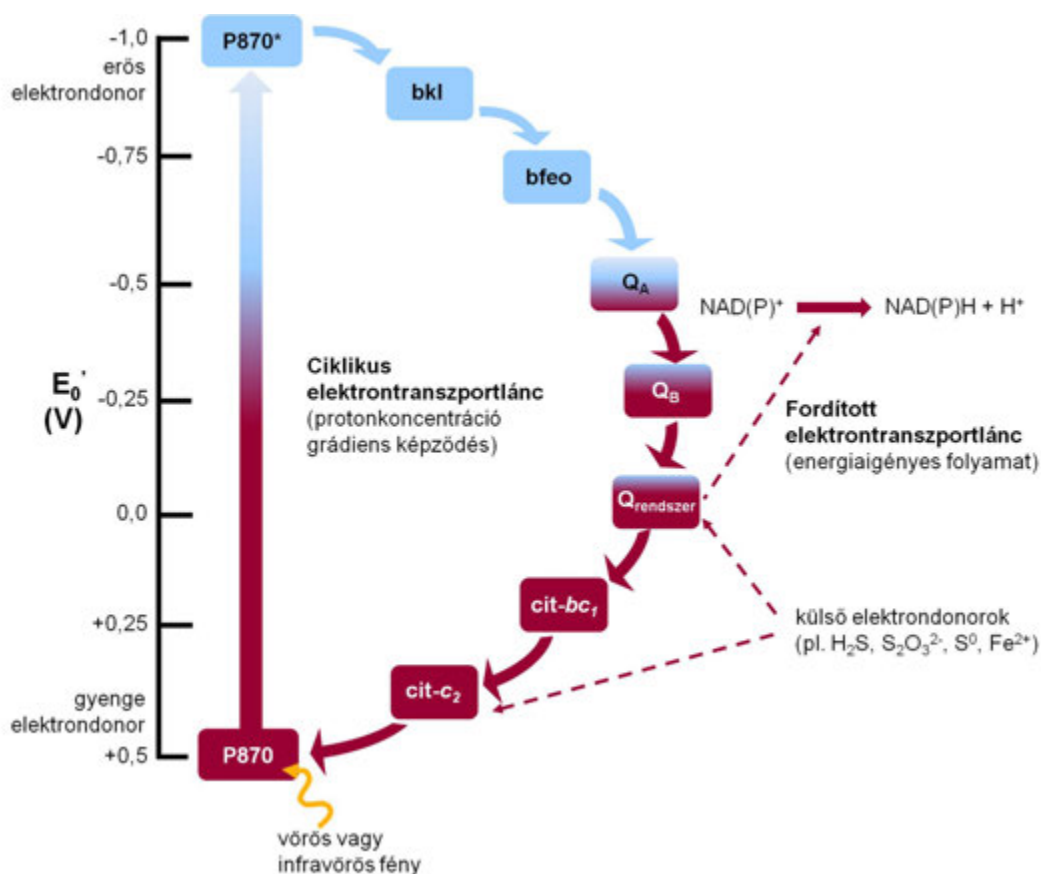
Alapállapotban a reakciócentrumban a bakterioklorofil-*a* dimer (P870) redoxpotenciája + 0,5 V. Fénysugárzás hatására a fotociklus során a foton energiája közvetlenül, vagy sokkal gyakrabban egyik antenna pigmentről a másikra adódva eljut a reakciócentrumban lévő bakterioklorofil-*a* dimerre. Ekkor a bakterioklorofil-*a* dimer gerjesztett állapotba kerül, redoxpotenciája lecsökken ( $E_0' = -1$  V) és erős elektrondonorrá alakul (P870<sup>\*</sup>). 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- és 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  $Q_A$  fiziológiai 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. Redukációjához 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 továbbtődik 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 bakterioklorofil-*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 előállítását a membrán két oldalán a **8.3/8.** és **8.3/9. ábrák** mutatják be.

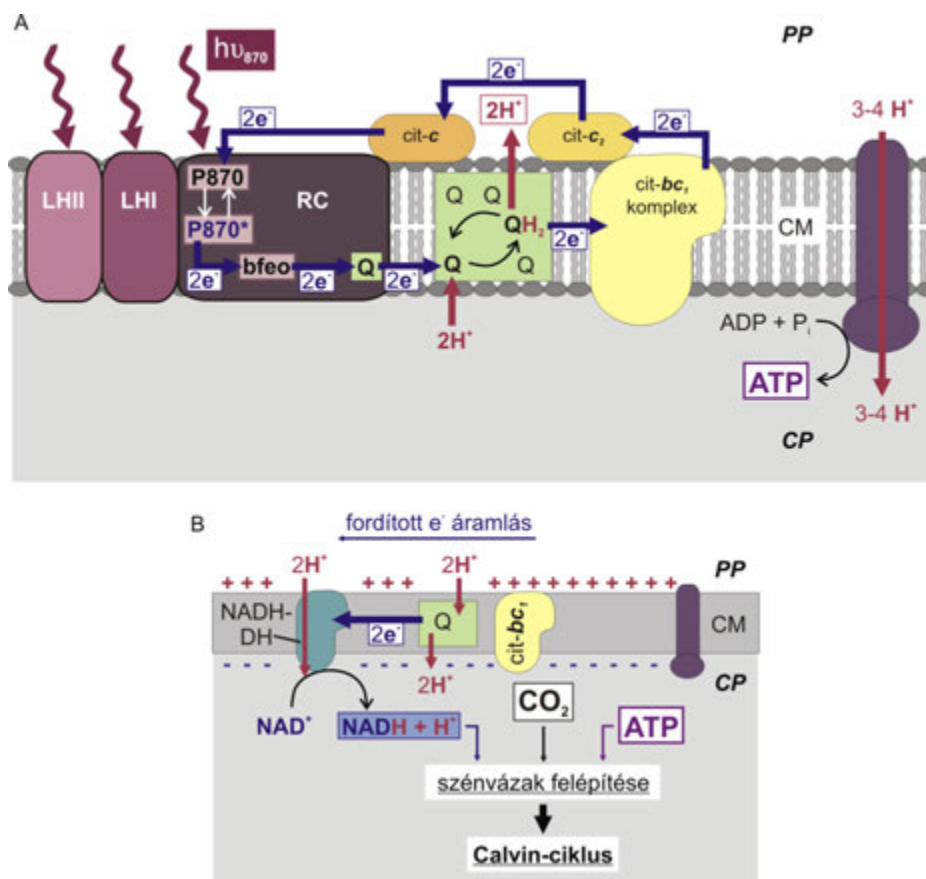
A bíbor baktériumok  $CO_2$  fixációs mechanizmusához az ATP mellett nagy mennyiségben redukáló képesség ( $NADH_2/NADPH_2$ ) is szükséges. Ha az elektronok egy része a szintézisekhez szükséges koenzimek redukálására használdik, pótlásuk külső elektrondonorból történik. A bíbor baktériumok külső elektrondonorként leggyakrabban kén-hidrogént ( $H_2S$ ) használnak, de lehet még egyes fajoknál az elemi kén ( $S^0$ ), tioszulfát ( $S_2O_3^{2-}$ ), szulfít ( $SO_3^{2-}$ ), 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 kéngranulomok formájában felhalmozódik.

A fototróf anyagcseréje 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 redoxpotenciája (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) elektrontranszportláncal lehetséges csak (**8.3/8. és 8.3/9A-B. ábrák**).



8.3/8. ábra. Az elektrontranszportlánc általános sémája bíbor baktériumoknál

(P, reakciócentrum; bkl, bakterioklorofil; bfeo, bakteriofeofitin;  $Q_A$ , elsődleges kinon akceptor;  $Q_B$ , másodlagos kinon akceptor;  $Q_{rendszer}$ , kinon-rendszer; cit, citokróm)



### 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 fototrófnál*

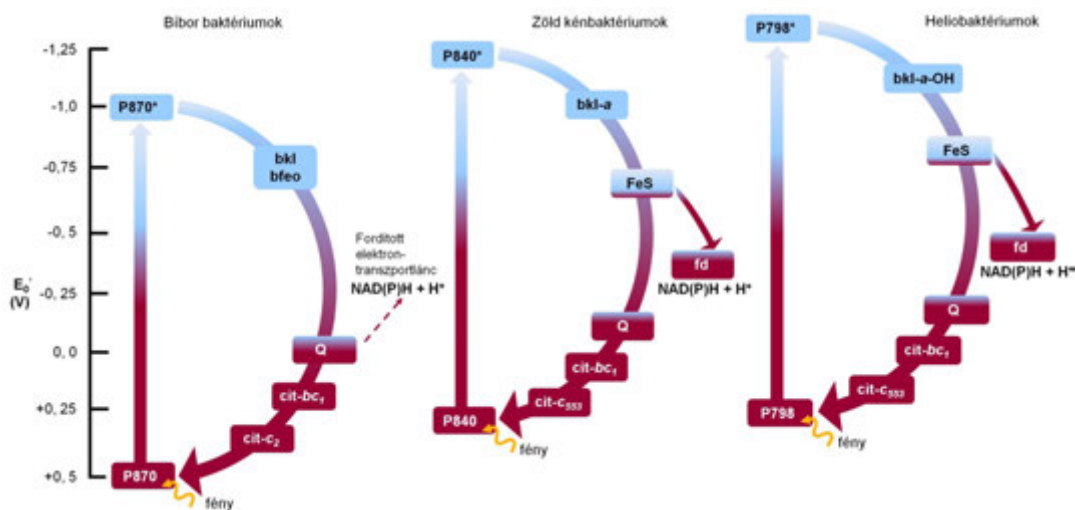
Egyéb anoxikus fototróf baktériumban hasonló membrán komponensek vesznek részt a fotofoszforilációban, mint a bíbor baktériumokban. Azonban lényeges különbségek mutatkoznak a redukáló erő előállításában és egyeseknél a reakciócentrumok felépítésében, működésében.

A zöld kénbaktériumok fotociklusa során amikor a gerjesztett P840 redoxpotenciálja erősen lecsökken [ $E_0'(P840/P840^*) \approx -1200 \text{ mV}$ ], a gerjesztett elektronját nálánál pozitívabb redoxpotenciálú elektronszállítónak továbbítja. Az elektron klorofill-*a* izomer (BChl<sub>663</sub>), menakinon 7 és három FeS centrum (F<sub>X</sub>, F<sub>A</sub>, F<sub>B</sub>) irányában adódik át. Miután az F<sub>A</sub> és F<sub>B</sub> redoxpotenciálja kicsi ( $E_0' \approx -540 \text{ mV}$ ), így az elektron átadódik direkt módon a szolubilis ferredoxinnak ( $E_0' \approx -410 \text{ mV}$ ). A ferredoxin elektrondonorként is szolgál a fordított citrátkörben megvalósuló CO<sub>2</sub> fixációs mechanizmushoz. Továbbá a NAD<sup>+</sup> direkt módon redukálódhat a ferredoxin segítségével. Ezért a zöld kénbaktériumok NADH<sub>2</sub> 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<sup>2-</sup>, H<sub>2</sub>, lásd még 10.11. alfejezet) pótlódnak, menakinonon, vagy szolubilis citokróm-c<sub>553</sub>-on és a membrán periplazmatikus oldalán membránhoz kötött citokróm-c<sub>551</sub>-en keresztül. A ciklikus fotofoszforiláció a zöld kénbaktériumoknál hasonló módon játszódik le, mint a Chromatiaceae-nél.

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 bakterioklorofilok redoxpotenciálja negatívabb, mint a bíbor baktériumoké és heliobaktériumoknál eltérő szerkezetű klorofill-*a* van a reakciócentrumban, amit hidroxiklorofill-*a*-nak neveznek. A heliobaktériumok abban is különlegeseek, hogy nem tartalmaznak antenna rendszert, így a fénybegyűjtést a reakciócentrumokban található bakterioklorofilok és



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  $\text{NAD}^+/\text{NADP}^+$ -ké. Így a redukáló erő előállításához náluk sem szükséges fordított elektrontranszportlánc, hanem a FeS fehérjék ferredoxinon keresztül közvetlenül elektronokat juttatnak a  $\text{NAD(P)}^+$ -ra (8.3/10. ábra).



**8.3/10. ábra. Az elektrontranszportlánc általános sémáinak összehasonlítása bíbor baktériumok, zöld kénbaktériumok és heliobaktériumok esetén**

(P, reakciócentrum; bkl, bakterioklorofil; bfeo, bakteriofeofitin; bk, klorofil; 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 fotorendszer a reakciócentrumban lévő klorofil-*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 környezetükbe  $\text{O}_2$ -t szabadítanak fel.

A cianobaktériumok fototróf apparátusa nagyon hasonló az eukarióta fotoszintetizáló szervezetekéhez, de lényeges különbségek vannak az antenna rendszerben. A klorofil és karotinoid molekulákat tartalmazó növényekre, algákra jellemző fénygyűjtő komplex helyett a cianobaktériumok többségénél a fikobiliniket tartalmazó, rúd alakú 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.

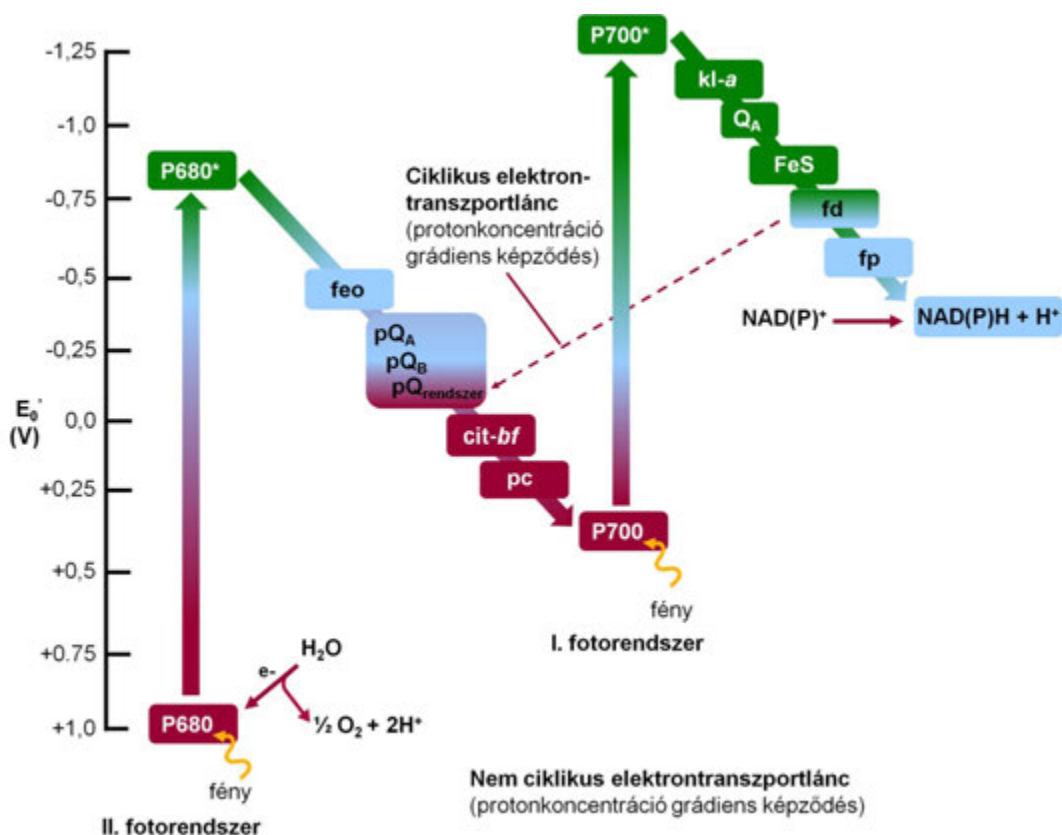
Az elmúlt évtizedekben olyan oxigéntermelő baktériumokat is felfedeztek, amelyek fikobiliszómák helyett klorofil-*a/b*-t tartalmazó fénygyűjtő komplexekkel rendelkeznek. A fotoszintetikus pigmentek tilakoidokban találhatóak, amelyek szabadon helyezkednek el a citoplazmában, de gyakran kettesével, többedmagukkal 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 klorofil-*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  $\text{CO}_2$  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.



## 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).

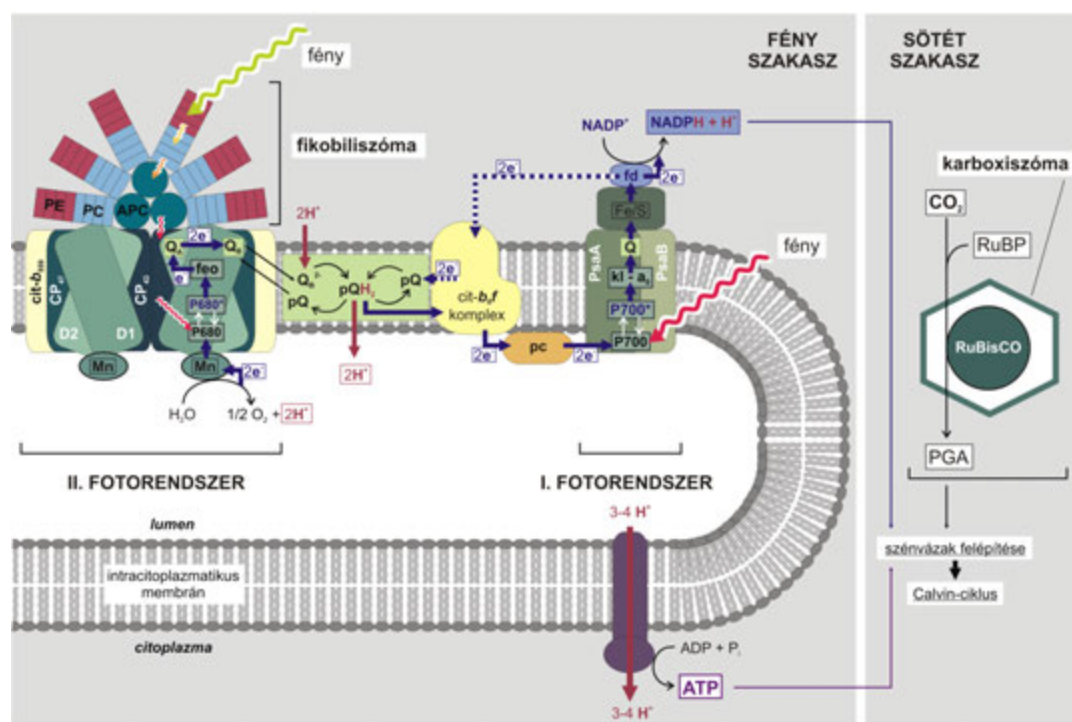


8.3/11. ábra. Az elektrontranszportlánc általános Z sémája oxigéntermelő fototróf szervezeteknél

(P, reakciócentrum; kl, klorofill; feo, feofitin; pQA, elsődleges plasztokion akceptor; pQB, másodlagos plasztokion akceptor; pQrendszer, plasztokion-rendszer; pc, plasztocianin; cit, citokróom; 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  $\sim -0,5$  V-os redoxpotenciálú feofitinnak. A P680 aztán visszatér alapállapotba és hiányzó elektronját végső soron a víz bontásából pótolja. A feofitintről az elektronok azután átadódnak a membránban redoxpotenciáljának megfelelő sorrendben elhelyezkedő elektronszállítóknak (plasztokionok, citokróomok, 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.



**8.3/12. ábra. A fikobiliszómák helyzete és felépítése, valamint a fototróf folyamatok áttekintő ábrája *Synechococcus* 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<sub>43</sub> és CD<sub>47</sub>, klorofill-*a* kötő fehérjék; cit, citokróm; pQ, plasztokinon; pc, plasztocianin; kl, klorofill; FeS, nem hem vas-kén fehérje; RuBisCO, ribulóz-biszfoszfát-karboxiláz-oxigenáz; P<sub>sa</sub>A és P<sub>sa</sub>B klorofill kötő fehérjék; RuBP, ribulóz-1,5-biszfoszfát; PGA, glicerinsav-3-foszfát).

#### Az ATP szintézis oxigéntermelő fototrófkoknál

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<sub>2</sub> is. Ilyenkor az I. fotorendszer pigmentjének elektrónja nem kerül vissza a II. fotorendszerbe, hanem a NAD(P)<sup>+</sup>-t redukálja NAD(P)H<sub>2</sub>-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 elektrónja nem a NAD(P)<sup>+</sup> 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 citokrom-*bf*komplex segítségével, ami ATP szintézist eredményez. Ezeknél a szervezeteknél a ciklikus és nem ciklikus fotofoszforiláció arányainak változtatásával a NAD(P)H<sub>2</sub> és ATP termelés aránya befolyásolható.

#### Anoxikus fototróf anyagcsere az oxigéntermelő fototrófkokban 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 fototrófkokhoz hasonlóan működnek a szervezetek.

Sok cianobaktérium kén-hidrogént (H<sub>2</sub>S) képes elektrononorként hasznosítani anoxikus fotoszintézise során, míg sok zöldalga a molekuláris hidrogént (H<sub>2</sub>). Amikor a H<sub>2</sub>S szolgál elektrononorként, az oxidációja során képződő elemi kén (S<sup>0</sup>) 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. Tenyésztési vizsgálatok alapján kimutatták, hogy az *Oscillatoria limnetica* II. fotorendszerének működését a H<sub>2</sub>S erősen gátolja. Az anoxikus fotoszintézisre váltás túlélést jelent a mikrobának.

Evolúciós szempontból nézve, a ciklikus fotofoszfóráció 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 fehérjét, a bakteriorodopszint (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 színük jellegzetesen bíborra 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 rácpontok körül három bakteriorodopszin helyezkedik el.

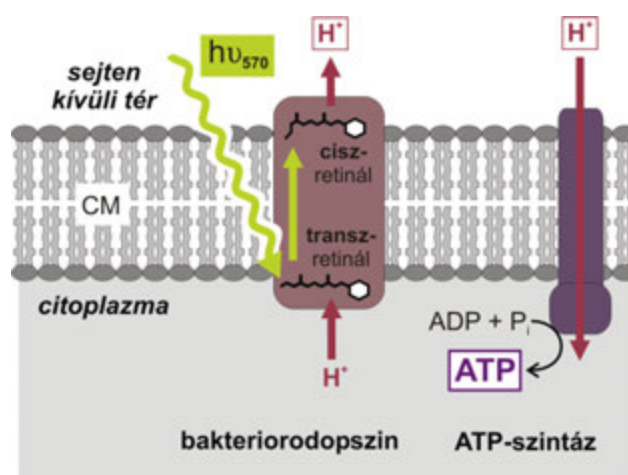
A bakteriorodopszin fehérje hét  $\alpha$ -hélixből (A, B, C, D, E, F, G betűkkel jelölik), amelyek mindegyike átéri a membránt és körülbelül 250 aminosavból áll. Prosztetikus csoportja a retinál. A hét transzmembrán  $\alpha$ -hélix egy belső csatornát képez és ebbe nyúlik be a retinál. Alapállapotban 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<sub>2</sub>) között létrejövő kötés.

Fény hatására a bakteriorodopszinban bonyolult fotociklus zajlik. A bakteriorodopszin főként a zöld fénysugarakat képes abszorbeálni (500-600 nm-s hullámhossz körül; abszorpció 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.

Az utóbbi években a tenger felszín pikoplanktonjának tenyésztéstől független metagenomikai vizsgálatai alapján kiderült, hogy a génjeik egy része bakteriorodopszinhhoz 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 proteorodopszin 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 tenyésztendő baktériumok környezeti DNS mintáiból (Alphaproteobacteria, Actinobacteria és Euryarchaeota genomok) és az Alpha-, Beta-, Gammaproteobacteria, Actinobacteria és a Flavobacteria csoportba tartozó tenyésztendő baktériumokból egyaránt.



8.3/13. ábra. Bakteriorodopszín működésének modell rajza

Fény hatására a fotociklus során a bakteriorodopszin főként a zöld fénysugarakat (abszorpciós maximum  $\sim 570$  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,

hogyan az aerob anoxikus fototrófok tengeri planktonikus környezetekben élnek, főként parthoz közeli régiókban, de megtalálhatók a nyílt óceánok mikrobiális közösségeiben.

Nagy számban találhatók tenyésztethető és nem tenyésztethető 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 melegvízi 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).



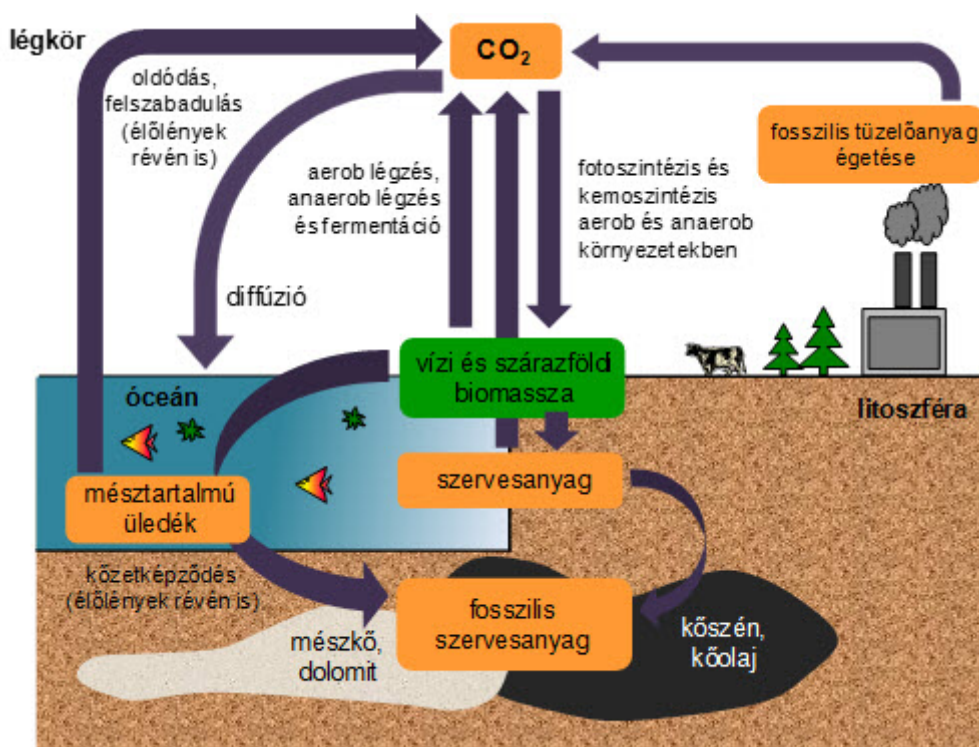
# 9. fejezet - Az elemek biogeokémiai körforgalma

## 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  $\text{CO}_3^{2-}$  és  $\text{HCO}_3^-$  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

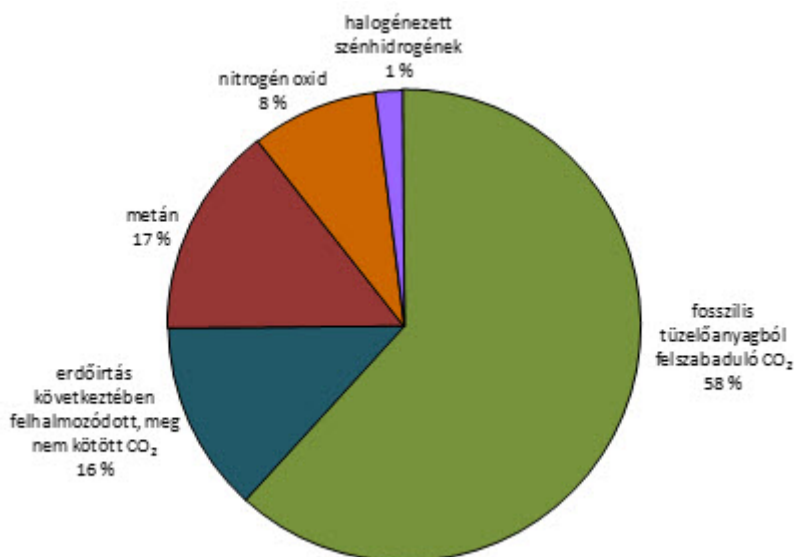
#### 9.1.1.1. A szén és szénvegyületek előfordulása a légkörben

A szén az atmoszférában leginkább szén-dioxid formájában található meg, mellette metán és szén-monoxid fordul elő nagyobb mennyiségben, nyomokban tartalmazhat egyéb karbonium tartalmú vegyületeket (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



növekedése, valamint a növényi biomassa 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, hőviszatarító 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 termőföldhasználatához 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 biomassa égetéséből, növényi anyagok bomlásából, 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<sub>3</sub><sup>-</sup> forma a domináns, míg erősen alkalikus pH értéken a CO<sub>3</sub><sup>2-</sup> 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

rezervoárát, 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 tengerfenékre 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  $0,003-0,006 \text{ mg/cm}^2$  szén-dioxidot szállítanak az atmoszférába. A széndioxid vizes közegekben a földfelszíni és víz alatti mállás egyik legfontosabb tényezője. A bioszféra autotróf szervezetei által 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 össz mennyiség 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.  $76 \times 10^{15}$  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 kén tartalom csökken, valamint mindig szerepet játszanak benne egyéb geokémiai folyamatok is (konjugált hő és rétegeterhelés 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

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 kőszénre való továbbalakulásához az szükséges, hogy az adott terület lassú süllyedéssel a mélybe kerüljön, rajta különböző üledékek rakódjanak le (ezzel növelve a rétegyomást), így a tőzeg tömörül és nagymennyiségű vízvesztéssel 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 felismerhetők. Ezt a geokémiai szénülés követi, amelyhez a rétegyomás 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 rétegyomás 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 biomassa frakciója). A Kambriumban képződött kerogénben (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 szárazföldre.

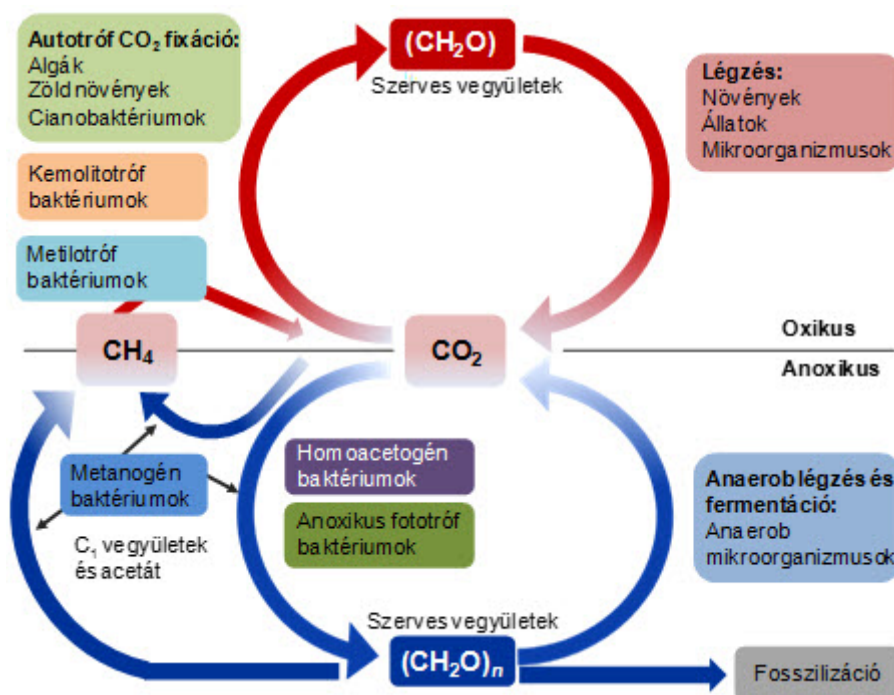
A kőolajgenesis előfeltétele az oxigén hiányos környezet, a szerves anyag bomlásának alacsony intenzitása valamint az egymásra halmozódó üledékrétegek nyomása. A kerogén képződése és átalakulása kőolajjá és földgázzá több szakaszban valósul meg. A diagenézisnek nevezett folyamatban, közvetlenül az üledék 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 katagenézis során a kerogén termikusan bomlik, csökken a hidrogén tartalma. Végül a nagy mélységben, nagy hőmérsékleten zajló metagenézist 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 aszfalténak 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 előállítás, valamint a lebontó szervezetek szerves anyag fogyasztása és szén-dioxid kibocsátása köré szerveződik (9.1/3. ábra). A megtermelt biomassa kb. fele a táplálkozási láncokba jut.



9.1/3. ábra. A szén körforgalom bioszférához kötött lépései

### 9.1.3.1. Szerves anyag előállítása, szén-dioxid fixáció

Évente kb.  $137 \times 10^9$  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

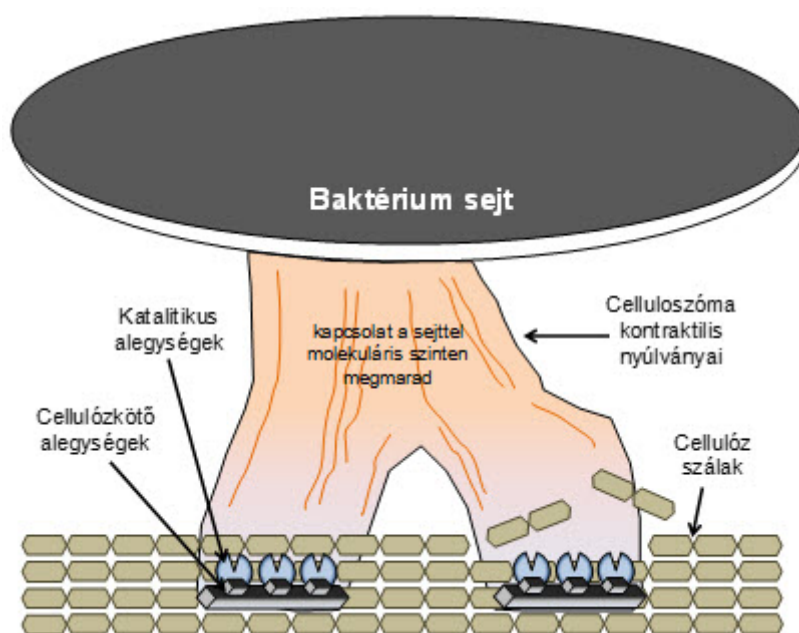
Az egyszerű szerves anyagok teljes lebontási folyamatait (pl. glikolízis, pentóz-foszfát útvonal, fermentációk stb.) korábban (8.1. fejezet) már tárgyaltuk. Aerob és anaerob körülmények között is működhetnek légzési folyamatok, ehhez az organotróf szervezetek szerves anyagokat használnak elektron donorként. 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 degradációjára és ennek a szénkörforgalomban való elhelyezésére helyezük 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

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,  $\beta$ -D-glükóz egységekből álló szénhidrát, amelyben az alegységek változó térállásban kapcsolódnak hosszú láncra. 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 exoglukanázok- 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 molekulású 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 szintenyészetekben. 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*).



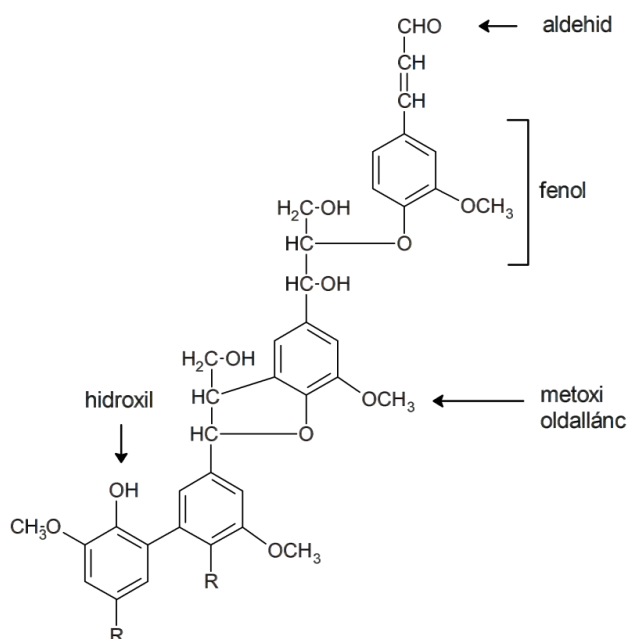
9.1/4. ábra. A celluloszóma szerkezete és működése



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**

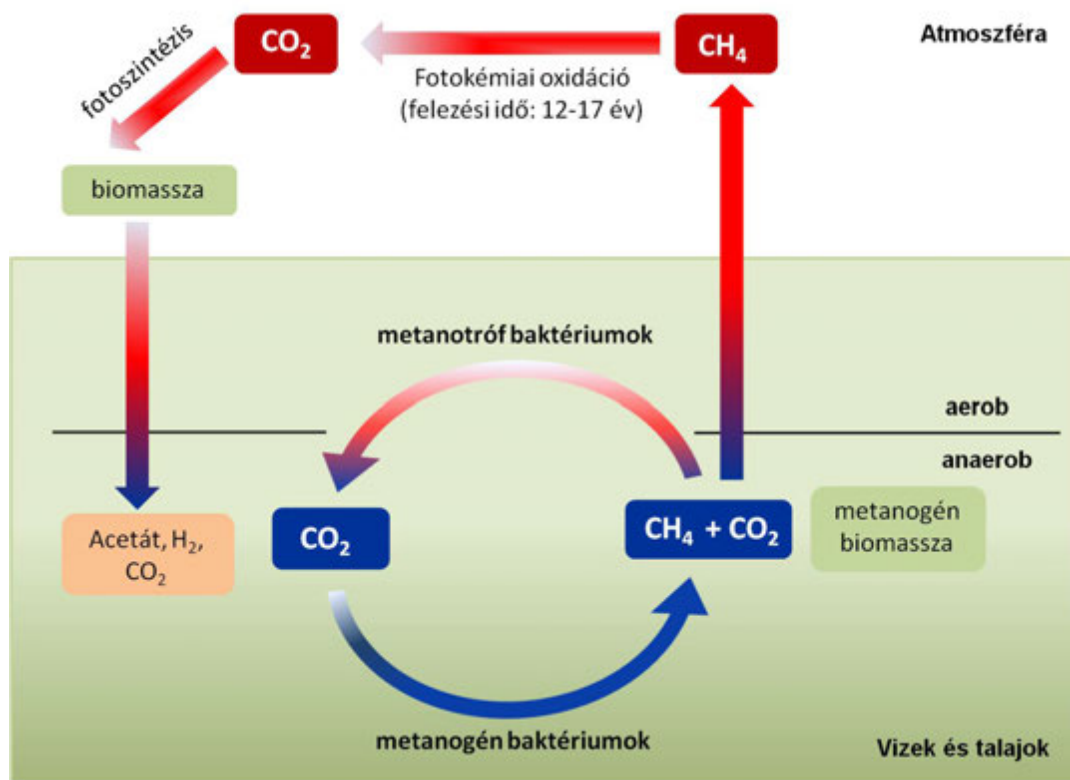
A szerves anyagok teljes lebontása mind aerob, mind anaerob körülmények között megvalósítható. A biopolimerek bontása anaerob körülmények között mindig lassabb folyamat, közösségi anyagcsere szintjén valósul meg. Ebben fontos szerepe van a különböző elsődleges és másodlagos fermentáló szervezeteknek 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.



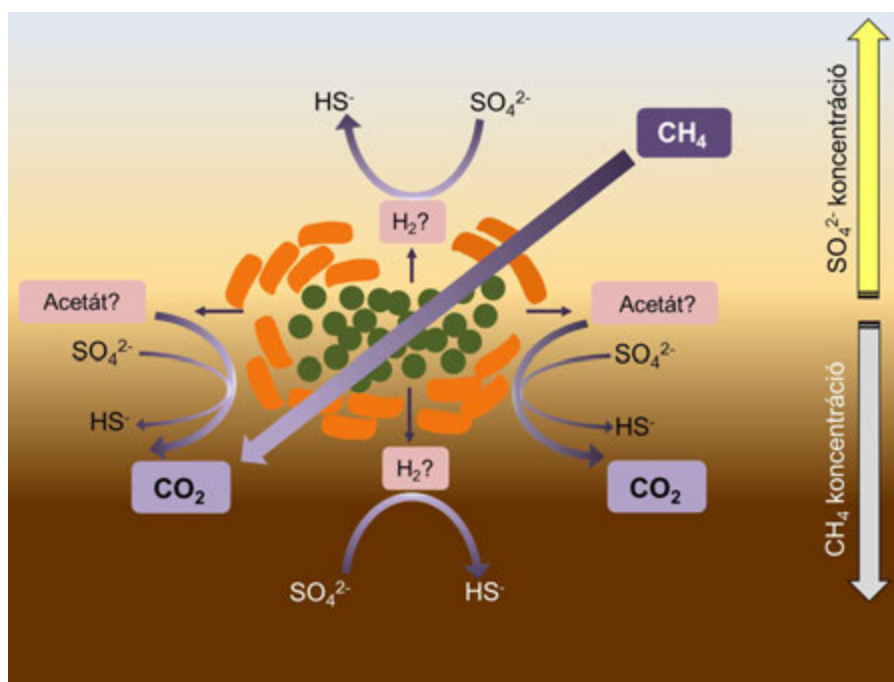


9.1/6. ábra. A metán biológiai ciklusa

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:



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.



9.1/7. ábra. Anaerob metánoxidáció folyamata tengeri üledékekben

9.1/2. táblázat. Anaerob metánoxidáció szintróf mechanizmusa és energetikai mérlege

| Reakció                                                                                        | Szervezet                         | $\Delta G^0$ (kJ) |
|------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------|-------------------|
| $\text{CH}_4 + 2 \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{CO}_2 + 4 \text{H}_2$                    | metán fogyasztó Archaea baktérium | + 131             |
| $\text{SO}_4^{2-} + 4 \text{H}_2 + \text{H}^+ \rightarrow \text{HS}^- + 4 \text{H}_2\text{O}$  | szulfátredukáló baktérium         | -156              |
| $\text{SO}_4^{2-} + \text{CH}_4 \rightarrow \text{HCO}_3^- + \text{HS}^- + \text{H}_2\text{O}$ | SZINTRÓF REAKCIÓ                  | - 25              |

## 9.2. A nitrogén körforgalma (Borsodi Andrea)

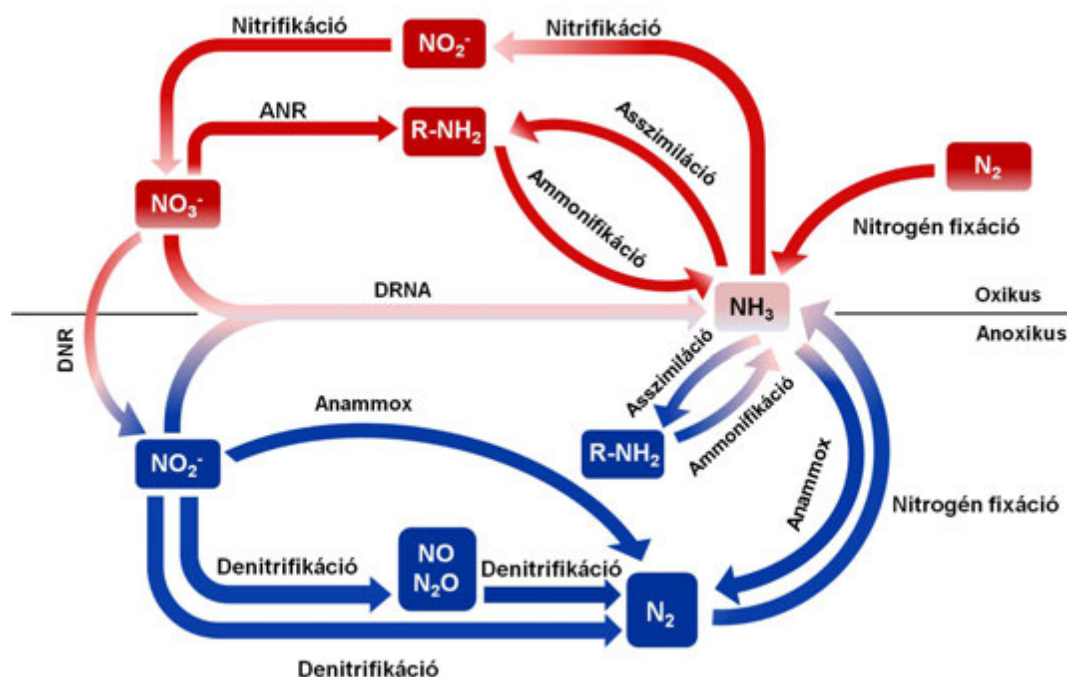
### 9.2.1. A biológiai nitrogén körforgalom folyamatai

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

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, asszimilatorikus nitrát-redukció; DNR, disszimilatorikus nitrát-redukció; DNRA, disszimilatorikus 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) lehetett 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 anyagsere kapcsolatra mutattak rá.

A nitrogén globális biogeokémiai körforgalma (9.2/1. ábra) a biológiai (vagyis élő szervezetek enzimatis 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 átalakítását 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, asszimilatorikus 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 asszimilatorikus vagy disszimilatorikus célból végbemenő oxidációs vagy redukciós enzimreakciók sorozatából állnak (9.2/1. ábra). Az asszimilatorikus folyamatok során olyan molekuláknak a szintézise megy végbe, melyek a sejtek anyagaivá alakulnak. A nitrogén körforgalom asszimilatorikus folyamatai közé sorolható a biológiai nitrogén fixáció, az ammónia asszimiláció és az asszimilatorikus nitrát redukció. Az ammónia az egyetlen olyan szerves 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

prokarióta szervezet képes ezt a rendkívül stabil gázt nitrogénforrásként hasznosítani. A biológiai nitrogén fixációra képes szabadon élő és szimbióta szervezetek a nitrogén molekulában lévő hármas kötés energiaigényes redukció során ammóniát ( $\text{N}_2 \rightarrow \text{NH}_3$ ) 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 ( $\text{R-NH}_2 \rightarrow \text{NH}_3$ ) képződését eredményezi. Itt kell megjegyezni, hogy az ammonifikáció kifejezést a nitrogén körforgalom egy másik folyamatára, mégpedig a nitrátnak ammóniává történő disszimilatórikus redukciójára ( $\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^- \rightarrow \text{NH}_3$ ) is szokták használni.

Számos prokarióta szervezet képes szerves 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 szinonimokként 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 elektrontranszportozóhoz 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 ( $\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO} \rightarrow \text{N}_2\text{O} \rightarrow \text{N}_2$ ) 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  $\text{N}_2\text{O}$  is keletkezhet végtermékként.

Nitrifikáció alatt az ammóniának nitritté ( $\text{NH}_4^+ \rightarrow \text{NH}_2\text{OH} \rightarrow \text{NO}_2^-$ ), majd ezt követően a nitritnek nitráttá ( $\text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO}_3^-$ ) 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.)

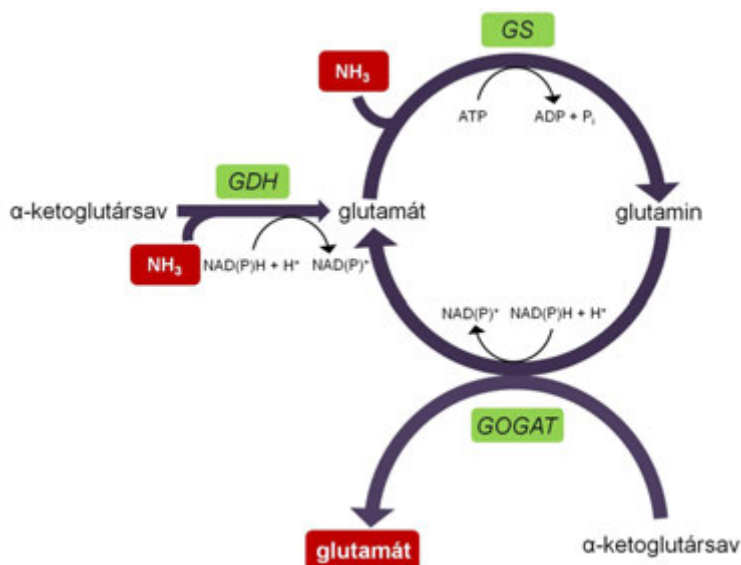
A nitrifikációs folyamatok kiinduló vegyülete az ammónia természetes környezetekben (pl. talajokban, tavakban, folyókban) általában vagy az ugyanott végbemenő ammonifikációs folyamatokból származik, vagy például a szomszédos anoxikus környezetből diffúzióval kerül oda. A nitrifikáció végtermékeként keletkező nitrát, a növények legfontosabb nitrogénforrása, gyorsan megjelenik különösen neutrális 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 ( $\text{NH}_4^+ + \text{NO}_2^- \rightarrow \text{N}_2$ ) 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.

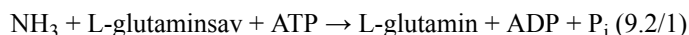
A 10-12  $\alpha$ -hélixből álló, transzmembrán helyzetű Amt biztosítja a protonmozgató erőn alapuló aktív uniport ammónia felvételét sejtekbe. A cianobaktériumok kivételével a legtöbb prokarióta genomban az ammónia transzportért felelős *amt* gének a PII proteint kódoló *glnK* génhez kapcsolódnak. *Escherichia coli*-ban az *amtB* és a *glnK* gének termékei egymással kölcsönhatásban szabályozzák az ammónia transzportját válaszul a nitrogén hozzáférhetőségére.



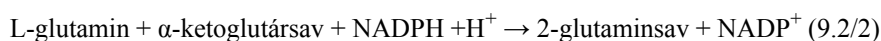
9.2/2. ábra. Az ammónia asszimiláció folyamata

(GDH, glutamát-dehidrogenáz; GS, glutamin-szintetáz; GOGAT, glutamin:2-oxoglutarát-aminotranszferáz)

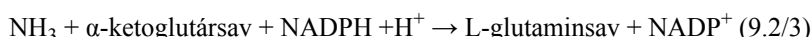
A sejten belül az ammónia a szénvázba főként a glutamin-szintetáz (GS), glutamát-szintáz (glutamin:2-oxoglutarát-aminotranszferáz, GOGAT) enzimek által katalizált egymást követő lépések során épül be (9.2/2. ábra). Az általánosan előforduló GS enzim kétértékű kationok ( $Mg^{2+}$  vagy  $Mn^{2+}$ ) jelenlétében 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.



A GOGAT enzim a glutaminban lévő amino csoport redukzív transzferét katalizálja  $\alpha$ -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.



A GS-GOGAT reakcióút összességében egy molekula ATP és egy molekula  $NADPH + H^+$  felhasználásával egy molekula glutaminsav képződését eredményezi egy molekula ammóniának egy molekula  $\alpha$ -ketoglutársavba való beépülése során. Alternatív lehetőségeként az ammónia közvetlenül is beépülhet az  $\alpha$ -ketoglutársavba ATP felhasználása nélkül a glutamát-dehidrogenáz (GDH) enzim segítségével (9.2/3. egyenlet).

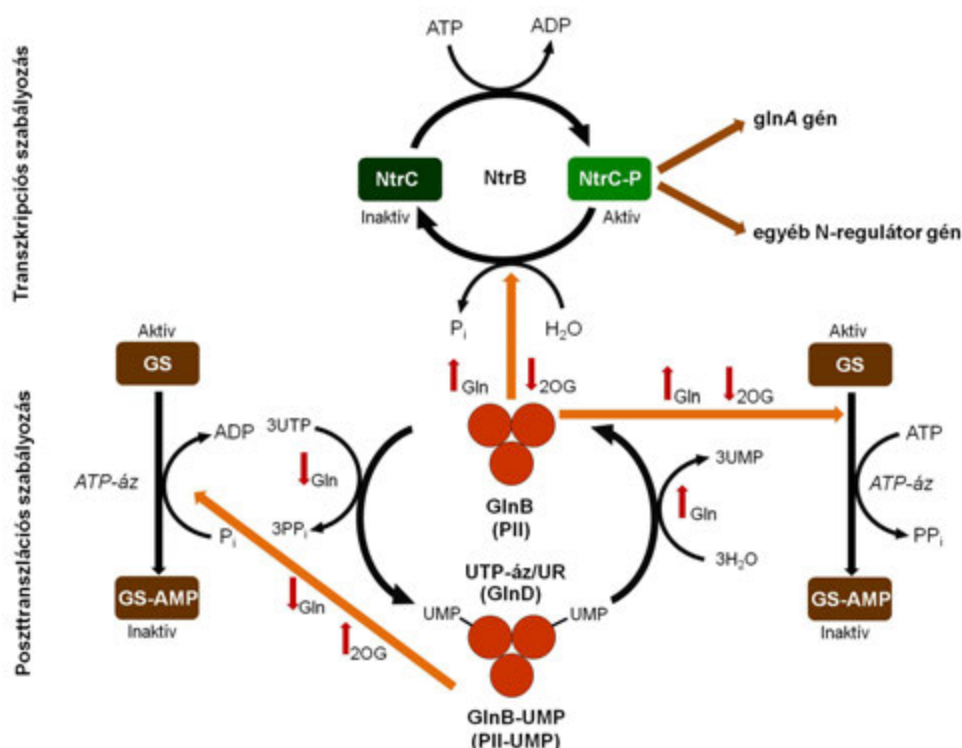


Bár ez a folyamat energetikailag kedvezőbb, mint a GS-GOGAT reakcióút, mégis kevésbé jelentős, mivel kis ammónia koncentráció esetén kevésbé hatékony. Ha a GS-GOGAT útvonal vagy az alternatív GDH reakció során végbemegy a glutaminsav szintézise, akkor abból transzaminálással már más N tartalmú vegyületek is kialakulhatnak.

A GS-GOGAT ammónia asszimiláció elsősorban a GS enzimen keresztül mind transzkripciós, mind pedig translációs szinten szigorúan szabályozott folyamat (9.2/3. ábra). Bár a szabályozási mechanizmusokat illetően szervezeteként vannak eltérések, általában a bőséges nitrogén ellátottság a GS aktivitás és a *glnA* gén



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 (transzkripció 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 *glnA* 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 ( $\alpha$ -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  $\alpha$ -ketoglutársav és kis glutamin szint mellett) a GS deadenilálódik, és újra aktív lesz. A GS adeniláltsági szintjét az  $\alpha$ -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  $\alpha$ -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  $\alpha$ -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.

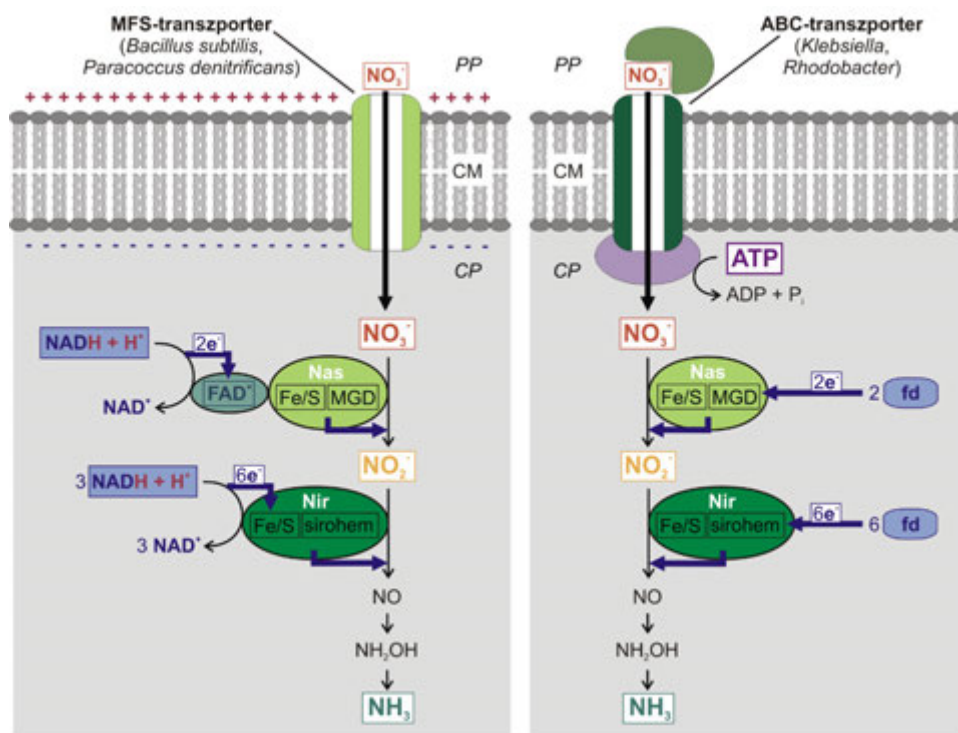
### 9.2.2.2. Nitrát asszimiláció

A nitrát asszimiláció a nitrogén biológiai körforgalmának az egyik fő folyamata, hiszen évente több mint  $2 \times 10^{13}$  kg nitrogén mobilizálódik ily módon. A nitrátot nitrogén forrásként a baktériumok, az ősbaktériumok, a gombák, az



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).



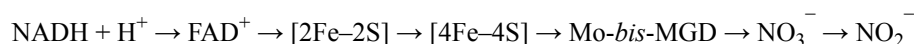
9.2/4. ábra. A nitrát asszimiláció folyamata

(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.

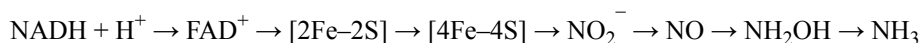
A molibdén-tartalmú asszimilatórikus nitrát-reduktázok (Nas) a nitrátnak két elektron felvétellel nitritté történő redukcióját katalizálják. A baktériumokban található citoplazmatikus Nas proteinek szerkezetükben és működésüket tekintve is különböznek a periplazmatikus disszimilatórikus nitrát-reduktázoktól (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<sup>+</sup>-függő nitrát-reduktázzal rendelkeznek. A nitrát asszimilatórikus redukciója során az elektronok áramlásának útja a következő:



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

közttermékei (a NO és a  $\text{NH}_2\text{OH}$ ) 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.

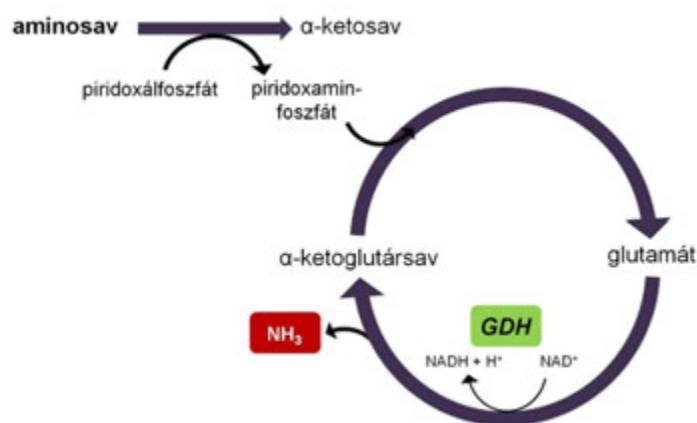
A nitrit asszimilatórikus redukciója során az elektronok áramlásának útja a következő:



A nitrát asszimiláció folyamatának szabályozása rendszerint nitrát indukción és ammónia represszió 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

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.  $\text{NAD}^+$ ). Ez a nitrit redukció egyúttal detoxifikációs célokat is szolgál a nem denitrifikáló nitrát légző (pl. *E. coli*) baktériumokban. Ebben a citoplazmatikus DNRA folyamatban egy szirohem típusú  $\text{NADH} + \text{H}^+$ -függő nitrit reduktáz (Nir) katalizálja a nitrit ammóniává történő átalakulását. Az asszimilatőrikus 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 membrán-kötött 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 szintézist tesz 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 szimbióta *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 nitráttá, 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 ( $\text{N}_2\text{O}$ ) 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

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<sub>2</sub>) oxidálódhat, ami a savas esőt elidéző salétomsav (HNO<sub>3</sub>) képződéséhez vezet. A dinitrogén-oxid a baktériumokra nem veszélyes, ezért a dinitrogén-oxid-reduktáz (Nos) hiánya bizonyos denitrifikálóknál 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<sub>2</sub> 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 inhibitora; a xenobiotikus nitroaromás vegyületek citotoxikus, mutagén és xenoösztrogén hatással rendelkeznek. Ezeknek a vegyületeknek a toxicitása általában nagy reakciókészségükkel hozható összefüggésbe, aminek révén inaktíválják 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 redukzív 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, kén-tartalmú 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 szulfát 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 kén-tartalmának oka, hogy a fosszilis szerves anyagokban kötött kén viszonylag nehezen mobilizálódik, és hosszabb földtani idő alatt a szénkőzetekben és szénhidrogénekben relatíve feldúsul.

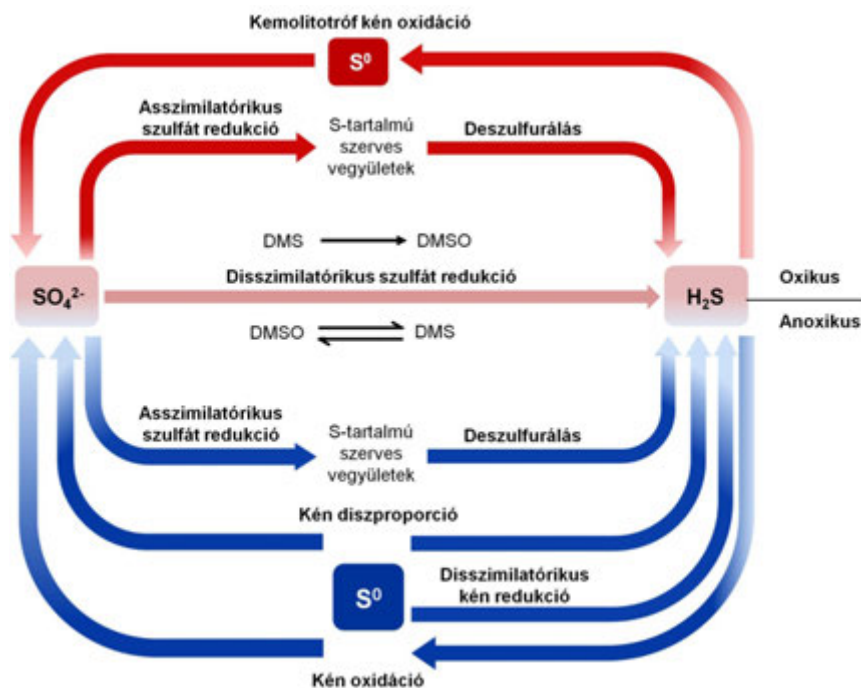
A kőzetek mállása (SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>), vulkánikus aktivitás (H<sub>2</sub>S) és a hidroszféra vízkészleteivel kölcsönhatásban oldódás révén indul a kén körforgása. Erdő és préri tüzek a növényi biomasszából közvetlen kénvesztést idéznek elő, amikor is a kén kén-dioxiddá oxidálódva a légkörbe távozik. Az emberi tevékenység elsősorban a fosszilis

energiahordozók kén tartalmának felszabadításával és a kén tartalmú érc feldolgozásával (kéngázok,  $\text{SO}_2$ ) egyaránt jelentősen befolyásolja a kén globális forgalmát. A felszabaduló  $\text{SO}_2$  a levegőben fotooxidációs folyamatok során  $\text{SO}_3$ -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  $\text{HCO}_3^-$ -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 kötéstől készletei elhanyagolhatók az előbbi depók mellett, akárcsak a bioszféra, vagy a légkör kén tartalma. Mégis az utóbbiak közötti éves anyagforgalom - elsősorban az élőlények hatására - dinamikusabb. A talajokban a kén kisebb mennyiségben  $\text{SO}_4^{2-}$  (10-25%) és nagyobb mennyiségben szerves anyagokba épülve (80-75%) fordul elő. Anaerob talajokban szulfidok és polisulfidok formájában halmozódik fel. Az atmoszférában a kén oxidjai, a  $\text{H}_2\text{S}$  és illó szerves kénvegyületek egyaránt megtalálhatók, akárcsak az atmoszférában a leggyakoribb kondenzációs magként szereplő 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 létezik és vándorol a természetben, de ezekből 3 formában a legjelentősebb: -2 (szulfhidrid csoport, R-SH és szulfid forma,  $\text{SH}^-$ ), 0 (elemi S,  $\text{S}^0$ ) és +6 (szulfát-ion,  $\text{SO}_4^{2-}$ ) (9.3/1. ábra és 9.3/1. táblázat).



9.3/1. ábra. A kén ciklus mikrobák által kivitelezett fontosabb folyamatai

(DMS, dimetil-szulfid [ $\text{CH}_3\text{-S-CH}_3$ ]; DMSO, dimetil-szulfoxid [ $(\text{CH}_3)_2\text{SO}$ ])

9.3/1. táblázat. A kén-ciklusban fontos prokarióta szervezetek és anyagcsere folyamataik (DMS, dimetil-szulfid; DMSO, dimetil-szulfoxid, [ $(\text{CH}_3)_2\text{SO}$ ])



| Folyamatok                                                                                                                                                                                  | Mikroorganizmusok                                                                                     |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>Szulfid/kén oxidáció</b> ( $\text{H}_2\text{S} \rightarrow \text{S} \rightarrow \text{SO}_4^{2-}$ )                                                                                      |                                                                                                       |
| aerob                                                                                                                                                                                       | kemolitotróf kénoxidálók<br>( <i>Thiobacillus</i> , <i>Beggiatoa</i> stb.)                            |
| anaerob                                                                                                                                                                                     | bíbor és zöld kénbaktériumok<br>( <i>Chlorobium</i> , <i>Chromatium</i> , <i>Rhodospirillum</i> stb.) |
| <b>Szulfátredukálók</b> (anaerobok) ( $\text{SO}_4^{2-} \rightarrow \text{H}_2\text{S}$ )                                                                                                   | <i>Desulfovibrio</i> , <i>Desulfobacter</i>                                                           |
| <b>Kénredukálók</b> (anaerobok) ( $\text{S}^0 \rightarrow \text{H}_2\text{S}$ )                                                                                                             | <i>Desulfuromonas</i> , hipertermofil Archaea-k                                                       |
| <b>Kén diszproporció</b> ( $\text{S}_2\text{O}_3^{2-} \rightarrow \text{H}_2\text{S} + \text{SO}_4^{2-}$ )                                                                                  | <i>Desulfovibrio</i>                                                                                  |
| <b>Kéntartalmú szerves vegyületek oxidációja, illetve redukciója</b><br>( $\text{CH}_3\text{SH} \rightarrow \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{S}$ )<br>( $\text{DMSO} \rightarrow \text{DMS}$ ) |                                                                                                       |
| <b>Deszulfurálás</b> (szerves S $\rightarrow \text{H}_2\text{S}$ )                                                                                                                          | 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  $\text{H}_2\text{S}$  illékony vegyület, de megjelenési formái pH függőek. Vizes oldatokban 7-es pH alatt döntő részben hidrogén-szulfid ( $\text{H}_2\text{S}$ ) formájában van jelen, de 7-es pH fölött a hidrogén-szulfid ( $\text{HS}^-$ ) dominál. A szulfidion ( $\text{S}^{2-}$ ) 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 elektronakceptoroként hasznosítja, miközben egyszerű szerves anyagokat (tejsav, piroszőlősav, acetát stb.), vagy  $\text{H}_2$ -t oxidál. Ezeket a szervezeteket (pl. *Desulfovibrio*, *Desulfotomaculum* nemzetségbe tartozó fajokat) disszimilatörikus 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  $\text{SO}_4^{2-}$  hiánya korlátozhatja. A szerves anyagokban gazdag környezetekben képződő szerves elektrondonorok (szerves savak, alkoholok) és  $\text{H}_2$ , mint fermentációs végtermékek a szulfát redukciót teszik lehetővé. Tengeri élőhelyeken a  $\text{SO}_4^{2-}$  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 szervezetre, 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 fémek tömegével (pl.  $\text{Fe}^{2+}$ ,  $\text{Hg}^{2+}$ ) alkot meglehetősen stabil, kevésbé oldódó ásványokat (pl.  $\text{FeS}_2$ ,  $\text{HgS}$ ). A szulfidtartalmú üledékek, vagy szulfátredukáló baktériumokkal dúsított tenyészetek jellegzetes fekete színét a fém-szulfid vegyületek felhalmozódása okozza. Ha mikroorganizmusok hatására rosszul oldódó szulfidvegyületek (pl.  $\text{FeS}_2$ ) 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  $\text{H}_2\text{S}$  vagy  $\text{SO}_2$  formájában szabadabbá válik.

Néhány mikroorganizmus anaerob légzése során kén-hidrogént termel, de nem szulfát-ionok redukciója révén. Rájuk jellemző, hogy különböző szerves anyagok, vagy a  $\text{H}_2$  oxidációja során az elemi kén ( $\text{S}^0$ ) redukciójára képesek. Ezek a baktériumok disszimilatörikus 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  $\text{CO}_2$ -t állít elő miközben az elemi ként ( $\text{S}^0$ ) kén-hidrogénné redukálja, de a ferri-ion is



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 ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) nem hasznosítanak. A *Desulfuromonas*ok nagy mennyiségben tartalmaznak citokrómokat. Citokróm- $c_3$ -hoz hasonlókat, amik a szulfátredukálók fő elektronszállítói is. Miután az acetát  $\text{CO}_2$ -dá oxidálásával kevés energia nyerhető, így számukra szubsztrát-szintű foszforilációval történő ATP előállítás is szükséges az oxidatív foszforilációs folyamataik mellett. Az elemi kén ( $\text{S}^0$ ) elektronakceptorként más baktériumok is képesek elfogadni, mint például a *Wolinella*, *Campylobacter* és *Sulfurospirillum* nemzetségbe tartozók, valamint hipertermofil környezetekben élő Archaeák 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  $\text{H}_2\text{S}$  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  $\text{H}_2\text{S}$ -ellátás esetén elemi kén termelnek. A kéntelepek jó részének kialakulása így anyagcsere aktivitásukra vezethető vissza. A bíbor nemkén baktériumok (pl. *Rhodospirillum* fajok) a kén-hidrogént tiosulfáttá, szulfáttá oxidálják a 0 oxidációs fok megkerülésével. Természetesen a kénbaktériumok  $\text{H}_2\text{S}$  hiányában a korábban sejtjeik körül (pl. *Chlorobium* fajok), vagy sejtjeikben felhalmozott kén tovább oxidálják (pl. *Chromatium* fajok).

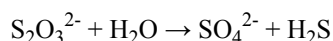
Az elemi kén kémiaiilag stabil elem, azonban könnyen oxidálódhat kénoxidáló kemolitotróf baktériumok, mint pl. a *Thiobacillus* és *Acidithiobacillus* fajok által. Miután az elemi kén kevésbé oldékony, ezért a baktériumok a kénkristályok felszínére tapadva hasznosítják, mint szubsztrátot. Az elemi kén oxidációja során kénsav termelődik ( $\text{H}_2\text{SO}_4$ ), 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 különböző nemzetségeibe (pl. *Beggiatoa*, *Thiobacillus*, *Thiothrix*) tartoznak. A kénoxidálóakra 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 ( $\text{NO}_3^-$ ) használnak elektronakceptorként (pl. *Thiomargarita namibiensis*). Az *Acidithiobacillus ferrooxidans*-ról jól ismert, hogy képes a redukált kénvegyületek mellett a ferro-iont ( $\text{Fe}^{2+}$ ) is elektrondonorként hasznosítani (lásd 10.8. alfejezet), illetve anaerob környezetekben  $\text{S}^0$ -t oxidálva ferri-iont ( $\text{Fe}^{3+}$ ) 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 Archaeák körében (pl. *Sulfolobus*, *Acidianus*).

Említést érdemel a lápi növényzet gyökérkörnyezetében szaporodó szulfidoxidálók fontos szerepe, hiszen ezek megvédik a növényt a szulfátredukálók által előállított  $\text{H}_2\text{S}$  mérgező hatásától. Cserében a növények  $\text{O}_2$ -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.  $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ ) mikrobiológiai úton egy oxidáltabb ( $\text{SO}_4^{2-}$ ), és egy redukáltabb ( $\text{H}_2\text{S}$ ) formává alakulhatnak át:



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 szulfid-ioné ( $SO_3^{2-}$ ) is.

### Szerves kénvegyületek

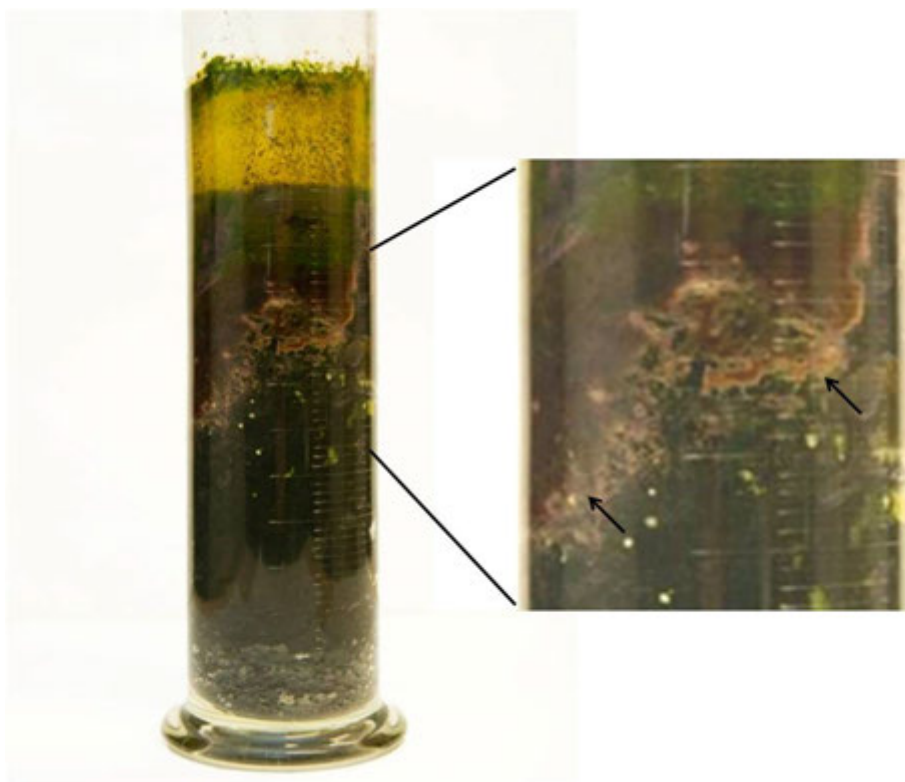
Mivel az élőlényekben a kén jórészt redukált formában található, így a talajból, vizekből felvett szulfátot redukálni kell. A növények, gombák és legtöbb baktérium rendelkezik az asszimilatórikus szulfátredukációs képességgel. Az aerob, illetve anaerob körülmények között egyaránt folyó asszimilációs 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 biokémiaiilag eltér a szulfátlégzéstől, mivel a redukációs folyamat 3'-foszfo-adenozin-5'-foszfoszulfát (PAPS) köztermék 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*) ciszteineiből, metionineiből 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-szulfonium-propionát degradációs termékeként szabadul fel. A dimetil-szulfonium-propionát nagy mennyiségben képződik tengerekben, óceánokban, miután ez az anyag algákban ozmoregulációs vegyületeként szerepel. Ez a vegyület C-forrás és egyben elektrondonor számos mikroba számára (pl. óceánokban a *Roseobacter* spp.) és dimetil-szulfiddá, valamint akriláttá alakítja 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 redukációjára 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 használnak 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  $O_2$  egyidejűleg jelen van, aerob szulfidoxidáló baktériumok (pl. édesvizekben *Beggiatoa*, míg a tengerekben *Thiovulum*) található. 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)



**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 törmelékmentes finomszemcsés üledéket össze kell keverni pár grammnyi kalcium-karbonáttal mint pufferoló 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.

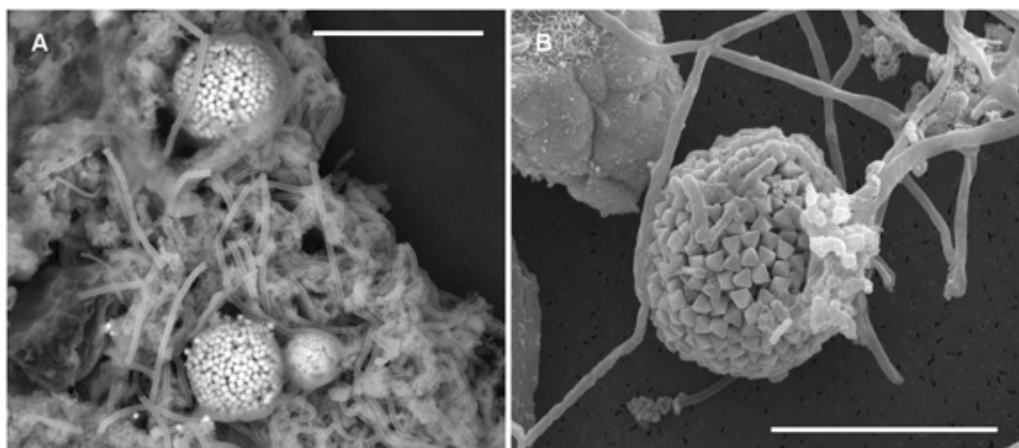
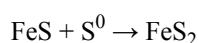
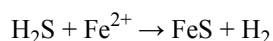
Idővel a Winogradsky oszlopban végbemenő természetes szelekciós folyamatok a fotoszintetizáló baktériumok oxigén és kén-hidrogén érzékenysége alapján különböző mélységekben eltérő faji összetételű baktériumközösségeket alakítanak. Legalul az üledék anaerob részében erőteljes fermentatív lebontás (pl. *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 fototrófok 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

(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:



**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 szövetekéről 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 szövetében (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 fémek 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)

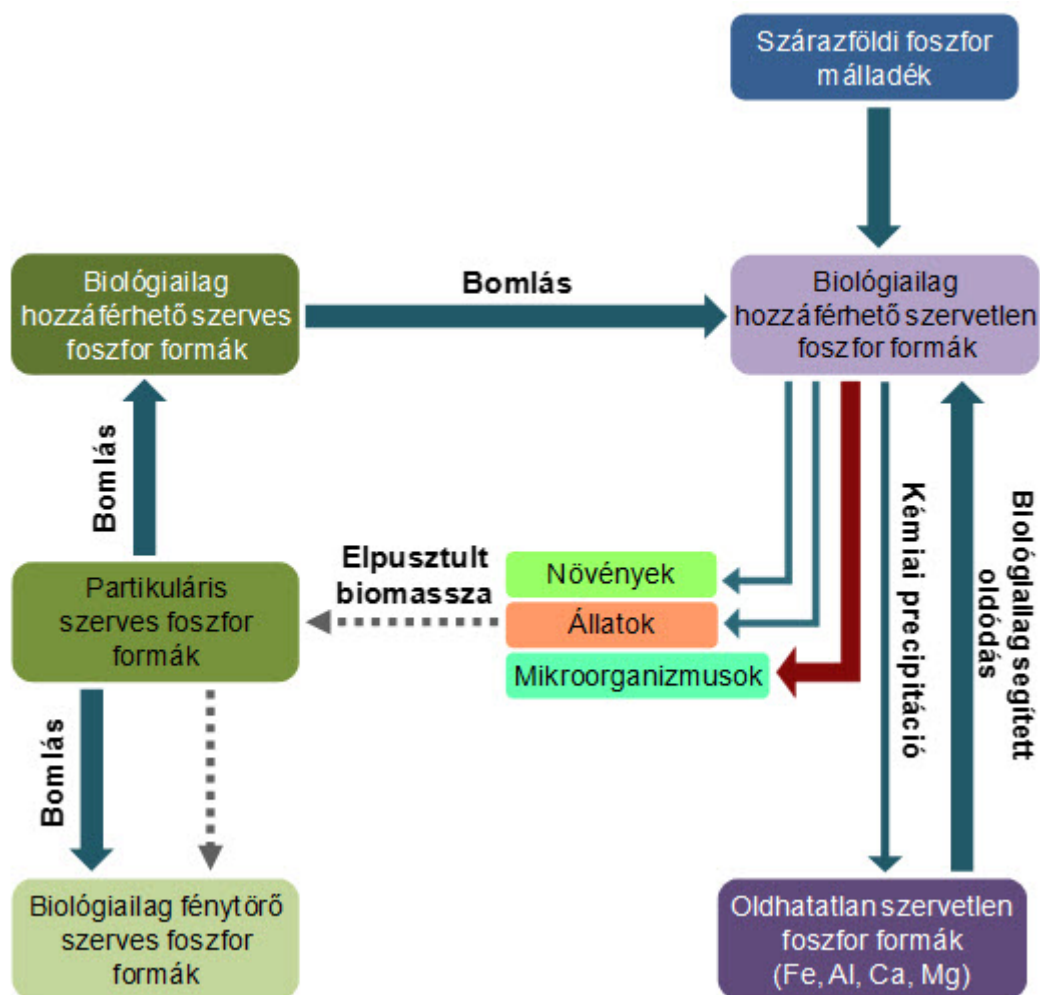


található meg legnagyobb mennyiségben. Bármely környezetben fontos alkotó eleme a bioszférának: mind a nukleinsavak (nukleotidok), mind a membránok fő alkotórésze (foszfolipidek), nagy mennyiségben fordul elő a csontokban, de a biológiai energia raktár, az ATP molekula is tartalmaz foszfát csoportot. 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 gázalmazállapotú foszfén ( $\text{PH}_3$ ) 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 foszfátáz enzimeik segítségével transzformálják felvehető formába.

A természetes vizekben, az algákban sokszorosan koncentrálnak, amely innen táplálkozási láncokba és hálózatokba jut (pl. algaevő állatok által). Ezen szervezetek elpusztulásával a heterotróf mikroorganizmusok extracelluláris foszfátáz enzimjeik segítségével a szerves foszfort felszabadítják (heterotróf mineralizáció), így szabaddá téve a foszfátot más élőlények számára is (gyakran vízőldékony szerves foszfátot juttatva a környezetbe). Foszfátáz enzimjeik az oldott és partikuláris foszfort egyaránt képesek lehetnek hasznosítani. A leggyakrabban tanulmányozott foszfátáz enzimek a savas és alkalikus foszfátázok (elnevezésük arra a pH értékre utal, amelyen ezen enzimek a legaktívabbak). Ezen enzimek feladata a szerves foszfát-észterek, a szerves pirofoszfátok és egyéb szerves foszfátok hasítása (szerves és szerves foszfátázok). Az extracelluláris foszfátázok működése nélkül az elhalt biomasszában levő foszfor mennyisége kivonódna a forgalomból. Különösen nagy szerepe van a foszfor körforgalmában a szerves foszfátázok közül a fitáz enzimnek: a fitinsav (nehezen bontható, szerves foszforforma, amely nagy mennyiségben fordul elő pl. olajos magvakban) bontása során szerves foszfátot állít elő, amely újra felvehető az élőlények számára. A fitáz enzimnek számos formája ismert (hisztidin savs foszfátáz, tirozin-foszfatáz szerű fitáz stb.), megtalálható állatokban, növényekben és baktériumokban is, de a legközönségesebbek a gombák fitáz enzimeit.

Ugyanakkor a mikroorganizmusok a foszfátot sejttanagaikba asszimilálva hasznosítják, ezzel a szerves foszfátot szerves kötővé 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: polifoszfátok tekinthetők pl. a DNS és RNS molekulák, hiszen ezek gerince egy ribóz/dezoxiribóz és foszfát csoportok váltakozásával alkotott lánc. Emellett a baktériumokban hosszú molekulájú, szerves polifoszfátokat tartalmazó ún. volutin szemcséket is kimutattak. Ezek néhánytól több száz ortofoszfátot tartalmazhatnak, egymáshoz nagy energiájú foszfoanidrid-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 a szerves foszfátot, így részt vesznek a szerves foszfátok oldatba vitelében is. Irodalmi adatok szerint laboratóriumi körülmények között a heterotróf mikrobák közel 50%-a képes a szerves foszfátot oldatba vinni.

A foszfátok a vashoz is szívesen kötődnek ( $\text{FePO}_4$ ), amely szintén egy kevésbé oldható foszfor vegyület. Mivel ez a folyamat pH függő, a mikroorganizmusok a környezet pH-jának eltolásával hozzájárulhatnak a 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 ( $\text{FeS}$ ) 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

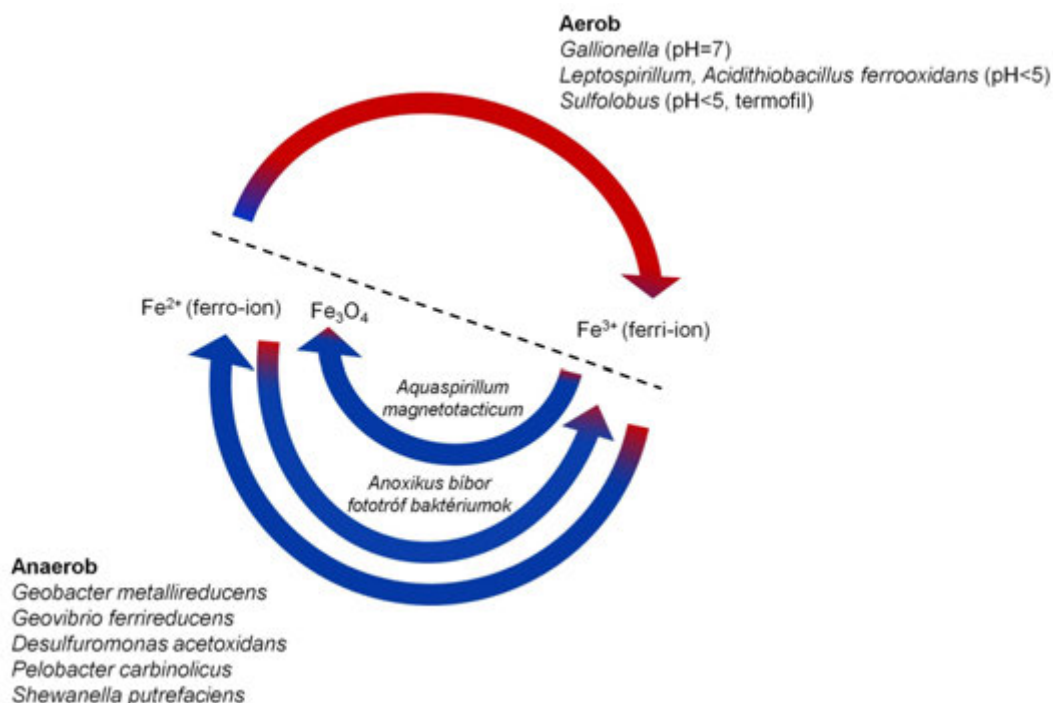
A vas az egyik leggyakoribb elem a Földön. Különböző ásványok alakjában (pl. sziderit, pirit, hematit, goethit, lepidokrokit és magnetit) a földkéreg 4,8% vasat tartalmaz. Eltekintve a meteoritvastól az elemi vas a természetben nem található. Az ipar viszont nagy mennyiségben állítja elő az acélt, a vas ötvözetét vasércből olvasztásos technikával.

A vas a természetben kémiai gyakorlatilag kétféle oxidációs formában létezik. Az egyik alak a két vegyértékű ferro ( $\text{Fe}^{2+}$ ,  $\text{Fe[II]}$ ), a másik pedig a három vegyértékű ferri-ion ( $\text{Fe}^{3+}$ ,  $\text{Fe[III]}$ ). A vas redox átalakulásai a természetben mind kémiai, mind mikrobiológiai folyamatok során végbemegy. Ismert, hogy vizes környezetekben



semleges pH körül a ferri-ion ( $\text{Fe}^{3+}$ ) kevésbé, míg a ferro-ion ( $\text{Fe}^{2+}$ ) viszont könnyen oldódik. Ha a pH kisebb, mint 5, akkor a vas  $\text{Fe(II)}$  formában termodinamikailag stabil és elektrondonorként szolgálhat  $\text{Fe(II)}$ -iont oxidáló baktériumok számára. Ha viszont a pH nagyobb, mint 5, akkor a  $\text{Fe(III)}$  a termodinamikailag stabil forma és terminális elektronakceptorként szolgálhat  $\text{Fe(III)}$ -iont redukálni képes baktériumok számára. A  $\text{Fe(II)}$  abiotikus módon is oxidálódhat  $\text{Fe(III)}$ -ionná  $\text{O}_2$ , vagy egyéb oxidáló ágensek (pl.  $\text{Mn[IV]}$ ), míg a  $\text{Fe(III)}$  redukálódik  $\text{Fe(II)}$ -ionná szerves, vagy szervesetlen redukálószer hatására. Mind a  $\text{Fe(III)}$ -ionra, mind a  $\text{Fe(II)}$ -ionra egyaránt jellemző, hogy könnyen képes komplexképződésre szerves (pl. EDTA, citrát, oxalát) és szervesetlen (pl.  $\text{PO}_4^{3-}$ ,  $\text{HCO}_3^-$ ) 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 oldódik, 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  $\text{Fe(III)}$ -iont redukálni, míg mások kemolitotróf anyagcseréjük révén  $\text{Fe(II)}$ -iont oxidálnak (9.5/1. ábra).



9.5/1. ábra. A vas-ciklus folyamatai és a ciklus redox folyamataiban részt vevő mikrobák

#### Mikrobiális vasredukció

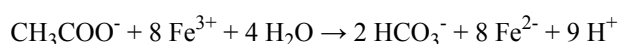
A természetben nagyon gyakori a prokarióták között, hogy ferri-iont képesek elektronakceptorként hasznosítani anaerob környezetekben a légzési anyagcseréjükhöz. Ez mind kemolitotróf, mind kemoheterotróf mikrobákra is jellemző. A  $\text{Fe}^{3+}/\text{Fe}^{2+}$  redukciós potenciálja gyengén pozitív ( $E_0' = +0,2 \text{ V}$ , pH 7), így  $\text{Fe(III)}$  redukció végbemehet néhány szerves, illetve szervesetlen elektrondonor jelenlétével. A  $\text{Fe(III)}$  tartalmú ásványok lehetnek amorf (vas-hidroxid) vagy kristályos szerkezetűek (hematit, goethit), előbbieket szívesebben redukálják a baktériumok. A vasoxidáló baktériumok által előállított szolubilis  $\text{Fe(III)}$ -ionok gyorsabban redukálhatók a vasredukálók által, mint az ásványos formák.

A vasredukcióra rendszertanilag távoli rokonságban álló baktériumfajok képesek. A vasredukáló baktériumok találhatók az Epsilon- (pl. *Geospirillum*) és az Alphaproteobacteria (pl. *Rhodobacter capsulatus*) osztályokba tartozók között hasonlóan, mint a termofil Gram-pozitív csoportnál (pl. *Bacillus infernus*). A *Geovibrio ferrireducens* és *Geothrix fermentans*, mint ismert vasredukáló baktériumok külön leágazást képeznek a Bacteria doménen belül.

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 Gammaproteobacteria osztályhoz tartozók (pl. *Shewanella putrefaciens*) és (2) a Deltaproteobacteria osztályba tartozó szigorúan anaerobok (pl. *Geobacter metallireducens*). A legtöbb Deltaproteobacteria osztályba tartozó vasredukáló szervezet képes teljes mértékben ásványosítani (mineralizálás) a szerves vegyületeket ferri-ionok jelenlétében, míg a Gammaproteobacteria osztályhoz sorolt baktériumok csak részlegesen oxidálják mindezeket. A Gammaproteobacteria osztályhoz sorolt vasredukálókról ismert, hogy az elektronakceptorok széles skáláját képesek felhasználni légzési anyagcseréjükhez. A *Shewanella putrefaciens* például  $O_2$ -t, Fe(III)-t, nitrátot, nitritet, fumarátot, Mn(IV)-t, Cr(VI)-t, U(VI)-t, szulfidot, biszulfidot, 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.

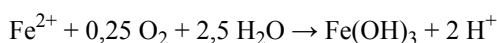
A *Geobacter metallireducens* modell baktériumként szolgált a bakteriális Fe(III) redukció folyamatának tanulmányozásakor. A *Geobacter*ek acetát jelenlétében Fe(III)-iont használnak elektronakceptorként az alábbi módon:



A *Geobacter* elektronodonorként 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 édesviziek, 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 vaskiválások működésének eredménye az ún. gypvasérc felhalmozódása is.



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 vaskiválásoknak 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 elektronodonor, mint savas pH-n, ez pedig pozitív

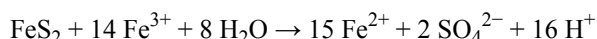
hatással van az oxidáció energia mérlegére, a mikroorganizmusoknak lehetőségük van több energiát kinyerni a reakcióból. Ezt tudják kihasználni a semleges pH-jú környezeteket kedvelő vasbaktériumok mikroaerofil környezetben, ugyanis ilyenkor a spontán kémiai vasoxidáció lassú folyamat. Neutrális pH-n 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*, 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<sub>2</sub>-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 bizonyítékkal 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.

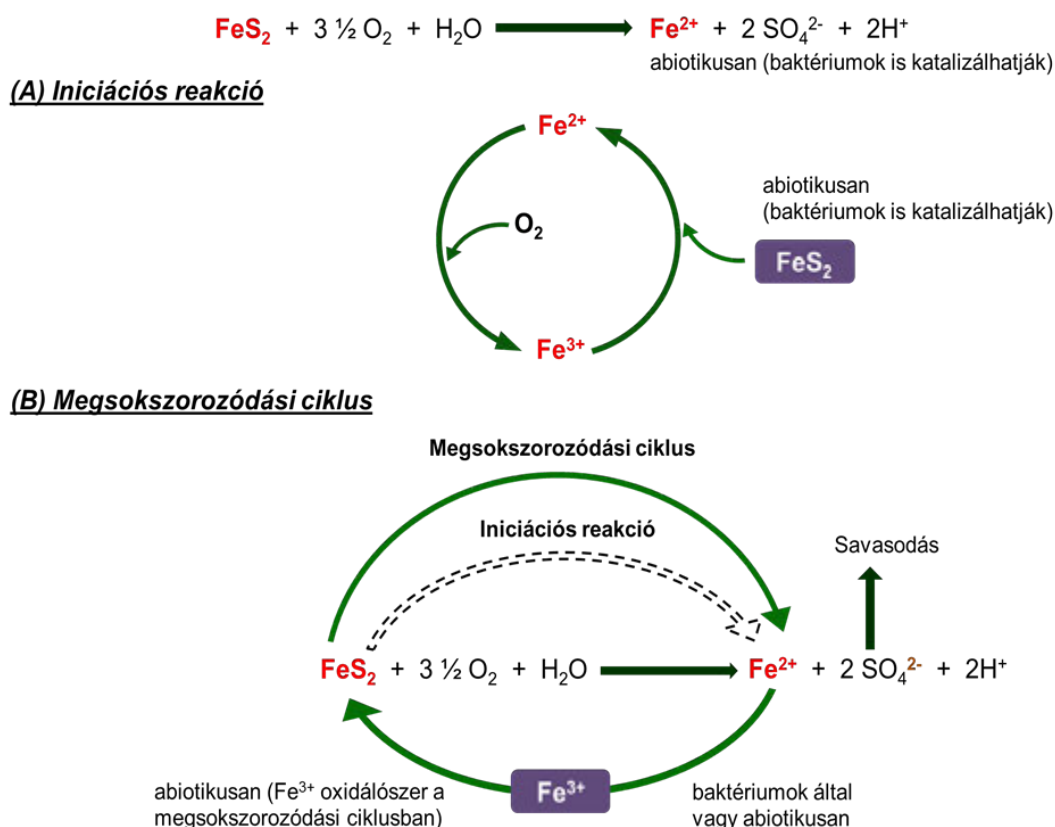
Az egyik leggyakoribb vastartalmú ásvány a természetben a pirit (FeS<sub>2</sub>). Szinte minden magmás, metamorf és üledékes ásványtársulásból ismert. Pirit mindig megtalálható a kőszénben és sok ércben is. A baktériumok általi pirit oxidációnak nagy a jelentősége olyan ipari alkalmazásoknál, ahol a kőszének kénmentesítése, illetve ércék kilúgítása történik mikrobák segítségével.

A pirit (FeS<sub>2</sub>) oxidációja együtt történhet kémiai (abiotikus) és bakteriális folyamatokban. Az oxigén (O<sub>2</sub>) és a ferri-ion (Fe<sup>3+</sup>) is elektronakceptorként szolgálhat. Bányászati körülmények között először a pirit az O<sub>2</sub> 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<sub>2</sub> 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 oxidálószerként és további pirit ásványokat oxidálva ferro-ionok és kénsav keletkezését eredményezik:



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-vegyületekként kiválnak az elfolyókban.



#### 9.5/2. ábra. A kőszén pirít (FeS<sub>2</sub>) tartalmának oxidációja abiotikus és bakteriális folyamatok által

Először a pirít az O<sub>2</sub> 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 pirít ásványokat oxidálva ferro-ionok és kénsav keletkezéséhez 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 minőségét. Az ilyen szennyezett víz alkalmatlan emberi és ipari felhasználásra is.

A pirít 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 alumínium kis pH-án oldódik és oldott formában nagyon toxikus a vízi élőlényekre nézve.

A savanyú bányavizek képződéséhez O<sub>2</sub> szükséges. O<sub>2</sub> jelenlétében zajlik a ferro-ion ferri-ionná oxidálása. Amíg a szén nem bányásszák ki, addig pirittartalma nem érintkezik a levegő oxigénjével, vízzel, baktériumokkal. De amikor bányatevékenység révén mindezekkel találkozik, a pirít oxidációja elkezdődhet. E közben a keletkező savas bányavíz a környező vizeket szennyezheti.

A savanyú bányavizekből gyakran erősen acidofil ösbaktériumokat is ki lehet mutatni, mint a sejtfal nélküli *Ferroplasma*-kat. A *Thermoplasma* ösbaktérium rokonságához tartozó *Ferroplasma* számára a pH 1 és 50 °C körüli hőmérsékletű környezetek ideálisak. A *Ferroplasma acidarmanus* a pirít felszínén nyálkás biofilmet képezve fedezhető fel vasérc felhalmozódásokban.

#### Magnetotaktikus baktériumok

A magnetotaktikus fajok intracelluláris zárványként különböző vasásványokat halmoznak fel magnetoszómák formájában. A magnetoszóma egy ferrimágneses nanokristályból (amely lehet magnetit  $[\text{Fe}_3\text{O}_4]$ , vagy greigit  $[\text{Fe}_3\text{S}_4]$ ) 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 végighúzódnak a sejten, vagy diszpergáltan aggregátumokba rendeződve általában a sejt egyik pólusán a csillók eredési helyénél. Tipikusan csak egyféle ásvány szokott előfordulni a magnetoszómában, de az ellenkezőjére is akad példa. Utóbbi esetben mindkét ásvány előfordul egy láncban egyesülve eltérő formában. Azonosítottak nem mágneses tulajdonságú vas ásványokat is (pl. vas-hidroxidok) amik feltehetően az előbbiekre prekursorai. Az ilyen szervesetlen 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 toxikus 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 tájékozódni 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 aerotaxisal 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 legtöbbször 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 Archaea között eddig nem találtak magnetotaktikus fajt. A magnetotaxis több vonalon megjelent az evolúció során, ez laterális géntranszfer útján lehetséges.

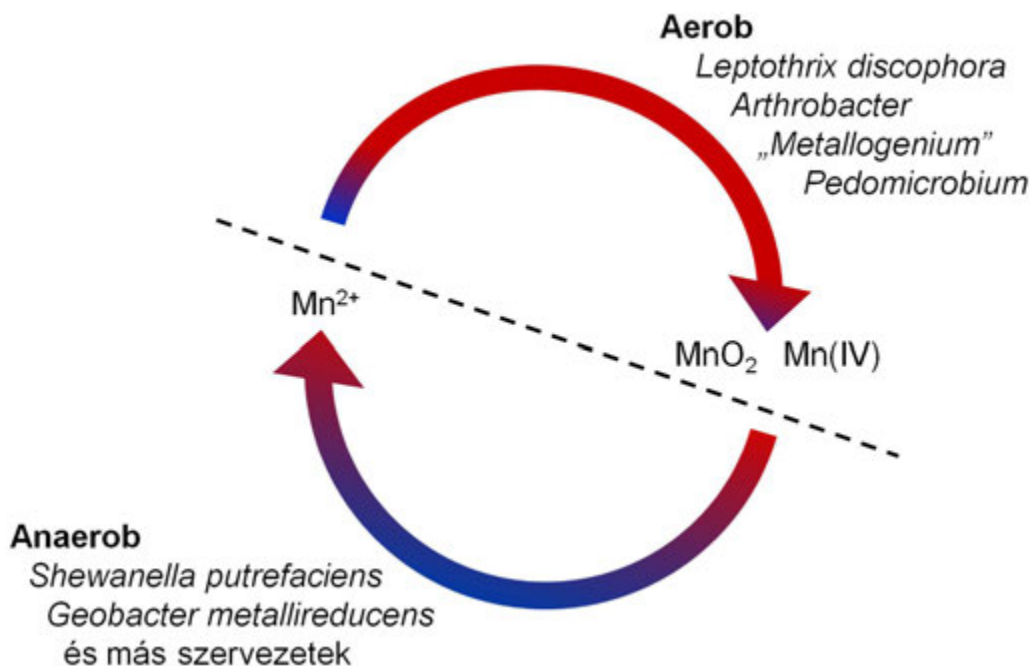
## 9.5.2. Mangán körforgalom

A mangán a természetben rendkívül ritkán fordul elő elemi formájában. Ásványai már jóval gyakoribbak, a természetben túlnyomóan barnakő ( $\text{MnO}_2$ ) és nehezen oldódó mangán(II)-vegyületek (pl.  $\text{MnCO}_3$ ) 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  $\text{O}_2$  kevésbé oxidálja pH 8 alatti környezetekben. Anaerob környezetekben és semleges pH környékén a Mn(II) elektronakceptoroként szolgál mangánoxidáló baktériumok számára. Mn(II) immobilizálódik szervesetlen komponensekkel (pl. bikarbonát, szulfid) történő komplexképződés során, miközben Mn-tartalmú ásványok, mint rodokrozit ( $\text{MnCO}_3$ ) és alabandin ( $\text{MnS}$ ) keletkezik. A Mn(II)  $\text{O}_2$  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 diszproporcionálódik Mn(II)-ionná és Mn(IV)-ionná. A Mn(IV) kevésbé oldódó forma semleges pH-n. A Mn(IV) terminális elektronakceptoroként 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 eddig 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) elektronakceptoroként szolgál és Mn(II)-ionná redukálják (9.5/3. ábra).

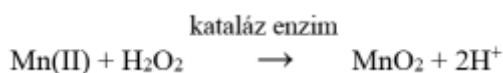




9.5/3. ábra. A mangán-ciklus folyamatai és példák a ciklus redox folyamataiban részt vevő mikrobákra

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 mangánoxidálókról (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. Ezenél 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.



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 fermentans*, *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.



A tengerek és óceánok fenekén gyakori előfordulása 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,  $\text{HgS}$ ). A redoxi viszonyoktól függően a higany különböző oxidációs állapotokban jelenik meg a környezetben. Oldhatóság szerint a fontosabb formái három nagy csoportba sorolhatók: (1) illékonyak:  $\text{Hg}^0$ ,  $(\text{CH}_3)_2\text{Hg}$ ; (2) oldott formák:  $\text{Hg}^{2+}$ ,  $\text{HgX}_2$ ,  $\text{HgX}_3^-$ ,  $\text{HgX}_4^{2-}$  (ahol  $\text{X} = \text{OH}^-$ , vagy  $\text{Cl}^-$ ) és az oldható szerves Hg-komplexek; (3) nem oldható vegyületek:  $\text{CH}_3\text{Hg}^+$ ,  $\text{CH}_3\text{HgCl}$ ,  $\text{CH}_3\text{HgOH}$ ,  $\text{HgS}$ , 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 higany-sók használata a nemezhalkák 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  $\text{HgS}$  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  $\text{HgS}$  oldhatósága nagyobb, mint ami az oldhatósági szorzatából számítható. Ennek oka az, hogy a vizes fázisban nemcsak  $\text{Hg}^{2+}$ -ionok, hanem különböző összetételű komplex részecskék is jelen vannak. Savas közegben például  $[\text{Hg}(\text{SH})_2]^-$ , míg lúgosban  $[\text{HgS}_2]^{2-}$  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 kevésbé ismert. Az egyes rezervoárokból található higany mennyiségeiről viszont viszonylag pontos adatok vannak.

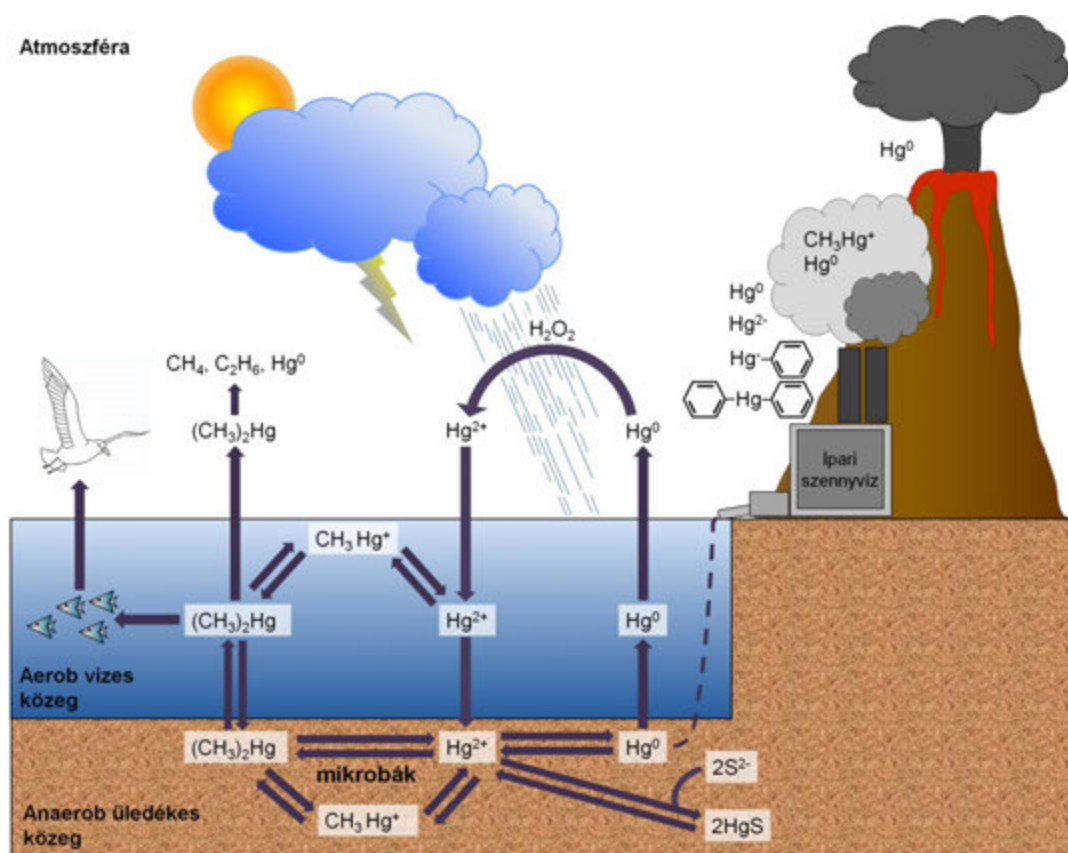
A litoszférában a higany főként szulfid formájában van jelen, amiből a fém lassan mobilizálódik. A folyamat bakteriális redukcióval kezdődik, amelynek során első lépésben fémhigany keletkezik, amit viszonylag gyors reakcióban metileződés követ.

Levegővel telített felszíni vizekben a higany  $\text{Hg}^{2+}$ -ionok, mérsékelten oxidáló, illetve gyengén redukáló közegben  $\text{Hg}^0$  vagy  $\text{Hg}^{2+}$ -ionok, redukáló körülmények között pedig  $\text{Hg}^0$ , illetve anionos  $\text{HgS}_2^{2-}$  formájában vannak jelen. A tengervízben az egyes higanyvegyületek aránya a pH-tól és a klorid-ion koncentrációtól függ, ahol főleg  $\text{HgCl}_2$ ,  $\text{HgCl}_3^-$ ,  $\text{HgCl}_2\text{Br}^-$ ,  $\text{HgCl}_3\text{Br}^{2-}$  és  $\text{HgCl}_4^{2-}$  jelenlétével számolhatunk.

A metil-higany 100 x toxikusabb, mint a  $\text{Hg}^0$ , vagy  $\text{Hg}^{2+}$ . 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.

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-agyagáton a nagyon nagy higanyszint felnőtteknél idegrendszeri károsodást okoz, gyermekeknél 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 metionin aminosavval cserélődhet fel és az aktív transzportrendszerben a metioninnal versenyezhet.

A szerves higanyvegyületek demetiliződése 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.

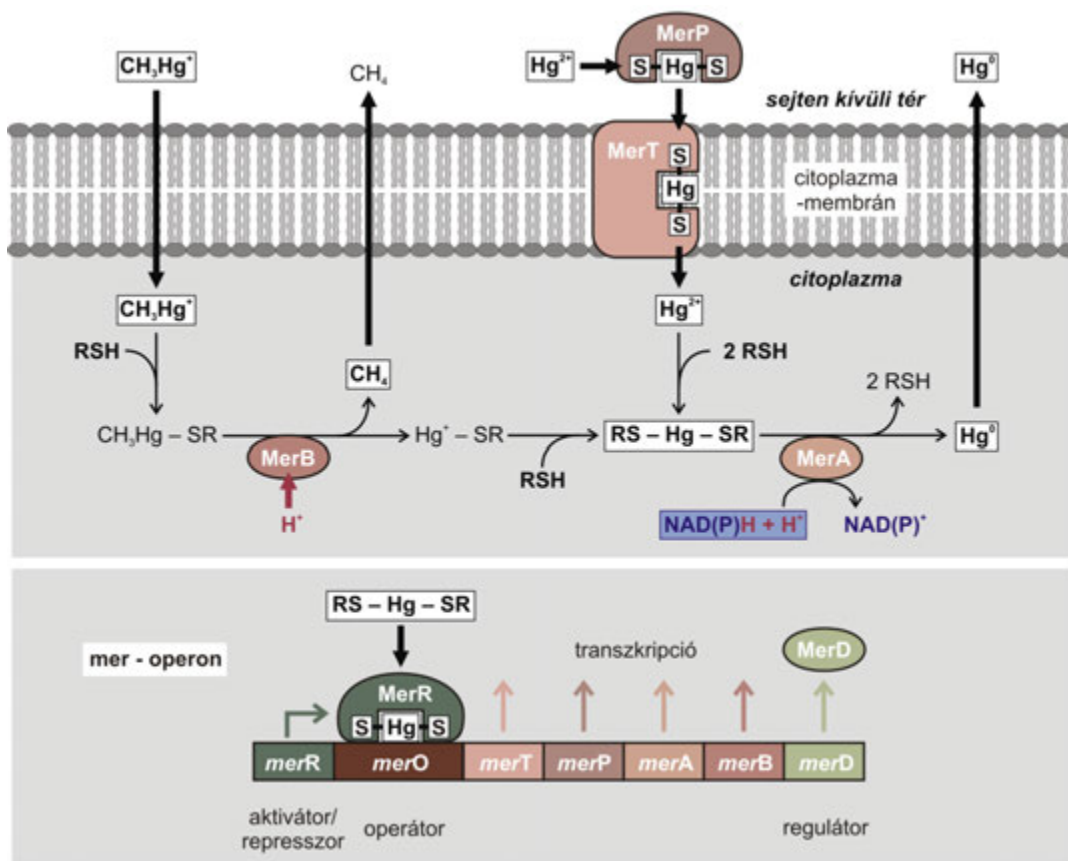


9.6/1. ábra. A higanynak az élő szervezetek részvételével megvalósuló körforgalma

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 tápláléklánc mentén egyre nagyobb koncentrációban halmozódnak fel, súlyos higanymérgezést okozva. Diszproporcionálódás vagy további metileződés révén gázhalmazállapotú dimetil-higany [ $\text{Hg}(\text{CH}_3)_2$ ] 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  $\text{HgS}$  vegyület szulfid részét szulfáttá alakítva  $\text{Hg}^{2+}$  ionok koncentrációját növelni.

A higany-ionokkal és szerves higanyvegyületekkel szembeni rezisztencia többfajta mechanizmusa is ismert: pl. (1) a sejtek tiolokat szintetizálnak (pl. ciszteinben gazdag fehérjéket, metallotioneinek), melyek a higanyvegyületeket megkötik, s ezáltal csökken a sejttel szembeni toxicitás; (2) a higany sejtbe lépését permeabilitási 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  $\text{Hg}^{2+}$  citoplazmatikus,  $\text{NAD(P)H}_2$  dependens merkuri-reduktáz enzim közvetítésével  $\text{Hg}^0$ -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 (*merR*, *merT*, *merP*, *merA*, *merB*, *merD*). Ezek egymás mellett elhelyezkedve a *mer* operonban találhatók. A *merR* gén regulátor fehérjét kódol, ami a strukturgének átírását gátolhatja (represszor), vagy elősegítheti (aktivátor). 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.  $\text{CH}_3\text{Hg}^+$ ,  $\text{Hg}^{2+}$ ), akkor a MerR fehérje ciszteinjének szulfhidril csoportjához kötődve a represszor nem tudja megakadályozni a strukturgének átíródását: *merA*-t, mely a merkuri-reduktáz enzimet kódolja; *merB*-t, mely széles spektrummal rezisztens törzsekben az organo-merkuri-liáz enzimre kódol; *merP*-t és *merT*-t, mely gének a higany transzportjáért felelősek (MerP a periplazmatikus  $\text{Hg}^{2+}$ -kötő fehérje, MerT a citoplazmamembránon keresztül történő transzportért felelős fehérje; *merD*-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 *merR* gén regulátor fehérjét (MerR) kódol, ami a strukturgének átírását gátolhatja (represszor), vagy elősegítheti (aktivátor). 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.  $\text{CH}_3\text{Hg}^+$ ,  $\text{Hg}^{2+}$ ), 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

Hg<sup>2+</sup>-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 4féle oxidációs állapotban fordul elő: As(+V), As(+III), As(0) és As(-III). A legfontosabb ásványai az auripigment (As<sub>2</sub>S<sub>3</sub>), a realgár (As<sub>4</sub>S<sub>4</sub>), az arzenopirit (FeAsS) és az arzenit (As<sub>2</sub>O<sub>3</sub>). Foszfátterekben is gyakori, így ezek feldolgozása során a foszforműtrágyákba és a foszfátartalmú mosószerekbe is bekerül. Az erősen mérgező hatású arzénvegyületeket tartalmazó rovarölő és növényvédő szereket hosszú idő óta alkalmazták, illetve vegyi fegyverként is bevetették az I. világháborúban [Lewisit, ClCH=CH-AsCl<sub>2</sub>, Blaukreuzkampfstoffe, (C<sub>6</sub>H<sub>5</sub>)<sub>2</sub>AsCl, és (C<sub>6</sub>H<sub>5</sub>)<sub>2</sub>AsCN].

Az arzén számos fémmel ötvözeteket alkot és különböző vegyületeiben kovalens kötést képez szénnel, hidrogénnel, oxigénnel és kénnel. Az arzenát-ion (AsO<sub>4</sub><sup>3-</sup>) strukturális analógja a foszfát-ionnak, így az energia igényes foszfát felvételéért felelős transzport rendszereken keresztül könnyen bejut az élő sejtekbe. A sejtekben az arzenát enzímreakciókban helyettesítheti a foszfátot, ami arzenát észterek és anhidridek képződéséhez vezet. Mérgezési tüneteket nagy arzenát koncentrációnál 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<sub>2</sub><sup>-</sup>), metilezett háromvegyértékű arzén metabolitok [trimetil-arzin (CH<sub>3</sub>)<sub>3</sub>As és dimetil-arzin (CH<sub>3</sub>)<sub>2</sub>AsH]) 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, formiátot, 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, tölsértorkolatokból, 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 kemolitotautotróf (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<sub>2</sub>/nitrát/Fe<sup>3+</sup> redukciójával kapcsolják össze, miközben CO<sub>2</sub>-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 játszódhatnak 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<sub>2</sub> 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 intermedierek lehet (9.6/3. ábra).

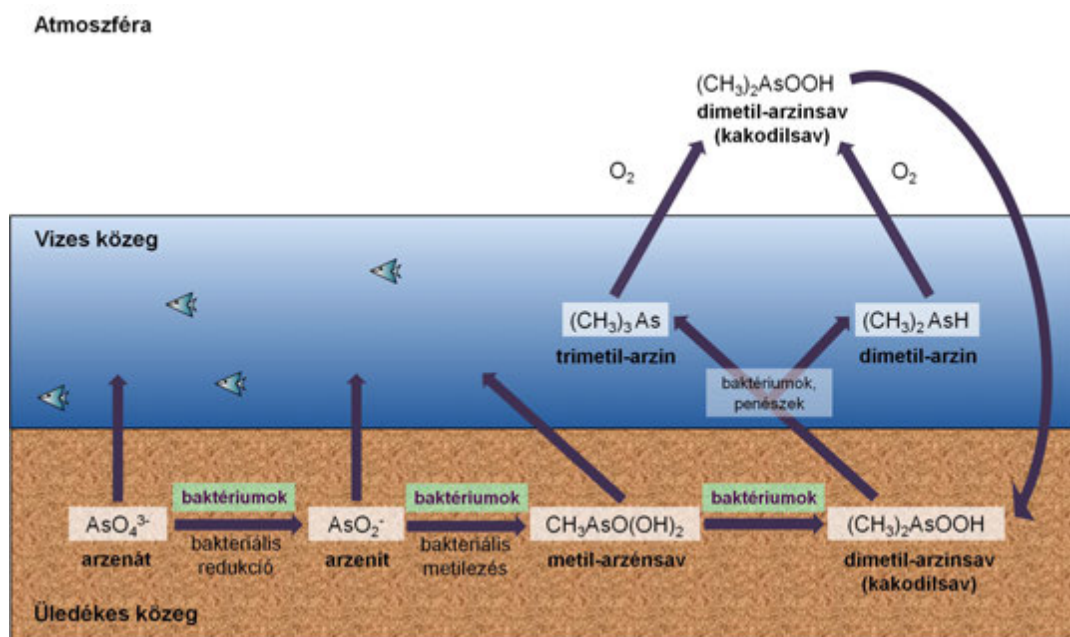


Az antropogén eredetű atmoszferikus arzénemisszió fő forrása az ércek kohósítása, az energia-előállítás, a faipar és a cementipar. Ennek következtében az atmoszférában lévő részecskék arzénkoncentrációja mintegy háromezer-százszor nagyobb, mint a földkéregé. Az  $\text{AsO}_3^{2-}$  és  $\text{AsO}_4^{3-}$  formájában kiülepedő aeroszolok megnövelik a talaj arzéntartalmát.

Az arzénvegyületekkel szembeni mikrobiális rezisztencia két félé típusa is ismert. Az egyik kromoszómán, a másik plazmidokon kódolt tulajdonság.

Az *E. coli* sejtekben kétféle, kromoszómán kódolt foszfát felvételért felelős transzport rendszer működik: Pit (phosphate-inorganic transport) és Pst (phosphate-specific transport). A Pit rendszer konstitutív és nem tesz különbséget foszfát- és arsenát-ion között. Azonban rezisztens *E. coli* törzseknel megfigyelték, hogy foszfát hiányos, illetve arsenát-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 arsenáttal. Tehát a rezisztens sejtekben a Pst rendszer aktiválódása révén az arsenát 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* p1258 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. coli*-hoz 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 elsősorban 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 uranitben ( $\text{UO}_2$ ), a szurokércben ( $\text{U}_3\text{O}_8$ ) és másodlagos ásványi fázisokkal, szilikátokkal, foszfátokkal, arsenátokkal, fluoridokkal, karbonátokkal és vanadátokkal kapcsolatos van jelen, amelyekben az urán koncentrációja 0,5 és 20% között változhat.

Az uranit tartalmaz rádiumot, polóniumot, ólmot és a radioaktív bomlás egyéb termékeit is. Az urán koncentrációja tengeri környezetekben ( $10 \mu\text{gkg}^{-1}$ ) 10 x nagyobb, mint édesvizekben.

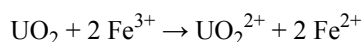
Az urán +III, +IV, +V, +VI és 0 oxidációs állapotokban fordul elő, amelyek közül az U(+IV) és U(+V) formák fordulnak elő leggyakrabban semleges pH-hoz közeli környezetekben. Az uranil(+VI)-ion jó oldódási képességekkel bír vizes környezetekben, míg az uraninit [U(+IV)] erősen oldhatatlan. Az urán oldhatóságát 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 mobilissá 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, foszfátokhoz, aminosavakhoz és hidroxil csoportokhoz.

A geológiai folyamatok során az U redukív 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 [ $\text{UO}_2(\text{SO}_4)_2^{2-}$ ], míg nátrium-karbonát jelenlétében oldható tetranátrium-uranil-trikarbonát [ $\text{Na}_4\text{UO}_2(\text{CO}_3)_3$ ] keletkezik. A ferri-ion az urán oldatba vitelét tekintve egyike a leghatékonyabb oxidálószernek.

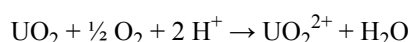
Számos autotróf és heterotróf mikroorganizmus képes az U oldható formába vitelében, illetve ellenkezőleg, annak depozíciójában közreműködő oxidáló, vagy redukáló vegyületeket előállítani. Sok ásványi, vagy szerves savat, illetve erős oxidánsokat termel, de  $\text{CO}_2$ -t csaknem valamennyi előállít.

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 ismert, hogy képes uranovegyületeket oxidálni. Kimutatták, hogy az U(+IV) oxidálása alkalmával ferri-ion ( $\text{Fe}^{3+}$ ) ferro-ionná ( $\text{Fe}^{2+}$ ) történő redukciója megvalósul:



De a négyértékű U biológiai oxidációja *Acidithiobacillus ferrooxidans*-ok jelenlétében közvetlen módon is megtörténik:



Az uránércekből való szolubilizációban részt vehetnek még egyéb vas- és kénoxidáló baktériumok is. A mechanizmus végbemehet akár az uraninit ( $\text{UO}_2$ ) 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, hidroxifoszfáttal, vagy polifoszfáttal kapcsolódva.

Számos baktérium képes (pl. *Shewanella putrefaciens* és *Geobacter metallireducens*) szerves vegyületekkel (pl. laktát, formiát, etanol), vagy hidrogénnel az U(+VI) redukcióna anaerob anyagcseréje során. A redukált U(+IV) oldhatatlan uraninit ásványként csapódik ki. Anaerob környezetekben a szulfátredukáló baktériumok is (pl. *Desulfovibrio desulfuricans* és *Desulfovibrio vulgaris*) képesek az urán redukcióna. A mikrobiális U(+VI) redukció



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. Tenyésztési 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.

---

# 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 biztos 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 legnagyobb részt különböző redukált elektronszállítók lesznek több redox szinten csatlakozva a rendszerhez (pl.  $\text{NADH} + \text{H}^+$ ,  $\text{FADH}_2$ ), akárcsak a molekuláris oxigén, amely szintén több „szinten” is kapcsolódhat elektron akceptorként a lánchoz. Nem mindegy ugyanis, hogy a (vízben) oldott  $\text{O}_2$  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 redukív közegben akár nagyobb parciális  $\text{O}_2$  nyomások sem feltétlen teszik lehetővé elektron akceptor szerepét. Az *Escherichia coli* esetében pl. két redox potenciáltól is függ cikokróm végoxidáz (citokróm *o* és *d*) juttathatja az elektronokat oxigénre. Vagyis az aerob kemoorganotróf mikrobacsoport tagjai különböző  $\text{O}_2$  parciális nyomást igényelhetnek, akár obligát *mikroaerofilek* is lehetnek (csekély  $\text{O}_2$  parciális nyomáshoz adaptált szervezetek).

Az aerob kemoorganotróf légző mikrobák egy része obligát aerob, vagyis légzési lánc 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 alcaliphila*, *Escherichia coli*, *Paracoccus denitrificans*.

Az aerob kemoorganotróf légzők elektron donorjaként megjelölt „szerves anyagok” természetes körülmények között az autotróf szervezetek által „megtermelt” vegyületek, elsősorban is fototróf biomassa (növényi szerves anyag, alga biomassa, cianobaktériumok anyaga stb.). Természetesen más termelők szerves anyagai mellett (pl. kemolitotrófok) megtaláljuk még a fogyasztó – lebontó élőlények akár egyedi szerves anyagain 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. táblázatban néhány biopolimer egymáshoz viszonyított bonthatóságát mutatjuk be. A könnyen bontható keményítő, vagy fehérjék átlagos élettartama aerált környezetekben optimális nedvességtartalom és egyéb tápforrás ellátás ( $\text{O}_2$ , szerves ionok stb.) esetében rövid. Talajokban, napokban, legfeljebb hónapokban mérhető. A

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 csatlakozhatatlanság („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 enzimatisztikus 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 energiaforrásnak* egyaránt alkalmas-e ill., hogy a kérdéses molekulát egy baktérium képes-e szervesen 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;  $\text{CO}_2$  és  $\text{H}_2\text{O}$  lesz belőle), ugyanakkor C forrásként – közvetlenül – nem hasznosítható. Az ásványosítás során egy szerves anyag lebontása egészen szervesen összetevőkig (mint  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$ ,  $\text{NH}_3$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$  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 *kometabolizmusnak* (más néven kooxidációnak) nevezzük. A kometabolizmus jelenségét elsősorban az enzimek tág szubsztrátspecificitása magyarázza. Így pl. az ammónia monooxigenáz enzim (AMO) nitrifikálóknál az  $\text{NH}_3 \rightarrow \text{NH}_2\text{OH}$  reakciót katalizálja. Mégis szubsztrátként elfogadja a metánt, benzolt stb. is ( $\text{CH}_4 \rightarrow \text{CH}_3\text{OH}$ ;  $\text{C}_6\text{H}_6 \rightarrow \text{C}_6\text{H}_6\text{O}$ ).

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                                     | ---          |

| 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 vízakaktivitás értékeknél ( $0,85 \geq A_w \geq 0,95$ ) zajlik. E három tényezőtől 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 vízdoldhatósága is fokozatosan növekszik. A **10.1/2. táblázatban** 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,  $\beta$ -oxidáció, epoxidáció stb.);
- redukciós reakciók (amino csoportok képződése nitro csoportokból, telítetlen kötések szaturációja, aldehidek és ketonok alkohollá redukálása stb.);
- dehelogénezési reakciók (hidrolitikus dehalogénezés, redukzív dehalogénezés, dehidro dehalogénezés stb.);
- szintetikus reakciók (konjugációs és kondenzációs folyamatok, alkiláció és acilálás stb.).

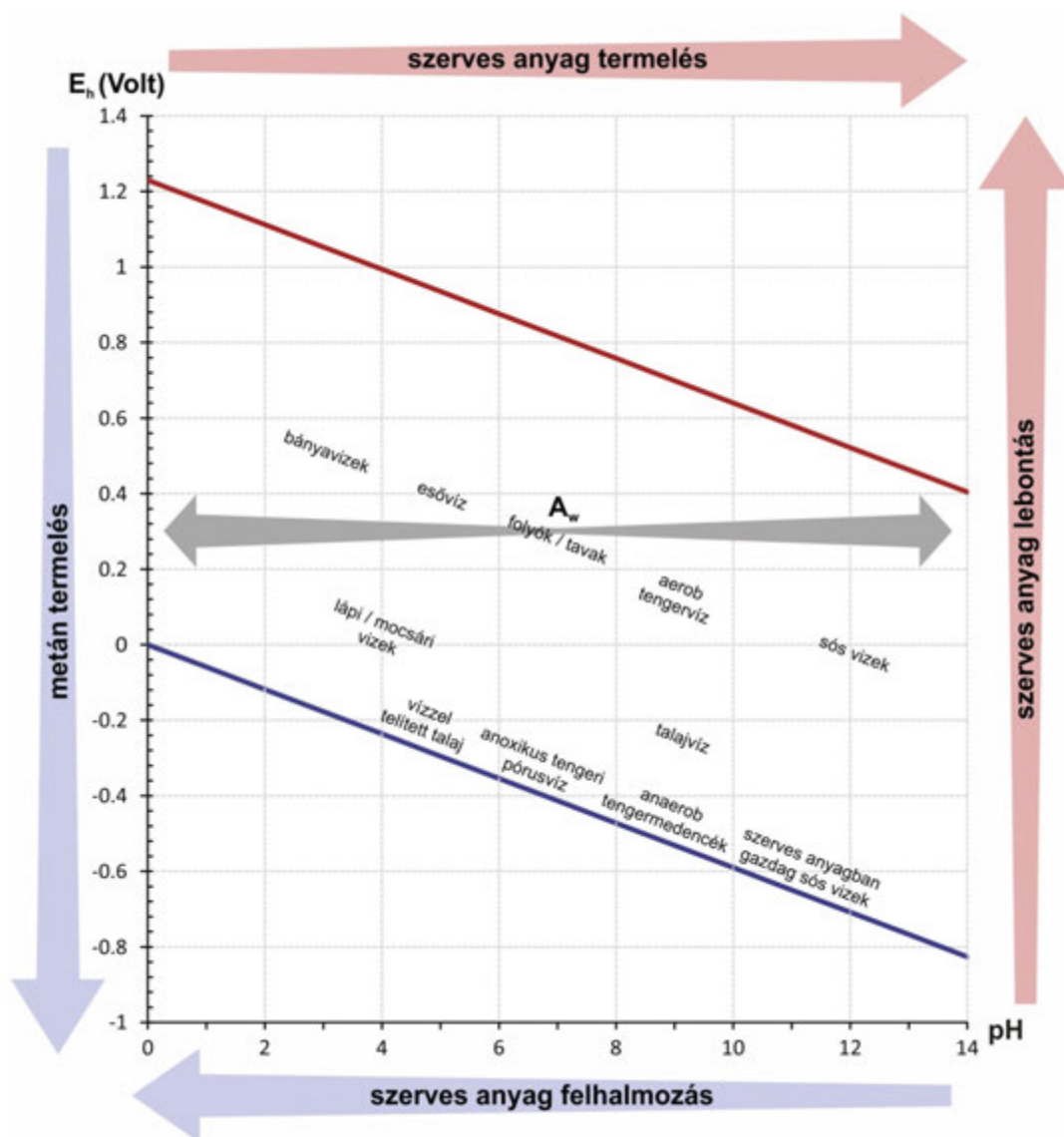
**10.1/2. táblázat. A cellobióz és egyéb „cellulóz oligomerek” vízdoldhatósága és jellemző cellulóz polimerizáltsági fok értékek**

| „Cellulóz oligomer” | Oldhatóság ( $25^0C$ ; g/100ml) |
|---------------------|---------------------------------|
| cellobióz           | 13,30                           |
| cellotrióz          | 11,70                           |

| „Cellulóz oligomer” | Oldhatóság (25 <sup>0</sup> C; g/100ml) |
|---------------------|-----------------------------------------|
| cellotetróz         | 7,50                                    |
| cellopentóz         | 0,59                                    |
| celloheptóz         | 0,18                                    |

| Cellulóz típus                           | Polimerizáltság foka |
|------------------------------------------|----------------------|
| edényes növény                           | 14 000               |
| baktérium ( <i>Acetobacter xylinum</i> ) | 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 tirozín 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 enzimatis 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.



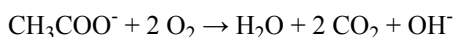
10.1/1. ábra. A szerves anyag termelés és lebontás folyamatainak összefüggése az elektród potenciál, a pH, valamint a vízáktivitás értékével ( $A_w$ ) vízi környezetekben

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, recalcitrant 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 ( $R-OCH_3$ ), formil ( $R-CHO$ ), ill. karboxi ( $R-COOH$ ) „gyökök”, vagy xenobiotikumok esetében halogén jelenléte ( $R-Cl$ ), nitro ( $R-NO_2$ ), vagy szulfonát ( $R-SO_3$ ) csoportok. (Az „elektrofil támadáson” alapuló hidrolitikus enzimreakciókat a gyűrűhöz viszonyítva elektronegatívabb szubsztituensek gátolják.) Ismerjük azt is, hogy a szerves anyagok komplex képzése a talajok szervesetlen 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.

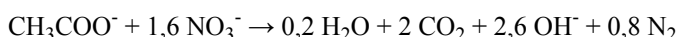


## 10.2. A szerves anyagok anaerob lebontásában résztvevő baktériumok (Márialigeti Károly)

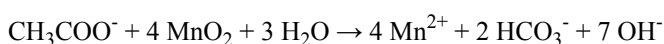
A szerves anyagok anaerob lebontásában résztvevő kemoorganotróf baktériumcsoportok már nem csak anaerob légzők lehetnek, hanem nagyon lényeges a fermentálók szerepe is. Az aerob terminális elektron akceptor oxigén hiányában (vagy csekély koncentrációja esetén) redox potenciáljuk sorrendjében válnak dominánssá az egyes „alternatív” elektron akceptorok (lásd **5.2/1. táblázat**). Standard redox potenciáljuk szerint:  $\text{Mn}^{4+}$ ,  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{Fe}^{3+}$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{CO}_2$ ,  $\text{S}_0$ . Ugyanez az acetát elektron donorra vonatkoztatva standard szabadenergiában:



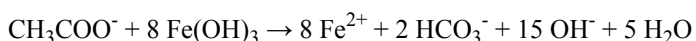
$$\Delta G^{0'} = -854 \text{ kJ M}^{-1} \text{ acetát}$$



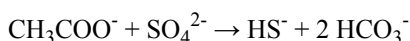
$$\Delta G^{0'} = -801 \text{ kJ M}^{-1} \text{ acetát}$$



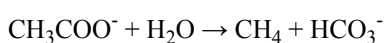
$$\Delta G^{0'} = -558 \text{ kJ M}^{-1} \text{ acetát}$$



$$\Delta G^{0'} = -337 \text{ kJ M}^{-1} \text{ acetát}$$



$$\Delta G^{0'} = -48 \text{ kJ M}^{-1} \text{ acetát}$$



$$\Delta G^{0'} = -31 \text{ kJ M}^{-1} \text{ acetát}$$

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  $\text{CO}_2$  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 elektron 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 áttérés képessége. Segíti ebben őket az is, hogy rezisztensek az oxigén szabad gyökökre. Hasonlóképpen eliminálni kell a nitrát légzés folyamatában felszabaduló nitrogén szabad gyököket ( $\text{NO}_x$ ). 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  $\text{CO}_2$  légzők már az oxigén ppb mennyiségű koncentrációját sem tolerálják és csak  $E_h \geq -200 \text{ mV}$  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 szulfát légzőkkel nemkülönbön és a talajrög belsejében végül kialakulhat egy metanogén széndioxid légző közösség is. Üledékekben ez a jelenség ún. szendvics

szerkezetű iszapok kialakulását eredményezi. Hasonló szerkezetet figyelhetünk meg a víz – szilárd fázishatárokon létrejövő biológiai bevonatok (biofilm) esetében is.

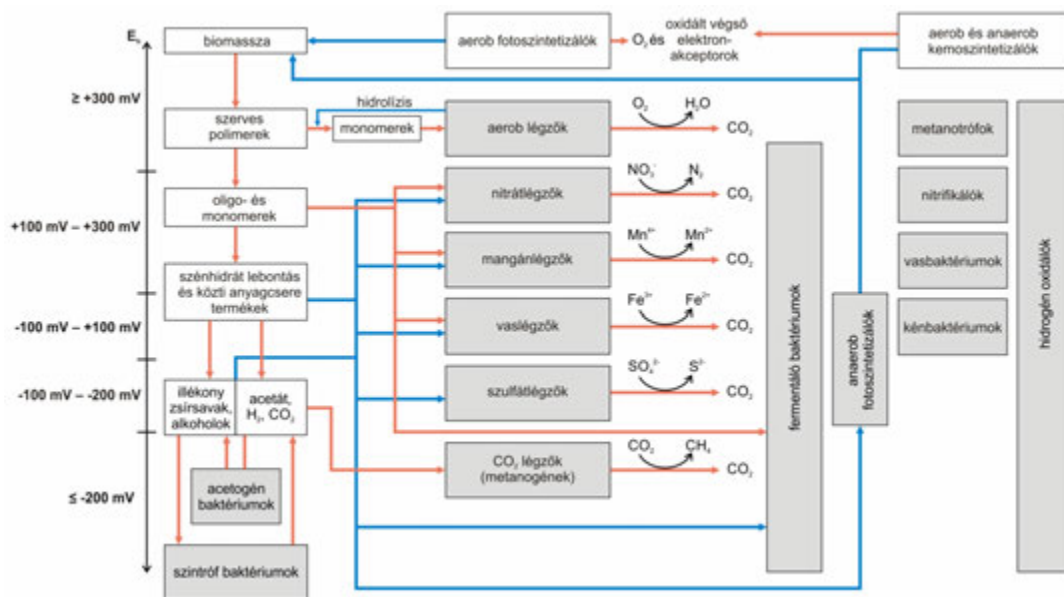
A fermentáló anyagcserét folytató kemoorganotróf baktériumok általában az elektród potenciál értékek igen tág tartományát tolerálják. Még olyanokat is ismerünk, amelyek az oxigén szabad gyökök káros hatásai ellen is felvértezettek és emiatt csekélyebb oxigén parciális nyomás értékek mellett is képesek szaporodni. A szerves anyagok lebontása szempontjából talán legjellemzőbb ilyen fajok a talajokban, üledékekben a hagyományos tenyésztési 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 fajukat találhatjuk meg, amelyek sem az oxigén szabad gyökök, sem az  $\text{NO}_x$  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  $\text{CO}_2$  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 acetáig (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*).



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 szubsztátjainak 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.  $\text{S}^{2-}$  elektron donor ionokat a szulfát légzők „hulladéka”ként nyer, míg a  $\text{NO}_3^-$  mint végső elektron akceptor például a  $\text{NO}_2^-$  oxidáló aerob légző nitrifikáló baktériumok „hulladéka” (anyagcsere végterméke).

Ki kell emeljük a metanogének ( $\text{CO}_2$  légzők) különleges helyzetét, ill. szerepét. E baktériumok egyrészt elvégzik az egy, ill. két szénatomos szerves vegyületek, mint a szerves anyag lebontás végtermékei végső oxidációját, vagyis redukáltabb C atomokat széndioxidá oxidálnak. Másrészt azonban metánt termelnek vagy a szerves molekulák diszproporcionálásával, vagy pedig a komplex szerves vegyületekből származó molekuláris hidrogén  $\text{CO}_2$  segítségével történő „ellégzésével”. Vagyis katabolikus anyagcseréjük során obligát módon metánt állítanak elő (anaerob kemoorganoautotróf, vagy kemolitotróf 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 szubsztátokat 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

használjuk, amely „C1” vegyületet hasznosít, külön elnevezése van a metánoxidálónak: 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                 | Klórmétán                                                |
| 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 polihidroxí 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.

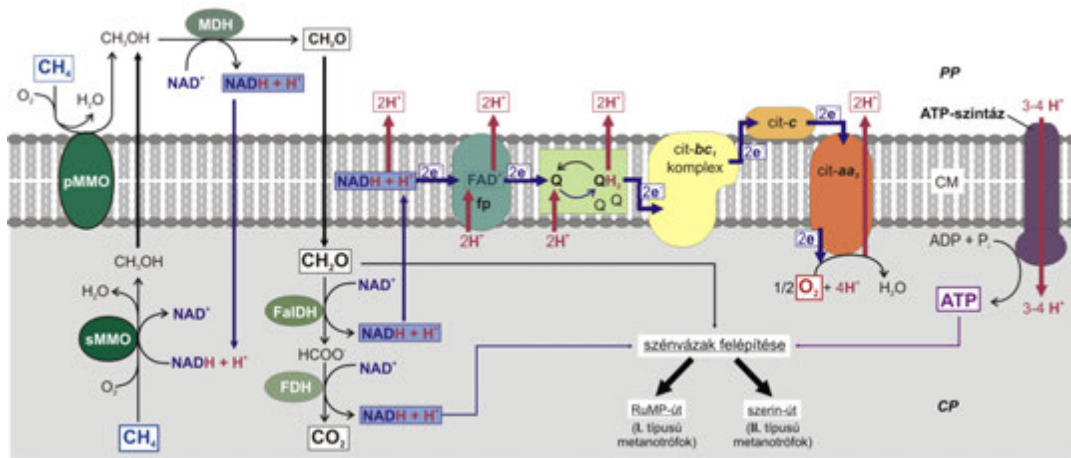
## 10.3.2. A metilotróf/metanotróf baktériumok biokémiája

### 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), 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 ( $\text{Cu}^{2+}$ ) mind *in vivo*, mind *in vitro* körülmények között gátolják. Ezen enzim szubsztrát specifitása 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,

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-monooxygenáz; sMMO, szolubilis metán-monooxygenáz; FADH, formaldehid-dehidrogenáz; FDH, formiát-dehidrogenáz; fp, flavoprotein)

Ez a formaldehid azután a metanotrófok központi anyagszere útjain, szén-dioxid fixációs mechanizmusain keresztül épül be a biomasszába (7.1. fejezet). A nem asszimilált formaldehid két útvonalon oxidálódhat széndioxidá. 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 széndioxidá alakul.

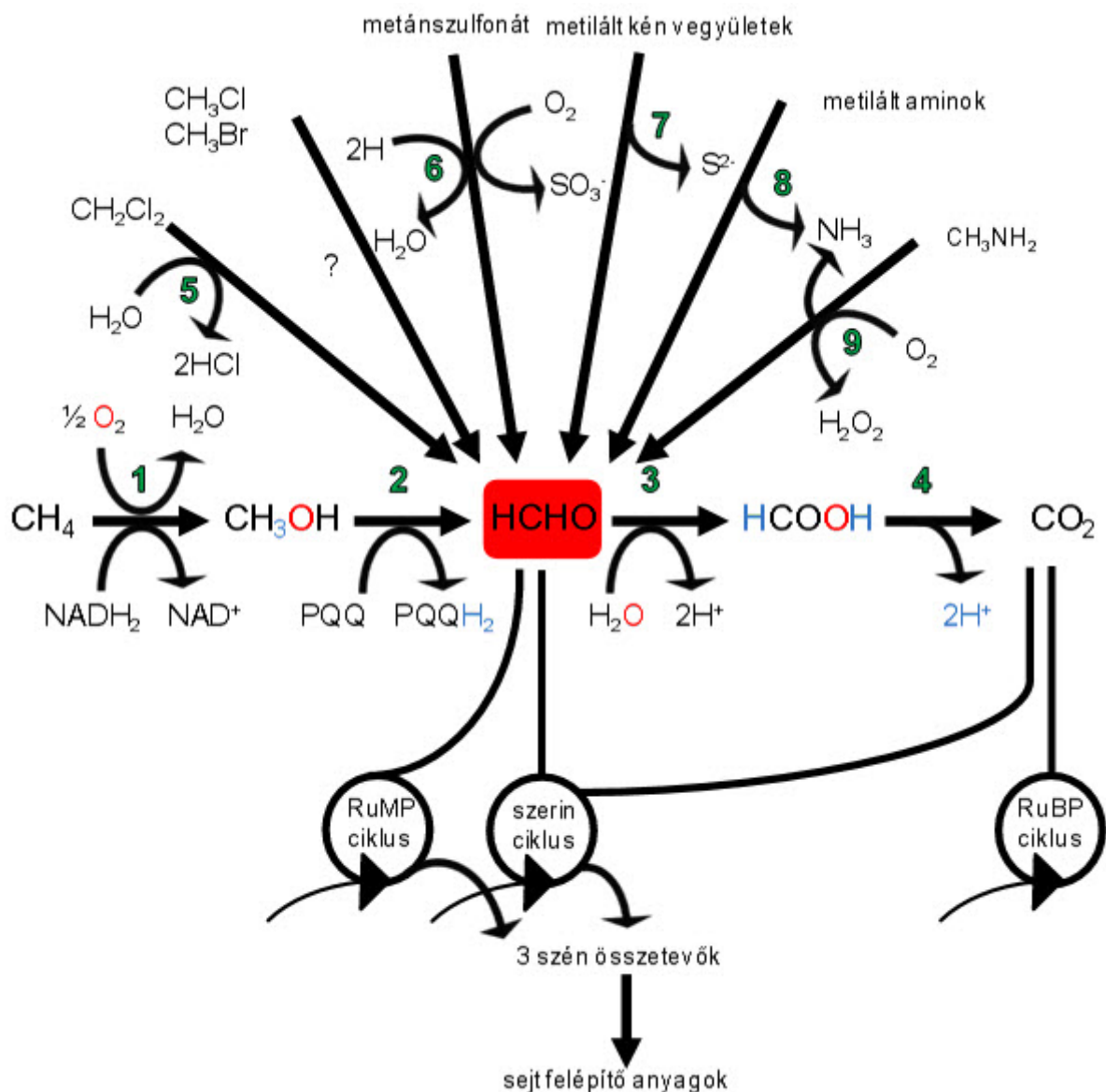
Bármely formaldehid oxidációs útvonalat is használja az adott baktérium, a formaldehid oxidációjából származó elektronok elektron transzportláncra kerülnek, protonmozgató erőt alakítanak ki, ami végső soron ATP szintézisére használódik fel.

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 útjait a **10.3/2. ábra** mutatja.



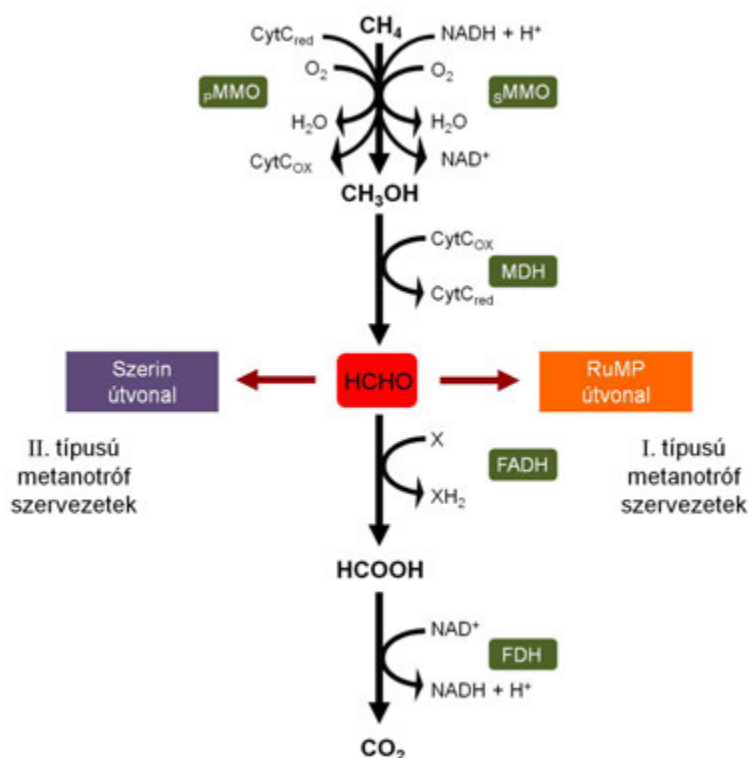


10.3/2. ábra. Metilotróf/metanotróf baktériumok által felhasznált szubsztrátok

1. Metán monooxygenáz, 2. metanol-dehidrogenáz, 3. formaldehid dehidrogenáz, 4. formiát-dehidrogenáz, 5. diklórmétán-dehalogenáz, 6. metán-szulfonsav-dehidrogenáz, 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).





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.

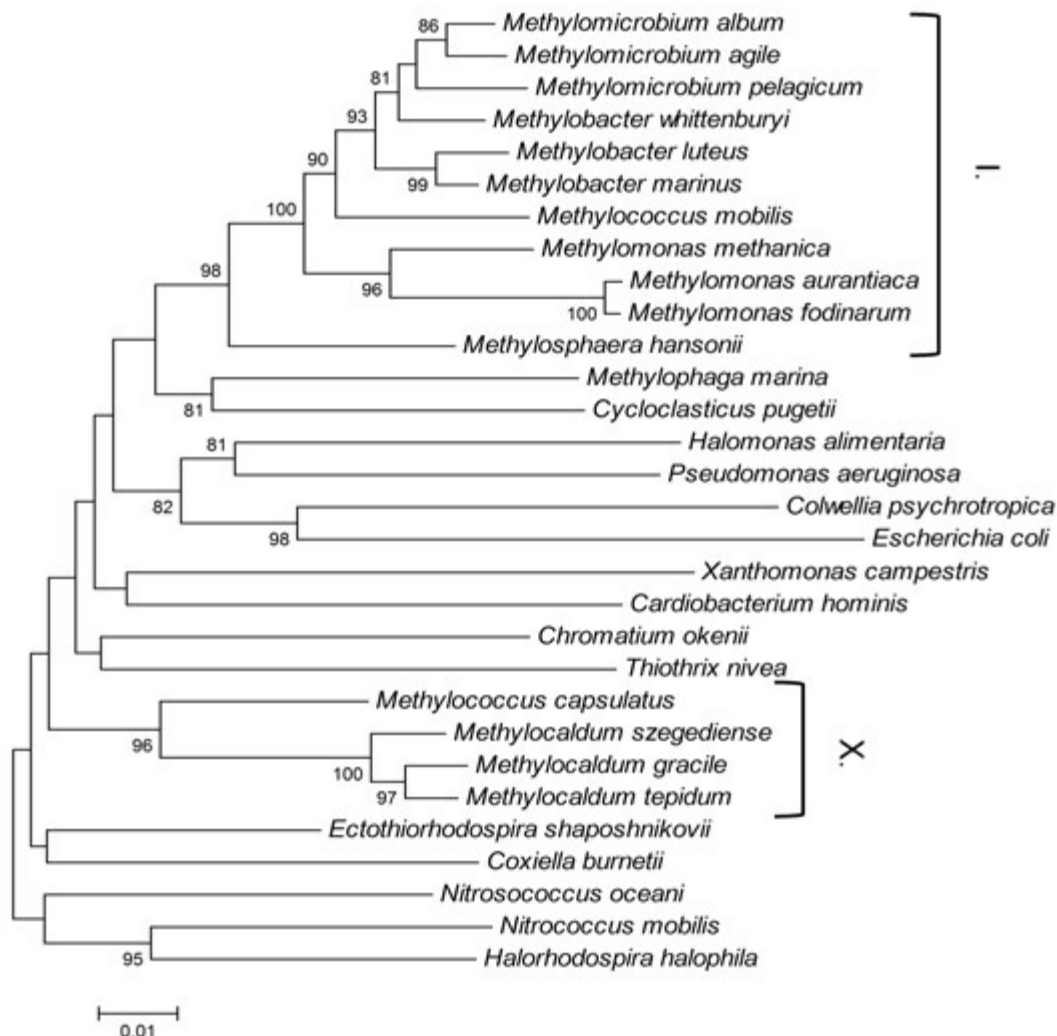
10.3/2. táblázat. A szűkebb értelemben vett I., a X. és a II. típusú metanotróf baktériumok alapvető jellemzői

| Tulajdonság                   | I. típusú metanotróf baktériumok                                                                | X. típusú metanotróf baktériumok             | II. típusú metanotróf baktériumok                                  |
|-------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------|
| Család                        | <i>Methylococcaceae</i>                                                                         | <i>Methylococcaceae</i>                      | <i>Methylocystaceae</i>                                            |
| Nemzetségek                   | <i>Methylosphaera</i><br><i>Methylobacter</i><br><i>Methylomicrobium</i><br><i>Methylomonas</i> | <i>Methylococcus</i><br><i>Methylocaldum</i> | <i>Methylosinus</i><br><i>Methylocystis</i><br><i>Methylocella</i> |
| 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                                                                           | -                                            | +                                                                  |

| 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 $\alpha$ -ketoglutarát-dehidrogenáz enzim | TCA-ciklus nem teljes → nincs $\alpha$ -ketoglutarát-dehidrogenáz enzim | Teljes TCA-ciklus                 |
| Calvin ciklus enzimei        | -                                                                       | +                                                                       | -                                 |
| N <sub>2</sub> fixáció       | -                                                                       | -*                                                                      | +                                 |
| Fő membrán zsírsav láncossza | 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        | <i>Gammaproteobacteria</i>                                              | <i>Gammaproteobacteria</i>                                              | <i>Alphaproteobacteria</i>        |

\* A *Methylococcus thermophilus* képes a légköri nitrogén megkötésére

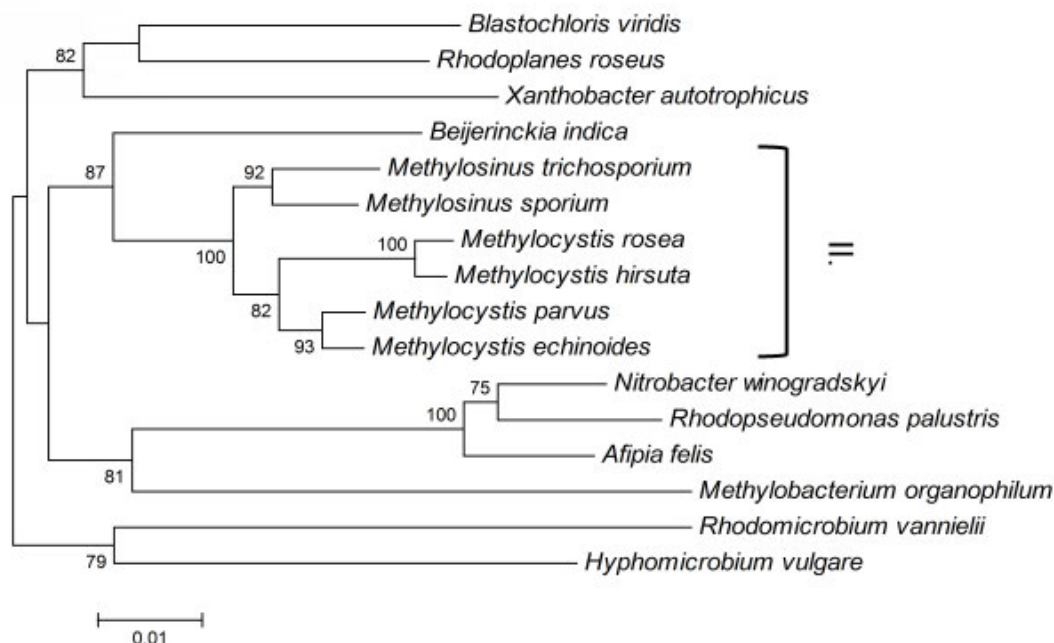
16S rRNS génjük alapján az I. típusú metanotróf baktériumok a *Gammaproteobacteria* osztályhoz tartoznak. A részcsoporthoz képező X. típusú metanotróf baktériumok között termotoleráns és termofil szervezeteket is találunk. Filogenetikai szempontból ez a csoport a *Gammaproteobacteria* egy mélyen elágazásában 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**).



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.



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*), pálcá-gömb morfológiai sejtclussal 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 *Methylocystaceae* 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 formaként 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 baktériumok 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 biomaszát jelentős hányadát képviselik. Mennyiségük tengeri környezetekben kevésbé ismert, bár kutatások bizonyítják, hogy ezen helyeken, főleg szimbióta partnerekként, aktivitásukra egész táplálkozási láncok épülhetnek. Metilotróf, közöttük obligát metanotróf baktériumokat izoláltak rizsföldekről, lápok, mocsarak

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 makrofítákhoz 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 szervesen nitrogénforrást tartalmaznak (nitrát vagy ammónium 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 hőmérsékleten 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 kellene.

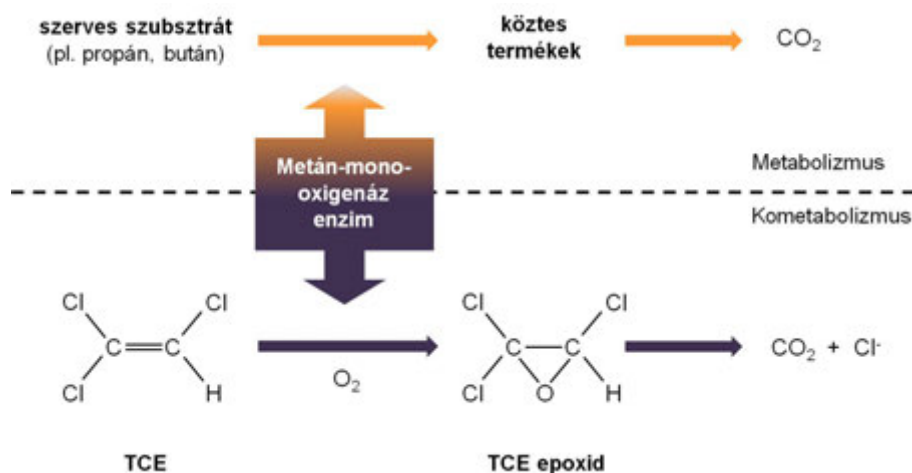
A metanotróf baktériumok jelentős része képes metanolon is szaporodni. Ugyanakkor a nagy koncentrációban alkalmazott metanol toxikus is lehet számukra. Ezért irodalmi adatok azt javasolják, hogy a metanolt gőzei formájában juttassuk a tenyészteni kívánt baktériumokhoz (pl. egy metanollal átitatott szövetdarab 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 molekulású, 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).



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 biomassa 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 <sub>2</sub> kötés | Filogenetikai csoport |
|------------------------------------------|----------------------------|----------------------|-----------------------|
| Csak metanolt hasznosítanak              |                            |                      |                       |
| <i>Hyphomicrobium</i>                    | Szerin                     | -                    | α-Proteobacteria      |
| <i>Methylophilus</i>                     | RuMP                       | -                    | β-Proteobacteria      |
| <i>Methylobacillus</i>                   | RuMP                       | -                    | β-Proteobacteria      |
| <i>Methylophaga</i>                      | RuMP                       | -                    | γ-Proteobacteria      |
| Valódi fakultatív metilotróf baktériumok |                            |                      |                       |
| <i>Methylobacterium</i>                  | Szerin                     | -                    | α-Proteobacteria      |
| <i>Aminobacter</i>                       | Szerin                     | -                    | α-Proteobacteria      |
| <i>Methylophaga</i>                      | Szerin                     | -                    | α-Proteobacteria      |
| <i>Methylosulfonomonas</i>               | Szerin                     | -                    | α-Proteobacteria      |
| <i>Marinosulfonomonas</i>                | Szerin                     | -                    | α-Proteobacteria      |
| <i>Paracoccus</i>                        | CBB                        | -                    | α-Proteobacteria      |
| <i>Xanthobacter</i>                      | CBB                        | +                    | α-Proteobacteria      |
| <i>Ancylobacter</i>                      | CBB                        | +                    | α-Proteobacteria      |
| <i>Thiobacillus</i>                      | CBB                        | -                    | α-Proteobacteria      |
| <i>Rhodopseudomonas</i>                  | CBB                        | -                    | α-Proteobacteria      |
| <i>Rhodobacter</i>                       | CBB                        | -                    | α-Proteobacteria      |
| <i>Acetobacter</i>                       | RuMP                       | ND                   | γ-Proteobacteria      |

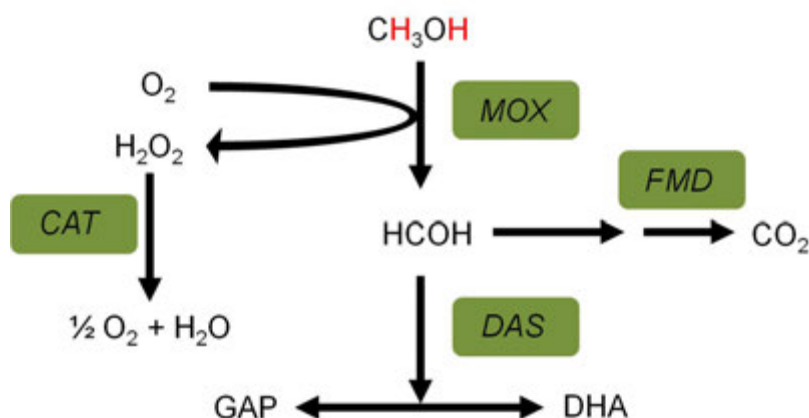


| Tulajdonság          | Szén asszimilációs útvonal | N <sub>2</sub> kötés | Filogenetikai csoport              |
|----------------------|----------------------------|----------------------|------------------------------------|
| <i>Bacillus</i>      | RuMP                       | ND                   | Alacsony G+C tartalmú Gram pozitív |
| <i>Mycobacterium</i> | RuMP                       | ND                   | Magas G+C tartalmú Gram pozitív    |
| <i>Arthrobacter</i>  | 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 Vinogradskij izolálta először a talajokban és természetes vizekben széles körben elterjedt, kemolitotróf anyagcserére képes ammóniaoxidáló baktériumokat. A Nitrobacteriaceae családba tartozó, Gram-negatív nitrifikáló baktériumok szervesetlen 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. Érdekességgént említhetjük meg, hogy egyes anoxikus fototróf bíbor baktériumok is képesek a nitritet elektrondonorként használni. Esetükben a nitrit anoxikus körülmények

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*, *Nitrospira*, *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 sejtfálszerkezettel rendelkező nitrifikáló baktériumok többsége csillóval aktív mozgásra képes.

A *Nitrospira* nemzetség képviselői egy teljesen elkülönülő leszármazási ághoz, 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 Crenarchaeota 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-monooxygenáz 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 elektrononorként szolgáló ammónia, illetve nitrit, valamint szénforrásként szolgáló szén-dioxid vagy szerves vegyületek jelenlétében. Ráadásul egyes nitrit-oxidáló fajok (*Nitrobacter winogradskyi*, *Nitrobacter hamburgensis*, *Nitrobacter vulgaris*) elektrononorként 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 szennyvíztisztítóknál. 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 *Nitrospira* fajok a dominánsak, míg a szennyvíztisztítóknál például a *Nitrosomonas* fajok és a *Nitrosococcus mobilis* abundanciája számottevő. A nitritoxidálók közül szennyvíztisztítóknál és akvárium 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 anyagcsereje 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 nitrogénvesztésének megakadályozása céljából nitrápirint 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.

A nitrifikáló baktériumok szokásos kemolitotróf anyagcsere tevékenységük mellett képesek reakcióba lépni és akár előállítani is gáz halmazállapotú nitrogén-oxidokat ( $\text{N}_2\text{O}$ ,  $\text{NO}$ ,  $\text{NO}_2$ ). A *Nitrosomonas eutropha* például az ammónia oxidációhoz  $\text{NO}$ -t is igényel, sőt aktivitását a  $\text{NO}_2$  fokozza. Oxigén hiányában a *Nitrosomonas eutropha*  $\text{N}_2\text{O}$ ,  $\text{NO}$  és  $\text{N}_2$  képződését eredményező denitrifikációs folyamatra is képes. Az utóbbi anyagcsere aktivitás ismeretében a kutatók ma már úgy tartják, hogy az ammóniaoxidáló baktériumok is hozzájárulhatnak az üvegházhatást fokozó  $\text{N}_2\text{O}$  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 alumínatokból a fák gyökereire mérgező hatású alumínium-ion ( $\text{Al}^{3+}$ ) 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 sejteikben az eukarióták sejtservecskéihez 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 *Brocardia 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 glicerinnel 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 köztermékeknek (pl. a hidrazinnak) a citoplazmába való kijutását. Az anammoxoszóma belsejében található 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.)

## 10.6. Szulfát- és kénredukáló baktériumok (Makk Judit)

A szulfátot ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) és az elemi ként ( $\text{S}^0$ ) elektronakceptoroként, illetve szerves anyagokat vagy  $\text{H}_2$ -t elektrondonorként hasznosító anaerob respiratórikus anyagcserét folytató baktériumok nagy számban találhatók a természetben. A szulfát-ion ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) és/vagy az elemi kén ( $\text{S}^0$ ) redukciója során  $\text{H}_2\text{S}$ -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 előállításához elektronakceptoroként 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 szulfít-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*), Desulfobacteriaceae (pl. *Desulfobacter*, *Desulfobacterium*, *Desulfonema*, *Desulfosarcina*) 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 osztályba tartozó SRB többi tagja mezofil, vagy néhány esetben pszichrofil (pl. *Desulfofrigus*, *Desulfofaba*).

A szulfátredukálók második legnagyobb csoportja a kis G+C-tartalmú Gram-pozitív endospóráképző nemzetségek (*Desulfotomaculum* és *Desulfosporosinus*) a Firmicutes Peptococcaceae családján belül. Endospóra képzésük révén nagy túlélők a természetben, túlélhetnek 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 *Thermodesulfovibrium* a törzsfő mélyen elágazó Thermodesulfovibrio törzsében. Mindkét nemzetség termofil fajokot 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 sejtalkép (vibrio, illetve pálca) és a DNS G+C tartalma (30, illetve 34 mol%) tekintetében.

Végül a disszimilatórikus szulfátredukáció 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 szulfátredukáció 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 kémiaiilag különösen reaktívak (többek között különböző fémekkel, vastartalmú fehérjékkel, vagy ásványi anyagokkal és az oxigénnel szemben is), ami által nagy hatással lehetnek az adott

környezet kémiai viszonyaira és élőlényeire. Toxicitásuk ellenére, a szulfid-ionok nagy jelentőséggel bírnak azonban számos más mikroorganizmus számára. Elektronodonorként 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 elektronodonorok 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 acetáig 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 elektronodonorok 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. Fajtoktól függően a zsírsav oxidáló szulfátredukálók acetátból ugyanúgy, mint hosszabb szénláncú zsírsavakból (pl. C<sub>12</sub>-C<sub>18</sub>) CO<sub>2</sub>-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<sub>4</sub><sup>2-</sup>) redukciója a molekuláris hidrogén (H<sub>2</sub>) oxidációjával kapcsolódik, és a sejtek felépítéséhez szükséges szén a szén-dioxid asszimilációja révén épül be. A szén-dioxid asszimilációja a redukzív citrátkör (pl. *Desulfobacter hydrogenophylus*), vagy a fajok többségénél a redukatív acetyl-koenzimA útvonalon valósul meg (pl. *Desulfotomaculum orientis* és *Desulfobacterium autotrophicum*). Egyes fajoknál kimutatták a klórozott aromás, illetve alifás vegyületek redukatív dehalogénezését is (pl. *Desulfomonile*), valamint először náluk írták le a hosszú egyenes szénláncú (C<sub>13</sub>-C<sub>18</sub>) szénhidrogének (pl. olajszármazékok) szigorúan anaerob körülmények között megvalósuló lebontását. A szulfátredukálók között viszonylag kevés a N<sub>2</sub> fixáló.

A baktériumok szulfátredukáló nevüket is közös elektronakceptorukról a szulfátról kapták, amit adenosin-foszfoszulfáton (APS) és szulfiton keresztül redukálnak szulfiddá (lásd 8.2.1. alfejezetben részletesen). Egyes fajok képesek az elemi kén (S<sup>0</sup>), szulfit (SO<sub>3</sub><sup>2-</sup>), tiosulfát (S<sub>2</sub>O<sub>3</sub><sup>2-</sup>), illetve szulfonátok mint pl. izetionát (HO-CH<sub>2</sub>-CH<sub>2</sub>-SO<sub>3</sub><sup>-</sup>), 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<sub>2</sub>, molekuláris hidrogén és ATP (10.6/2. táblázat).

**10.6/1. táblázat. A kén oxidációs száma különböző vegyületeiben és a szulfátredukáló baktériumok leggyakoribb elektronodonorjaira példák**

| Kénvegyületekben a S oxidációs számai és a szulfátredukálók elektronodonorjai |                               |
|-------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------|
| Kénformák                                                                     | Oxidációs számok              |
| szerves-S (SH-csoport)                                                        | -2                            |
| H <sub>2</sub> S                                                              | -2                            |
| elemi kén (S <sup>0</sup> )                                                   | 0                             |
| tiosulfát (S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup> )                      | +2 (átlag egy kénre számítva) |



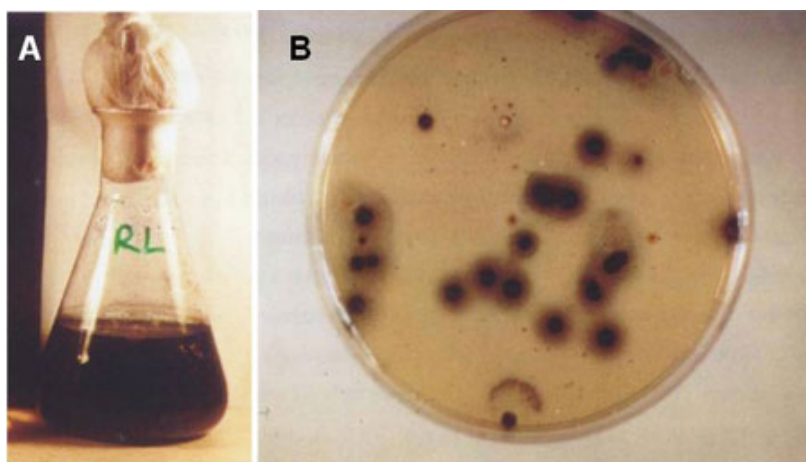
| <b>Kénvegyületekben a S oxidációs számai és a szulfátredukálók elektrondonorjai</b> |                               |
|-------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------|
| tetrationát ( $S_4O_6^{2-}$ )                                                       | +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                            |
| <b>Szulfátredukálók elektrondonorjai</b>                                            |                               |
| $H_2$                                                                               | 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 tenyésztethetők. 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 sejtleik 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. *Desulfovibrio*) és görbült pálcikákat (pl. *Desulfovibrio*), kokuszokat (pl. *Desulfococcus*), illetve szarcina csoportokba rendeződött sejteket (*Desulfosarcina*). A pálcika alakúak közül többen monotrich, vagy lofotrich csillókkal mozognak, a *Desulfonema* fajknál viszont egy különleges csúszó-sikló helyváltoztató mozgást (úgynevezett „gliding” mechanizmus) találunk.

A *Desulfovibri*okat lehet tenyésztetni 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**).





**10.6/1A-B. kép. Szulfátredukáló baktériumok tenyésztéseiről készült képek** A vas(II)-szulfid kicsapódás miatt a szulfátredukáló baktériumok feketére színezik a vassókat tartalmazó táplevest (A), illetve fekete kolóniákat 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 lélegző, és így gyorsabban növekedő vas- és nitrátlélegző 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 vízi 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, brakkvízü 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 szulfidprodukción és a vas-szulfid felhalmozódás eredményeként jönnek létre. A szulfátredukálók aktivitásában nyári maximumok figyelhetők 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<sub>2</sub> anaerob redukciójából nyerik sokszor molekuláris hidrogént használva elektrondonorként. A metanogének csak bizonyos parciális nyomás felett tudják hasznosítani a hidrogént, ezalatt a CO<sub>2</sub> 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 azért 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 természetes emésztőrendszeréből és a kérődzők bendőjéből, ahol metanogén és homoacetogén baktériumok kompetitorai. 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 opportunistá patogén is lehet.

A szulfátredukció a növényekre és állatokra káros hatású is lehet. A tengeri és az édesvízi makrofitonok rizoszférajában megtelepedő szulfátredukálók aktivitása a növények vegetatív növekedése idején megnő, ugyanis ekkor a növények exudátumok formájában nagyobb mennyiségben szerves vegyületeket juttatnak ki környezetükbe. A szulfátredukálók 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. Vizekben az algavirágzások nyomán kibontakozó intenzív szulfát redukció a halpopulációban nagymértvű és gyors veszteségeket okozhat.

Ipari alkalmazásokban szintén fontos, gyakran káros szerep jut a szulfátredukálóknak. Szennyvíztisztítóknak 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 nehézfém-tartalmú bányá- 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 termelő 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 szulfátredukáló 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 fajok 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, szulfidot, vagy tiosulfátot használnak elektronakceptorként miközben kén-hidrogént állítanak elő (**10.6/2. táblázat**).

Mint disszimilatorikus 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, tenyésztési kísérletek alapján számukra az optimális hőmérséklet 83 °C, de a víz forráspontja közeli hőmérsékleten (92-100 °C) is jól tenyészthető. Elektronodonorként 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 szulfidot szulfiddá redukálja. Az obligát kemolitotrófautotróf *Archeoglobus lithotrophicus*t az Északi-tengeri olajmező vizéből izolálták, H<sub>2</sub> oxidációra képes CO<sub>2</sub> és szulfát jelenlétében.

A szulfátredukáló Archaea képviselői kemolitoautotróf módon növekednek H<sub>2</sub> és CO<sub>2</sub> jelenlétében, vagy kemoorganotróf módon formamid, laktát, piruvát, glükóz és komplex szerves anyagok (keményítő, pepton), vagy lithoheterotróf módon H<sub>2</sub> és acetát, laktát, piruvát és más szerves komponensek jelenlétében. Bár olajmezők környékéről gyakran kimutatott baktériumok, de szénhidrogén, ásványi olaj hasznosításukat még nem sikerült igazolni.

## 10.6.2. Kénredukáló baktériumok

A disszimilatörikus kénredukáló baktériumokra jellemző, hogy az elemi kén ( $S^0$ ,  $S_8$ ) redukciójára képesek, de a szulfát-ionéra nem. A kénredukálók a prokariótákban 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. Tenyésztési kísérletekkel igazolták, hogy a *Desulfuromonas acetoxidans* 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 kénredukálóként 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*akra). 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* azonban abban különbözik az előbbiektől felsorolt fakultatív kénredukálóktól, hogy a kénformák közül csak az elemi ként tudja elektronakceptorként felhasználni.

Mérsékelt 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 *Pyrodictum* tenyésztési 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 hydrogenophilat* 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 mérsékelt termofil szervezetek, de a kénredukáló Archaeak mindegyike hipertermofil. A mezofil disszimilatörikus kénredukáló baktériumok hasonló élőhelyeken fordulhatnak elő (pl. édesvízi és tengeri üledék), mint a disszimilatörikus szulfátredukációra 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. *Pyrodictum*, *Pyrolobus*) együtt fordulnak elő. A hipertermofil kénredukálók tipikus előfordulási helyei szolfatárak, hőforrások, tengerek hidrotermális régiói.

10.6/2. táblázat. Szulfát- és kénredukáló baktérium nemzetségek jellemző tulajdonságai

| Nemzetségek                                                                  | Jellemzők                                                                                                                                             |
|------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>Részleges oxidálók (szerves anyagokat csak acetátig képesek oxidálni)</b> |                                                                                                                                                       |
| <i>Desulfovibrio</i>                                                         | poláris csillózat, Gram-negatív görbült pálcikák, tartalmaznak deszulfoviridint (zöld színű fehérje, disszimilatörikus szulfid-reduktáz egyik típusa) |
| <i>Desulfomicrobium</i>                                                      | Gram-negatív mozgó pálcikák, deszulfoviridint nem képeznek                                                                                            |

| Nemzetségek                                                                                            | Jellemzők                                                                                                                                                                                                                                                                   |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <i>Desulfohalobacter</i>                                                                               | Gram-negatív vibriok, deszulfoviridint nem képeznek                                                                                                                                                                                                                         |
| <i>Desulfohalobacter</i>                                                                               | mozgó pálcikák, glikolátot és glioxalátot hasznosítják                                                                                                                                                                                                                      |
| <i>Desulfotomaculum</i>                                                                                | Gram-negatív egyenes, vagy görbült pálcikák, peritrich vagy poláris csillózat, deszulfoviridint nem képeznek, endospórások, acetátot hasznosítják E-forrásként, Firmicutes törzsbe tartozók                                                                                 |
| <i>Desulfomonile</i>                                                                                   | pálcikák, 3-klór-benzoát redukív dehalogenezése során benzoátot képeznek                                                                                                                                                                                                    |
| <i>Desulfobacula</i>                                                                                   | ovális, vagy kokkusz alakúak, aromás vegyületek oxidálására képesek (pl. toluolt CO <sub>2</sub> -vé)                                                                                                                                                                       |
| <i>Archaeoglobus</i>                                                                                   | Archaeak, hipertermofilek (op. T 83 °C), elektrondonorként H <sub>2</sub> -t, formiátot, glükózt, laktátot és piruvátot használnak, elektronakceptorként szulfátot, tiosulfátot, szulfítot használnak                                                                       |
| <i>Desulfobulbus</i>                                                                                   | Gram-negatív ovális alakú sejtek, deszulfoviridint nem képeznek, egyesek egy poláris csillóval mozognak, hasznosítják a propionátot elektrondonorként (acetát és CO <sub>2</sub> termelődik)                                                                                |
| <i>Desulforhopalus</i>                                                                                 | görbült pálcikák, gáz vezikulumosak, pszichrofilek, elektrondonorként laktátot, propionátot, vagy alkoholokat hasznosítanak                                                                                                                                                 |
| <i>Thermodesulfobacterium</i>                                                                          | kis méretűek, Gram-negatív pálcikák, tartalmaznak deszulfoviridint, termofilek, op. T 70 °C, éter-kötésű lipideket tartalmaznak                                                                                                                                             |
| <b>Teljes oxidálók (szerves vegyületek [acetátot is] oxidációjával CO<sub>2</sub>-t állítanak elő)</b> |                                                                                                                                                                                                                                                                             |
| <i>Desulfobacter</i>                                                                                   | pálcikák, deszulfoviridint nem képeznek, egyesek poláris csillóval mozognak, csak az acetátot oxidálják CO <sub>2</sub> -vé citrát-ciklus által                                                                                                                             |
| <i>Desulfobacterium</i>                                                                                | pálcikák, néhányuk gáz vezikulumot tartalmaz, tengeriek, autotróf életmódra képesek acetil-koenzimA útvonalon                                                                                                                                                               |
| <i>Desulfococcus</i>                                                                                   | Gram-negatív kokkuszok, nem mozgók, tartalmaznak deszulfoviridint, C <sub>1</sub> -C <sub>14</sub> -es zsírsavakat oxidálnak CO <sub>2</sub> -vé, autotróf életmódra képesek acetil-koenzimA útvonalon                                                                      |
| <i>Desulfonema</i>                                                                                     | nagy méretűek, fonalas csúszó-sikló mozgásúak, Gram-pozitívok, egyesek tartalmaznak deszulfoviridint, C <sub>1</sub> -C <sub>12</sub> -es zsírsavakat oxidálnak CO <sub>2</sub> -vé, autotróf életmódra képesek acetil-koenzimA útvonalon (H <sub>2</sub> az elektrondonor) |
| <i>Desulfosarcina</i>                                                                                  | Gram-negatív szarcinák, deszulfoviridint nem képeznek, C <sub>1</sub> -C <sub>14</sub> -es zsírsavakat oxidálnak CO <sub>2</sub> -vé, autotróf életmódra képesek acetil-koenzimA útvonalon (H <sub>2</sub> az elektrondonor)                                                |
| <i>Desulfarculus</i>                                                                                   | Gram-negatív vibriok, deszulfoviridint nem képeznek, C <sub>1</sub> -C <sub>18</sub> -es zsírsavakat hasznosítanak elektrondonorként                                                                                                                                        |
| <i>Desulfacinum</i>                                                                                    | Gram-negatív kokkuszok, vagy ovális alakúak, C <sub>1</sub> -C <sub>18</sub> -es zsírsavakat hasznosítanak elektrondonorként, képesek autotróf életmódra, termofilek                                                                                                        |
| <i>Desulforhabdus</i>                                                                                  | Gram-negatív pálcikák, nem mozgók, zsírsavakat CO <sub>2</sub> -vé oxidálják                                                                                                                                                                                                |
| <i>Thermodesulforhabdus</i>                                                                            | Gram-negatív mozgó pálcikák, termofilek, C <sub>1</sub> -C <sub>18</sub> -es zsírsavakat hasznosítanak                                                                                                                                                                      |
| <b>Disszimilatőrikus kénredukálók</b>                                                                  |                                                                                                                                                                                                                                                                             |
| <i>Desulfuromonas</i>                                                                                  | 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 redukív dehalogénezik                   |
| <i>Desulfurella</i>                                                                                    | Gram-negatív mozgó rövid pálcikák, acetátot igényelnek, termofilek                                                                                                                                                                                                          |
| <i>Sulfurospirillum</i>                                                                                | kis méretű vibriok, redukálják a S <sup>0</sup> -t miközben H <sub>2</sub> -t, vagy formiátot elektrondonorként hasznosítják                                                                                                                                                |



| Nemzetségek          | Jellemzők                                                                                                                                                                                                                                                                                                        |
|----------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <i>Campylobacter</i> | Gram-negatív görbült pálcikák (vibriok) poláris csillóval, szulfát redukcióra nem képesek, anaerob körülmények között redukálják az elemi kén, szulfítot, 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 kén, szulfítot, 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) | +             | +       | +          | +       |
| Kemolithoheterotróf                | +             | +       | -          | +       |
| Kemoorganotróf heterotróf          | -             | +       | -          | +       |

A specializált anyagcserét folytató obligát kemolitotróf szervezetek szervetlen energiaforrást igényelnek, és az ősbaktériumok kivételével, melyek a redukált 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 kemolithoheterotróf 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.

A legtöbb szintelen kénbaktériumnak neutrális 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 szintelen kénbaktériumok körében a növekedéshez szükséges optimális hőmérsékleti értékek 4°C és 95°C között találhatók. A legtöbb ismert szintelen kénbaktérium mezofil szervezet, de a vulkáni működésekhez köthető szolfatárakban vagy a mélytengeri hévforrásokban termofil (pl. a *Thermothrix thiopara*), sőt hipertermofil (pl. a *Sulfolobus acidocaldarius*, az *Acidianus infernus*) kénoxidáló prokarióta szervezetek is előfordulnak.

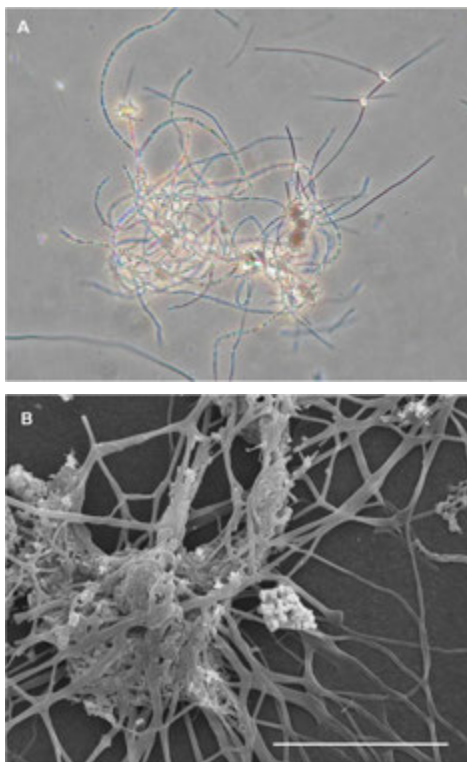
A Betaproteobacteria osztályba tartozó *Thiobacillus* és a vele közeli rokonságban lévő nemzetségek képviselői rendszerint szabályos pálcika alakú sejtekkel rendelkeznek, és morfológiai alapon nem különböztethetők meg a többi pálcika alakú, Gram-negatív sejtfal szerkezettel rendelkező kemolitotróf baktériumtól. 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 bányai 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 típus törzse egy szénbánya meddőhányójából származik.

Az extrém acidofil és obligát kemolitotróf autotróf anyagcserét folytató *Thiobacillus ferrooxidans* (ma *Acidithiobacillus ferrooxidans*) faj típus törzsét 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 típus törzs kitenyésztését követően számos további baktérium törzs 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 kemolitotróf anyagcseréjű baktériumokat izoláltak, melyeket *Thiobacillus albertensis* és *Thiobacillus plumbophilus* fajokként írtak le. A *Thiobacillus thiooxidans* (ma *Acidithiobacillus thiooxidans*) faj típus törzsét 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 mérsékelt 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.





**10.7/1A-B. kép. *Thiothrix* baktériumtelepről készült fény (A) és elektronmikroszkópos (B) felvételek**

(méretarány 20  $\mu\text{m}$ ) (Fotó: A, Miseta Roland; B, Makk Judit)

Az *Achromatium* nemzetségbe főként kénhidrogént tartalmazó édesvízi üledékekben előforduló, nagyméretű (10-100  $\mu\text{m}$  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 elektrondonorként és energiaforrásként is szolgálnak, és szulfid-ion hiányában szulfáttá oxidálódva eltűnhetnek a sejtekből. Az *Achromatium* sejtek az apró kénszemcséken kívül, nagyméretű kalcit ( $\text{CaCO}_3$ ) 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 összekapcsolódásával akár több 100  $\mu\text{m}$  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) rizoszféra. 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. disszimilatorikus 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  $\mu\text{m}$  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

*Thioploca* fonalak alkotta kötegek a tengerfenéken sűrű baktériumszövedéket hoznak létre. Az első ilyen tengerekben kialakuló bakteriális bevonatot 1977-ben Peru és Chile kontinentális talapzatánál fedezték fel, jóval a *Thioploca* fajok édesvízi 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<sup>2</sup> területen látható. A *Thioploca* sejtek alkotta hüvelyes struktúrák nedves tömege 90 m-es tengermélységben elérheti a 800 g/m<sup>2</sup>, ezen belül a bakteriális fonalak tömege a teljes hüvelyes struktúra tömegének mindössze csak 10%-a. A hüvelyes struktúrák körülbelül 20%-a egyénél 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 hüvelyes struktúrák összefonódása által létrejött hálózatos szerkezet az üledék stabilizálásában is részt vesz. A *Thioploca araucae* faj ökológiai jelentőségét az adja, hogy hidszerepet 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<sup>2</sup> biomaszra tömeget is elérő, és a sejtjeikben raktározott kéncseppecskéktől fehéren ragyogó, gyöngyszerű sejtrendeződést mutató „baktériumóriásokra”. A soksejtű *Thioploca* és *Beggiatoa* fajoktól eltérően a *Thiomargarita* sejtek átlagosan 12 sejtből álló, és vékony nyálka burokkal egymáshoz kapcsolódó 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 ( $\text{Fe}^{2+}$ ) oxidálására képesek miközben ferri-ion ( $\text{Fe}^{3+}$ ) 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 pszichofilek. 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.

*Acidithiobacillus ferrooxidans* (régi neve *Thiobacillus ferrooxidans*)

Az *Acidithiobacillus ferrooxidans* obligát kemoautotróf szervezet. Autotróf életmódja során ferro-ionok ( $\text{Fe}^{2+}$ ) mellett redukált kénformák (szulfid, tioszulfát, tetrations, tritons, elemi kén) oxidálásával is képes ATP előállítani, miközben  $\text{CO}_2$ -t fixál Calvin-ciklussal (lásd 8.2.3. fejezet). Acidofil mikroba, olyan savanyú környezetekben él, ahol a vas autoxidációja már nem lehetséges. Gram-negatív sejtfalú, 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* 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 tenyészetét 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 inkusztáltak. 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.

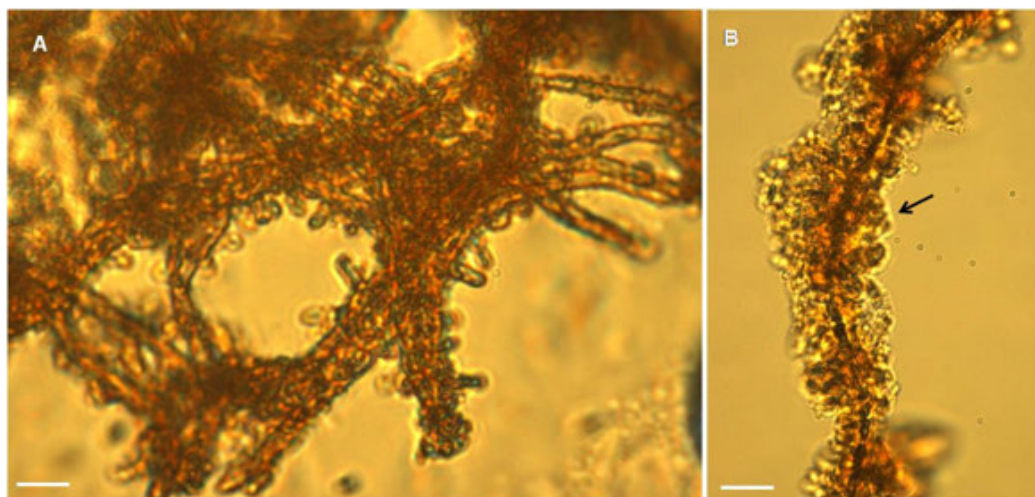
Szigorúan aerob, de egyes törzseinél kimutatták, hogy anaerob körülmények között az elemi S oxidációját a ferri-ion ferro-ionná történő redukcióval köti össze. Ez alapján a *Acidithiobacillus ferrooxidans* fakultatív anaerob baktérium.  $\text{NH}_4^+$ -t és  $\text{NO}_3^-$ -ot használ nitrogén forrásként és  $\text{N}_2$  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 ( $\text{FeS}_2$ ) 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), köszönnek kénmentesítése, vagy éppen urán kinyerése ásványokból (lásd 9.5.3. alfejezet).

*Sphaerotilus* és *Leptothrix* nemzetségek

*Sphaerotilus* és *Leptothrix* nemzetségek tagjai Gram-negatív sejtfalú mikroorganizmusok és csillókkal rendelkeznek. Egyenes pálcika alakú sejtjeik gyakran lineáris sorrendben összekapcsolódva fonalas formát alkotnak. A *Leptothrix* sejtek általában 0,6-1,5  $\mu\text{m}$  átmérőjűek és 1,5-14  $\mu\text{m}$  hosszúságúak, a *Sphaerotilus*ok viszont 1,2-2,5 x 1-10  $\mu\text{m}$ -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 inkusztációk nélkül áttetsző struktúra, felszíne *Leptothrix*eknél szemcsés (rűcskös), 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 összekötve sejt felszíni 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**).



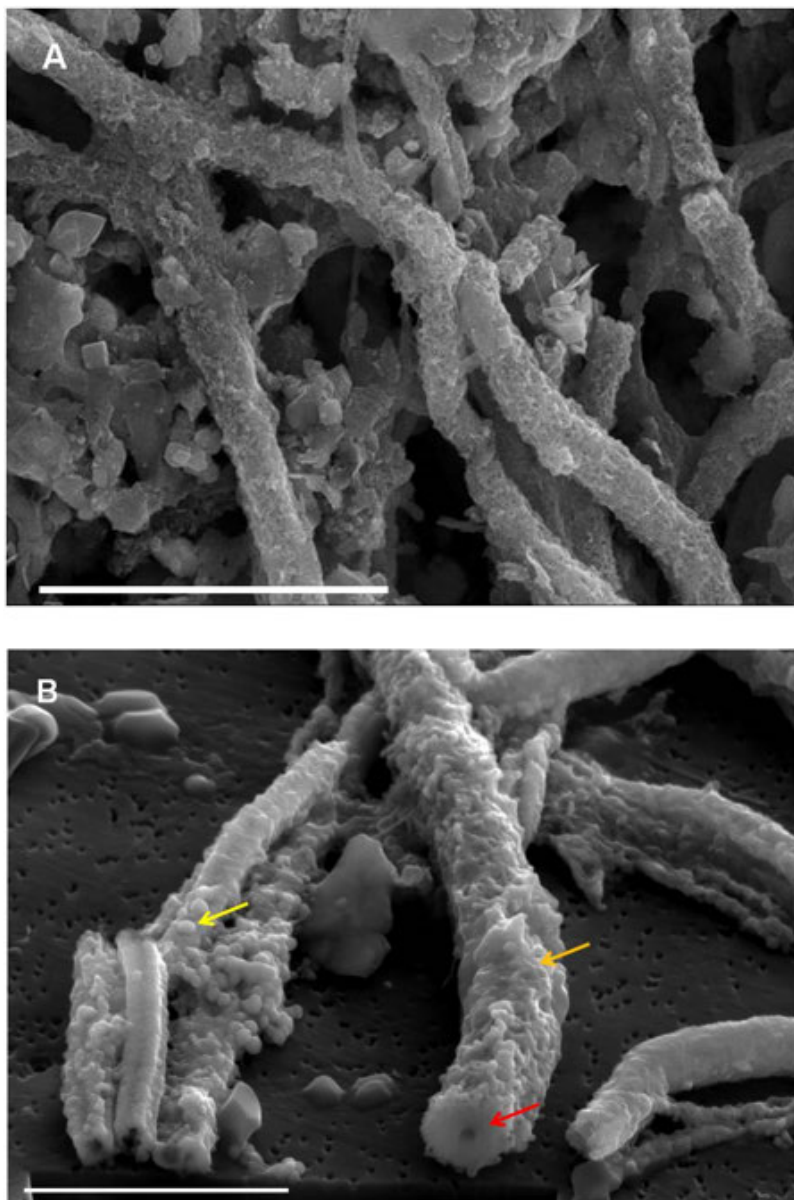
**10.8/1A-B kép. A Rudas-fürdő Török-forrásból származó vöröses színű biofilmekről készült fénymikroszkópos felvételek**

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. Tenyésztési 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).

Tenyésztési kísérletek 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 lerakódása 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 inkruztációk) állnak. Az előregedő hüvelyek törékennyé válnak és kicsiny méretű részecskékké fragmentálódva figyelhetők meg (**10.8/2A-B. képek**).





**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 glutáraldehydes oldatban fixálták és liofilizálással történt a kiszáritásuk. 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 részekon amorf (narancssárga nyíl), míg másutt gömbszerű (citromsárga nyíl) ásványos inkrusztációk fedezhetők fel a hüvely felszínén. (méretarány 5  $\mu$ m). (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 túllépi 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 *Bdellovibriok* és bakteriofágok nem képesek a hüvelyen átjutni.

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 ráakodott nyálka jó közeg lehet a biofilmek kialakítására. A biofilmek sűrű bevonatot alkothatnak szilárd felszíneken, ami szintén védelmet és megfelelő, változatos étletet biztosít különféle mikroorganizmusoknak. Ismert, hogy a biofilmet képező sejtek tápanyag szegény környezetekben a felületekre kiüledett 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 sejtrel 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.

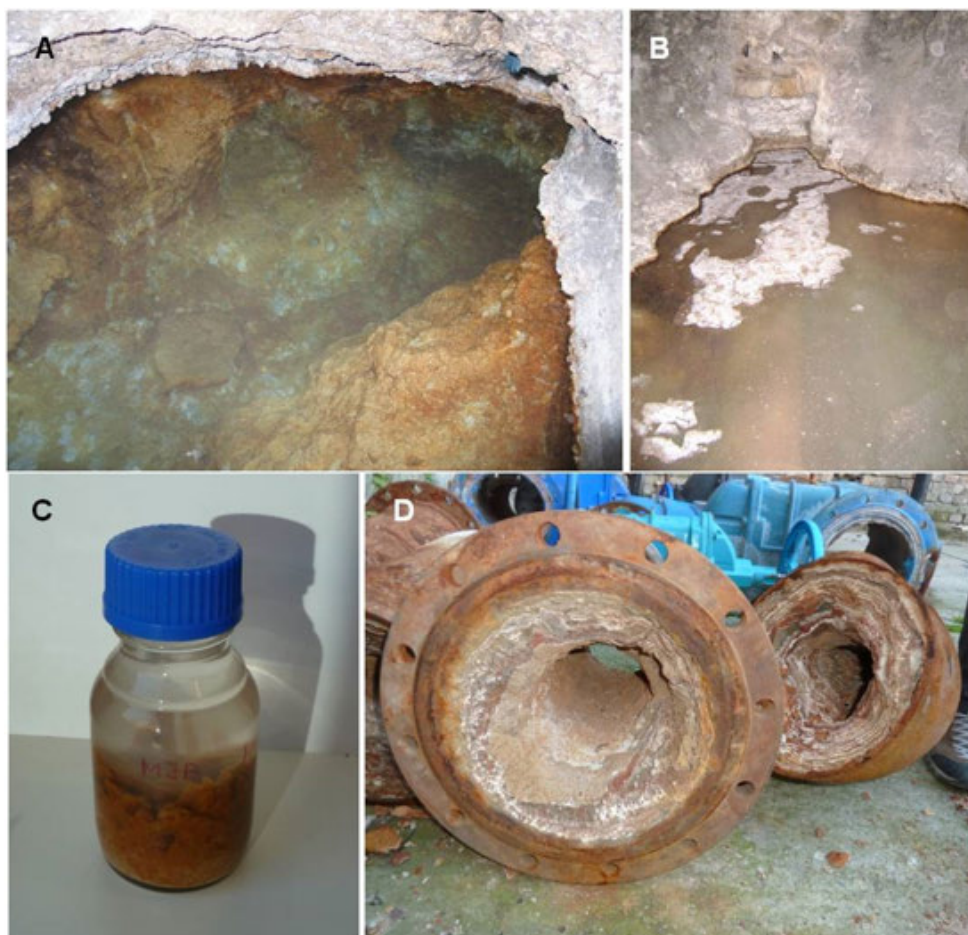
Szigorúan aerobok, respiratórikus és kemoorganotróf szervezetek. A mai napig vitatják, hogy ezek a szervezetek a ferro-iont tudják-e hasznosítani elektrondonorként, és így autotróf szervezetek, vagy mixotrófok és szerves anyag az elektrondonoruk. A Mn(II) oxidációra való képesség csak a *Leptothrix*ekre jellemző, a *Sphaerotilus*okra nem. A *Leptothrix*eket 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”-vasérccek 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 édesvízi 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 vízvezetékben (**10.8/3D. kép**). Ha mangán vegyületeket is oxidálnak, akkor a bevonatuk színe sötétebb barnává válik a mangánvegyületek felhalmozódása miatt.





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 vezetékcsővének kicserélt szerelvény darabjai. A cső belső falán vastag réteges szerkezetű vastartalmú biofilm maradványos vízkő kiválás látható (D) (Fotók: A és B, Eröss 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 nehézfémekkel terhelt szennyvizek tisztításában.

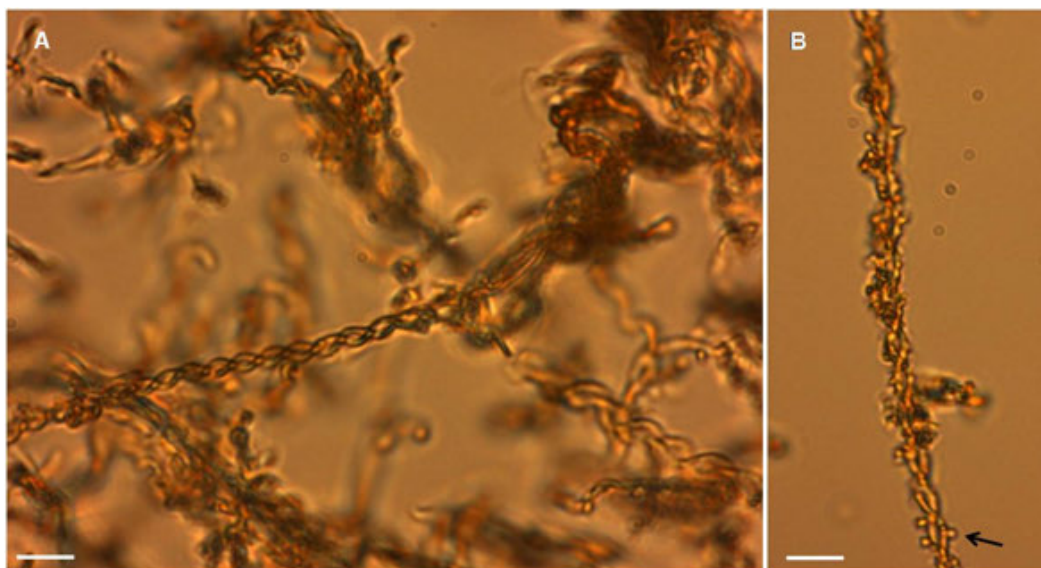
A hüvelyes baktériumok elszaporodása bizonyos ipari technológiai folyamatok során sokszor gondot okoz. Rozsdaálló acéltárgyak korrózióját, vagy éppen vízvezeték rendszerek eldugulását okozhatják. Az eleven iszapos szennyvíztisztító rendszerekben, ha fonalas formák (pl. *Sphaerotilus natans*) túlzottan 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) enzimatis oxidálásából nyernek energiát, de képesek cukrok (glükóz, fruktóz és szacharóz) hasznosítására is. Kemolitotróf autotróf életmódjuk során a  $CO_2$ -ot Calvin-ciklussal fixálják.

Vese alakú sejtjeik ( $0,5-0,8 \times 1,6-2,5 \mu\text{m}$ ) jellegzetes megcsavart szalaghoz hasonló hosszú nyúlvánnyal (nyél) (átmérője  $0,3-0,5 \mu\text{m}$  és hosszúsága  $400 \mu\text{m}$ -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.  $2 \text{ nm}$  átmérőjű) egymás köré tekeredő tömegéből áll. A rostokat jelentős mennyiségű vasvegyület boríthatja, amelyben mangánvegyületek lerakódása nem figyelhető meg. Gram-negatív sejtfalú 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 sejtömegük 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  $47^\circ\text{C}$ -os) gyakran *Leptothrix* és *Sphaerotilus* fajokkal együttesen mutathatók ki. Vízmintákból jellegzetes, össze nem tévesztendő morfológiájuk alapján jelenlétüket főként fény, illetve elektronmikroszkópos vizsgálatokkal detektálják. Nehezen tenyésztethető voltak 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*-ra 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  $2 \mu\text{m}$ ) (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 *Thiodictyon* nemzetség (pl. L7 törzs).

A bíbor baktériumok számára a ferro-ion (ferro-karbonát/ferri-hidroxid pár redoxpotenciálja  $\sim +200 \text{ mV}$ , pH 7) energetikailag kevésbé előnyös elektrondonor, mint a szulfid-ion (a szulfid/kén pár redoxpotenciálja  $-180 \text{ mV}$ ), amelyet széleskörben hasznosítanak az anaerob fototrófok. A vasoxidációra is képes fototróf baktériumok az oldatban lévő ferro-ionokat és  $\text{FeS}$  vagy  $\text{FeCO}_3$  ásványokat oxidálni leginkább, viszont kristályos ásványokat, mint magnetit ( $\text{Fe}_3\text{O}_4$ ), vagy pirit ( $\text{FeS}_2$ ) 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

*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 tenyésztési 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 anyagszerepel. A Hyphomicrobiaceae családba tartozó másik mikroorganizmust, a *Rhodopseudomonas palustris* vasban gazdag mikrobiális szövetekben 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 akumulálnak. A természetes élőhelyeken a *Siderocapsa* 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 kokusz 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 *Thermoplasmata*knak. Két ismert fajuk a *Ferroplasma acidiphilum* és a *Ferroplasma acidarmanus*. Sejtjeik pleomorfak, a *Thermoplasmata*khoz hasonlóan sejtfa nélküliek. Kemolitotróf életmódra képesek. Képesek a ferro-ion oxidálásából energiát nyerni szénasszimilációjuk (CO<sub>2</sub>-t fixálnak) számára. A pirit tartalmú ércbányákból mutathatók ki, ahol a pirit szolgál vasforrással. Mangán vegyületek oxidálására is képesek. Nem mutatnak növekedést egyéb szulfid tartalmú érceket és redukált kénformákat (elemi kén, tioszulfát, tetrations) 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 *Ferroplasmata*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



helyett  $H_2$  illetve  $H_2S$  is lehet elektrondonor. Kemoorganotrófként képesek aromás vegyületeket oxidálni ferri-ion redukálásával párosítva. Extrém termofil szervezetek, hőmérsékleti optimumuk  $85^\circ C$  körül van. Ennek megfelelően élőhelyük is extrémnek számít, ugyanis mélytengeri hidrotermális kúrtók közelében élnek. Hipertermofil tulajdonságuk okán, előtérbe kerültek a biotechnológiai alkalmazásuk miatt. Vizsgálják enzimeiket, ugyanis csak a *Ferroglobus* képesek egyedülálló módon  $80^\circ C$  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 képviselőjükéről 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                        | Hidrogenázenzim | Denitrifikáció | Mozgás | Egyéb elektrondonor      |
|-----------------------------|-------------------------------------|-----------------|----------------|--------|--------------------------|
| <b>Alphaproteobacteria</b>  | <i>Paracoccus denitrificans</i>     | M               | +              | -      | fruktóz                  |
| <b>Betaproteobacteria</b>   | <i>Achromobacter xylosoxidans</i>   | M, C            | -              | +      | fruktóz                  |
|                             | <i>Acidovorax facilis</i>           | M               | -              | +      | fruktóz                  |
|                             | <i>Aquaspirillum autotrophicum</i>  | M               | -              | -      |                          |
|                             | <i>Hydrogenophaga flava</i>         | M               | -              | +      | fruktóz                  |
| <b>Gamma proteobacteria</b> | <i>Pseudomonas carboxydovorans</i>  | M               | -              | +      | szén-monoxid             |
| <b>Firmicutes</b>           | <i>Bacillus schlegelii</i>          | M               | -              | +      | szén-monoxid, tioszulfát |
| <b>Actinobacteria</b>       | <i>Arthrobacter</i> sp.             | M               | -              | -      | fruktóz                  |
|                             | <i>Mycobacterium gordonae</i>       | M               | -              | -      |                          |
| <b>Aquificae</b>            | <i>Aquifex pyrophilus</i>           | M               | +              | +      | elemi kén, tioszulfát    |
|                             | <i>Hydrogenobacter thermophilus</i> | 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  $70^\circ C$  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 sejtekben található  $N_2$ -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,

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<sub>2</sub> fixációs mechanizmusuk ritka a természetben, az ún. hidroxipropionát útvonalon valósul meg (lásd 7.1.1.1. alfejezet). Sötétben 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 csúszó 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 törzsen belül *Chloroflexales* rend tagjaiként eddig 5 nemzetségük ismert (*Chloroflexus*, *Chloronema*, *Oscillochloris*, *Heliothrix* és *Roseiflexus*), amelyek a *Chloroflexaceae* és *Oscillochloridaceae* családban találhatók. A Chloroflexi törzsen 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 melegvízi 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-narancsszöldes mikrobiális szöveteket alkotnak. A mikrobiális szövetek 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* szövetek a hőforrás elfolyó vizében a sötétzöld színű cianobaktériumos szövetek 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 típusfaja a *Chloroflexus aurantiacus*. Bakterioklorofill-*a*-t és *c*-t tartalmaz, járulékos pigmentként β-, γ-karotint és OH-γ-karotin glükozidos észtereket. *In vivo* a sejteknek az egyik abszorpciós csúcsa 740 nm-nél van, közel az infravörös régióhoz (IR), ami a kloroszómákban található bakterioklorofill-*c*-nek 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<sub>2</sub>-t fixál szulfid, vagy molekuláris hidrogén (H<sub>2</sub>) jelenlétében.

Néhány törzsnél kiderült, hogy piroszölősav 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 szövetek 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 brackvízi környezetekben, mikrobiális szövetek tagjaiként szulfidokban gazdag meleg forrásvezekben, sekély folyóvizekben és brackvízi alkalikus szódavizekben. Optimális hőmérséklet számukra a 28-30 °C, de szaporodnak akár 40 °C-os szulfidtartalmú langyos forrásokban is. Más fajokat, mint a vastag fonalas *Oscillochloris chryseá*kat viszont nagy szerves anyag tartalmú háztartási szennyvízi elfolyók üledékének felszínéről mutathatók ki.

A *Chloronema* gyakran édesvízi tavak kemoklin alatti régióiból izolálhatók. A nemzetség egyik fajtát, 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  $\beta$ -, és a  $\gamma$ -karotin. *In vivo* sejteiknek abszorpciós maximuma 748 és 852 nm-nél van az infravörös tartományban.

Körülbelül 0,8 és 1,4  $\mu\text{m}$  átmérőjű fonalaikat nem, vagy csak vékony rétegben veszi körül külső nyálkás burok. Az *Oscillochloris chrysea* kivételesen nagy átmérőjű (4,5-5,5  $\mu\text{m}$ ) fonalakat képez.

Litoautotróf életmódjukhoz elektrondonorként szulfidot és/vagy molekuláris hidrogént hasznosítanak. A  $\text{CO}_2$ -t kivételes módon Calvin-ciklussal fixálják.

*Chloronema* 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 fajtát (*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  $\mu\text{m}$  átmérőjű, míg a *Chloronema spiroideum* kicsit kisebb 1,5-2,0  $\mu\text{m}$  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* Észak-Amerika nyugati felén található 55 °C-os 8,5-ös pH-jú hőforrásokból mutatták ki. Világos narancssárga színű szöveteket 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* 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 szövetek alatt. A vörös rétegben a *Roseiflexus* fonalak domináltak. Hasonló vörös színű szöveteket kimutattak Japán más hőforásaiból 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 hőforásaiból (30-50 °C, pH 7,5-8,7) is. Morfológiai és spektroszkópiai vizsgálatok alapján a Yellowstone hőforásaiból felfedezett fonalas szervezetek bár közel rokonai a *Roseiflexus castenholzii*nak, de az eltérő tulajdonságok alapján a *Roseiflexus* új fajtát képviselik.

Hiperszalin (kb. 8%-os sótartalmú) vizek mikrobiális szövetekében 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.



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  $\gamma$ -karotin származékok (keto-3,4-didehidro-OH- $\gamma$ -karotin, mixokoxantin).

A *Heliothrix*ek fotoheterotróf életmódúak. Fonalaik 1,5  $\mu\text{m}$  átmérőjűek. Sejtjeik gyakran tartalmaznak poli-hidroxibutirát granulomokat. *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  $\mu\text{m}$  átmérőjűek. Anaerob környezetben és fényben fotoheterotróf módon szaporodnak, de aerob növekedést mutatnak sötétben és aerob környezetben. Az élesztő kivonat 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 ( $\text{H}_2\text{S}$ ) elektrondonorként hasznosítani, elemi kénné ( $\text{S}^0$ ), majd szulfáttá ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) 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  $\text{CO}_2$  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  $\text{N}_2$  fixálásra is képes.

### Fiziológiai és ökológiai 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 bakterioklorofilokban 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 tenyészeik pigment összetételüktől függően zöldek, vagy barnák. A barnákra jellemző főként a bakterioklorofill-*e* mellett karotinoidként az izorenierát és a  $\beta$ -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 Ectothiorhodospiraceae 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 ( $\text{S}^{2-}$ ), az elemi kén ( $\text{S}^0$ ), néhány esetben a tiosulfát ( $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ ), és legtöbb fajnál a molekuláris hidrogén ( $\text{H}_2$ ) szolgál elektrondonorként az anoxikus fototróf anyagcseréhez. Nemrég egy *Chlorobium* fajnál kimutatták, hogy ferro-ion ( $\text{Fe}^{2+}$ ) is lehet elektrondonor a fotoszintézishez. (lásd 8.3. fejezet). Ha külső elektrondonorként kén-hidrogént oxidálnak, akkor a keletkező elemi ként granulomok formájában inkább sejten kívül halmozzák fel (pl. *Chlorobium*ok).

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 legsötétebb 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* és *Prosthecochloris phaeoasteroideae* 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  $\beta$ -izorenierátban gazdag karotinoid tartalmú barnaszínű Chlorobiaceae osztályba tartozó fajok képesek leghatékonyabban abszorbeálni. A *Thiocystis violacea*, *Chlorobium limicola* és *Chlorobium phaeobacteroides* kevert tenyésztet 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 szövetek 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* és *Chlorobium chorovibrioides*. 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* tenyésztetben gyorsan szaporítható. Emiatt konjugációs és transzformációs genetikai kísérleteket könnyen kivitelezhetők 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 *Pelodyctyon clathratiforme*) morfológiát mutatnak, általában háromdimenziós hálózatra rendeződött pálcika alakú sejtjeik gömbszerű aggregátumok formájában lelhetők fel édesvizekben. Nem mozgó, 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 vezikulumot | <i>Chlorobium</i><br><i>Chlorobaculum</i> |
| kerek, vagy ovális alakúak, vagy görbült pálcikák; nem mozgó; prosthecae-t képezők; zöld vagy barna színűek            | <i>Prosthecochloris</i>                   |
| pálcikák; csúszó mozgást mutató; zöld színűek                                                                          | <i>Chloroherpeton</i>                     |

Édesvízi környezetekben a nem mozgó, fototróf zöld kénbaktériumok sokszor konzorciumba szerveződve, szimbiózisban élnek szintelen, ostorral rendelkező kemoorganotróf baktériumokkal. Általában 12-24 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

és kén-hidrogénben gazdag régiókba is lejut) és a bakteriális biomasz 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 legelőbb 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 mikéntje 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 színük, 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. Érdekes, 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 sejtől álló "*Chloroplana vacuolata*" esetében a gáz vezikulumos zöld sejtek sorba rendeződnek váltakozva szintelen 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 szintelen 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. Tenyésztéssel kísérletekkel kimutatták, hogy a centrális sejt és az epibiont osztozása 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 Betaproteobacteria osztályba tartozóknak mutatkoztak, pl. "*Chlorochromatium magnum*" esetében a Comamonadaceae családba tartozók (pl. *Rhodospirillum rubrum*, *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, sejteik 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

a különbségeket ultravékony metszetes elektronmikroszkópos vizsgálatok alapján lehet megfigyelni. Egyesekben, mint egyszerű hólyagocskák (szférikus) fordulnak elő, másokban, mint csöves (lamelláris) testek, vagy csöves-hólyagos hálózatok, de komplex lemezes rendszerek is lehetnek. Az ilyen struktúrák számát és méretét a sejten belül 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 kén 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 kén 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- $\beta$ -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 sorolhatók. 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.

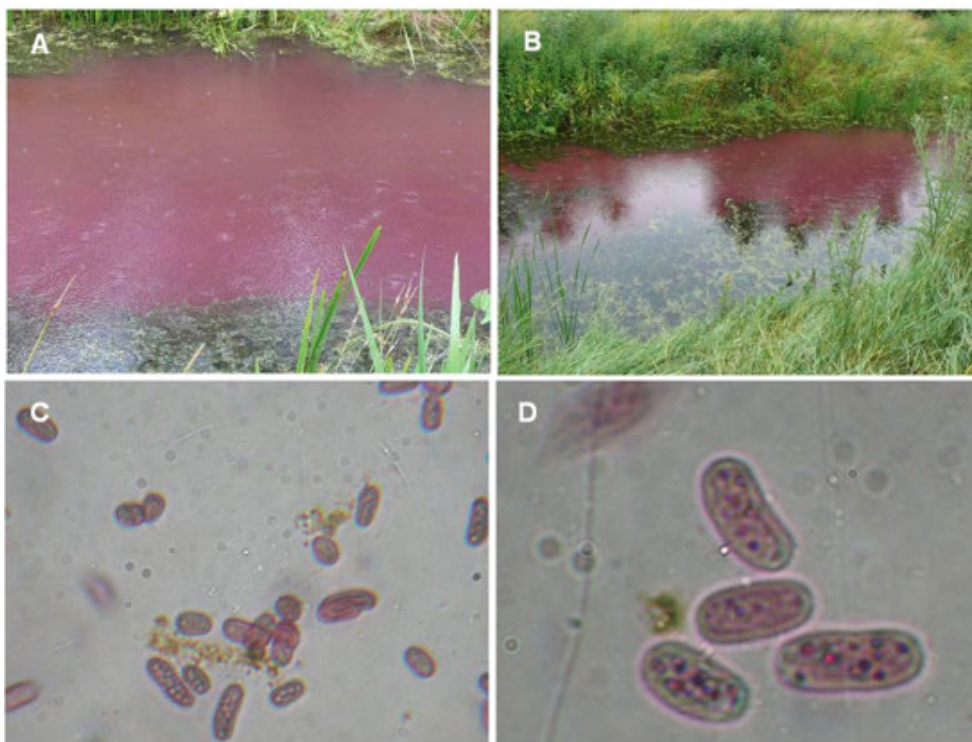
A 16S rDNS bázissorrend elemzés alapján létrehozott filogenetikai törzsfán a Chromatiaceae családba tartozók 3 nagyobb, különálló csoportba rendeződve találhatók, ami a fenotipikai tulajdonságokon alapuló csoportosítással is korrelál. Az egyik csoportba a tengeri és halofil fajok tartoznak, a másikba poláris csillókkal, de gáz vezikulumokat nem tartalmazó édesvízi fajok, a harmadikba pedig az ovális alakú, csillóval nem rendelkező, de gáz vezikulumos édesvízi fajok sorolhatók.



Sejtjeik színét pigmenttartalmuk határozza meg. Bakterioklorofil-*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 bakterioklorofil-*a* abszorpciós maximumai 380, 590-600 és 800-900 nm-nél, a bakterioklorofil-*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 bakterioklorofil-*a*-val, és egy B1020 komplex bakterioklorofil-*b*-vel) és ehhez kapcsolódó perifériás antennák (LH II; B800-850 komplexek és néhánynál még B800-820 komplexek bakterioklorofil-*a*-val). A fototróf anyagcseréjük részletes leírása 8.3.1. fejezetben található. A CO<sub>2</sub> 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 vizeitestjeiben (**10.12/1A-D. képek**).



**10.12/1A-D. kép. A vizet bíbor színűre színező bíbor kénbaktériumok tömeges elszaporodása az érdíi belvíz főcsatornában**

A bíbor színű érdíi 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

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 ( $\sim 1,0\text{-}2,0$  M NaCl), vagy extrém (több, mint 2,0 M NaCl) halofilek a *Halorhodospira*, (2) kissé halofilek ( $\sim 0,4\text{-}1,0$  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 elektronodonorként redukált kénformák jelenlétében. Fotoautotróf életmódjuk során  $\text{CO}_2$ -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 ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) 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



| Jellemzők                                                               | Nemzetségek                                                                                                                                                                |
|-------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>Az elemi ként sejten kívül felhalmozók</b>                           |                                                                                                                                                                            |
| spirillum, poláris csilló                                               | <i>Ectothiorhodospira</i>                                                                                                                                                  |
| spirillum, extrém alkalofil                                             | <i>Thiorhodospira</i>                                                                                                                                                      |
| spirillum, extrém halofil                                               | <i>Halorhodospira</i>                                                                                                                                                      |
| <b>Az elemi ként sejten belül felhalmozók</b>                           |                                                                                                                                                                            |
| <b>Nem tartalmaznak gáz vezikulumokat</b>                               |                                                                                                                                                                            |
| ovális vagy pálcika alakúak, poláris csillóval                          | <i>Chromatium</i><br><i>Allochromatium</i><br><i>Halochromatium</i><br><i>Rhabdochromatium</i><br><i>Thermochromatium</i><br><i>Isochromatium</i><br><i>Marichromatium</i> |
| kokkusz, alkalofil                                                      | <i>Thioalkalicoccus</i>                                                                                                                                                    |
| kokkusz, bakterioklorofil-b tartalmú                                    | <i>Thioflavicoccus</i>                                                                                                                                                     |
| kokkusz, diplokokkusz, tetrádok, nem mozgó, sejtek átmérője 1,2 µm-3 µm | <i>Thiocapsa</i>                                                                                                                                                           |
| kokkusz vagy ovális, poláris csilló, sejtek átmérője 2,5 µm-3 µm        | <i>Thiocystis</i>                                                                                                                                                          |
| kokkusz, sejtek átmérője 1,5 µm-2,5 µm                                  | <i>Thiohalocapsa</i>                                                                                                                                                       |
| kokkusz, sejtek átmérője 1 µm-2 µm                                      | <i>Thiorhodococcus</i>                                                                                                                                                     |
| kokkusz, sejtek átmérője 1,2 µm-1,5 µm                                  | <i>Thiococcus</i>                                                                                                                                                          |
| nagy méretű spirillum, poláris csilló                                   | <i>Thiospirillum</i>                                                                                                                                                       |
| kis méretű spirillum                                                    | <i>Thiorhodovibrio</i>                                                                                                                                                     |
| <b>Gáz vezikulumokat tartalmazók</b>                                    |                                                                                                                                                                            |
| 4-16 szabálytalan kokkuszból álló lemezeket képző pálcikák              | <i>Thiolamprovum</i>                                                                                                                                                       |
| pálcika                                                                 | <i>Lamprobacter</i>                                                                                                                                                        |
| kokkusz, vagy ovális, poláris csilló                                    | <i>Lamprocystis</i>                                                                                                                                                        |
| pálcika, nem mozgó, szabálytalan hálós szerkezetet képezők              | <i>Thiodictyon</i>                                                                                                                                                         |
| kokkusz, nem mozgó, tetrádokat képezők                                  | <i>Thiopedia</i>                                                                                                                                                           |



**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)



#### 10.12/4. animáció. Kénszemcséket felhalmozó baktériumok sokasága

Az animációban a nagyméretű, bíbor színű pálcika egy bíbor kénbaktérium (*Chromatium*), míg a fonalas formák szintelen 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  $\text{H}_2\text{S}$ -t hasznosítani elektrondonorként, de a bíbor kénbaktériumok számára ideális  $\text{H}_2\text{S}$  koncentráció (1-3 mM) a legtöbb bíbor nemkén baktérium számára már toxikus.

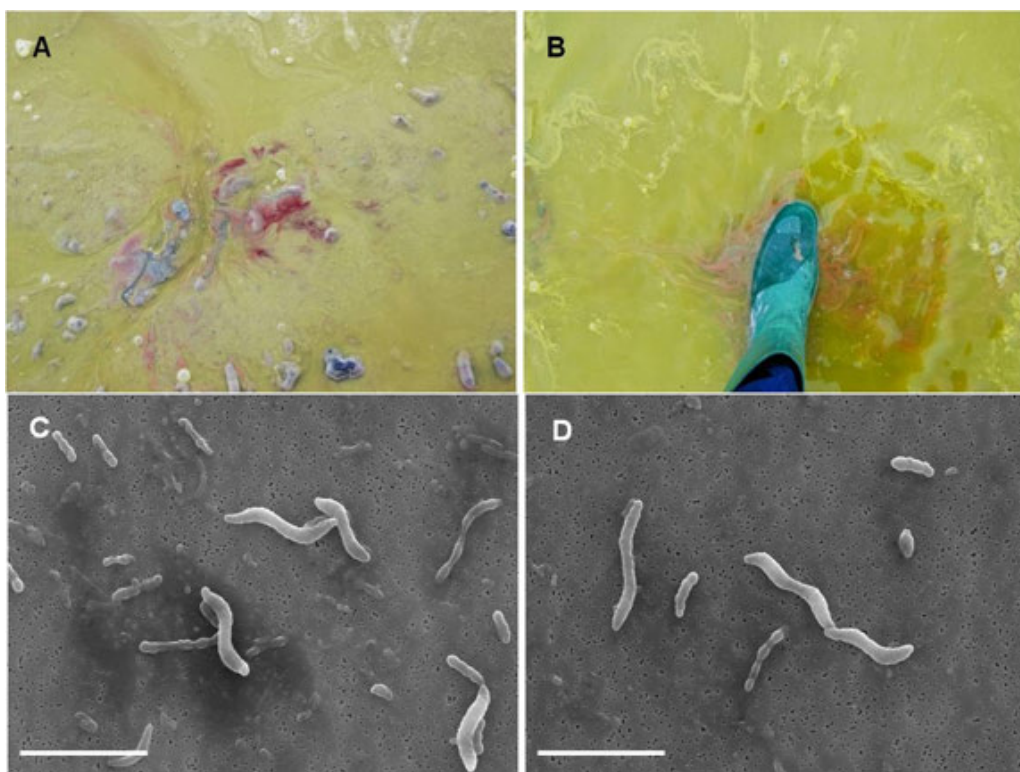
Morfológiai változatosság jellemző a bíbor nemkén baktériumokra akárcsak a bíbor kénbaktériumokra. A bíbor nemkén baktériumok az Alpha- és Betaproteobacteria osztályba tartoznak (**10.12/2. táblázat**).

A bíbor nemkén baktériumokra jellemző, hogy ftoheterotróf anyagcseréjük során szerves anyagokat hasznosít elektrondonorként és C-forrásként. A legtöbb faj fotolitoautotróf életmódra is képes, amikor is redukált kénformákat (pl. a környezetében jelenlévő kis koncentrációjú  $\text{H}_2\text{S}$ ), molekuláris hidrogén ( $\text{H}_2$ ), vagy ferro-iont ( $\text{Fe}^{+2}$ ) használ

elektronodonorként és a  $\text{CO}_2$  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 elektron donor lehet szerves anyag, vagy néhány szervezetnél a molekuláris hidrogén ( $\text{H}_2$ ). 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, szennyvízes medencékben, lagúnákban, mocsarakban, hanem üledékekben, nedves talajokban, rizsföldekben. Jelentős mennyiségben kimutathatók oldható szerves anyag tartalmú és kis  $\text{O}_2$  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 hidegvízi környezetekben is megtalálható.

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 szervesetlen nitrogénvegyületeket (pl.  $\text{NH}_4^+$  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 közti 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 baktériumokból (pl. *Rhodobacter*, *Rhodobaca*, *Rhodovulum*, *Ectothiorhodospira*, *Thiorhodospira*, *Alkalilimnicola*)



álló közösség képviselői együtt alkották a bíbor színű réteget az üledékben. Az elektronmikroszkópos vizsgálathoz a membránszűrőn dúsított mintát 5 %-os glutaraldehides oldatban fixálták. Foszfát pufferes mosás után a fagyasztás folyékony nitrogénben, majd a kiszáritás liofilizálással történt (méretarány 10  $\mu\text{m}$ ) (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 vannielii*-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* is kiszáradásnak ellenálló és hőrezisztens cisztákat képeznek.

Tenyésztésükhöz általában növekedési faktorokat igényelnek, mint biotint, tiamint, niacint, B12 vitamint és p-amino-benzoetsavat. 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*.

Színüket 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  $\text{O}_2$  jelenlétében a származékok milyen mértékben oxidáltak) és zöldestől a bézsos-barnásig változó színek jellemzőek az erősen redukzív 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* kolóniai olivazöld színűek és bakterioklorofill-*b* tartalmuk következtében abszorpciós maximumuk 1020-1030 nm között van. A *Rhodospira trueperi* kolóniai barack színűek és bakterioklorofill-*b*-t tartalmaznak, abszorpciós maximumuk 986 nm-nél van. *In vivo* a *Rhodospirillum rubrum* 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  $\text{O}_2$  jelenlétében a kemoorganoheterotróf növekedés általános a bíbor nemkén baktériumoknál. Legtöbbjük fakultatív kemotróf szervezet. Egyesek érzékenyek az  $\text{O}_2$  jelenlétére, mások jól növekednek sötétben aerob környezetben. A kemolitotróf életmódúak  $\text{H}_2$ -t vagy redukált kénformákat használnak elektrondonorként miközben elektronakceptorként  $\text{O}_2$  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,  $\text{CO}_2$ -t és  $\text{H}_2$ -t, míg piroszölősav fermentációjával acetátot, formiátot és azonos mennyiségű  $\text{CO}_2$ -t és  $\text{H}_2$ -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 a toxikus komponenssel szemben és elektrondonor a fototróf anyagcseréjükhöz. A *Rhodovulum sulfidophilum* toleranciája nagy, hasonlóan, mint a 2-3 mM-os szulfid koncentrációt toleráló *Allochrocatium vinosum*, *Rhodomicrobium vannielii* fajok esetében, míg a *Rhodobacter capsulatus* növekedését teljes mértékben 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 tiosulfátot 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 sejteikben (pl. *Rhodovulum sulfidophilum*, *Rhodovulum strictum*, *Rhodopseudomonas palustris* és *Blastochloris sulfovirens*).

#### A Betaproteobacteria osztályba tartozó bíbor nemkén baktériumok

A Betaproteobacteria osztályokhoz tartozó bíbor nemkén baktériumoknak három ismert nemzetsége van: *Rhodocyclus*, *Rubrivivax* és *Rhodoferrax*.

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. Jelenlétük között van a két faj között vitamin szükséglet és szubsztrát hasznosítás alapján. A *Rhodocyclus purpureus* B12 vitamin, p-amino-benzoészav (PABA) és biotin igényes, míg a *Rhodocyclus tenuis* egyes törzseinek van csak szüksége B12 vitaminra a növekedéshez. Jól tenyésztethetők szerves elektrondonorokon, mint C-forrásokon (pl. pepton, élesztő kivonat, vagy casamino-savak). Fotoautotróf módon H<sub>2</sub>-t, fotoheterotrófként különböző szerves vegyületeket használnak elektrondonorként. Sötétben és O<sub>2</sub> jelenlétében respiratórikus anyagcsere jellemző rájuk, de O<sub>2</sub> hiányában fermentatív anyagcserére is képesek.

A *Rhodocyclus purpureus* kolóniái lila, bíboros-lila, a *Rhodocyclus tenuis* barnás-vörös vagy bíboros-lila színű. A *Rhodocyclus tenuis* egyes törzseiben rhodopinál és spirilloxantin csoportba tartozó karotinoidokat találtak. A típus törzs (DSM 109<sup>T</sup>) spirilloxantint szintetizál, míg más törzsek (pl. DSM 110) nem állítanak elő anhidro-rhodovibrint és spirilloxantint, de nagy mennyiségben 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<sub>2</sub>-t, fotoheterotróf életmódban különböző szerves vegyületeket használnak elektrondonorként. Hasonlóan, mint a *Rhodocyclus*-ok, O<sub>2</sub> jelenlétében és sötétben légzési anyagcsere jellemző rájuk, de O<sub>2</sub> hiányában fermentációra is képesek.

A *Rhodoferrax* nemzetségbe két ismert faj tartozik. A *Rhodoferrax fermentans* szennyvízből izolálták, a *Rhodoferrax antarcticus* viszont antarktiszi mikrobiális szövetéből. Mindkét faj fotoheterotróf, szaporodik fényben anaerob körülmények között és sötétben atmoszférius O<sub>2</sub> tartalomnál. Sejtjeik jól növekednek szerves vegyületek jelenlétében, mint pepton, élesztő kivonat, vagy casamino-savak. A fotoszintetizáló leveles tenyészetek barackos-barnás színűek, de kemotróf életmódra áttérve elvesztik színüket vagy halvány rózsaszín színűek. Biotint igényelnek növekedési faktorként. A *Rhodoferrax fermentans* sötétben fermentációra is képes, piruvát és a fruktóz ilyenkor a legjobb szubsztrát számukra.

A *Rhodoferrax 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 *Rhodoferrax antarcticus* sejtek abszorpciós maximumai 800, 820 és 860 nm-nél vannak. A *Rhodoferrax 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



| Filogenetikai csoportok és jellemzők                                                                                                                | Nemzetségek                                                                                                                                                       |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b><i>Alphaproteobacteria</i></b>                                                                                                                   |                                                                                                                                                                   |
| spirillum, poláris csilló                                                                                                                           | <i>Rhodospirillum</i><br><i>Phaeospirillum</i><br><i>Rhodovibrio</i><br><i>Rhodothalassium</i><br><i>Roseospira</i><br><i>Rhodospira</i><br><i>Roseospirillum</i> |
| pálcika, poláris csilló, sarjadzással szaporodó                                                                                                     | <i>Rhodopseudomonas</i><br><i>Rhodoplanes</i><br><i>Rhodobium</i>                                                                                                 |
| pálcika, harántirányú kettéosztódás, oválistól a pálcika alakú sejtekig                                                                             | <i>Rhodobacter</i><br><i>Rhodovulum</i><br><i>Rhodomicrobium</i>                                                                                                  |
| ovális, peritrich csilló, sarjadzó és hifát képző<br>nagy méretű kokkusz, acidofil (optimum pH 5)<br>kis méretű kokkusz, alkalofil (optimális pH 9) | <i>Rhodopila</i><br><i>Rhodobaca</i>                                                                                                                              |
| <b><i>Betaproteobacteria</i></b>                                                                                                                    |                                                                                                                                                                   |
| gyűrű alakú, vagy spirillum<br>görbült pálcika<br>görbült pálcika                                                                                   | <i>Rhodocyclus</i><br><i>Rubrivivax</i><br><i>Rhodoferrax</i>                                                                                                     |

## 10.13. Heliobaktériumok (Makk Judit)

A heliobaktériumok kis G+C tartalmú Gram-pozitív sejtfales, 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 tartalom 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 bakterioklorofill-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<sup>2+</sup>-ionokban és Ca-dipikolínátban gazdag endospórát hoznak létre.

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<sub>2</sub>), etanolt (+ CO<sub>2</sub>) 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 tenyésztethetők anaerob környezetben, nagy piruvát tartalmú, növekedési faktorként biotint tartalmazó és erősen puffertolt táptalajokon. A piruvát fermentációjára is képesek. A fotoheterotróf növekedést lehetővé tevő más szénforrásokat nem hasznosítanak kemotrófróf életmódjuk során. Piruvát tartalmú táptalajokon acetátot halmoznak fel nagy mennyiségben. Így valószínűleg kemotróf növekedésük során piruvátot fermentálnak, a piruvátot acetyl-koenzimA-n keresztül acetáttá alakítja, miközben ATP is szintetizálódik szubsztrát szintű foszforilációval.

Néhány faj redukált kénformákat is igényel bioszintetikus folyamataikhoz. A táptalajaikat kis mennyiségű tiosulfáttal, 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<sub>2</sub> vagy bikarbonát jelenlétében sem sikerült fotoautotróf anyagcserét kimutatni náluk. A molekuláris hidrogént (H<sub>2</sub>) sem képesek hasznosítani elektrondonorként. Sejtjeikből a Calvin-ciklus kulcs enzimének (ribulóz-biszfoszfát-karboxiláz-oxigenáz, RuBisCO) és más autotróf CO<sub>2</sub> 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 rizoszférajában nagyon gyakoriak, a növény számukra szerves anyagokat állít elő fotoheterotróf életmódjukhoz. A heliobaktériumokról ismert, hogy N<sub>2</sub>-fixációra is képesek. A N<sub>2</sub> fixáló heliobaktériumok és a rizs növény között igazi szimbiotikus kapcsolat alakulhat ki, amikor is a baktériumok N<sub>2</sub> 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* 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<sub>2</sub> illetve egyes fajok (pl. *Roseobacter denitrificans*) esetén alternatív elektronakceptorok jelenlététől. Bakterioklorofilokat, 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 kemotrófróf baktériumok bakterioklorofill-a tartalmúak. Színük rózsaszíntől narancsig változott.

Anoxikus fototróf anyagcserére képes mikrobák kimutatása az aerob környezetből kezdetben szokatlanak tűnt, de ma már tudjuk, hogy széleskörben elterjedtek a környezetben, nagy számban találhatók tenyésztethető és nem tenyésztethető Alphaproteobacteria és Betaproteobacteria osztályok között. Valószínűleg az anoxikus bíbor nemkén baktériumok leszármazottai, de alkalmazkodtak az oxikus környezetekhez.

Gyakoriak édesvízi és tengeri környezetekben, meromitikus tavakban, hideg- és melegvízű forrásokban, savas csatornavizekben, de izolálhatók talajokból és óceánok mélyén fekete füstölőkből.

A legtöbb fajt eutróf környezetekből mutatják ki, az aerob heterotróf mikrobaközösség jelentős részét alkotják. Gyakran találhatók hőforrások cianobaktériumos (pl. *Oscillatoria*, *Synechococcus*) szövetében bíbor baktériumok (pl. *Thiocapsa roseopersicina*, *Rhodopseudomonas palustris*, *Rhodomicrobium vannielii* és *Rhodopseudomonas viridis*) és algák társaságában. Az *Erythromonas ursincolat* 40 °C-os, a *Roseococcus thiosulfatophilus* 54 °C-os vízből is izolálták, de laboratóriumi tenyészkörülmények között mezofil mikroorganizmusok hőmérsékleti optimumuk 28-30 °C közötti. Két mérsékelt termofil, illetve termotróf baktériumot (*Porphyrobacter tepidarius* és *Citromicrobium bathyomarinum*) fedeztek fel ezidáig. A *Porphyrobacter tepidarius* az Usami hőforrás (Japán) mikrobiális szövetéből izolálták, a mintavételi hely hőmérséklete 42,7°C, pH-ja 5,8 és a szövetek 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 de Fuca 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, szénmeddőhányókból 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 heterotróf mikrobák jelentős hányadát teszik ki az Adriai-tengerben. Sós és rétegzett meromitikus tavakban is megtalálhatók nagy számban. A *Rubrimonas cliftonensis*, a *Roseivivax haloduranst* és a *Roseivivax halotolerant* 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 tápegységeken 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 megerősítéséért 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 acetons-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 színüket 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 ( $\beta$ -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- $\beta,\beta$ -karotin-4 kivételével az *Erythromicrobium ramosum*hoz hasonló karotinoid tartalma van az *Erythrobacter longus*nak és *Erythrobacter litoralis*nek 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- $\beta,\beta$ -karotin-4-et tartalmaznak. A biciklusos karotinoidokat, mint a  $\beta$ -karotint és hidroxil származékaikat *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  $\beta$ -karotin kivételével a *Rhodomicrobium vannielii*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

két poláros vörös pigmentet tartalmaz, a 30 C-atomos karotin-dioátot (4,4'-diapokarotin-4,4'-dioát) és ennek diglukozil észterét (di[ $\beta$ -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 diglukoziles formát a *Methylobacterium rhodinum* faj törzsei tartalmazzák.

A *Roseobactere*kben 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 fényintenzitás 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 láncsal van észteressítve. Az *Acidiphilium rubrum* sejt kivonatában 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 észteressítettek, hasonlóan a legtöbb bíbor fototróf baktériumhoz. Azonban sok fajnál még nem ismert, hogy a bakterioklorofill milyen alkohollal van észteressítve.

Az *Erythrobacter*, *Erythromicrobium*, *Roseococcus*, *Porphyrobacter*, *Erythromonas*, vagy *Citromicrobium* nemzetségbe tartozó sejtek ultravékony metszetes elektronmikroszkopos felvételein intracitoplazmatikus membránrendszer nem látható. Viszont a *Roseobacter denitrificans* törzsek vizsgálatai során néha vezikulum-szerű, a *Sandaracinobacter sibiricus*nál (régábbi neve *Erythrobacter sibiricum*) vezikulum-szerű, illetve húrok-szerű citoplazma betüremkedések mutattak ki az elektronmikroszkopos 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.



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 füstölőkől izolált *Citromicrobiumok* is oligotróf körülményeket kedvelnek. A glutamát, butirát és az élesztő kivonat a *Citromicrobiumok* 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 mikrofossziliák 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 hosszúságú is elérő fonalas formák).

A cianobaktériumok voltak az első oxigéntermelő fotoszintézist folytató élőlények. A földtörténet során jelentős szerepet töltek be a légkör oxigénnel való dúsításában. A Föld eredeti redukzív légkörét ezek az élőlények alakították át oxidatív légkörre mintegy 2,2-2,4 milliárd évvel ezelőtt. Az oxigén lehetővé tette az aerob légzés evolúcióját. Ismert, hogy a szerves vegyületek O<sub>2</sub>-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<sub>2</sub> 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 sejtfa Gram-negatív, melynek peptidoglikán rétege vastagabb, mint általában a Gram-negatív sejtfa 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 sejt 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. *Prochlorococcusok*), de ismertek akár 100 µm hosszú fonalakat alkotó (*Oscillatoria* spp.), vagy szabad szemmel is észrevehető sejttaggregátumokba 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 fonalaskok fejleszthetnek speciális sejteket, mint például nitrogén-fixációban fontos heteroci(szt)ákat. A fonalak egyes fajoknál elágazhatnak. Morfológiai bélyegek alapján a cianobaktériumokat 5 nagyobb csoportba szokták sorolni: (1) magányos sejteket képzők, haránt irányú kettéosztódással szaporodók; (2) egysejtűek, többszörös hasadással osztódók; (3) fonalaskok és tartalmaznak speciális sejteket [pl. N<sub>2</sub> fixációban szerepet játszó heteroci(szt)ákat]; (4) heteroci(szt)ákat nem tartalmazó fonalask formák; (5) elágazó fonalask formák.

Az egysejtű cianobaktériumok kettéosztódással szaporodnak. Az osztódás során a sejt középső része befűződik, centripetális növekedéssel fokozatosan kialakul az új sejtfa. A kolóniás és fonalask formák hasonlóan szaporodnak, a kolónia, vagy a fonál pedig feldarabolódik és különválik. A trichomák feldarabolódó részeit hormogóniumoknak

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 fimbrák (pilusok) előfordulnak. Csillókkal nem rendelkeznek. Néhány egysejtű forma (pl. *Cyanothece aeruginosa*) és kocsonyás tokkal körülvevő 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 mozgásba a sejtet. Az *Oscillatoria* jellegzetes (kígyószerű) mozgása felületükre kinyúló kontraktilis mikrofibrillumok összehúzódásának eredményeképp jön létre. A mozgásképesesség 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 sejtfa 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 sejtfaon belül található citoplazma- és tilakoidmembrán lipidösszetétele hasonló. A citoplazmamembrán fehérjei között találunk transzport fehérjéket, pl. nitrát- és nitrit specifikus aktív transzport rendszereket, valamint a légzési elektrontranszportlánc és az oxidatív foszforiláció fehérjeit.

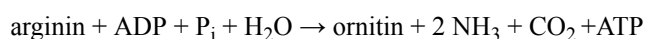
A *Prochloron* kivételével a cianobaktériumok tilakoidmembránjai (fotoszintetikus lemezei) morfológiailag nem hasonlítanak a növények tilakoidjaihoz, mert nem alkotnak többlemezes kötegeket, nem gránumos szerkezetűek. Szabadon helyezkednek el a citoplazmában. Az elektronmikroszkópos ultravékony keresztmetszeti felvételeken az intracelluláris elhelyezkedésű tilakoidmembránok a sejtfaallal 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 határfokkal továbbítják a fényenergiát a fotoszintetikus reakciócentrumoknak. A *Gleobacter* egysejtű 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 fikobiliproteinek legkülső korongjai.

A cianobaktériumok citoplazmájában igen sok citoplazmatikus zárványt, vagy éppen vezikulumot lehet megkülönböztetni 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 granulátumokat 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 granulátumok, 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:



Arginin-dihidroláz enzim sok cianobaktériumban megtalálható és ATP forrást biztosít sötét periódusok alatt (lásd. 3.8. alfejezet).

Jellegzetes citoplazma zárványai a karboxiszómák is. Polihedrális alakúak, a CO<sub>2</sub> fixáláshoz szükséges Calvin-ciklus kulcs enzimét a ribulóz-1,5-biszfoszfát-karboxiláz-oxigenáz enzimet (RuBisCO) tartalmazzák. A



foszforforrásként szolgáló polifoszfát granulomok (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(szt)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(szt)tát képző fonalas fajoknál (pl. *Anabaena* [10.15/1. animáció], *Nostoc*, *Calothrix*, *Nodularia*) jellemző. Azonban heteroci(szt)tát nem tartalmazó cianobaktérium fajok (pl. *Trichodesmium*) 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.

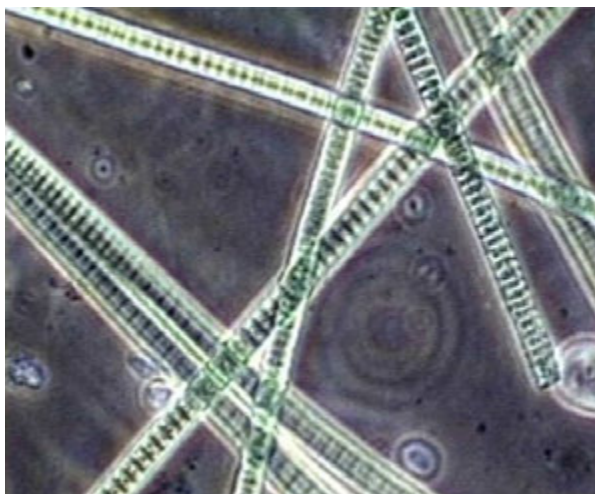
Sok heteroci(szt)tás cianobaktérium akinétákat (nyugvó formákat) is képez. A vegetatív sejtekből differenciálódnak, sejtfaluk megvastagszik a régi sejtfal körül. Az akinéta spóraanalóg, kiszáradással, fagyással szemben rezisztens, cianoficin szemcsékben, glikogénben, lipidekben és karotinoid pigmentekben 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*) a fonalak végén ún. hormogóniumokat, vékony nyálka burokkal körbevett szaporító képleteket képeznek. Az 5-15 sejtből álló hormogóniumok sejtátmérője kisebb, mint a vegetatív sejté. Jól elhatárolható reprodukzív 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 szintelen sejtek a heteroci(szt)ták, amelyek nitrogén fixációt végeznek (Felvétel: Lovas Béla).



**10.15/2. animáció. A fonalat képző *Oscillatoria* cianobaktériumok mozgása**

Az *Oscillatoria* cianobaktériumok fonalai nem elágazóak, imbolgó 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 fotoszintézisükhöz, miközben  $O_2$ -t szabadítanak fel. Legtöbbjük reakciócentrumba 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.

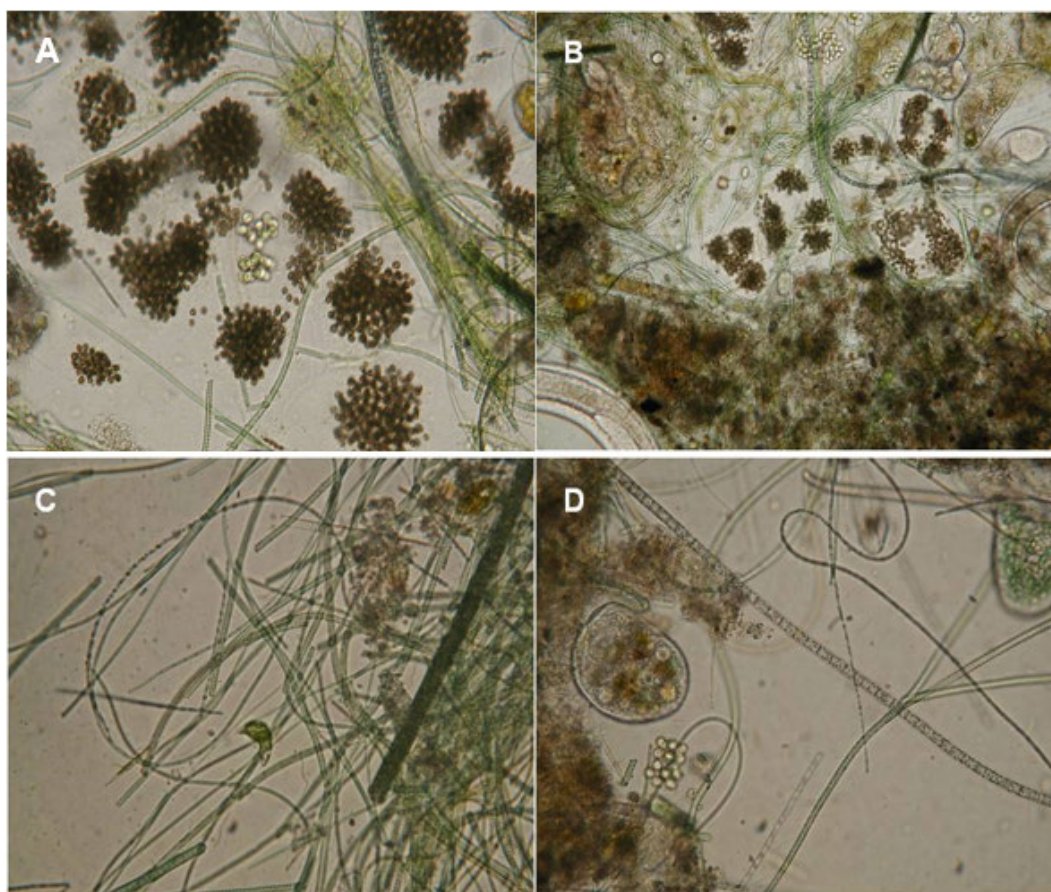
Vitaminokat nem igényelnek. N-forrásként nitrátot és ammóniát képesek hasznosítani. A  $N_2$  fixálás gyakori a cianobaktériumoknál.

A cianobaktériumok néhány anyagszere 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.

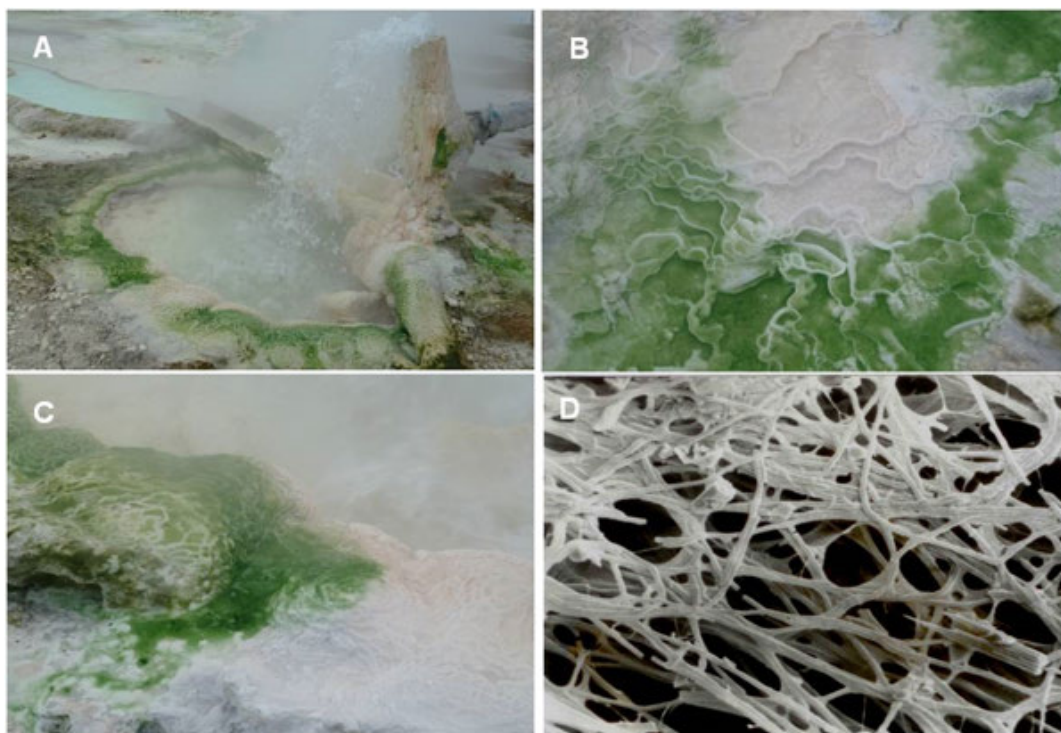
Gyakorlatilag minden víztípusban megtalálhatók, akár a víz szalinitását, akár hőmérsékletét tekintjük. Nagy tömegben, változatos színekben és formákban gyűjthetők vizekből, üledék felszínéről (**10.15/1A-D. képek**). Gyakran ott élnek, ahol más (eukarióta) szervezetek már nem képesek megtalálni az életműködésükhöz 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).



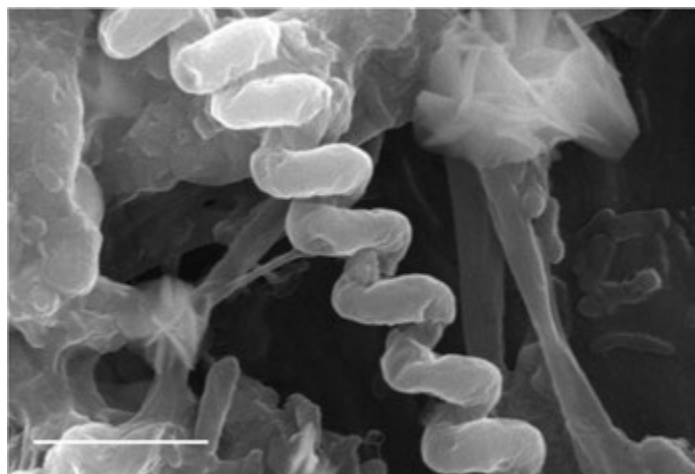


**10.15/2A-D. kép.** Az egerszalóki hőforrás kútjánál a mészkő kiválás felszínén zöld színű cianobaktériumokban gazdag biofilmekről készült felvételek (A, B és C), valamint erről a zöld színű cianobaktériumos biofilmről készített pásztázó elektronmikroszkópos (SEM) felvétel

A **D** képen fonalas baktériumokból álló sűrű szövetség látható. Az elektronmikroszkópos vizsgálathoz a cianobaktériumos minta 5 %-os glutáraldehides oldatban történő fixálást követően foszfát pufferes mosás után a fagyasztás folyékony nitrogénben, majd a kiszáritás 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 dugóhúzszerű 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 szövetségű kosarakkal meregetik az ott élők a *Spirulina*-ban gazdag vizet. A kosár szövetségén fennmaradó zöld színű fonaltömeget aztán kiszáritva, 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 tablettá és por formájában élelmiszer-kiegészítőként is megvásárolható.



**10.15/3. kép. A szikes vizű Velencei-tó nádfelszíni biofilmjéről készült pásztázó elektronmikroszkópos (SEM) felvételen jellegzetes morfológiájú, dugóhúzószerű fonalat képző *Arthrospira* cianobaktérium látható**

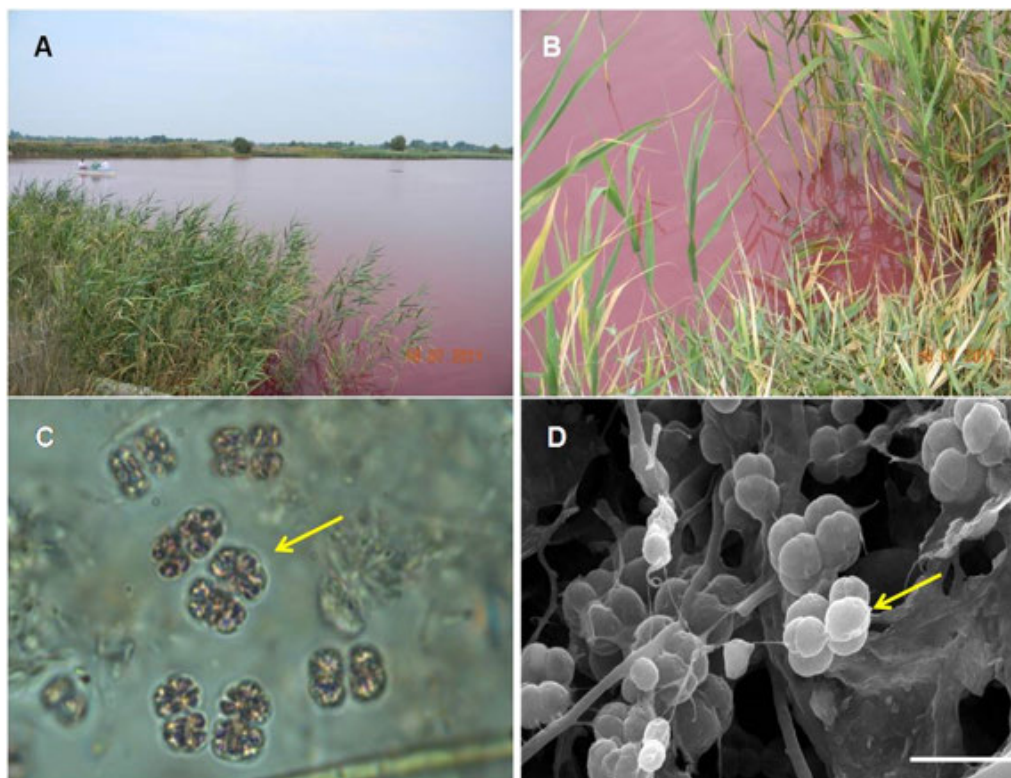
Az elektronmikroszkópos vizsgálathoz a nádbiofilm mintát 5 %-os glutáraldehides oldatban fixálták, foszfát pufferes mosás után a fagyasztás folyékony nitrogénben, majd a kiszárítás liofilizálással történt (méretarány 5 µm) (Fotó: Makk Judit).

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 terasztriális 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 mikrobiális 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 észrevehetőek: foltosak, a színük 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 gázvakuóllummal 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<sub>2</sub> 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.



**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  $\mu\text{m}$ ) 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 glutáraldehydes oldatban fixálták, foszfát pufferes mosás után a fagyasztás folyékony nitrogénben, majd a kiszáritás 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 tüneteket okozók (enterotoxin). A cianotoxinok felszíni vizekben, vagy ivóvízhálózatokba kerülve többféle betegséget is előidézhettek, például gastroenteritist, 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 írtak. A fürdőzőknek bőrbántalmaik lettek. A tó déli partján a *Microcystis aeruginosa* toxikus törzseinek tömegtermelését 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 vizek parti régióiban alakulhatnak ki, ahol a vízvirágzások során a hullámzás a cianobaktériumokat a parti sekély részre összehordja, majd ott a sejtek elpusztulnak, lizálódnak. A sejtekből kiszabaduló mikrocisztinek stabil ciklikus heptapeptid szerkezetűek, sokáig kimutathatók a vízmintákból. A *Microcystis* mellett hazánkban mint potenciális mérgező és gyakorta nagy tömeget



elérő faj az *Anabaena flos-aquae* (mérge alkaloid, és a botulizmushoz hasonló tünetekkel járó erős mérgezést okozhat), az *Aphanizomenon flos-aquae* (toxinjai májkárosító, idegrendszeri 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 rováására 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 szerves 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*', *Gloeotheca*, *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 szimbiontái 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 szimbiontája 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 metabolikus aktivitásának. A horizontálisan finoman redőzött, rétegzett kupola alakú, vagy oszlopszerű mészkoszterkezetek 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 tenyészeiket 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 egysejtű 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 egysejtű és morfológiai bélyegeken szegényes cianobaktériumok diverzebbek, különböző reprezentatív törzseik eltérő morfológiai tulajdonságú csoportokhoz mutattak legközelebbi filogenetikai rokonságot.

## 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 szimbiotaként elsőként felfedezett típus törzset először tévesen zöldalgának hitték, majd későbbiekben részletesebb vizsgálatok alapján tengeri cianobaktériumként írták le (*Synechocystis didemniként*, majd átnevezték *Prochloron didemninek*). Az utóbbi években tenyészeteken végzett morfológiai, fiziológiai, biokémiai, kemotaxonomiai, valamint tenyészetek és természetes minták tenyésztéstől független molekuláris vizsgálatai alapján kiderült, hogy ezek a nemzetségek különálló nemzetségeket képeznek a Cyanobacteria törzsen belül. A 16S rRNS gének bázissorrend elemzése 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  $\beta$ -karotin, zeaxantin (mint más cianobaktériumoknál), és a *Prochlorococcus*ra egyedülállóan jellemző az  $\alpha$ -karotin. A fikobilin-proteinek és fikobiliszómák hiányoznak. A fotoszintetikus pigmentek tilakoidokban találhatóak, amelyek szabadon helyezkednek el a citoplazmában, általában periférius 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  $\mu\text{m}$ ) egysejtes formák, és nem tenyésztethetők.

A *Prochlorococcus*ok a nyílt óceánok gyakori legkisebb méretű (0,5–0,8  $\mu\text{m}$ ) 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  $10^5/\text{ml}$ -nél is nagy sejtszámban kimutathatók, ökológiai szempontból az óceánok legfontosabb producens szervezetei. A *Prochlorococcus*ok mind mérsékelt övi, mind trópusi nyílt óceánok oligotróf vizeiben gyakoriak. Genetikailag két csoportba oszthatók: (1) az óceánok fotikus zónájának kisebb fényintenzitású mélyebb régióihoz és (2) az óceánok nagy fényintenzitású felszínéhez 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 scandiaca*t pedig Svédországban izolálták a Mälaren tóból (Stockholm közelében). A *Prochlorothrix*ekhez közel rokon DNS-eket 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 ( $\text{CH}_2=\text{CH}-$ ) helyett egy aldehidcsoport ( $\text{O}=\text{CH}-$ ) tartalmaz) 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 szimbiotájaként találtak egy olyan cianobaktériumot, az *Acaryochloris marinat*, amely fő pigmentként klorofill-*d*-t tartalmaz (95%-ban) a klorofill-*a* mellett.

Az *Acaryochloris marinat* először egy tengeri zsákállat, a *Trididemnum 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

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 mutathatók 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. Tenyésztési kísérletekkel igazolták, hogy vörös fényvel megvilágított tenyészetek sejtjeiben a klorofill-*a*/klorofill-*f* arány 1:8, ez azonban fehérfényű megvilágítás hatására reverzibilis módon megváltozik. Fehér fényvel megvilágított tenyészetekben a klorofill-*f* nem mutatható ki. Fikobiliproteineik 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-három ezer 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 gylékony 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 metántermelőds 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. Söhhgen 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,

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* társaiktól, 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 társaiktól. 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 pilusokkal 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 fajtát izoláltak.

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 intermediér 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  $\alpha$ -ketoglutarátot oxidatív úton állítja elő, míg a *Methanospirillum*, *Methanococcus* és *Methanobacterium* nemzetség tagjai a tipikus reduktív útvonalat használják ugyanerre. A hexózok acetátból történő előállítás 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 kén, a szulfidot vagy a tiosulfátot. 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 gátló szer 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



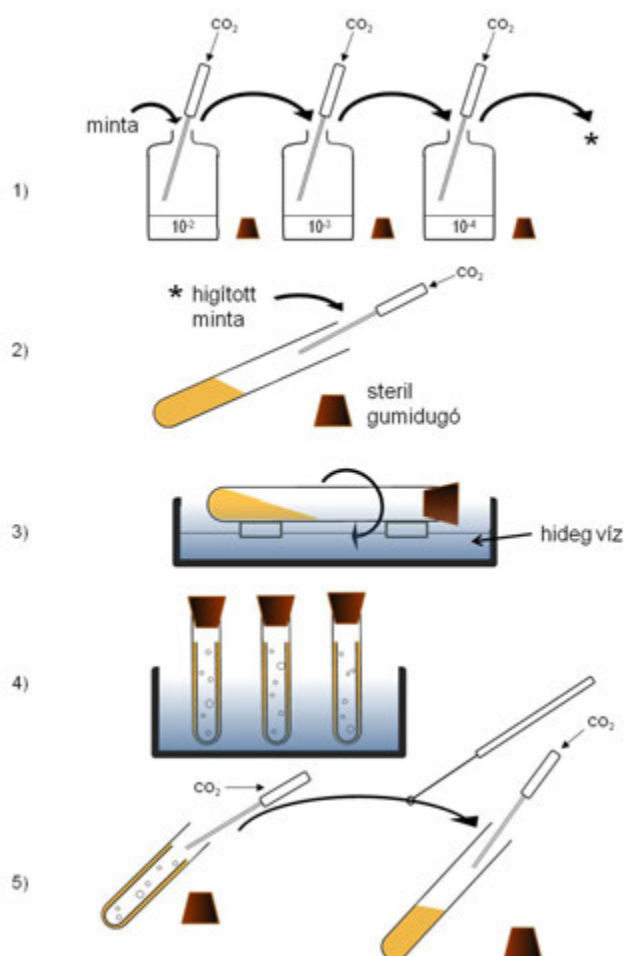
a metanogén csoportokkal) a megfelelő egyéb szubsztrátok (szulfát, nitrát, kén stb.) hiányában nem képesek növekedni a metanogén táptalajokon sötétben inkubálva.

- 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 ősbaktériumokra. Leggyakrabban a vankomicin, cefalotin, cikloserin, penicillin vagy a kanamicin különböző koncentrációjú oldatát alkalmazzák dúsító táptalajaikban.

A metanogén baktériumok szelektív dúsításánál további szempont, hogy az egyéb környezeti 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% bendő kivonatot 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 tenyészetek 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



A metanogén baktériumok tiszta tenyészeinek 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 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.

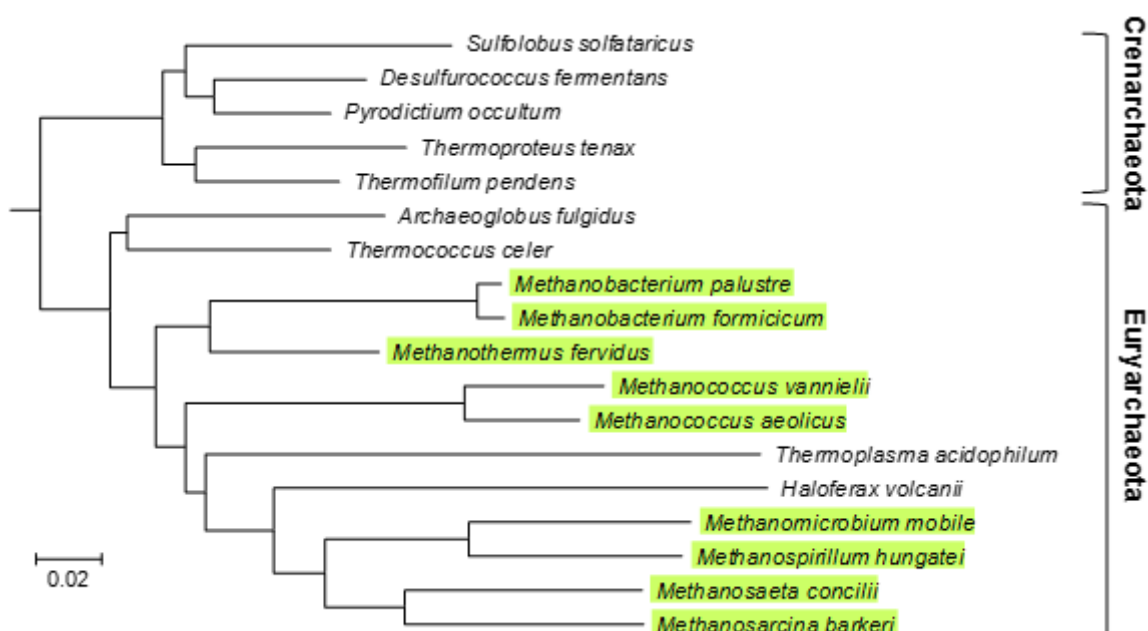
**10.16/1. táblázat. A metanogenezis kiindulási anyagai, a reakciók nettó egyenlete és a folyamatokat kísérő standard szabadenergia változások**

| Szubsztrát               | Reakció                                                                                                                                      | $\Delta G^0$ |
|--------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------|
| Hidrogén/CO <sub>2</sub> | $4 \text{ H}_2 + \text{HCO}_3^- \rightarrow \text{CH}_4 + 3 \text{ H}_2\text{O}$                                                             | -135         |
| Formiát                  | $4 \text{ HCOO}^- + 4 \text{ H}^+ \rightarrow \text{CH}_4 + 3 \text{ CO}_2 + 2 \text{ H}_2\text{O}$                                          | -145         |
| Szénmonoxid              | $4 \text{ CO} + 5 \text{ H}_2\text{O} \rightarrow \text{CH}_4 + 3 \text{ HCO}_3^- + 3 \text{ H}^+$                                           | -196         |
| Etanol                   | $2 \text{ CH}_3\text{CH}_2\text{OH} + \text{HCO}_3^- \rightarrow 2 \text{ CH}_3\text{COO}^- + \text{H}^+ + \text{CH}_4 + \text{H}_2\text{O}$ | -116         |
| H <sub>2</sub> /Metanol  | $\text{CH}_3\text{OH} + \text{H}_2 \rightarrow \text{CH}_4 + \text{H}_2\text{O}$                                                             | -113         |
| Metanol                  | $4 \text{ CH}_3\text{OH} \rightarrow 3 \text{ CH}_4 + \text{HCO}_3^- + \text{H}_2\text{O} + \text{H}^+$                                      | -105         |
| Trimetilamin             | $4 \text{ CH}_3\text{NH}^+ + 3 \text{ H}_2\text{O} \rightarrow 3 \text{ CH}_4 + \text{HCO}_3^- + 4 \text{ NH}_4 + 3 \text{ H}^+$             | -76          |
| Dimetilszulfid           | $2 (\text{CH}_3)_2\text{S} + 3 \text{ H}_2\text{O} \rightarrow 3 \text{ CH}_4 + \text{HCO}_3^- + 2 \text{ H}_2\text{S} + \text{H}^+$         | -49          |
| Acetát                   | $\text{CH}_3\text{COO}^- + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{CH}_4 + \text{HCO}_3^-$                                                      | -31          |
| Piruvát                  | $4 \text{ CH}_3\text{COCOOH} + 2 \text{ H}_2\text{O} \rightarrow 5 \text{ CH}_4 + 7 \text{ CO}_2$                                            | -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 prekursorok (pl. metanol). Jelentősége ma is megnőhet olyan szubsztrátok esetén, amelyek lebontásakor metanol (pektinből), vagy metil-aminok (pl. kolinból, betainból) képződnek nagy mennyiségben. A metilált szulfidok 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**).

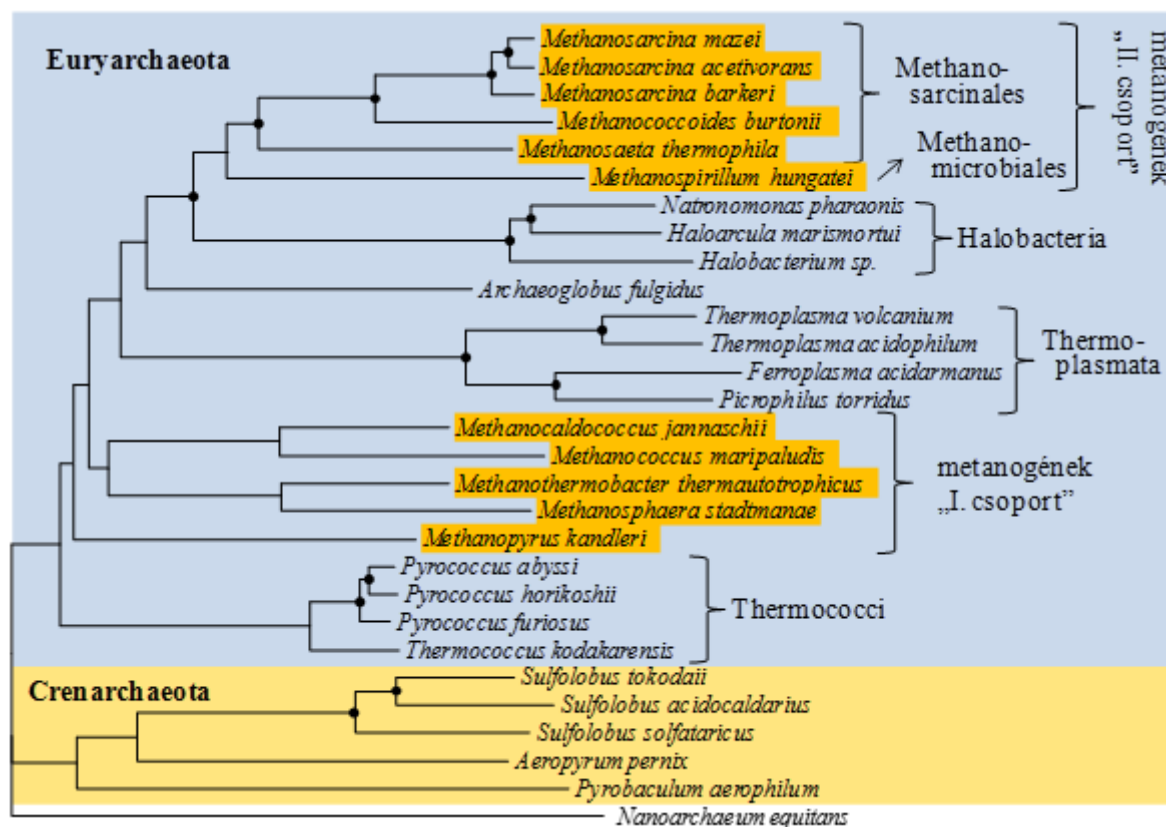


**10.16/2. ábra. A metanogén baktériumok elhelyezkedése az Archaea körében.**

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**).



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* (termeszetes utóbeléből izolálták először), a *Methanothermobacter* (szulfatara kénes kigőzölgéséből izolálták), és a *Methanobacterium* (mezofil, termofil tőzeglápok, mocsarak, szennyvíztisztítókból izolálták) nemzetségek képviselői valamint a kokkus alakot mutató *Methanospira* (emberi fecesből, nyúl bélrendszeréből izolálták) nemzetség tagjai. A rend tagjai többnyire autotrófok (hidrogént és szén-dioxidot hasznosítanak), a *Methanospira* nemzetség tagjai a hidrogénen kívül metánolt is felhasználhatnak. Mindannyiuk sejtfalának jellegzetes összetevője a pseudomurein.

A *Methanococcales* rendbe tartoznak a *Methanococcus* és a belőle 2002-ben különvált *Methanocaldococcus* nemzetségek, a *Methanorubrum* (típustörzsét egy fekete füstölőből izolálták) és a *Methanothermobacter* nemzetségek. Általánosan jellemző rájuk a szabályos vagy szabálytalan kokkoidális forma, általában lofotrich csillózáttal mozgásra képesek. Sejtfalukra leginkább glikoproteinek jellemzőek. Általában tengeri autotróf baktériumok tartoznak ide, számos közülük (pl. *Methanothermobacter thermolithotrophicus*) termofil növekedést mutat, de mezofil képviselőik is akadnak (pl. *Methanococcus voltae*).

A *Methanomicrobiales* rend képviselőinek sejtalkaja gyakran szabálytalan kokkus, 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* nemzetség tagjai, az eddig halastóból izolált *Methanofollis* baktérium, a tengeri üledékből előkerült *Methanobacterium* (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 használat formáit, 2-propanolt, 2-butanolt, a *Methanocorpusculum* nemzetség több tagja képes metánolt, metilamint és acetátot is felhasználni.

A *Methanosarcinales* rendhez az alábbi nemzetségek tartoznak: *Methanosaeta* (obligát acetát értékesítő, hüvelyes pálca), a metanokondroitin burkot növesztő *Methanosarcina*, az obligát "metil"-hasznosító *Methanobolus*, 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 endoszimbiontaiként), 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 táplálékkul. 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                                     |
| Szeméttlerakó              | 15-81                                      |
| Óceánok                    | 38-308                                     |
| Tundra                     | 42                                         |

## 10.16.5. A metanogén baktériumok molekuláris biológiája

A metanogén baktériumok cirkuláris kromoszómájának mérete fajtól függően  $1,6 \times 10^6$ - $3,0 \times 10^6$  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 sajátosságokat 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 relative 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. *Methanococcus 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 bázispárnnyi méretben).

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” boks 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 társaiktól-RNS molekuláik nem mutatnak lényeges eltérést egyéb bakteriális és eukarióta társaikéhoz képest, bár a t-RNS-t kódoló génekben esetenként intronok találhatók.

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 transláció konkrét mechanizmusáról kevés ismerettel rendelkezünk, de valószínűnek látszik, hogy a metanogének iniciációs faktori homológiát mutatnak mind az eubakteriális, mind az eukarióta iniciációs faktor fehérjékkel. A *M. jannaschii*-nél inteinek is kimutatták, amely arra utal, hogy a metanogén baktériumok egy részénél splicing mechanizmus is működik. Több esetben kimutatták a fehérjék poszt translációs módosulását is (pl. fehérje foszforilációt a tirozinnál).

**10.16/3. táblázat. Az élővilág doménjeinek genetikai állományában fellelhető különbségek**

| Tulajdonság                            | Eukarya                       | Bacteria                      | Archaea                       |
|----------------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|
| <b>Genom</b>                           | lineáris                      | cirkuláris                    | cirkuláris                    |
| <b>Kromatin állomány stabilizálása</b> | hisztonok által               | nem hisztonok által           | hisztonok által               |
| <b>Extrakromoszomális DNS</b>          | plazmidok, vírusok, IS elemek | plazmidok, vírusok, IS elemek | plazmidok, vírusok, IS elemek |
| <b>RNS polimeráz</b>                   | komplex, 3 osztály            | 1 osztály                     | komplex, 1 osztály            |
| <b>Gének szerveződése</b>              | egyedi gének                  | operonok                      | operonok                      |
| <b>Transzkripció promóter</b>          | TATA box                      | -35/-10 szekvenciák           | TATA box                      |
| <b>Riboszomális RNS</b>                | 28S-5,5S/18S                  | 23S-5S/16S                    | 23S-5S/16S                    |
| <b>Transzlációs kezdeményezés</b>      | 5' sapka                      | riboszomális kötőhely         | riboszomális kötőhely         |
| <b>Iniciátor t-RNS</b>                 | 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.



A metanogén baktériumok másik felhasználási területét a xenobiotikumok bontásában lehet keresni: a közönséges halogénezett aromás és alifás szénhidrogének degradálása kapcsán, amelynek képesek lehetnek redukzív dehalogénezésére (pl. tetraklóretilén átalakítása triklór etilénné). Metanogén konzorciumok képesek lehetnek a haloaromás komponensek redukzív 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 *Natronolimnobi*, 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 magnézium-iont 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.

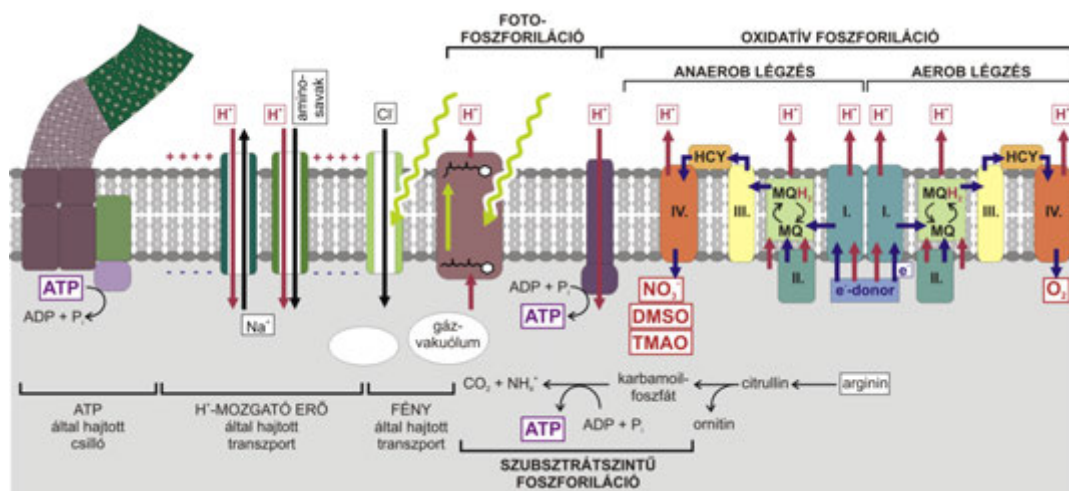
A Halobacteriaceae családba tartozó fajok sejtjei nagyon változatos alakot ölthetnek: a pálcika alaktól (pl. a *Halobacterium* fajok), a szférikus alakon át (pl. a *Natronococcus* vagy a *Halococcus* fajok) egészen a lapos pleomorf megjelenésig (pl. a *Haloferax* fajok). Egyes nehezen tenyésztethető 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 sejtfelületi hexagonális kristályos szerkezetű fehérje réteg (S-layer) stabilitása, ami az eredeti sejthalak torzulásához, majd akár a sejt pusztulásához is vezethet.

A Halobacteriaceae család tagjainak a membránja az ősbaktériumokra jellemző, elágazó C<sub>20</sub>-(fitanil), néhány esetben C<sub>25</sub>- (szeszter-terpén) láncokból felépülő lipideket tartalmaz, melyekhez a glicerín molekulák éterkötésekkel kapcsolódnak. A diéter központi, ún. maglipid a 2,3-di-O-fitanil-*sn*-glicerín (C<sub>20</sub>C<sub>20</sub>), mely a halofil ősbaktériumokban a legtöbb poláris lipid struktúra alapjául szolgál. Néhány fajban azonban további aszimmetrikus 2-O-szeszter-terpén-3-O-fitanil-*sn*-glicerín (C<sub>25</sub>C<sub>20</sub>) molekulák is előfordulhatnak.

A legtöbb halofil ősbaktérium piros, narancssárga, esetleg rózsaszín telepeket hoz létre, de képezhetnek szintelen, illetve fehér telepeket is, sőt egyesek bíbor árnyalatúak is lehetnek a membránjukba épülő bakteriorodopszin miatt.

A bakteriorodopszin 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  $\beta$ -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 anyagszere 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 glicerint, sőt akár szénhidrogének értékesítésére is képesek.



10.17/1. ábra. A halofil ősbaktériumok általános anyagszere 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 kristályrácszerű 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). Érdekességgé 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 relatív 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.

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 mérséklék 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- $\beta$ -hidroxialkanoát, 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 mosószertiparban 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  $\beta$ -hidroxialkanoát biológiailag lebomló műanyagként történő felhasználására is. A *Haloferax mediterranei* nagy mennyiségben állít elő  $\beta$ -hidroxibutírat és  $\beta$ -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- $\beta$ -hidroxialkanoát alapú hőre lágyuló műanyagot (Biopol) jelenleg a nem halofil *Ralstonia eutropha* segítségével állítják elő. A *Haloferax mediterranei* ugyanannyi  $\beta$ -hidroxialkanoát előállítására képes, mint a *Ralstonia*, és képes a keményítőt, mint olcsó szén- és energiaforrást hasznosítani. Ha keményítőt növekszik, akkor a képződő polimer minimum 9%-a  $\beta$ -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 szójaszós, vagy a halszós) 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

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 vizét 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 kőolaj 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 paramétereire 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 ösbaktériumok növekedési optimuma 100°C fölötti. Az ilyen mikroorganizmusok laboratórium tenyésztéséhez nyomás alatt lévő tenyészédények szükségesek, hogy a tápveles 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 autoklavozást is kibírnak.

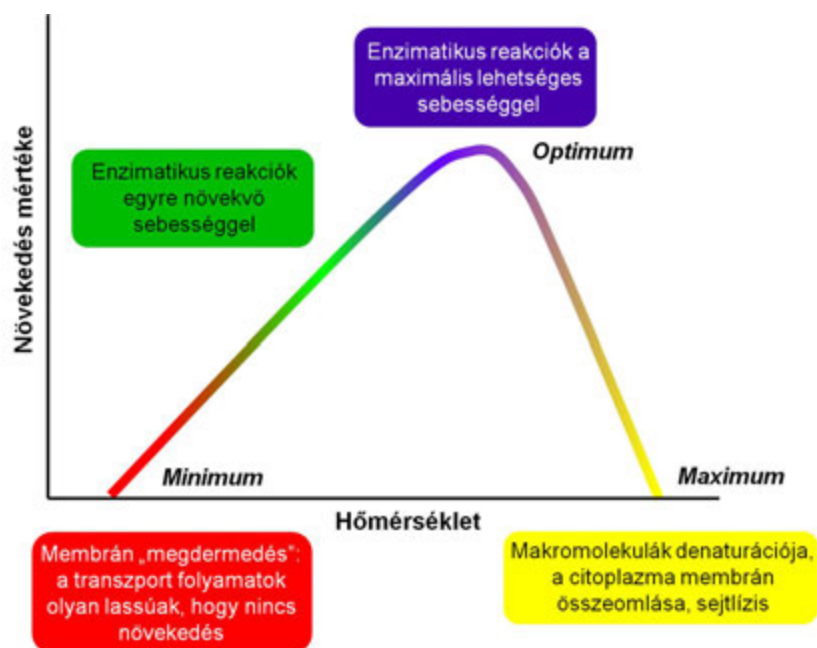
10.18/1. táblázat. Különböző élőlények növekedésének hőmérsékleti maximum értékei

| 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                       |
| Kemoorganotróf prokarióták        | 110                       |
| Archaea                           | 122                       |

10.18/2. táblázat. Néhány hipertermofil baktérium alapvető anyagsere jellemzője

| Nemzetség               | Anyagsere típusa                          | Elektron akceptor                                                                                         | Hőmérsékleti optimum / maximum (°C) |
|-------------------------|-------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------|
| Archaea / Crenarchaeota |                                           |                                                                                                           |                                     |
| <i>Aeropyrum</i>        | kemoorganoheterotróf                      | O <sub>2</sub>                                                                                            | 95 / 100                            |
| <i>Desulfurococcus</i>  | kemoorganoheterotróf                      | H <sup>+</sup> , S <sup>0</sup>                                                                           | 85 / 95                             |
| <i>Hyperthermus</i>     | kemoorganoheterotróf (fermentáció is)     | S <sub>0</sub>                                                                                            | 101 / 108                           |
| <i>Ignicoccus</i>       | kemolitoautotróf                          | S <sub>0</sub>                                                                                            | 90 / 98                             |
| <i>Pyrobaculum</i>      | kemoorganoheterotróf, fakultatív autotróf | Fe(III), FeO, NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> , S <sup>0</sup> , S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup> | 100 / 103                           |
| <i>Pyrodictium</i>      | kemolitoautotróf, kemoorganoheterotróf    | FeO, S <sup>0</sup> , S <sub>2</sub> O <sub>3</sub> <sup>2-</sup> , SO <sub>3</sub> <sup>2-</sup>         | 105 / 110                           |

|                           |                                           |                                                                    |           |
|---------------------------|-------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------|-----------|
| <i>Pyrolobus</i>          | kemolitoautotróf                          | $\text{FeO}, \text{NO}_3^-, \text{O}_2, \text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ | 106 / 113 |
| <i>Sulfolobus</i>         | kemoorganoheterotróf,<br>kemolitoautotróf | $\text{O}_2$                                                       | 81 / 90   |
| <i>Thermoproteus</i>      | kemoorganoheterotróf,<br>kemolitoautotróf | $\text{S}^0$                                                       | 88 / 97   |
| Archaea / Euryarchaeota   |                                           |                                                                    |           |
| <i>Archaeoglobus</i>      | kemolitoautotróf<br>(fakultatív autotróf) | $\text{SO}_4^{2-}$                                                 | 83 / 95   |
| <i>Ferroglobus</i>        | kemolitoautotróf                          | $\text{FeO}, \text{NO}_3^-, \text{S}_2\text{O}_3^{2-}$             | 85 / 95   |
| <i>Methanopyrus</i>       | kemolitoautotróf                          | $\text{CO}_2$                                                      | 98 / 122  |
| Archaea / Nanoarchaeota   |                                           |                                                                    |           |
| <i>Nanoarchaeum</i>       | kemoorganoheterotróf                      | $\text{S}^0$                                                       | 90 / 98   |
| Bacteria                  |                                           |                                                                    |           |
| <i>Aquifex</i>            | kemolitoautotróf                          | $\text{NO}_3^-, \text{O}_2$                                        | 85 / 95   |
| <i>Thermotoga</i>         | kemoorganoheterotróf                      | $\text{FeO}, \text{H}^+, \text{S}^0$                               | 80 / 90   |
| <i>Geothermobacterium</i> | kemolitoautotróf                          | $\text{FeO}$                                                       | 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 diglicerín-foszfátot. A legnagyobb hőmérsékleten is növekedni képes archaeák esetében



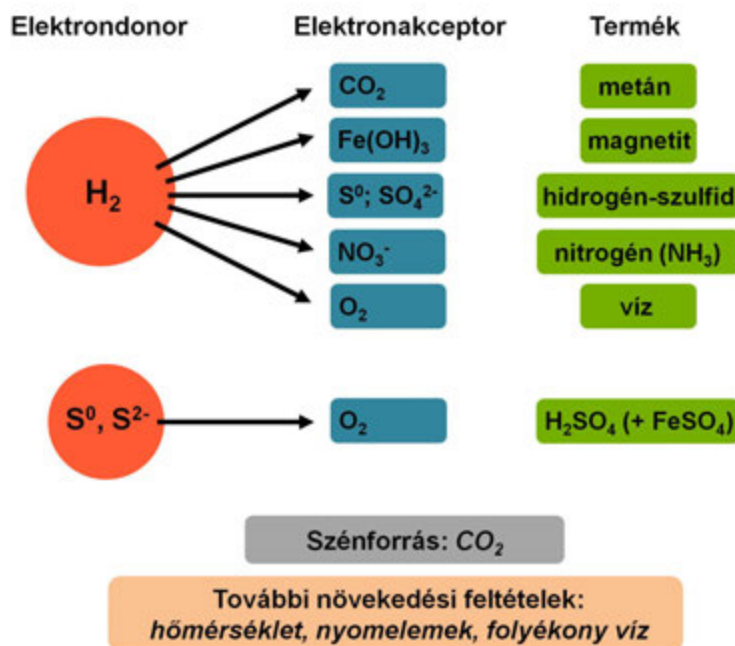
a denaturált fehérjék megfelelően működő konformációjának visszanyerését segítő, ún. hőszokk (chaperonin) fehérjék egy különleges komplexe található, a termoszóma.

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 (putreszin, 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 megfigyelhetők a nagy hőmérsékleti viszonyokhoz történt adaptáltság jelei. A riboszómális RNS-ekben nagy arányban fordulnak elő a GC bázisok, hiszen az AU-val ellentétben ezeket hármass hidrogénhid kötés kapcsolhatja össze, megőrizve ezáltal a riboszómák stabilitását és a fehérjeszintézis zökkenőmentességét nagy hőmérsékleteken. 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 sejten belül 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. *Pyrodicticum*), 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 növekvő szervezetek pedig kivétel nélkül kemolitotautotrófok. 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.



10.18/2. ábra. A kemolitoautotróf hipertermofil baktériumok fő anyagszere 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 mosószertipar 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 mérsékelt száraz lefolyástalan területeken alakultak ki. A keletkezésüket meghatározó körülmények hasonlítanak az atalasszohalin (a tengerektől független keletkezésű) sós tavak képződése során megfigyelt tényezőkhez, 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  $Mg^{2+}$  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 koncentrálnak, 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 beszívárog 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

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 állóvizet hoztak létre. A trópusi éghajlat miatt itt a felszíni párolgás mértéke meghaladja a tóba beáramló víz mennyiségét, így a főleg  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Cl}^-$  és  $\text{CO}_3^{2-}$  ionokat tartalmazó szódavizek vízének kémhatása pH 8,5 (leghígabb tavak) és 12 (hiperszalin tavak) értékek között változik. A Kelet-afrikai-árokrendszer szódavizai 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 telítettséghez 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. Vízter 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 ( $>10 \text{ g C m}^{-2} \text{ nap}^{-1}$ ) 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 *Natronella acetigena*) is hasznosíthatják. A szódavizekből eddig tenyésztésbe vont metanogén ősbaktériumok főleg obligát metilotrófok, melyek különböző egy szénatomos vegyületeket, például metanolt, metil-amint, és dimetil-szulfidot hasznosítanak, és a *Methanobolus*, valamint a *Methanosalsus* nemzetségekbe tartoznak. A szikeseket benépesítő kemolitotróf anyagcserét folytató baktériumközösségek összetétele még kevésbé feltárt, de a szódavizekből kimutattak már obligát autotróf kénoxidáló baktériumokat (pl. a *Thioalkalimicrobium*, a *Thioalkalivibrio* és a *Thioalkalispira* nemzetségek képviselőit), alkalofil metánoxidálókat (pl. a *Methylobacter alcaliphilus*), ammóniaoxidáló (pl. *Nitrosomas halophila*) és nitrít oxidáló (pl. *Nitrobacter alkalicus*) nitrifikálókat is.

A Duna-Tisza közti szikes vizekben a fitoplankton biotomassza túlnyomó részét az átlagosan 1  $\mu\text{m}$  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 (*Rhodospirillum rubrum*, *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 tömegtermelését lehetett megfigyelni, ami az üledék felszínén bíbor színű élőbevonat kialakulást eredményezett. 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 közeli rokon 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, molekuláris biológiai módszerekkel végzett vizsgálatok a Proteobacteria törzsbe (pl. a vas-lélegző *Geopsychrobacter*, *Geoalkalibacter*, a szulfát-redukáló *Desulfuromonas*, a metanotróf *Methylocaldum tepidum* és a kénoxidáló *Thiohalophilus* szervezetekkel rokon klónok) és az obligát anaerob anyagcserét folytató *Spirochaeta* nemzetségbe tartozó filotípusok jelentős abundanciáját mutatták ki. Emellett a szikes vizekben jelen voltak még a Bacteroidetes és az Actinobacteria, míg szóróványosan 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 szódavízből (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  $\text{Na}^+/\text{H}^+$  anionpumpának jut fontos szerep, aminek révén az intracelluláris  $\text{Na}^+$  külső  $\text{H}^+$ -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 szubtilizint. 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)  $\alpha$ -amilázt izoláltak. Az alkalofil *Bacillus* fajok által termelt ciklodextrin-glükanozotranszferáz 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.

---

# 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 mikrobák 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 sajátosságai 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, kokusz, 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



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 kokkuszkok, szabálytalan kokkuszkok, 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, pálcá, lándzsa vagy kokkusz formájú metanogének. Sejtfaluk pszeudomureint tartalmaz. Sejtmembránjuk kardarheol és mio-inozitol tartalmú lipidekből áll. Szigorúan anaerobok, minden képviselőjük hasznosítja elektrondonorként a molekuláris hidrogént. Hangyasavat, másodrendű alkoholokat szintén képesek

oxidálni. Elektronakceptoruk általában a CO<sub>2</sub>, 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 kokkusok, de pálcák és spirillum alakok is előfordulnak. Legtöbbjük sejtfala fehérjékből áll. Peptidoglikán és pszeudomurein sejtfalukban nincs, lipidjeik a glicerinhoz éter-kötéssel kapcsolódó, izoprén egységekből álló hosszú láncok. Szigorúan anaerobok, CO<sub>2</sub> redukálásával metánt termelnek, amelyhez H<sub>2</sub>-t, hangyasavat vagy alkoholt használnak elektrondonorként. Metán előállítására különböző, metilcsoportot tartalmazó vegyületek redukálásával is képesek (metilamin, metántiol, stb.). Némelyek ecetsavat bontanak metánná és szén-dioxidra. 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**

Kokkus, pálcák vagy spirillum formájú képviselőik fehérje sejtfallal bírnak, néhányuk burokkal rendelkezik. A peptidoglikán és a pszeudomurein egyaránt hiányzik képviselőiből. Szigorúan anaerob metántermelők, a metánt CO<sub>2</sub> redukálásával, H<sub>2</sub>, hangyasav vagy alkoholt 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*

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<sub>50</sub> 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*

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 *Picrophilus* 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 kokkusok. Legtöbbjük hipertermofil heterotróf szervezet, amelyek növekedésükhöz többnyire kén molekulát igényelnek. Növekedési optimumuk 75-100 °C körüli érték. Mélytengeri-, illetve sekély tengerek hidrotermális kúrtóiban, valamint Új-Zélandon, szárazföldi hőforrások területén fordulnak elő.

### 1. Rend: Thermococcales

1. Család: Thermococcaceae

1. Nemzetség: *Thermococcus*

2. Nemzetség: *Palaeococcus*

3. Nemzetség: *Pyrococcus*

## 7. Osztály: Archaeoglobi

Szabályostól az erőteljesen szabálytalan kokkuszkokig 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 pseudomureinből épül fel. Kemoautotróf szervezetek, H<sub>2</sub>/CO<sub>2</sub> 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: AQUIFICA

Gram-negatív, pálca formájú, mérsékelt 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*



8. Nemzetség: *Thermocrinis*

*Genera Incertae sedis*

1. Nemzetség: *Balnearium*

2. Nemzetség: *Desulfurobacterium*

3. Nemzetség: *Thermovibrio*

## II. TÖRZS: THERMOTOGAE

Extrém termofil pálcá formájú, nem spóráképző, 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 mozgásképeség. Termofil, neutrofil, kemoorganotróf, szigorúan anaerob baktériumok, piroszölősavat fermentálnak. Az elsődleges fermentációs végtermékek az ecetsav, a CO<sub>2</sub> és a hidrogén. Légző anyagcseréjükhöz szulfátot és tiosulfátot hasznosítanak elektronakceptoroként, tejsavat és piroszölősavat 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 pálcá formájú, nem mozgó szervezetek. Mezofil vagy termofil fajainak növekedési optima 25-35 °C, illetve 45-50 °C körül alakul. Aerob, kataláz pozitív szervezetek. A3B típusú, L-oronitint tartalmazó peptidoglikán sejtfallal rendelkeznek, fő

légzési kinonjuk a menakinon 8 (MK-8). Telített vagy egyszeresen telített zsírsavaik vannak. Kemoorganotróf, légző szervezetek. Számos fajuk ellenáll az ionizáló sugárzások meglehetősen nagy dózisének (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*

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. Spóráképzés 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 spóráképző, 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 sajátosságait tekintve változatos csoport, a legtöbb Nemzetség: tagjai aerob, kemolitotróf, nitrifikáló, disszimilatorikus szulfátredukciót mutató szervezetek. Vannak köztük magnetotaxis 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

1. Nemzetség: *Nitrospira*
2. Nemzetség: *Leptospirillum*
3. Nemzetség: *Magnetobacterium*
4. Nemzetség: *Thermodesulfovibrio*

## IX. TÖRZS: DEFERRIBACTERES

Hajlott pálcá vagy vibroid sejtalak jellemző, Gram-negatív, spórát nem képző mezofil és termofil szervezetek, amelyek növekedési optimuma 35 és 60 °C között van. Heterotróf, anaerob légzők, amelyek különböző szerves szubsztátok elektronodonorként 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*

6. Form Nemzetség: Dactylococcopsis

7. Form Nemzetség: Gloeobacter

8. Form Nemzetség: Gloeocapsa

9. Form Nemzetség: Gloeotheca

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



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: CHLOROBII

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<sub>2</sub> 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-aminobenzoészavat. Gyakran élnek szimbiotikus kapcsolatban szintelen, nem fotoszintetizáló mikrobákkal.

## 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<sub>2</sub>-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 kokuszok, amelyek legtöbbször kemoorganotróf heterotrófok, bár néhányuk a H<sub>2</sub> 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 szimbióta 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*

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

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: Xenohalictis

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

13. Nemzetség: Methylococcus
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: Staleyia
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



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

5. Nemzetség: Candidatus "Liberibacter"
6. Nemzetség: Mesorhizobium
7. Nemzetség: Nitrateductor
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

7. Nemzetség: *Blastochloris*

8. Nemzetség: *Devosia*

9. Nemzetség: *Dichotomicrobium*

10. Nemzetség: *Filomicrobium*

11. Nemzetség: *Gemmiger*

12. Nemzetség: *Labrys*

13. Nemzetség: *Methyloredhabdus*

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, anyagsere és ökológiai jellemzőiket illetően változatos csoportot alkotnak. Képviselői több fenőbe sorolhatók. Gyakoriak a Gram-negatív aerob vagy mikroaerofil pálcák és kokkusok, amelyek legtöbbször kemoorganotróf heterotrófok, bár néhányuk a H<sub>2</sub> 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,

ezen 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: Kerstesia
7. Nemzetség: Oligella
8. Nemzetség: Pelistega
9. Nemzetség: Pigmentiphaga

10. Nemzetség: Sutterella

11. Nemzetség: Taylorella

4. Család: Comamonadaceae

1. Nemzetség: Comamonas

2. Nemzetség: Acidovorax

3. Nemzetség: Alicyclophilus

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: Rhodoferrax

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

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: Allysiella

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: Nitrospira

2. Család: Spirillaceae

1. Nemzetség: Spirillum



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, anyagszere és ökológiai jellemzőiket illetően változatos csoportot alkotnak. Képviselői több fenonba sorolhatók. Gyakoriak a Gram-negatív aerob vagy mikroaerofil pálcák és kokkusok, amelyek legtöbbször kemoorganotróf heterotrófok, bár néhányuk a H<sub>2</sub> 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 szimbióta baktérium fajok is.

1. Rend: Chromatiales

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*

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

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

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

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



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

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

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 spóráképző, aerob vagy anaerob növekedést mutató szervezetek összessége. Legtöbb anaerob tagjuk képes szerves 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: *Hipaea*

#### 2. Rend: Desulfovibrionales

##### 1. Család: Desulfovibrionaceae

1. Nemzetség: *Desulfovibrio*

2. Nemzetség: *Bilophila*

3. Nemzetség: *Lawsonia*

##### 2. Család: Desulfomicrobiaceae

1. Nemzetség: *Desulfomicrobium*

##### 3. Család: Desulfohalobiaceae

1. Nemzetség: Desulfohalobium

2. Nemzetség: Desulfomonas

3. Nemzetség: Desulfonatronovibrio

4. Nemzetség: Desulfothermus

4. Család: Desulfonatrumaceae

1. Nemzetség: Desulfonatrum

### 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

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

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 növekvő 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<sub>2</sub> 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: Campylobacteriales



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 spóráképző, 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 spóráképző, kemoorganotróf, mezofil, Gram-pozitív kokkusok, és szabályos, nem spóráképző, mezofil, kemoorganotróf, Gram-pozitív pálcák. Végül előfordulnak köztük szabálytalan, nem spóráképző, Gram-pozitív pálcák, illetve termofil, Gram-pozitív, fonalas, endospórák 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

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

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

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

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 disszimilatorikus szulfát- vagy szulfitredukáló, kemoorganotróf, heterotróf, anaerob légzők, melyek szintén egyetlen nemzetség (*Desulfotomaculum*) fajaira jellemző tulajdonságok. Az *Acidaminococcaceae* családon belül található szigorúan fermentatív anyagcseréjű, Gram-negatív festődésű, kemoorganotróf, heterotróf kokkusok. Vannak még nem spóráképző, kemoorganotróf, aerob, illetőleg fakultatív anaerob/mikroaerofil, mezofil, Gram-pozitív kokkusok 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*

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: Pseudobutyrvibrio

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



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: Thermosyntropho
10. Család: Veillonellaceae
  1. Nemzetség: Veillonella
  2. Nemzetség: Acetonema

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

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

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: Carboxydotherrmus
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.

#### 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 anyagcsere-termékek, 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 (*Actinomyces*, *Mycobacterium*, *Nocardia*), emésztőrendszerben élő szimbióta 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*

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



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: Glycomycetaceae

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

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

4. Nemzetség: Janibacter
  5. Nemzetség: Knoellia
  6. Nemzetség: Kribbia
  7. Nemzetség: Lapillicoccus
  8. Nemzetség: Ornithinicoccus
  9. Nemzetség: Ornithinimicrobium
  10. Nemzetség: Oryzihumus
  11. Nemzetség: Phycococcus
  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: Fron dihabitans
- Nemzetség: Gulosibacter
- Nemzetség: Humibacter
- Nemzetség: Labeledella
- Nemzetség: Leifsonia
- Nemzetség: Leucobacter
- Nemzetség: Microcella
- Nemzetség: Microterricola

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

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: Verrucosisporea
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: Propioniceella
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

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: Streptomycetaceae

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



4. Nemzetség: *Microbispora*

5. Nemzetség: *Microtetrastroma*

6. Nemzetség: *Nonomuraea*

7. Nemzetség: *Planobispora*

8. Nemzetség: *Planomonospora*

9. Nemzetség: *Planotetrastroma*

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 tenyésztendő baktériumot sorolnak az osztályba. Nagy morfológiai változatosságot mutató csoport. Acidofil és neutrofil fajok 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 kokkus alak jellemző. A csoport tagjainál sem spórák, sem csillók nem fordulnak elő. Szigorú (pl. NO<sub>3</sub><sup>-</sup> elektronakceptorral) vagy fakultatív anaerob légző szervezetek vagy obligát fermentálók, melyek képesek cukrok fermentációjára is.

### 1. Rend: Coriobacteriales

1. Család: Coriobacteriaceae

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 spóráképzés 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 függelékkel fejlesztenek. Ezekkel felületekhez vagy egymáshoz tapadnak. Peptidoglikánjuk hiányzik, továbbá néhány fajuk (Gemmata és Pirellula nemzetségből) membránnal körbezárt nukleoidot képez. A törzs legelső ismert fajtát, a *Planctomyces békefiit* 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.

## 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*'

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

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 prekursorainak szintézisét szabályozó géneik 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 kokusz, 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

1. Család: Anaeroplasmataceae

1. Nemzetség: *Anaeroplasma*

2. Nemzetség: *Asteroleplasma*

## **XIX. TÖRZS: FIBROBACTERES**

Gram-negatív, obligát anaerob, nem spóráképző 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 spóráképző, 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**



Nagy fenotípusos változatosságot mutató csoport. Gram-negatív, endospórát nem képző pálcák.

## 1. Osztály: “Bacteroidia”

Gram-negatív, spórát nem képző, egyenes vagy hosszúkás pálcák, illetve kokkusok. 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”

Több jellegzetes fenotípus jellemző képviselőire. Vannak Gram-negatív, aerob vagy mikroaerofil pálcák, többnyire kemoorganotróf heterotrófok, de némely képviselőjük képes autotróf anyagcserére a H<sub>2</sub>, 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*

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: Mesonina
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

- 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<sub>2</sub>, 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, 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: "Sphingobacterales"

##### 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 pszichofil és termofil fajaik is.

#### 1. Rend: Cytophagales

##### 1. Család: Cytophagaceae

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



6. Nemzetség: *Perexilibacter*

7. Nemzetség: *Persicobacter*

8. Nemzetség: *Rapidithrix*

9. Nemzetség: *Reichenbachiella*

10. Nemzetség: *Roseivirga*

11. Nemzetség: *Sedimentomix*

## 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 asszimmetrikusan 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: *Prostheobacter*

2. Család: "Akkermansiaceae"

1. Nemzetség: *Akkermansia*

3. Család: "Rubritaleaceae"

1. Nemzetség: *Rubritalea*

2. Nemzetség: *Persicirhabdus*

3. Nemzetség: *Roseibacillus*

## 2. Osztály: Opitutae

Többségében eddig nem tenyésztethető, tengeri környezetből és talajból származó, Gram-negatív szervezetek jellemzik.

### 1. Rend: Opitutales

#### 1. Család: Opitutaceae

1. Nemzetség: *Opitutus*

2. Nemzetség: *Alterococcus*

### 2. Rend: Puniceococcales

#### 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*

**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*

---

## 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 széndioxidból, vagy lebontó (katabolikus) folyamatokban (pl. hosszabb szénláncú szerves savakból) ecetsav (acetát) képződik.

**Acetotróf szervezet** Ecetsavat (acetátot) elektronodonorként 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  $\geq 9$  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 szerves 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 megállítására 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 sejtéből 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).

**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 disszimilatorikus nitrát vagy nitrit redukció során.

**Anammox mikroba, anyagsere** 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) sterilítása, vagyis csíra mentessége.

**Autotróf** Olyan élőlény, amelyik testének szerves anyagait szervesen 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 (aljazaton) 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 kénre történő oxidációjára is. A képződő elemi kén sejten belül halmozzák fel (kivételek *Ectothiorhodospira* és *Halorhodospira* nemzetségek tagjai, amelyek sejten kívül halmozzák fel). A kén 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**  $\beta$ -glükóz monomerek alkotta cellobióz egységekből  $\beta$ -1,4 glikozidos kötésekkel felépülő poliszacharid.

**Cianobaktériumok** Oxigéntermelő fotoautotróf prokarióta szervezetek. Legtöbbjük csak klorofill-*a*-t és fikobiliszómákat tartalmaz.

**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.

**Divizóma** 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 sejttaggal és (általában) egyéb autonóm sejtorganelumokkal rendelkező sejtípus, illetve ilyenekből felépülő élőlény.

**Extrém halofil** Olyan élőlény, amelyik szélsőségesen sós körülményeket igényel. Mikroorganizmus, amelyiknek a növekedési optimuma  $\geq 15\%$  (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 füstölő** 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, törzsfajlódéstan.

**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.



**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 szerves C-forrás redukciójával (CO<sub>2</sub> 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 sejt számának megkettőződéséhez szükséges idő.

**Glikolízis** Glükózbontó anyagcsereút (Embden-Meyerhof-Parnas anyagcsere). Egy molekula glükózból 2 piruvát képződik, miközben 2 NAD<sup>+</sup> redukálódik és nettó 2 molekula ATP képződik.

**Gram-festés** Differenciáló festési eljárás, amelyben a (glikán jellegű) sejt fal (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** Bakterioklorofil-g tartalmú, anoxikus fotoheterotróf élőlény.

**Heteroci(s)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.

**Homogalakuronát** α-1,4-glikozidos kötésekkel kapcsolódó D-galakuronsav 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 klorofilhoz.

**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 kötések tartalmazó poliizoprén származékok.

**Keményítő** α-1,4 glikozidos kötésekkel, D-glükóz egységekből felépülő poliszacharid.

**Kemolitotróf** Olyan mikroorganizmus, amelyik szervesetlen 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 tenyész körülményeket.

**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.

**Kitin** N-acetil-D-glükózamin molekulák  $\beta$ -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 makroszkópiusan 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 csillózáti 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 ( $\text{Fe}_3\text{O}_4$ ) zárványok.

**Metakromatikus granulumok** A citoplazmától eltérő festődési tulajdonsággal rendelkező szemcsék a sejten belül (pl. metilénkékekkel 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 élőlény (pl. a kemoorgano autotróf metilotrófok szerves szénet használnak energia és redukálóerő előállítására, de mégis szén-dioxidot fixálnak, más esetben pl. fotoorganotrófia).

**Monotrich** Polárisan vagy laterálisan monoflagellált baktérium csillózáti típus.

**Morfotípus (morfovar)** Hasonló alaktani tulajdonságokkal rendelkező törzsek csoportja.

**Neutrális lipidek** A zsírsavak glicerinnel alkotott észterei.

**Neutrofil** Olyan élőlény, amelynek 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 szervezetek 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 nitrogénáz enzimmel ammóniává redukálódik.

**Nomenklatúra** A taxonómiai csoportok az elnevezésére vonatkozó szabályrendszer.

**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 csillózáti típus, a csillók baktériumsejt teljes felületén elszórtan találhatók.

**Pilus** Pilin fehérjéből 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 sejt szervecskékkel.

**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** Kitaróképletek (endospóra, konidiospóra, stb.) képződésének a folyamata.

**Szacharóz** Diszacharid, melyben egy glükóz és egy fruktóz kapcsolódik glikozidos kötással.

**Szerotípus (szerovar)** Hasonló antigén tulajdonságokkal rendelkező törzsek csoportja.

**Szisztematika (rendszeran)** Az élőlények sokféleségével és rokonsági viszonyaival foglalkozó tudomány, két fő területe a filogenetika és a taxonómia.

**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 hidrogénlevonáson alapul.

**Szterilizálás** Olyan eljárás, amely során különböző fizikai, kémiai hatásokkal, vagy ezek kombinált alkalmazásával a csiramentesítésre kerülő anyagon és anyagban elpusztítják, illetve inaktíválják 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 (tenyészedenyben, 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, hőszokk (ún. chaperonin) fehérjéknek egy különleges komplexe a hipertermofil szervezeteknél.

**Termőtest** Általában makroszkópiusan 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 átváltással 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 kén né oxidálva környezetükben felhalmoznak. Kénhidrogén hiányában kenet, tioszulfátot, szulfidot 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.

---

# 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 szervesetlen anyagok (metán, hidrogén, ammónia és víz) segítségével aminosavakat előállítani elektromos kisülések energiájával.

12. Valószínűsíthető, hogy a földi élet az óceánok mélyén, 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.



25. Az első életformák legrégebbi fosszilis maradványainak korát 3,5 milliárd évesre becsülik.
26. Az ősi sztramatolitok 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.

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 sejtípus létrejötté 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 mikrofossziliák 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.

54. A filogenetika az élőlények külső bélyegeinek összehasonlításán alapuló tudomány.
55. A taxonómia az identifikáció, klasszifikáció, nomenklatura és determináció egységéből épül fel.
56. A klasszifikáció az élő szervezetek taxonokba rendezésével foglalkozik a kölcsönös hasonlóságok és/vagy evolúciós rokonságuk alapján.
57. A nomenklatura 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 átváltással 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 morfortípus hasonló alaktani tulajdonságokkal rendelkező törzsek csoportja.
68. A patotípus hasonló kórokozó tulajdonságokkal rendelkező törzsek csoportja.

69. A tenyészet egy törzsnek, vagy mikroorganizmus közösségnek adott laboratóriumi tápközegetben 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 ivaroson 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, másrészt 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.

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 nukleotidok 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 multigén és a genomvizsgálatok, genomösszehasonlítások pontosabbá tették az evolúciós események rekonstrukcióját.
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 anyagszere szempontból is legváltozatosabb törzs, a Proteobacteria tartalmazza.
94. A Proteobacteria törzsbe kizárólag Gram-pozitív sejtfalú baktériumok tartoznak.

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 Nanoarchaeota.

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 tenyészeit eddig 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 sejtektől, membránnal körülhatárolt, autonóm sejtszervecskéket általában nem tartalmaznak.

104. A prokarióta sejtek sejtek membránjának minden olyan funkciót el kell látnia, ami egy eukarióta sejtben organellek 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 sejté.

107. A prokarióta citoplazma vizes oldat (egy átlagos baktériumsejt kb. 30%-a víz), amely számos makromolekulát, ezek építőelemeit, különböző ionokat stb. tartalmaz.



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  $\mu\text{m}$ -t.

119. A legkisebb ismert baktérium sejteket a *Mycoplasma* nemzetségben találjuk kb. 0,2  $\mu\text{m}$ -es átmérővel rendelkezik.

120. A baktériumsejtek kicsiny méretének talán a legfontosabb előnye, hogy a sejtek felület-térfogat aránya igen nagy.

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  $\mu\text{m}$ -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 pálcika alak, emellett számos egyéb, nem szabályos formájú prokarióta sejt ismert.

124. A mikrokokkuszkok gömb alakú sejtjei osztódás után egyesével szétválnak.

125. A sztreptokokkuszkok gömb alakú sejtjei osztódás után szőlőfürt szerűen együtt maradnak.

126. Ha a tér két irányába osztódó kokkuszkok négyesével maradnak együtt tetragenuszkokról beszélünk.

127. A sztafilokokkuszkok gömb alakú sejtjei osztódás után láncszerűen maradnak együtt.

128. Az egy, vagy több csavarulattal és poláris csillózáttal rendelkező merev falú baktériumok a vibriók.

129. A görbült pálcika 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: tenyészeikben 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.

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, reprodukív 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 ftoheterotróf, bimbózással 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 hidrofíl építmény teljesen szeparálja a sejt hidrofób belsejét (citoplazma) környezetétől.

148. A baktériumok esetében a citoplazma membránnak majdnem minden olyan funkciót el kell látnia, ami eukariótáknál sejt szervecskékben történik.

149. A membránok általános szerkezetének felépítésében neutrális lipidek, foszfolipidek és fehérjék vesznek részt.

150. Ha a relatív hidrofíli glicerín molekulák néhány szénatomjukon zsírsavakkal észterizálódnak 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 metilcsoport 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 hidrofíli csoporthoz kapcsolódik.

155. A legközönségesebb, baktériumokban előforduló poláris lipidek glicerofoszfolipidek, amelyekben a glicerín 1. és 2. szénatomját zsírsavak észterizálják, a 3. szénatomhoz egy poláris funkció csoport kötődik foszfodiészter kötéssel.

156. A legtöbb baktérium faj relatív 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.

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 Archaeák között az egyetlen és két réteges membránok egyaránt előfordulhatnak, azonban a zsírsavlánc a glicerinhoz mindig észterkötéssel kapcsolódik.

163. Sok Euriarchaeota (pl. metanogén baktériumok, némely extrém halofil ősbaktérium) glikolipideket is tartalmaz (a glicerinhoz szénhidrát is kapcsolódik).

164. A citoplazma membrán erőteljes, szelektív gátat jelent a különböző molekulák sejtbe illetve sejtől 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 gradiensnek 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 másikéhoz nem kapcsolódik.

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 kapcsolódik.
175. A protonkoncentráció különbségében alapuló, egyszerű transzporter rendszerek mindössze kettő membránköött szállító fehérjét igényelnek.
176. A csoport transzlokáció során a transzportálandó szubsztát kémiaiailag 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 szubsztát 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) kapcsolatosan.
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.



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  $\beta(1-4)$  kötéseket.

188. A murein bioszintézise során, a párhuzamos peptid oldalláncok peptid kötésű kereszthidainak kiépülése alkalmával a transzpeptidáz enzim 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: rétegzett 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)  $\beta(1-4)$  glikozidos kötésű láncai alkotják.

195. A kötés lizozimmal nem hasítható, hiszen a lizozim  $\alpha$ -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.

200. Az A típusú peptidoglikánnal rendelkező mikrobák egyik glikán lánc 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 láncra 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-pozitív, 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  $\beta$ -laktám antibiotikumok.

206. A  $\beta$ -laktám antibiotikumok a peptidoglikán alegységek közötti peptid kötés kialakulását gátolják oly módon, hogy a kötés kialakításáért felelős transzpeptidáz enzimhez irreverzibilisen kötődnek.

207. A  $\beta$ -laktám antibiotikumok nem csak az osztódó sejtekre hatásosak.

208. A  $\beta$ -laktám antibiotikumok hatástalanok a sejtfallal nem rendelkező baktériumokra.

209. Ha a penicillin nem megfelelő mennyiségben kerül alkalmazásra a mureinnek lazább szerkeze 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 glicerín-, vagy ribitol-foszfátok vízdékony polimerjei.

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 kötések 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.

225. Számos metanogén baktérium sejtfala tartalmaz pszeudomureint, amelynek szerkezete a mureinhez hasonló, de a glikánláncok összekötése  $\beta(1-3)$  kötéssel valósul meg, valamint az N-acetil-muraminsav helyett N-acetil-tallózamin-uronsavat tartalmaz.

226. Számos Archaea a pszeudomurein helyett heteropoliszcharid 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  $\mu\text{m}$  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. csillózáti 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 hossz tengelyének végén), laterálisak (a sejt hossz tengelye mentén középen), vagy a sejtfelszínen bárhol elhelyezkedők.

236. A monotrich csillózáti típusra az jellemző, hogy polárisan, vagy laterálisan egy csilló található a mikroorganizmuson.

237. Az amfitrich csillózáti típusra jellemző, hogy a sejt ellentétes pólusain több csilló helyezkedik el.

238. Az amfilotrich csillózáti típusra jellemző, hogy a sejt mindkét pólusán egy-egy csilló van.
239. A peritrich csillózáti típusra jellemző, hogy a csillók a sejt felszínén mindenütt megtalálhatóak.
240. A különböző csillózáti 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.

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 sejtfálszerkezettel 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.



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 ( $>100 \mu\text{m/s}$ ) mozgásra képesek, mint a peritrich csillózatúak ( $<20 \mu\text{m/s}$ ).

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.

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.

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 bukfeneczik.

299. A repellensek általában csökkentik a CheY foszforiláltsági szintjét, ezért repellensek hatására a baktériumsejt ritkábban bukfeneczik.

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.

304. A gyors és cikázó csillómozgással ellentétben, amelynek során a baktériumsejt megáll, majd véletlenszerűen elindul egy irányba, a lassúbb (legfeljebb 10  $\mu\text{m/s}$  sebességgel végbemenő) és egyenletesebb csúszó mozgás során a fonalas, vagy pálca alakú baktériumsejtek általában a hossz tengelyükre 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 sejt falon 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 sejt falhoz is szorosabban kapcsolódó képződményről van szó.

310. A sejt felszíni képződmények segíthetik a mikroorganizmusok 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 sejt falú 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 fimbriáknak nagyon fontos szerepe van a betegség kialakulásának folyamatában.

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 rezisztencia.
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 granulomok eltérő festődést mutató szemcsék, pl. a polifoszfát szemcsék metilénkéssel vörös színűre festődnek.

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- $\beta$ -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.



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 sejtfallúak, 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 méretű, savas közegben oldódó (SASP) fehérjék.
358. A SASP fehérjék az UV sugárzással szemben is védenek, valamint vitaminforrásként szolgálnak a germináció során.

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 tenyészeinek előállítása.
368. A tenyésztés során a mikroorganizmusokat kizárólag szilárd tápközeg segítségével laboratóriumi körülmények között növesztjük ki, lehetőleg figyelembe véve a tenyésztési 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 növesztetni, vagy folyadék kultúrában tenyésztetni) 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.

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 tenyésztési 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 tenyésztési 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 tenyésztési 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 kalcium a citoplazma domináns kétértékű kationja, néhány enzim kofaktora (pl. kinázok), riboszómák alkotó eleme, klorofill (bakterioklorofill) alkotója.

382. Szénforrásként szerves anyagokat adhatunk egy táptalajhoz (autotróf szervezetek), vagy pl. szén-dioxid átbuborékolásával lehet a mikrobákhoz juttatni (heterotróf szervezetek).

383. Az oligokarbofil mikrobák tenyésztéséhez általában  $1\text{ g l}^{-1}$  szerves szénforrás szükséges, míg eukarbofil mikrobák ennél kisebb mennyiségben igénylik azt.

384. Oxigént és hidrogént általában gáz formájában adhatunk a tápközeghez.

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 kémiaiilag nem definiálható.
388. A peptonok savasan, lugosan vagy enzimatisus 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  $100^{\circ}C$ , dermedési pontja  $38^{\circ}C$ .

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 hipotremofil mikrobák, hőmérsékleti optimuma 45-80°C között található.

410. 65°C fölött aktívan szaporodó szervezeteket a prokarióták és az eukarióták között is találunk.

411. A termodur szervezetek képesek az extrém nagy hőmérsékletek tolerálására, de ezen hőmérsékleten már nem szaporodnak.

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 szénláncuk 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<sub>2</sub> 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.



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 vízáktivitás 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 találhatók.

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.

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 sejtől, vagy telepképző egységből fejlődő sejttömeg.
443. Az ismert eredetű, azonos szám és betűjelzéssel ellátott, folyamatos átolással 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 átolását rendszeresen, a törzstől független időközönként (pár hét - hónap) kell megismételni.
446. A mikroorganizmus törzsek törzsfenntartás céljából történő átolásának hátránya, hogy átoláskor fennáll a fertőzés veszélye, tárolás közben a táptalaj és a tenyészetek kiszáradhatnak, illetve gyakori átolással megnövekszik az esélye annak, hogy a törzs a fellépő mutációk és a szelekció miatt az eredetihez képest eltérő lesz.
447. Folyékony nitrogénben  $-196^{\circ}\text{C}$ -on vagy nitrogén gőzben  $-140^{\circ}\text{C}$ -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 vízdékony molekulák vagy gázok hosszantartó, folyamatos gradienseinek felállítására.

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 „divizóma” 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 kloroplasztisban 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 sejtől a generációs idő elteltével négy sejt keletkezik.
462. A populáció exponenciális növekedésének rátáját döntően meghatározzák a tenyészet adottságai (pl. anyagszere típusa) és az inkubációs körülmények.
463. A stationer 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.

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 tenyész körülmények elérése érdekében folyamatos tenyésztési elrendezéseket alkalmaznak, amelyek egy lombikban növesztett kultúrával ellentétben nyílt rendszerek.

468. A folyamatos tenyésztés során a baktériumsejteket tartalmazó tenészfolyadék 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.

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 redukzív citrát-ciklus során 3 molekula szén-dioxid fixációja 1 molekula gliceraldehid-3-foszfát képződését eredményezi.
480. A redukzív citrát-ciklusban a 3 közül 2 szén-dioxid molekula fixálása az  $\alpha$ -ketoglutársav izocitromsav átalakulás során történik, míg a másik 1 szén-dioxid molekula fixálása a  $\text{NAD(P)H}_2$  -nél negatívabb redoxpotenciálú redukált (-0,4 V) ferredoxin jelenlétét igénylő enzimkatalizált lépésekben megy végbe.
481. A redukzív citrát-ciklus legtöbb lépésében ugyanazok az enzimek vesznek részt, mint amelyek a normál citrát-ciklusban.
482. A citrát-liáz enzim csak a redukzív citrát-ciklusra jellemző, és a citromsavnak oxálecetsav és acetyl-koenzimA képződésével járó, energiaigényes hasítási lépését katalizálja.
483. A redukzív 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 szervesetlen szén felvétele a baktériumsejtbe általában hidrogénkarbonát ( $\text{HCO}_3^-$ ) 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.

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 kulcsenzime.

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<sub>2</sub> segítségével gliceraldehid-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, redukzív 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<sup>+</sup> 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.



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 cikászfélféket, 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 természetek 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.

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<sub>2</sub> 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.

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 enzimpkészítményektől 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(szt)ának nevezett, nitrogén fixációra specializált sejtet képeznek.

537. A heterocisztákból hiányzik a II. fotorendszer, így a heteroci(szt)ákban zajló fotoszintézis során nem keletkezik oxigén.

538. A heterociszták megvastagodott sejtfala megakadályozza az oxigénnek a környezetből a sejtbe történő diffúzióját.

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, transzkripció és poszttranszlációs szabályozás alatt áll.

542. A szabadon élő nitrogénfixáló szervezetekben az ammónia jelenléte nem gátolja a *nif* gének átíródását.

543. A szimbióta 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 redukációjához 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.

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 használdik fel, így a nitrogén fixáció során az ammónia képződése mellett számolni kell a hidrogénnek, mint mellékterméknek 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.

565. Több szénforrás esetén – a negatív szabályozásnak köszönhetően – a baktérium elsőknek 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  $\beta$ -galaktozidáz, permeáz, transzacetiláz) derepresszióját idézi elő.

568. A laktóz két cukor molekulából áll, és hidrolízise során egy molekula glukózra és egy fruktózra bomlik.

569. A  $\beta$ -laktóz vízben való oldhatósága jóval kisebb, mint az  $\alpha$ -laktózé.

570. A tejcukor hidrolízise során glükózzá és galaktózzá bomlik.

571. A tejcukor hidrolízise egyrészt a sejtfalhoz kötött extracelluláris  $\beta$ -galaktozidáz, másrészt a laktóz permeáz és az intracelluláris  $\beta$ -galaktozidáz együttes működése révén történhet.

572. A laktóz membránon való átjutása többnyire proton szimport folyamatban történik.

573. A laktóz hidrolízist követően a glukóz a Leloir-út úton át glikolitikusan, a galaktóz pedig az Embden-Meyerhof-Parnas katabolikus út irányában alakul tovább és szolgál a sejtnak energiaforrásként.

574. A Leloir út előkészítő reakciójaként a D-galaktóz-mutatoráz a  $\beta$ -D-galaktózt  $\alpha$ -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 glukóz-6-foszfát, képzésével a glikolízis irányába tereli.

577. A Leloir út során a foszfoglukomutáz katalízise révén képződött glukóz-6-foszfát az Embden-Meyerhof-Parnas-úton át kapcsolódik be a sejt katabolikus folyamataiba.



578. Néhány gomba, mint például a *Trichoderma reesei* és az *Aspergillus nidulans* a galaktokináztól független, redukzív 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 glükózra és fruktózra bontja.

583. A szacharóz mikrobiális bontásának során a fruktózból D-szorbitol lesz, a glükózból pedig előbb glukono- $\delta$ -lacton, majd egy molekula víz belépésével glukonsav képződik.

584. Nagy szacharóz, illetve glükóz és fruktóz koncentráció mellett, a sejt normál anyagcseréjét blokkolva, a szorbitol és glukonsav ekvimolekuláris mennyiségben áramlik ki a sejtől.

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  $\alpha$  (1,4) glikozidos kötéssel kapcsolódnak, míg az amilózt elágazó szerkezet jellemzi, ahol az alapláncban  $\alpha$  (1,4) glikozidos kötéssel, míg az elágazásoknál  $\alpha$  (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  $\alpha$ -amiláz enzim kizárólag az  $\alpha$  (1 $\rightarrow$ 4) glikozidos kötéseknel támad, és mindig a nem redukáló láncvégekről hasít le maltóz egységeket.

590. A  $\beta$ -amiláz enzim főként az  $\alpha$  (1 $\rightarrow$ 4)- és némely esetben az  $\alpha$  (1 $\rightarrow$ 6) glikozidos kötések bontja.

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 enzimeit hidrolizálják.
593. A keményítő bontó enzimek széles körben megtalálhatók a prokariótákban, tartoznak 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  $\beta$ -glükóz egységekből áll, a cellulózt  $\alpha$ -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  $\alpha$ -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 kevésbé 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 hidrolízise.

604. A gombák intracelluláris enzimekkel, enzimrendszerekkel bontják a cellulózt glukóz monomerekre.

605. Az endoglukonázok, vagy 1,4- $\beta$ -D-glukán-glukanohidrolázok a cellulóz polimer láncain belül szigorúan meghatározott helyeken bontják a kötéseket és hasítják a láncokat.

606. A cellulózbontás során a  $\beta$ -glükozidáz, az előző hasítási reakciók révén keletkezett oligomerek redukáló végéről is glukóz egységeket távolít el.

607. A vízben oldhatatlan cellulózzal ellentétben, a jól oldódó glukóz - a sejt anyagszállítási 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 történése.

610. A pektin növényi eredetű, és rendkívül változatos felépítésű poliszacharid.

611. A pektint szerkezetük alapján 3 csoportba sorolhatjuk.

612. A homogalakturnát,  $\alpha$ -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  $\alpha$ -1,5-L-arabinóz és a  $\beta$ -1,4-D-galaktóz monoszacharidok kapcsolódnak.

614. A ramnogalakturnát II. fő vázát 8-10 galakturonsav egység alkotja, amelyhez 12 különböző fajta cukor, illetve ezek homo- és hetero-oligomerjei rendkívül változatos kötésekkel kapcsolódnak. .

615. A pektin legfontosabb építő eleme az  $\alpha$ -D-galakturonsav, ami jelen lehet szabad savként, metanollal észterezett formában, és tartalmazhat acetyl-csoportokat is.

616. A metanol molekulák a galakturonsav hidroxil-csoportjaihoz, míg az acetyl-csoportok a karboxilcsoportjához kapcsolódnak észterképzéssel.

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  $\beta$ -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.

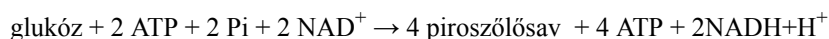
625. A kitobiozidáz kizárólag kitobióz dimereket hasít le a kitinszál redukáló végéről.

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:



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 foszotranszferáz rendszer közreműködésével történő aktív transzport során - foszforilálódik.

632. A glikolízis második lépése a glukóz-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 foszfofruktokináz ( $+Mg^{2+}$ ), aminek fontos szerepe van a glukóz anyagcsere szabályozásban.

635. Az ATP-től eltérően a szénhidrátbontás egyes intermediér 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 tiofélnacetál, 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 enolpiroszölősav keletkezik.

642. A glikolízis második szusztrátszintű foszforilációja során, ami triózonként egy (1 kiindulási glukózza számolva pedig 2) ATP szintézise zajlik.

643. A glikolízis során az enolpiroszölösav, a sokkal stabilabb piroszölösavvá már spontán, nem enzimátikus úton alakul át.

644. A piroszölösav szintézise a glikolízis utolsó előtti lépése.

645. A glikolízis során a piroszölösav 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 piroszölösav anaerob körülmények között redukálódik, és a folyamat során 2 ATP képződik.

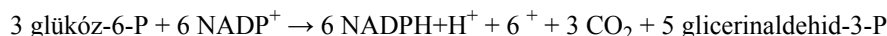
647. A glikolízis során a piroszölösav aerob körülmények között acetyl-CoA-vá alakul és a citrát ciklusban oxidálódik.

648. A glikolízis folyamata során egy molekula glukózból 2 piroszölösav lesz, miközben 1 NADH + H<sup>+</sup> 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:



vagy



652. A különböző szénatom számú intermediereken túlmenően, a pentóz-foszfát út fő funkciója NADPH+H<sup>+</sup> előállítás a sejtben folyó oxidatív bioszintetikus folyamatok számára.



653. A pentóz-foszfát út során keletkező gliceraldehid-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 glükóz direkt oxidációja alkalmával a glükóz-6-foszfátot a  $\text{NADP}^+$  specifikus glükóz-6-foszfát-dehidrogenáz redukálja, miközben egy molekula  $\text{NADP}^+$  redukálódik, és 6-foszfó-glukonolakton képződik.

656. A pentóz-foszfát út során a lakton gyűrű hasadását a 6-foszfó-glukonsav kialakulása, majd egy dekarboxilezéssel egybekötött újabb oxidációs lépés követi, mialatt egy  $\text{NADP}^+$  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 transzketoláz 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 gliceraldehid-3-foszfát és a fruktóz-6-foszfát glükóz-6-foszfáttá alakulva regenerálhatja a kiindulási hat szénatomos cukorfoszfátokat.

660. A pentóz-foszfát-út esszenciális a sejt számára, mivel a bioszintézisekhez  $\text{NADPH}+\text{H}^+$ -t állít elő.

661. A pentóz-foszfát-út során képződött eritróz-4-foszfát, enolpiroszölősav-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  $\text{CO}_2$ -fixáció fontos széndioxid 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 glükóz redukciója és a  $\text{NADPH}+\text{H}^+$  koncentrációja a meghatározó tényező.

665. Ha a sejtnak több ribózra és kevesebb NADPH+H<sup>+</sup>-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<sup>+</sup>-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:



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<sup>+</sup> 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 piruvát karboxilcsoportját.

674. Az Embden-Meyerhof-Parnas-útban 2 molekula ATP és 2 molekula NADH+H<sup>+</sup> képződik, míg az Entner-Doudoroff-út során 1 ATP, 1 NADPH+H<sup>+</sup> és 1 molekula NADH+H<sup>+</sup> 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.

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, acetyl-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  $\text{CO}_2$ -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 acetyl csoport egy koenzimA-hoz kötődik, és létrejön az acetyl-KoA.

685. A piroszőlősav oxidációjának utolsó két lépése során a liponsavamidot a  $\text{FAD}^+$ , míg az így keletkezett  $\text{FADH}_2$ -t a  $\text{NAD}^+$  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 glicerinnel – 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.

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 hidrolízise 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 gliceraldehid-3-foszfáttá oxidálódik, miközben egy molekula  $\text{NAD}^+$  redukálódik.
700. A szabaddá váló zsírsavak egyrészt a szénhidrátok felépítéséhez nyújthatnak szénvázakat, másrészt energiaforrásként szolgálva, a zsírsavak  $\beta$ -oxidációs folyamatain keresztül metabolizálódnak.
701. A zsírsavak jelentős része a  $\beta$ -oxidáció lépésein keresztül bomlik le, ezt a folyamatot a zsírsav aktiválása vezeti be.
702. A zsírsavak  $\beta$ -oxidációja során az aktiváláshoz szükséges energiát 4 ATP, a katalízisét pedig az acetyl-CoA szintetáz biztosítja.
703. Reduktív lebontásuk előtt a zsírsavak egy koenzimA-hoz kapcsolódnak.

704. A zsírsavak  $\beta$ -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  $\beta$ -oxidációja alapján véve megegyezik a telített zsírok oxidációs folyamataival, de a lebontási folyamat során a kettős kötéshez érve, az enil-koenzimA izomeráz a  $cisz\Delta^3$  formációjú kettős kötést transz  $\Delta^2$  konformációba rendezi és helyezi át.

706. A páratlan szénatom számú zsírsavak  $\beta$ -oxidációja során három szénatomos propionil-koenzimA képződik, majd egy ATP független úton alakul át szukcinil-koenzimA-vá.

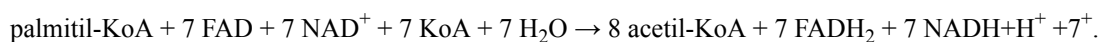
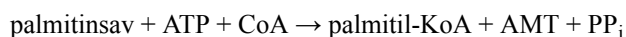
707. A páratlan szénatom számú zsírsavak  $\beta$ -oxidációja során keletkező szukcinil-koenzimA belép a Szent-Györgyi-Krebs-ciklusba, és itt tovább redukálódik.

708. A lipid bontás és ezen belül is a zsírsavak  $\beta$ -oxidációja alapvető szerepet játszik az energiaszabadítás és a jól metabolizálható intermedierek, mint az acetyl-koenzimA, (páratlan szénatom számú zsírsavak esetén pedig a szukcinil-koenzimA) előállításában.

709. A trikarbonsav ciklusban mind az acetyl-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  $\beta$ -oxidációs folyamatát, példaként a páros szénatomszámú, 16 szénatomos palmitinsavat kiválasztva, az alábbiak szerint összesíthetjük:



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.

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  $\alpha$ - és  $\beta$ -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  $\alpha$ -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  $\alpha$ -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.



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  $\alpha$ -ketoglutarát 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 fumarátvá oxidálódik a szukcinát dehidrogenáz és koenzime, a NAD hatására.

734. A Citrát-kör C4 szakaszában keletkezett fumarát egy víz molekula sztereospecifikus addíciójával előbb L-almasavvá, majd az almasav dehidrogenáz katalízise mellett egy NAD redukciójával oxálcetsavvá alakul.

735. A citrát körben az acetil-KoA acetil csoportjából 2 molekula  $\text{CO}_2$ , 2  $\text{NADH}+\text{H}^+$ , 1  $\text{NADPH}+\text{H}^+$ , 1  $\text{FADH}_2$  és 1 molekula ATP keletkezik.

736. A citromsav ciklus oxidatív reakciói révén kizárólag elektrontranszport-foszforiláció útján termelődik energia.

737. A citromsav ciklus során képződött redukált koenzimek visszaoxidálása az elektrontranszport láncban 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-piruváttól, vagy piroszőlősavból kiinduló anaplerotikus reakciókon keresztül történik.

741. A különböző biopolimerek – mint fehérjék és zsírok - degradációs termékei, a citrát-cikluson, illetve az oxálcetsáton át foszfoenolpiruváttá alakulva, beléphetnek az Embden-Meyerhof-útba, ahol a glükoneogenezis útján glükóz, vagy glikogén szintézishez használódhatnak fel.

742. A Citrát-ciklust a katabolikus és anabolikus anyagcsere áramlások folyamatossága tartja állandó mozgásban.
743. A Citrát-ciklus megakadályozza a sejt anyagcsere-intermedierek felhalmozódását azért, hogy azok a ciklusba belépve redukálódnak.
744. A Citrát-ciklus saját intermedierjeinek mennyiségét az azokból kiinduló szintézisek csökkenthetik.
745. A szukcinil-KoA a porfirin gyűrű prekursora, ami például a citokróm, a klorofill, a B<sub>12</sub>-vitamin vagy a kataláz enzim szerkezetének az alapját képezi.
746. A citromsav ciklus a sejtben zajló bioszintetikus folyamatok számára mind prekursorokat, 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 veszteséssel 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 oxálcetát nem része a ciklusnak, s így szintézisekhez a ciklus zavartalan működése nélkül nem lehet felhasználni.

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 acetyl-koenzimA - a katalitikus mennyiségű négy szénatomos dikarboxilsavak mellett – eloxidálódik, és szénatomjai szén-dioxid formájában távoznak.

757. A glioxalát-ciklusba belépő négy molekula acetyl-KoA-ból ciklusonként egy négyszénatomos dikarbonsav képződik.

758. A glioxalát-ciklus lehetőséget nyújt a citromsav-ciklus intermediereinek feltöltésére anélkül, hogy a sejtnak CO<sub>2</sub>-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 láncához.

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 piruvinsav, 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.

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<sub>2</sub> 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 enzimatis (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 glükózzá és szacharózzá bomlik.

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 ételmezésre nem hasznosítható nyersanyagokból (pl. lignocellulózából, 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 glicerín képződik.

786. Az etanolos erjedés során az etilalkohol prekursorát, az acetaldehidet elvonva, a  $NADH+H^+$  a didroxiacetonfoszfátra kerül, és az etanol helyett glicerín 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 piroszölősavból, pontosabban az ebből keletkező acetaldehidből acetoin, ill. butándiol képződik.

789. A glicerines-ecetsavas-alkoholos fermentáció eredményeként a glicerín mellett etanol és ecetsav nem jelenik meg.

790. A glicerines-acetonos és glicerines-izopropanolos erjesztés végtermékei között acetón, illetve izopropanol szerepel.

791. Butilalkoholos-vajsavas erjesztéssel a piroszölősavból végtermékként ecetsav, vajsav, butilalkohol, acetón, izopropil-alkohol, etanol,  $CO_2$  és  $H_2$  képződhet.

792. A butilalkoholos-vajsavas fermentáció során a piroszölősav 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 stationer 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 tenyésztés- 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 úton.

800. Napjainkra a petróleum alapú termékek nagyrészt helyettesítik, de mégsem szorították ki teljesen a fermentációs termékeket.

801. A tejparban egyes erjedési formákat végző mikroorganizmusok, mint például a *Clostridium butyricum* a nemkívánatos baktériumok közé tartozik, mivel a sajtok másodlagos vajsavas erjedését és puffadását okozza.

802. A butilén-glikolos fermentációs folyamat során az  $\alpha$ -acetolaktát-szintáz hatására két piroszölősav kondenzációja, és dekarboxileződése révén előbb  $\alpha$ -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 ún. vegyes savas erjesztés jellemzi, aminek során tejsav, etanol, ecetsav, hangyasav, borostyánkősav, szén-dioxid és hidrogén termelődik.



804. A vegyes savas erjesztés során a piroszölősavból 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 acetilsoportjából dehidrogenázok hatására acetaldehiden át ecetsav képződik, a foszfortranszacetiláz és egy kináz katalízisével meg acetil-koenzimA-n keresztül etilalkohol keletkezik.

806. A *Propionibacterium*-ok a Wood-Werkman-ciklus során állítanak elő piroszölősavból 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, piroszölősavból tejsavat képeznek, miközben négy molekula  $\text{NADH} + \text{H}^+ \rightarrow \text{NAD}^+$ -dá oxidálódik.

813. A tejsavbaktériumok (*Lactobacillaceae*) a *Firmicutes* osztályba tartozó Gram-pozitív, pálca alakú, obligát fermentáló szervezetek.

814. A tejsavbaktériumok a porfirinek (citokróom, 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.

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 bélbiotájának domináns tagjai, probiotikumként is alkalmazzák.

830. A *Clostridium propionicum*-nál az alaninból – egy alanin aminoszferáz 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 ekközben nagyenergiájú foszfátok képződnek.

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 anyagcsere-termékeitől függenek.

836. Anaerob környezetekben a bontás részben fermentációt, részben anaerob légzést folytató (pl. nitráttal, szulfáttal, vagy szén-dioxiddal, mint terminális elektronakceptorral 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 későbbiekben elektron donoroként 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 szintrofikus baktériumok az elsődleges fermentációs termékeket tovább fermentálva ecetsavat, szén-dioxidot és hidrogént hoznak létre.

841. A szintrofikus folyamatokban a szintrofoknak és a metanogéneknek, illetve a szintrofok szubsztrát képzésének, és ezen anyagok metanogének általi tovább alakításának egyaránt meghatározó szerepe van.

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  $\text{NAD}^+$  a fermentációs termékek (mint pl. az etanol, a butirát stb.) képződésekor redukálódik.

844. Egyes baktériumok a  $\text{NAD}^+$  regenerálását hidrogén ermeléssel biztosítják, ami energetikailag kedvezőbb, de csak rendkívül kis (általában  $10^{-4}$  atmoszféra alatti) parciális hidrogénnyomás, így pl. a metanogén (vagy más hidrogénhasználó) 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 Vinogradszkijtől 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 baktériumfonalakkól éhezés hatására eltűnt a sejtjeikben felhalmozott kén szemcse, de kénhidrogén hozzáadására újra képződött.

852. Szergej Vinogradszkij laboratóriumi kísérletekkel kimutatta, hogy a baktériumfonalakkól éhezés hatására eltűnő kén szemcsék hatására a tápközegben  $\text{H}_2\text{S}$  jelent meg.

853. Vinogradszkij szerint a források vizében élő fonalas baktériumok a kénhidrogénnek kénné, majd szulfáttá redukálásával, vagyis kizárólag redukált szervesetlen vegyületek átalakításával, kemolitotróf módon képesek energiát előállítani.

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 szervesetlen 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 szervesetlen és szerves forrásokból is képesek biztosítani.

859. A kemolito-heterotróf mikroorganizmusok energiaforrásként szervesetlen, 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 szervesetlen 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<sub>2</sub>-fixációs folyamatok a ma élő szulfát- és kén-redukáló szervezetekben, illetve az ősbaktériumokban megfigyelhető autotróf mechanizmusokhoz hasonlíthatnak.

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.

866. A szén-monoxid-dehidrogenáz (acetyl-coenzimA) 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<sub>2</sub>-fixációra nincs szükség.

867. Valószínűsíthető, hogy a szén-monoxid-dehidrogenáz (acetyl-coenzimA) útvonal az elsőként létrejött autotróf CO<sub>2</sub>-fixációs folyamat a redukatív 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 ősből 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 szerves 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 szerves 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



sohasem fordultak elő olyan mennyiségben a Földön, hogy kifejlődhessen a mikroba túlélését az adott kemolitotróf reakció révén biztosító enzimszisztéma.

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 szerves vegyületek oxidációjából származó kemolitotróf energianyerés hatékonyságára irányuló becslések termodinamikai számításokból és a mikroorganizmusok növekedésének és szén-dioxid asszimilációjának a méréséből származnak.

881. Számos különböző szerves 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 szintéziséhez.

883. A P/O, vagyis foszfát/oxigén arány annak az ATP mennyiségnek a kifejezésére szolgál, ami 4 elektronnak az elektrontranszportláncan keresztül az elektrondonortól az oxigénig történő vándorlása közben keletkezik.

884. Az aerob hidrogénoxidáció kivételével, ahol a  $\text{H}_2$  pár redoxpotenciálja negatívabb, mint a  $\text{NAD}^+/\text{NADH}+\text{H}^+$  pár redoxpotenciálja, a redukált szerves vegyületek oxidációja általában a citokróm rendszerhez kapcsolódik, és ezért a  $\text{NADH}+\text{H}^+$  előállítása energiaigényes, reverz elektrontranszport révén történik.

885. A kemolitotróf szervezetek gyors növekedését elősegíti, hogy rendelkeznek reverz elektrontranszport láncsal 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 elektronszolgáltatóként.

888. Az aerob hidrogénoxidáló baktériumok a hidrogént oxigén segítségével víz képződése közben oxidálják.

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  $\text{NAD}^+$  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 határrejtegekben folytatnak, olyan mikrokörnyezetekben, ahol a fermentálók anyagcsere tevékenységéből származó hidrogén és a légköri oxigén egyaránt jelen van.

895. A bakterioklorofilin és egyéb fotoszintetikus pigmentet nem tartalmazó, ún. szintelen kénbaktériumok számos redukált kénvegyületet (pl. a kénhidrogént  $[\text{H}_2\text{S}]$ , az elemi ként  $[\text{S}^0]$  és a tioszulfátot  $[\text{S}_2\text{O}_3^{2-}]$  is) képesek elektronakceptoroként 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 enzimatis úton oxidálódhat tovább szulfáttá ( $\text{SO}_4^{2-}$ ).

900. Bizonyos szintelen kénbaktériumok az (egyébként a szulfátredukáló baktériumokra jellemző) adenosin-foszfoszulfát-reduktáz enzim reverz aktivitását használják a szulfitnak szulfáttá történő oxidációjához.

901. A redukált kénvegyületek oxidációja során keletkező tiosulfát hasznosítása a molekula elemi kénre és szulfáttá történő hasítását követően megy végbe.

902. A redukált kénvegyületek oxidációja során Sox-rendszert használó mikroorganizmusok esetében a szulfát szulfid 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)<sub>3</sub>] 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<sup>3+</sup>/Fe<sup>2+</sup> 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 ( $\frac{1}{2}\text{O}_2/\text{H}_2\text{O}$   $E_0' = +0,82$  V) igen hosszú.

908. Az acidofil vasoxidáló baktériumoknál a Fe(II)-ion oxidációja a belső membránban megy végbe.

909. A ruszticianin 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 neutrális 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.

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 elektrónakceptorként.

919. A nitrifikáló baktériumok által használt elektrondonorok redoxpotenciálja relatíve magas ( $\text{NO}_2^-/\text{NH}_3$   $E_0' = +0,34$  V,  $\text{NO}_3^-/\text{NO}_2^-$   $E_0' = +0,43$  V), így csak az ezeknél még negatívabb redoxpotenciálú elektrónakceptor használata teszi lehetővé számukra az energiatermelést.

920. Az ammónia, vagy a nitrit oxidációjából származó elektronok az elektrontranszportlánc közvetítésével az oxigénre, mint végső elektrónakceptorra 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.

924. Az ammónia oxidációja során először hidroxilamin ( $\text{NH}_2\text{OH}$ ) keletkezik.

925. Az ammónia oxidációja során keletkező hidroxilamin képződését egy réz tartalmú integráns membránfehérje, az ammónia-monooxygenáz (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 molekulától 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 használandó 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 hidroxilaminnak 2 elektron leadással együtt járó oxidációját katalizálja nitrit helyett nitroxil gyökké, ami dimerizációval dinitrogén-oxidá ( $\text{N}_2\text{O}$ ) alakul.

935. A heterotróf nitrifikáció nem az energiatermelést, hanem a redox egyensúly fenntartását szolgálja a baktériumsejtekben.

936. A metán-oxidáló metanotróf baktériumok az ammónia nitritté történő ko-oxidációjára az ammóniaoxidáló baktériumokban jelenlévő AMO enzimmel homológ, membrán-kötött metán-monooxygenáz 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-monoxidá (NO) redukálja.

942. Az anaerob ammóniaoxidáció során az anammoxoszómán kívüli térben lévő hidrazin-hidroláz enzim (Hzh) a nitrogén-monoxidot ammónia segítségével hidrazinná (N<sub>2</sub>H<sub>4</sub>) 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-citokróom *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<sub>2</sub> fixálás) szerves anyagokat állítanak elő.

948. A fotoszintézis az evolúció fontos "találmánya", megoldás a Napból fény formájában érkező, korlátlanul rendelkezésre álló energia hasznosítására.



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 eukarióták között nemcsak az edényes növények, hanem evolúciónálisan 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 szerves 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 szerves vegyületeket, fotoheterotrófoknak nevezzük.
957. A prokarióták között fotoheterotróf és fotoautotróf 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 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.

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 biomassa 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<sub>2</sub> fixációban, de valamikor, mint termelő szervezetek nagyban hozzájárultak ahhoz, hogy a szerves anyagok mennyisége a Földön csökkenjen.

966. Az anoxikus fotoszintézis még a redukzív légkörben, a prekambrium primitív baktériumai között jött létre.

967. A Föld eredeti redukzív 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 találhatók.

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 klorofilok által leadott elektronok energiája egy transzportláncba kapcsolódó fotofoszforilációs mechanizmus által alakul át kémiai energiává (AMP-vé), illetve az elektronok részben a redukáló képesség (NADH+H<sup>+</sup>) 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.

975. A fotoszintetizáló 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 fotoszintetikusán 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 ( $\text{NADH} + \text{H}^+$ ) 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 ( $\text{O}_2$ ) a Napból érkező UV sugárzás hatására a sztratoszférában rétegben felhalmozódó ózon ( $\text{O}_3$ ) 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 proflinváza a felelős a váltakozó egyes és kettes kötéseinek révén.

985. A klorofill molekulák fényabszorpciós tulajdonságait kémiai szerkezetük, a körülöttük lévő szomszédos molekulák, valamint hosszú szénhidrogén oldalláncuk befolyásolja.

986. A klorofilok 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 köszönhető a zöld színük.

987. A klorofill-*a* pigmentet tartalmazó sejtek legerősebben abszorbeálják a vörös (abszorpciós maximum 680 nm-nél) és kék sugarakat (maximum 430 nm-nél).

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*<sub>1</sub> és klorofill-*c*<sub>2</sub>.

990. Az oxigént nem termelő fotoszintetizáló baktériumok klorofillokhoz hasonló felépítésű fotoszintetikus pigmentjeiket bakterioklorofillokak 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 klorofillok, illetve bakterioklorofillok 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 fotoszintetizáló szervezetekben megtalálható kísérő, vagy más néven járulékos pigmentek.

997. A karotinoidok 25C-atomos konjugált kettős kötésekkel tartalmazó poliizoprén származékok.

998. A xantofilok C és atomokból felépülő szénhidrogének, a karotinok viszont a xantofilok 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.

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 ( $^1\text{O}_2$ ) 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 fikoeritrobin (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 kötással 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.

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,  $\alpha$ - és  $\beta$ -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.



1025. A nagy mennyiségben fikoeritrin (PE) és kis mennyiségben fikocianin (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 reakciocentrum 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<sub>2</sub> fixálásra képtelenek.

1032. Az anoxikus fototróf bíborbaktériumok 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 membrán kötődésű pigment-fehérje komplexből és ATP-áz rendszerből áll.

1034. A bíbor baktériumok fényfelfogó antenna pigmentjei főleg bakterioklorofil-*a*-ból és karotinoidokból állnak, a mikroba teljes pigment mennyiségének kb. 99,5%-át reprezentálják.

1035. A bíbor baktériumok reakciocentruma 3 polipeptidet tartalmaz, amelyeket molekulatömegük alapján (light, middle, heavy) L, M és betűkkel jelölnek.

1036. Az elektrondonorként viselkedő bakterioklorofil-*a* dimert fényabszorpciós tulajdonságai miatt P870-nek is nevezik a bíbor baktériumoknál.

1037. A bíbor baktériumok reakciocentrumában az összes komponens úgy helyezkedik el, hogy egymással együttműködve szabályozott, de lassú elektrontranszportot biztosítsanak.

1038. A bíbor baktériumok végső terminális elektronakceptora a reakciócentrum bakterioklorofil-*a* dimerje (emiatt ciklikus a folyamat), ami oxidálódva alap állapotba kerül vissza ( $E_0' = + 0,5 \text{ V}$ ).

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  $\text{CO}_2$  fixációs mechanizmusukhoz az ATP mellett nagy mennyiségben redukáló képesség ( $\text{NADH} + \text{H}^+ / \text{NADPH} + \text{H}^+$ ) is szükséges.

1042. A bíbor baktériumok külső elektrondonorként leggyakrabban kén-hidrogént ( $\text{H}_2\text{S}$ ) használnak, de lehet még egyes fajoknál az elemi kén ( $\text{S}^0$ ), tioszulfát ( $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ ), a ferro-ion ( $\text{Fe}^{2+}$ ), a nitrit ( $\text{NO}_2^-$ ), a molekuláris hidrogén ( $\text{H}_2$ ), vagy éppen az arzenit ( $\text{AsO}_3^{2-}$ ) is.

1043. Ha  $\text{H}_2\text{S}$  az elektrondonor, akkor a bíbor baktériumok többségénél jellemző, hogy az oxidáció során keletkező elemi kén ( $\text{S}^0$ ) sejten kívül kéngranulumok formájában felhalmozódik.

1044. A fotoszintézis során a bíbor baktériumoknál a redukált koenzimek előállítása csak csak energia befektetést igénylő fordított (reverz) elektrontranszportláncsal lehetséges.

1045. A bíbor 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  $\text{NAD}^+ / \text{NADP}^+$  rendszernek.

1046. A ciklikus fotofoszforiláció által létrehozott protongradiens a bíbor baktériumok esetében nemcsak az ATP szintézist szolgálja, hanem egy dehidrogenázon keresztül elősegíti a  $\text{NAD}^+$  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 klorozómákat használnak fénygyűjtő antennaként.

1049. A zöld kénbaktériumok és heliobaktériumok reakciócentruma jelentősen különbözik a bíbor baktériumokétól.

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 I. 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 környezetükbe  $O_2$ -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 fotofoszforyláció 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.

1062. Az oxigéntermelő fototrófóknál a P680-as klorofill-a molekula redoxpotenciálja a . fotorendszerben meglehetősen pozitív, és pozitívabb az  $O_2/H_2O$  rendszernél.

1063. Az oxigéntermelő fototrófóknál 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 fotoszintetizálóknál.

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 reakciócentrumba hasonló a PS II-höz, és a zöld kénbaktériumok és a heliobaktériumok reakciócentrumba pedig a PS -hez.

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 fényenergiái 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 proszketikus 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 reptonálódva 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.

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<sub>2</sub> fixáció mellett.

1092. A aerob anoxikus fototrófok tengeri planktonikus környezetekben élnek, főként parthoz közeli régiókban és a nyílt óceánok mikrobiális közösségének akár a 10%-át is kitehetik.

## **AZ ELEMEEK 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 kisebb, 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 továbbítja hőenergiát a Föld felszíne felé.

1099. A metán hőviszattartó képessége jóval kisebb a szén-dioxidénál.



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 mennyiségénél.

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.

1113. A kőszén szerves eredetű üledékes kőzet, tengerparti vagy szárazföldi, dús vegetációjú lápokban felhalmozott, oxidatív környezetben eltemetett növényi maradványokból jön létre.

1114. A tőzeg kőszéné váló 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 diagenézisnek 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.

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 biomassa legnagyobb része) lebontására a legtöbb élőlény képtelen.

1131. A cellulóz összetett,  $\beta$ -D-szacharóz egységekből álló szénhidrát, amelyben az alegységek változó térállásban kapcsolódnak hosszú láncná.

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 molekulású multienzim komplex, amely a kristályos cellulóz bontására alkalmas.

1138. A cellulóz bontása általában közösségi funkció, a természetben leginkább „vegyes” közösségek végzik, ezáltal gyorsabb is, mint laboratóriumi szintenyészetekben.

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.

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 szerves 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.

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<sub>2</sub>) oxidálódhat, ami a savas esőt elidéző salétromsav (HNO<sub>3</sub>) 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<sub>2</sub> 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 (egyebek szerint mindössze 1%-át) lehetett 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 szerves vegyület, amelyik közvetlenül képes beépülni az élő szervezetek szénvázába.



1176. Az ammónia asszimiláció során elsőként létrejövő szerves vegyület, a glutamin az elsődleges nitrogén donor a sejten belül 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 szimbióta 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 enzimatis reakciói során a szerves anyagok mineralizációja számos környezetben ammónia ( $R-NH_2 \rightarrow NH_3$ ) 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 szerves nitrogén vegyületek felhasználásával végbemenő légzésre, vagy disszimilatórikus folyamatokra.

1184. Bár a légzési (respiratórikus) és a disszimilatórikus folyamatokat gyakran szinonimokként 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 elektrontranszportozhoz 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.

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 ( $\text{NH}_4^+ \rightarrow \text{NH}_2\text{OH} \rightarrow \text{NO}_2^-$ ), majd ezt követően a nitritnek nitráttá ( $\text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO}_3^-$ ) 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 neutrálisához 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 ( $\text{NH}_4^+ + \text{NO}_2^- \rightarrow \text{N}_2$ ) 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  $\alpha$ -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 ( $\text{Mg}^{2+}$ , vagy  $\text{Mn}^{2+}$ ) 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.

1200. A GOGAT enzim a glutaminban lévő amino csoport oxidatív transzferét katalizálja  $\alpha$ -ketoglutársavra 2 molekula glutaminsav képződése közben.

1201. Az elektrondonortól függően háromféle GOGAT található a prokariótákban:  $\text{NADPH} + \text{H}^+$ -GOGAT a cianobaktériumokban, míg ferredoxin- és  $\text{NADH} + \text{H}^+$ -GOGAT a heterotróf baktériumokban.

1202. A GS-GOGAT reakcióút összességében három molekula ATP és egy molekula  $\text{NADPH} + \text{H}^+$  felhasználásával egy molekula glutaminsav képződését eredményezi egy molekula ammóniának egy molekula  $\alpha$ -ketoglutársavba való beépülése során.

1203. Az ammónia egy molekula ATP felhasználásával is beépülhet az  $\alpha$ -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 transzkripció, mind pedig transláció 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  $\alpha$ -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.

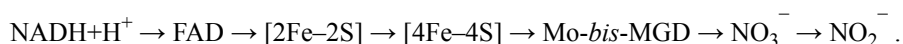
1209. A nitrát asszimiláció első lépéseként a nitrát specifikus transzporterek révén a sejtbe kerül, majd ezt követően asszimilatórikus nitrát- és nitrit-oxidáz enzimek segítségével nitriten keresztül ammóniává oxidálódik.

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.

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:



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 represszió és ammónia indukció 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 proteolitikus aktivitás a műtrágyázás hatására rendszerint megemelkedik, de egyéb tényezők (pl. a talaj típusa, szerkezete, profilja) is befolyásolják.

1219. Általánosságban kijelenthető, hogy a talajok proteolitikus aktivitása az agyag és humusz tartalom növekedésével csökken.

1220. A nitrát ammonifikációnak is nevezett anyagsere 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.

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.  $\text{NAD}^+$ ).

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 tizedik.

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 kötéseken, 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.

1236. A kőzetek mállása ( $\text{H}_2\text{S}$ ), vulkánikus aktivitás ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) és a hidroszféra vízkészleteivel kölcsönhatásban, oldódás révén indul a kén körforgása.

1237. Az emberi tevékenység elsősorban a fosszilis energiahordozókban foglalt kén felszabadításával (kéngázok,  $\text{SO}_2$ ), de a kéntartalmú ércek feldolgozásával egyaránt jelentősen befolyásolja a forgalmat.

1238. A szulfát-ion a folyóvizekben a  $\text{HCO}_3^-$ -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  $\text{SO}_4^{2-}$  (80-75%) ion formájában fordul elő.

1241. Az atmoszférában a kén oxidjai, a  $\text{H}_2\text{S}$  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,  $\text{R-SH}$  és szulfid forma,  $\text{SH}^-$ ), 0 (elemi  $\text{S}$ ,  $\text{S}^0$ ) és -6 (szulfát-ion,  $\text{SO}_4^{2-}$ ).

1243. Csak anaerob környezetekben szabadulhat fel jelentős mennyiségű kén-hidrogén kéntartalmú szerves anyagok lebontásából.

1244. Bár a  $\text{H}_2\text{S}$  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, piroszölősav, acetát stb.), vagy  $\text{H}_2$ -t oxidál.

1246. A disszimilatórikus szulfátredukáló mikroorganizmusok a természetben széleskörűen előfordulnak.

1247. Tengeri élőhelyeken a  $\text{SO}_4^{2-}$  redukciót az elérhető C-forrás mennyisége korlátozza, és a szerves anyag hozzáférhetőség növekedése a szulfát redukciót jelentősen csökkenti.



1248. Az erőteljes mikrobiális szulfátredukció hatására felszabaduló hidrogén-szulfid toxikus lehet növényekre és az állati szervezetre, 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.  $\text{Fe}^{2+}$ ,  $\text{Hg}^{2+}$ ) alkot nagyon oldékony, valamint toxikus ásványokat (pl.  $\text{FeS}_2$ ,  $\text{HgS}$ ).

1250. A szulfidtartalmú üledékek, vagy szulfátredukáló baktériumokkal dúsított tenyészetek jellegzetes fekete színét a fém-szulfid vegyületek felhalmozódása okozza.

1251. A disszimilatorikus kénredukáló mikroorganizmusok különböző szerves anyagok, vagy  $\text{H}_2$  oxidációja során az elemi kén ( $\text{S}^0$ ) redukciójára képesek.

1252. A kénredukálók nem képesek APS képzésére és így elektronakceptorként szulfátot ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) 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 környezetben felszabaduló  $\text{H}_2\text{S}$  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 kémiaiilag 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.

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.  $\text{S}_2\text{O}_3^{2-}$ ) mikrobiológiai úton egy oxidáltabb ( $\text{SO}_4^{2-}$ ), és egy redukáltabb ( $\text{H}_2\text{S}$ ) 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 szulfátredukációs 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 biokémiaiilag eltér a szulfátlégzéstől, mivel a redukációs 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 prérítüzek a növényi biomasszából közvetlen kénvesztéseget idéznek elő, amikor is a kén kén-dioxiddá oxidálódva a légkörbe távozik.

1271. Az ipari eredetű  $\text{SO}_x$  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.

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  $\mu m$  átmérőjű gömbszerű pirit-framboidok figyelhetők 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, lepidokrokrit és magnetit) a földkéreg 4,8%-a vasat tartalmaz.

1281. Eltekintve a meteoritvastól elemi vas a természetben nem található.

1282. A vas kémiaiilag (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.

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.

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 vasredukációs 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  $CO_2$  redukációjához 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.

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 kénmentesítése, illetve ércek kilúgítása történik mikrobák segítségével.

1317. A pirit ( $\text{FeS}_2$ ) 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 közetalkotó komponens, az alumínium kis pH-án oldódik és oldott formában nagyon toxikus a vízi élőlényekre nézve.

1322. Savanyú bányavizek képződéséhez  $\text{O}_2$  nem szükséges.

1323.  $\text{O}_2$  jelenlétében zajlik a ferri-ion ferro-ionná oxidálása.

1324. A magnetotaktikus mikroorganizmusok intracelluláris zárványként különböző vasásványokat halmoznak fel membránnal határolt képletekben, az úgynevezett magnetoszómákban.



1325. A magnetotaktikus mikroorganizmusok általában két típusú vasásványt halmoznak fel, a magnetit ( $\text{Fe}_3\text{O}_4$ ) valamint a greigit ( $\text{Fe}_3\text{S}_4$ ) 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 ( $\text{MnO}_2$ ) és nehezen oldódó mangán(II) vegyületek (pl.  $\text{MnCO}_3$ ) alakjában találhatók.

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.

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 enzimeik 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 édesvízi 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<sub>2</sub>-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<sup>0</sup>) 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.

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  $\text{Hg}^{2+}$ -ionok, mérsékelten oxidáló, illetve gyengén redukáló közegben  $\text{Hg}^0$  vagy  $\text{Hg}^{2+}$ -ionok, redukáló körülmények között pedig  $\text{Hg}^0$ , illetve anionos  $\text{HgS}_2^{2-}$  formájában vannak jelen.
1359. A metil-higany 100 x toxikusabb, mint a  $\text{Hg}^0$ , vagy  $\text{Hg}^{2+}$ .
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 áthatnak 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.

1366. A vérkeringésébe került metil-higany a vér-agyagáton 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  $\text{Hg}^{2+}$  ionok koncentrációját megnövelni.

1373. Az organo-merkuri-liáz enzim képes a higany-szén kötéseket hasítására, ezáltal a szerves higanyvegyületek detoxifikációjára.

1374. A  $\text{Hg}^{2+}$  a merkuri-reduktáz enzim közvetítésével  $\text{Hg}^0$ -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 5féle oxidációs állapotban fordul elő: As(+V), As(+IV), As(+III), As(0) és As(-III).

1378. Az arzén legfontosabb ásványai az auripigment ( $\text{As}_2\text{S}_3$ ), az arsenopirit ( $\text{FeAsS}$ ) és az arzenit ( $\text{As}_2\text{O}_3$ ).

1379. Az arzén számos fémmel ötvözeteket alkot és különböző vegyületeiben kovalens kötést képez szénnel, hidrogénnel, oxigénnel és kénnel.

1380. Az arzenát-ion ( $\text{AsO}_4^{3-}$ ) 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 enzimekreakciókban helyettesítheti a foszfátot, ami arzenát észterek és anhidridek képződéséhez vezet.

1382. Mérgezési tüneteket már nagyon kis arzenát koncentrációnál 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 disszimilatörikus arzenát-légző prokarióták sokféle elektrondonor hasznosítására képesek (pl. hidrogént, laktátot, acetátot, formiátot, szulfidot, piruvátot, butirátot, citrátot, szukcinátot, fumarátot, malátot, glükózt és aromás vegyületeket oxidálnak), miközben  $\text{As(III)}$  keletkezik.

1388. A detoxifikációs mechanizmus során történő  $\text{As(V)}$  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 játszódhatnak le.

1391. A metileződés során keletkező di- és trimetil-arzin vegyületek erősen mérgező anyagok, illékonyak, és nagyon nehezen oxidálhatóak.

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 kísértő 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 sejttel különböző komponenseihez, fehérjékhez, exopolimerekhez, foszfátokhoz, aminosavakhoz és hidroxil csoportokhoz.

1404. A geológiai folyamatok során az U redukív miliőben négyértékű [U(+IV)] állapotban stabil és kumulálódik.



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 depozíciójában 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 redukációjára.

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.

1417. A molekuláris filogenetikai vizsgálatok eredményei megerősítik a nitrifikáló baktériumok morfológiai és fiziológiai alapú csoportosítását.

1418. A nitrítóxidáló *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 Crenarchaeota 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 széndioxid, vagy szerves vegyületek jelenlétében.

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 szennyvíztisztítóknak.

1433. Laboratóriumi körülmények között a *Nitrosomonas eutropha* és a *Nitrobacter* sp. a leggyakrabban tanulmányozott ammónia- és nitritoxidáló baktériumok.

1434. A szennyvíztisztítóknak a *Nitrosomonas* fajok és a *Nitrosococcus mobilis* abundanciája számottevő.

1435. A nitritoxidálók közül szennyvíztisztítóknak és akváriumi szűrőknak 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 nitrogénvesztésének megakadályozása céljából nitrápyrint alkalmaznak a nitrifikációs aktivitás visszaszorítására.

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 vizsgálat során írták le.

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 található 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 szerves 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 szerves energiaforrással és szén-dioxiddal kemolitotróf autotróf anyagcserére képesek, másrészt szerves vegyületeket is hasznosíthatnak szén- és energiaforrásként egyaránt.

1466. A kemolitoheterotróf anyagcsere csoport tagjai energiát szervesen 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.



1478. Az *Achromatium* sejtek az apró kénszemcséken kívül, nagyméretű kalcit ( $\text{CaCO}_3$ ) 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  $\mu\text{m}$  hosszú, rugalmas fonalak jöhetnek létre, melyek egymással összezsavarodva, 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  $\text{km}^2$  területen látható.

1487. A *Thioploca* sejtek alkotta hüvelyes struktúrák nedves tömege 90 m-es tengermélységben elérheti a 800 g/m<sup>2</sup>-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.

1489. A *Thioploca* sejtek által 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 hídszerpet tölt be a tengeri üledékben zajló nitrogén és kén körforgalom között.

1491. A *Thioploca araucae* baktériumok anyagcseréjük során a szulfidnak elemi kénnel 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 sejteikben 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.

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 alakúak.

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 szintelen, illetve fehér telepeket is, sőt egyesek bíbor árnyalatúak is lehetnek a membránjukba épülő bakteriorodopszin miatt.

1512. A bakteriorodopszin 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.

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  $\beta$ -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 glicerint, sőt akár szénhidrogének értékesítésére is képesek, tehát autotrófok.

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 relatív nagy NaCl koncentrációt a citoplazmamembránon keresztül végbemenő nátrium-proton antiport és az ATP hajtotta kálium felvételi rendszer segítségével tartják fenn.

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 mozgóerőnek 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  $\beta$ -hidroxibutírárt és  $\beta$ -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- $\beta$ -hidroxialkanoát alapú hőre lágyuló műanyagot (Biopol) jelenleg a nem halofil *Ralstonia eutropha* segítségével állítják elő.

1531. A *Haloferax mediterranei* ugyanannyi  $\beta$ -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 szójaszós, vagy a halszós) 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* fajoként 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.

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 mérsékelt száraz lefolyástalan területeken alakultak ki.

1542. A nagymértékű párolgás következtében a szóda tavakban a  $\text{Na}^+$  ionok a  $\text{Cl}^-$  ionokkal együtt koncentrálnak, 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 állóvizet hoztak létre.

1545. A trópusi éghajlat miatt a Nagy-hasadékvölgy területén a felszíni párolgás mértéke meghaladja a tóba beáramló víz mennyiségét, így a főleg  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Cl}^-$  és  $\text{CO}_3^{2-}$  ionokat tartalmazó szóda tavak vizének kémhatása pH 8,5 (legnagyobb tavak) és 12 (hipersalin 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. Vízter 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.

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 szódavízi 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 közti szikes vizekben a fitoplankton biológiai tömegének az átlagosan 1 µm méretű egysejtű koccoid pirokocianobaktériumok (pl. *Cyanobium*, *Synechococcus*) és piroeukarióta algák (pl. *Choricystis*) teszik ki.

1561. 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 kisebb, mint a külső környezet pH értéke.



1562. Az alkalofil baktériumokban kialakuló fordított pH gradiens létrehozásában és fenntartásában a  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  antiportnak jut fontos szerep, aminek révén az intracelluláris  $\text{Na}^+$  külső  $\text{K}^+$ -ra cserélődik.

1563. Az alkalofil *Bacillus* fajok által termelt ciklodextrin-glükánotranszferáz 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-glükánotranszferáz keményítőt 75-80%-os hatékonysággal alakítja át ciklodextrinné.

1565. A szulfátot ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) és az elemi ként ( $\text{S}^0$ ) elektronakceptorként, illetve szerves anyagokat vagy  $\text{H}_2$ -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 redukációjával.

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.

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 acetáig 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 tenyésztethetők.

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 szulfidprodukción 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.

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 termésvesztéseket 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, szulfítot, 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 anyagszere sokoldalú egyedülálló megvalósulását fedezték fel néhány litoautotróf termofil kénredukáló mikrobáknál.

1598. A kénredukálók főként mezofil, mérsékelten termofil szervezetek, de a kénredukáló Archaeák mindegyike mérsékelten termofil.

1599. A mezofil disszimilatórikus kénredukáló baktériumok hasonló élőhelyeken fordulhatnak elő, mint a disszimilatórikus szulfátredukációra képes baktériumok.

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 ( $\text{Fe}^{3+}$ ) oxidálására képesek miközben ferro-ion ( $\text{Fe}^{2+}$ ) 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 *Acidithiobacillus ferrooxidans* obligát kemoautotróf szervezet.

1606. Az *Acidithiobacillus ferrooxidans* fakultatív autotróf életmódja során ferro-ionok ( $\text{Fe}^{2+}$ ) mellett redukált kénformák (szulfid, tioszulfát, tetrationsót, tritionsót, elemi kén) oxidálásával is képes ATP előállítani, miközben  $\text{CO}_2$ -t fixál Calvin-ciklussal.

1607. Az *Acidithiobacillus 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 ( $\text{FeS}_2$ ) 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).

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 (rűcskös).

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”-vasérccek 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) enzimatis 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.

1624. A legtöbb fototróf vasoxidáló baktérium az Alphaproteobacteria osztályhoz tartozik, a kivétel a Gammaproteobacteria osztályhoz sorolt *Thiodictyon* nemzetség.

1625. A bíbor baktériumok számára a ferro-ion (ferro-karbonát/ferri-hidroxid pár redoxpotenciálja  $\sim + 200$  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  $\text{FeCO}_3$  ásványokat, valamint kristályos ásványokat, mint magnetitet ( $\text{Fe}_3\text{O}_4$ ), vagy piritet ( $\text{FeS}_2$ ) 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  $\mu\text{m}$ -es átmérőjű kokkus alakú baktérium és a sejteket vastartalmú nyálkás tok veszi körül.

1629. A *Ferroplasma acidiphilum* és a *Ferroplasma acidarmanus* sejtjei pleomorfak, a *Thermoplasmak*hoz 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  $85^\circ\text{C}$  körül van, mélytengeri hidrotermális kúrtók 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 bakterioklorofil-*c* tartalmú klorozómák 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  $\text{CO}_2$  fixációs mechanizmusa egyedülálló a természetben, az ún. hidroxipropionát útvonalon valósul meg.

1637. A zöld nemkén baktériumok sötétben 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 törzsfá 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 találhatók.

1642. A *Chloroflexus* fajok elágazás nélküli, fonalas oxikus fototróf baktériumok.

1643. A *Chloroflexus* fajok hőforrásokban gyakran cianobaktériumokkal együtt sárgás-narancsos-zöldes mikrobiális szöveteket 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 *Chloronemak*at 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<sub>2</sub>-t kivételes módon fordított citrát-ciklussal fixálják.



1650. A *Heliothrix* és *Roseiflexus* nemzetségek tagjai mezofil, kloroszómákat nem tartalmazó fonalas anoxikus fototróf szervezetek.

1651. Hiperszalin (kb. 8%-os sótartalmú) vizek mikrobiális szövetékében 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) találhatóak.

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 bakterioklorofilokban 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 bakterioklorofiljaik 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.

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 szintelen, ostonnal 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 elemzése 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 fiziológiai 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<sub>2</sub>S) elektrondonorként hasznosítják és az oxidáció során képződött elemi kén tovább is tudják redukálni, bíbor kénbaktériumoknak hívjuk.

1675. A Chromatiaceae családhoz tartozó nem tipikus bíbor fototróf baktérium fajok szigorúan anaerobok és obligát fototrófok.

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  $\text{CO}_2$ -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 ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) koncentrációja és szulfátredukáló baktériumok kén-hidrogént állítanak elő nagy mennyiségben.

1689. A bíbor nemkén baktériumok olyan bíbor baktériumok, amelyek elemi ként nem képeznek fototróf anyagcseréjük során.

1690. A bíbor kénbaktériumok számára ideális  $\text{H}_2\text{S}$  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 fotolitoautotróf életmódra is képes, amikor is redukált kénformákat, molekuláris hidrogént ( $\text{H}_2$ ), vagy ferro-iont ( $\text{Fe}^{+2}$ ) használ elektronakceptorként és a  $\text{CO}_2$  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 ( $\text{H}_2$ -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.

1702. A „szferoid” csoporthoz tartozó karotinoid tartalmú bíbor nemkén baktérium sejtek színe a zöldestől a bézsés-barnásig változhat, attól függően, hogy az O<sub>2</sub> jelenlétében a származékok milyen mértékben oxidáltak és sárgás-barnától a barnás-vörösig változó színek jellemzőek az erősen redukzív környezetekben élőkre.

1703. Oxigén (O<sub>2</sub>) 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 *Rhodoferrax*.

1707. A heliobaktériumok nagy G+C tartalmú Gram-negatív sejtfalú, endospóra képző fototróf baktériumok.

1708. A heliobaktériumok anoxikus fototróf anyagcserére képesek, és csak rájuk jellemző a bakterioklorofil-g tartalom.

1709. A heliobaktériumok fotokémiai apparátusa belső fotomembrán rendszerekben helyezkedik el.

1710. A bakterioklorofil-g szerkezete nem hasonlít a növényi klorofil-a-hoz, és a bíbor és zöld baktériumok különböző bakterioklorofiljaihoz.

1711. A bakterioklorofil-g tartalmuknak köszönhetően a heliobaktériumok egyedülálló módon tudják hasznosítani a rendelkezésükre álló fénysugarakat, abszorpció maximumuk 788 nm körül van.

1712. A heliobaktériumoknál a fényhasznosítás során az elsődleges elektrondonor a bakterioklorofil-g és az elsődleges elektronakceptor egy bakterioklorofil-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.

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, endospórák 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. Bakterioklorofilokat, 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 alkotják.

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.

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 színüket annak köszönhetik, hogy nagy mennyiségben tartalmaznak karotinoid pigmenteket.

1730. Az aerob anoxikus fototróf baktériumokra tipikusan jellemző, hogy relatíve kisebb mennyiségű bakterioklorofill-*a*-t tartalmaznak, mint karotinoidokat (ebben a tulajdonságban hasonlítanak a bíbor fototróf baktériumokhoz).

1731. Az anaerob fototróf baktériumokban a nagy fényintenzitás stimulálja a bakterioklorofilok 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 redukatív 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.



1741. A cianobaktériumok sejtfala Gram-pozitív, amelynek peptidoglikán rétege vastagabb, mint általában a Gram-pozitív sejtfalú 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  $\mu\text{m}$  körüli (pl. *Prochlorococcus*), de ismertek akár 100  $\mu\text{m}$  hosszú fonalakat alkotó (*Oscillatoria* spp.), vagy szabad szemmel is észrevehető sejtaggregátumokba rendeződött alakok is.

1745. A fonalas cianobaktériumok fejleszthetnek speciális sejteket, mint például a  $\text{CO}_2$ -fixációban fontos heterocis(z)tákat.

1746. Az egysejtű cianobaktériumok kettéosztódással szaporodnak.

1747. Legtöbb cianobaktérium csillós, valamint fimbriákkal (pilusokkal) rendelkezik.

1748. Az *Oscillatoria* 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.

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<sub>2</sub> 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 töltenek be a gázvakuólumok.

1758. A fonalas cianobaktériumok egy részére a speciális funkciókat ellátó sejtek is jellemzőek, mint a heteroci(s)ta, akinéta, hormogonium.

1759. Minden cianobaktérium képes a légköri N<sub>2</sub> 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. *Oscillatoriak*) 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 sejté.

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.

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 terasztriális 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 fikoeritrin nem tartalmazznak.

1775. A gázvakuóllummal 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 gastroenteritist, 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 hullámozás a cianobaktériumokat a parti sekély részre összehordja, majd ott a sejtek elpusztulnak, lizálódnak.

1780. A mikrocisztinek stabil ciklikus heptapeptid szerkezetűek, sokáig kimutathatók a vízmintákból.

1781. A cianobaktériumok nitrogén megkötő képességének köszönhetően növekedésüknek nem szab gátat, ha az élőhelyükön (vízben, talajban) elfogy a szerves P-forrás, mert képesek a hiány pótlására.

1782. Az élet legősibb nyomai között számon tartott sztromatolitok a legősibb mikrofossziliák, 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 egysejtű 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 fonális 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  $\beta$ -karotin.

1792. A *Prochlorococcus* cianobaktériumok klorofill-*d*-t tartalmaznak.

1793. A *Prochlorococcus* cianobaktériumok ökológiai szempontból az óceánok legfontosabb producens szervezetei.

1794. A klorofill-*d* molekula a klorofill-*a* molekula 1-es gyűrűjén található vinilcsoport ( $\text{CH}_2=\text{CH}-$ ) helyett egy aldehidcsoport ( $\text{O}=\text{CH}-$ ) tartalmaz.

1795. Az *Acaryochloris marina* cianobaktérium reakciócentrumai egyedi *in vivo* abszorpció 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* abszorpció 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 órási 121°C-on végzett autoklávozási 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.

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 citoplazma membránja diglicerol tetraéterekből felépülő egyrétegű membrán.

1811. Magas hőmérsékleten a DNS molekulákban változások mehetnek végbe, például hidrolizálhatnak a nukleotidokról 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 hármass hidrogénhid 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  $\text{Fe(III)}$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{S}^0$ ,  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{CO}_2$  és ritkábban  $\text{O}_2$  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.

## MEGOLDÓKULCS

(Ha igaz az állítás: I, ha hamis az állítás: H)

### A PROKARIÓTÁK EVOLÚCIÓJA, SOKFÉLESEGE 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 |



|        |        |        |        |        |
|--------|--------|--------|--------|--------|
| 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 |

## 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 |

|        |        |        |        |         |
|--------|--------|--------|--------|---------|
| 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 |         |

# **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 |

|         |         |         |         |         |
|---------|---------|---------|---------|---------|
| 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 ELEMÉK 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 |

|         |         |         |         |         |
|---------|---------|---------|---------|---------|
| 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 |

|         |         |         |         |         |
|---------|---------|---------|---------|---------|
| 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 |



|         |         |         |         |         |
|---------|---------|---------|---------|---------|
| 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 |

|         |         |         |         |         |
|---------|---------|---------|---------|---------|
| 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 |         |         |         |

---

# 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 environmental 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

- 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 Anabolism*. Springer, New York, USA, 4th Edition, 81-88 p.

## Szakcikkék

- 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 occurrence of a modified Entner-Doudoroff pathway in *Clostridium acetivum*. *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<sup>+</sup> reductases: a basal structural framework and a multiplicity of functions. *The FASEB Journal* Vol. 11. 2.: 133-140.

- 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) Gluconeogenic mutations in *Pseudomonas aeruginosa*: Genetic linkage between Fructose-bisphosphate aldolase and phosphoglycerate kinase. *Journal of General Microbiology* 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 polysaccharide 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 rhizomes 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.

- Borsodi, A. K., Pollák, B., Kéki, Zs., Knáb, M., Ruzsnyák, 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., Schlöter, 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.

- 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 pathway: 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 bc<sub>1</sub> 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<sup>+</sup> 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., Lübke, 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) Archeobacteria: 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.



- 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) Magnetotaxis 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. (2011) 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., Oesterheld, 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.

- 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 hyperthermophiles. *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., Match, T. Azuma, J. I. (1996) Two Chains of Rhamnogalacturon 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/Aquatic Microbiology* 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 Biophysics* 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 functional starter cultures for the food fermentation industry. *Trends in Food Science and Technology* Vol. 15: 67-78.
- Lessie, T.G., Phibbs, P.V. (1984) Alternative pathways of carbohydrate utilization in *Pseudomonads*. *Annual Review of Microbiology* Vol. 38: 359-387.

- 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 laboratory experiment of intact polar lipid degradation in sandy sediments. *Biogeosciences* 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. 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  $\alpha$ -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.

- 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/Aquatic Microbiology* 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.

- 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.
- Rusznayk, 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 hyperthermophilic 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-deoxy-6-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.

- Starkenbug, 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 current 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. : .



- 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- $\beta$ -D-glucosamidase, Chitobiosidase, and Endochitinase in Solution and in Gels. *Analytical Biochemistry* Vol. 208. 1.: 74-79.
- Trumpower, B. L. (1990) Cytochrome bc<sub>1</sub> 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 glycosyltransferase 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.



- 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*: Bioenergetics 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

---

# 15. fejezet - Ábrajegyzék (Bánfi Renáta, Pohner Zsuzsanna, Vajna Balázs)

A felsorolt ábrákat készítették:

|                     |                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         |
|---------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>Bánfi Renáta</b> | 2.1/1.,2.<br>2.2/1.,2.<br>3.2/2.,6.<br>3.4/2.,6.,12.<br>3.5/1.,4A-B.,7.<br>3.9/1.,3.,4.<br>4.2/1.,2.<br>4.4/1.,2.<br>4.5/1.,3.<br>4.6/1.<br>4.7/1.<br>7.1/8.,9.,10.,11.,<br>7.2/2.,4.,13.,17.,18.,19.,20.,25.<br>7.3/1.,3.,5.<br>8.1/1.,2.,3.,4.,5.,6.,7.,8.,9.,10.,11.,12.,15.,16.,17.,18.,19.<br>8.2/1.,3.<br>8.3/1.,2.,4C.,8.,10.,11.<br>9.1/1.,2.,3.,4.,6.,7.<br>9.2/1.,2.,3.,5A-B.<br>9.3/1.<br>9.4/1.<br>9.5/1.,2.,3.<br>9.6/1.,3.<br>10.3/2.,3.,6.,7.<br>10.16/1.<br>10.18/1.,2. |
|---------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|

**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.

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