



Γενική Μικροβιολογία

Ενότητα 13^η

ΜΙΚΡΟΒΙΑΚΗ ΕΞΕΛΙΞΗ ΚΑΙ ΣΥΣΤΗΜΑΤΙΚΗ

Όνομα καθηγητή: **Δ. ΓΕΩΡΓΑΚΟΠΟΥΛΟΣ**

Όνομα καθηγητή: **Γ. ΖΕΡΒΑΚΗΣ**

Όνομα καθηγητή: **ΑΝ. ΤΑΜΠΑΚΑΚΗ**

Τμήμα: **ΕΠΙΣΤΗΜΗΣ ΦΥΤΙΚΗΣ ΠΑΡΑΓΩΓΗΣ**



Ευρωπαϊκή Ένωση
Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο



ΥΠΟΥΡΓΕΙΟ ΠΑΙΔΕΙΑΣ & ΘΡΗΣΚΕΥΜΑΤΩΝ, ΠΟΛΙΤΙΣΜΟΥ & ΑΘΛΗΤΙΣΜΟΥ
ΕΙΔΙΚΗ ΥΠΗΡΕΣΙΑ ΔΙΑΧΕΙΡΙΣΗΣ

Με τη συγχρηματοδότηση της Ελλάδας και της Ευρωπαϊκής Ένωσης



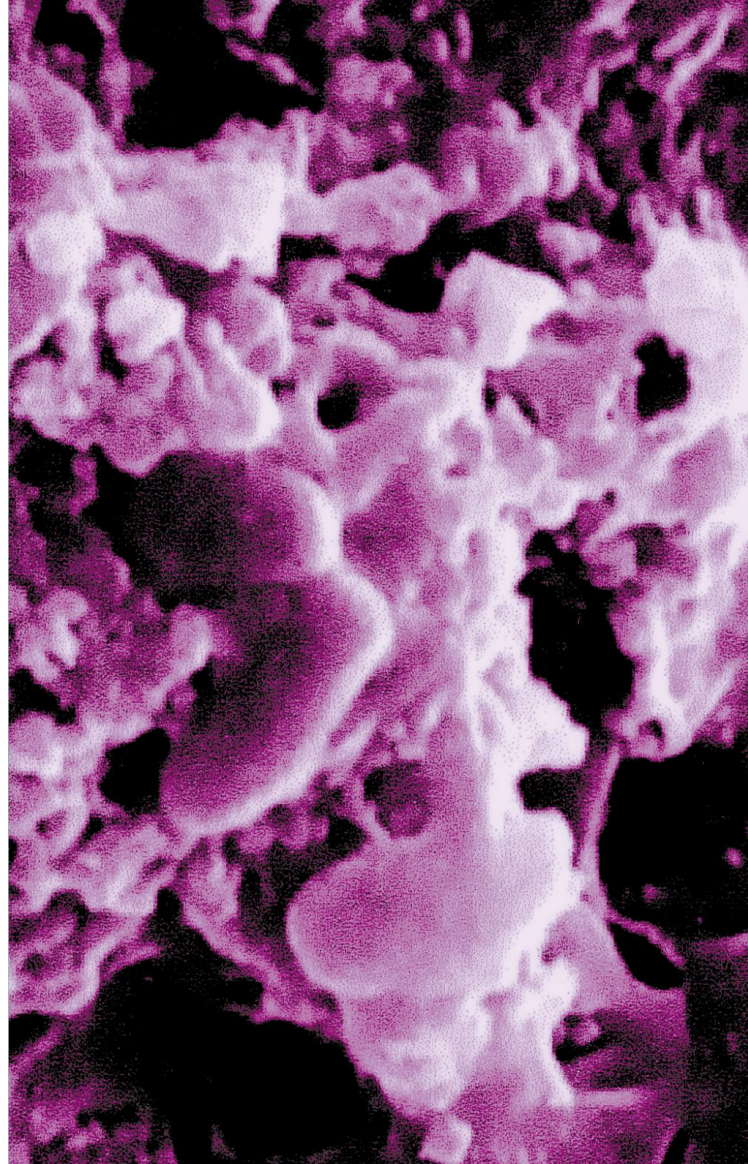


ΣΤΟΧΟΙ ΤΟΥ ΜΑΘΗΜΑΤΟΣ

- Η φυλογενετική των μικροοργανισμών και οι μέθοδοι υπολογισμού των φυλογενετικών σχέσεων.



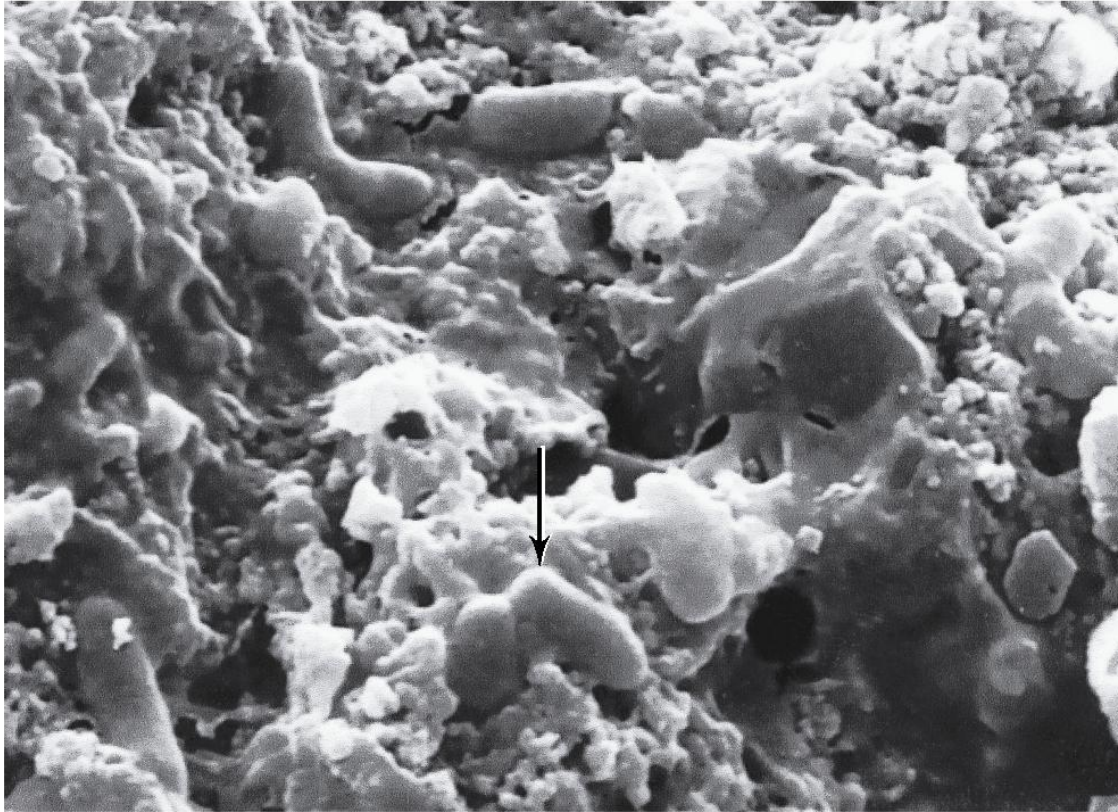
ΜΙΚΡΟΒΙΑΚΗ ΕΞΕΛΙΞΗ ΚΑΙ ΣΥΣΤΗΜΑΤΙΚΗ



Αν και γνωρίζουμε ότι οι προκαρυώτες είναι πανάρχαιοι οργανισμοί, όπως μαρτυρούν και τα μικροαπολιθώματα κυττάρων που βρέθηκαν σε πετρώματα ηλικίας περίπου 3,5 δισεκατομμυρίων ετών, μέχρι πριν από 20 περίπου χρόνια οι μικροβιολόγοι δεν διέθεταν αποτελεσματικά εργαλεία για να διασαφηνίσουν τις εξελικτικές σχέσεις των εν λόγω οργανισμών. Αυτό είναι κάτι που μπορεί να γίνει σήμερα, σχεδόν σε επίπεδο ρουτίνας, με τη βοήθεια μοριακών μεθόδων που περιλαμβάνουν τη συγκριτική ανάλυση της αλληλουχίας των νουκλεϊκών οξέων. Η εξελικτική ιστορία των προκαρυωτών αντικατοπτρίζει την εξελικτική ιστορία της ίδιας της Γης, και τώρα πλέον, όπως συμβαίνει εδώ και χρόνια για τους πολυκύτταρους οργανισμούς, οι μικροοργανισμοί, και κυρίως οι προκαρυώτες, μπορούν αξιόπιστα να τοποθετηθούν στη σωστή θέση τους στο φυλογενετικό δένδρο της ζωής.



ΑΠΟΛΙΘΩΜΑΤΑ ΠΡΟΚΑΡΥΩΤΩΝ



Frances Westall

Εικόνα 11.1: Ηλεκτρονικό μικρογράφημα σάρωσης μικροαπολιθώματος προκαρυώχη από πετρώματα ηλικίας 3,45 δισεκατομμυρίων ετών της Ζώνης Barberton Greenstone, στη Νότια Αφρική. Προσέξτε τα ραβδόμορφα βακτήρια (βέλος) που είναι προσκολλημένα στα ορυκτά συστατικά. Τα κύτταρα έχουν διάμετρο 0,7 μm περίπου.



ΑΠΟΛΙΘΩΜΑΤΑ ΠΡΟΚΑΡΥΩΤΩΝ: ΣΤΡΩΜΑΤΟΛΙΘΟΙ



(α)



(β)



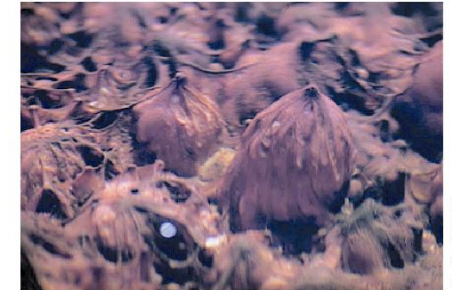
(γ)



(δ)



(ε)



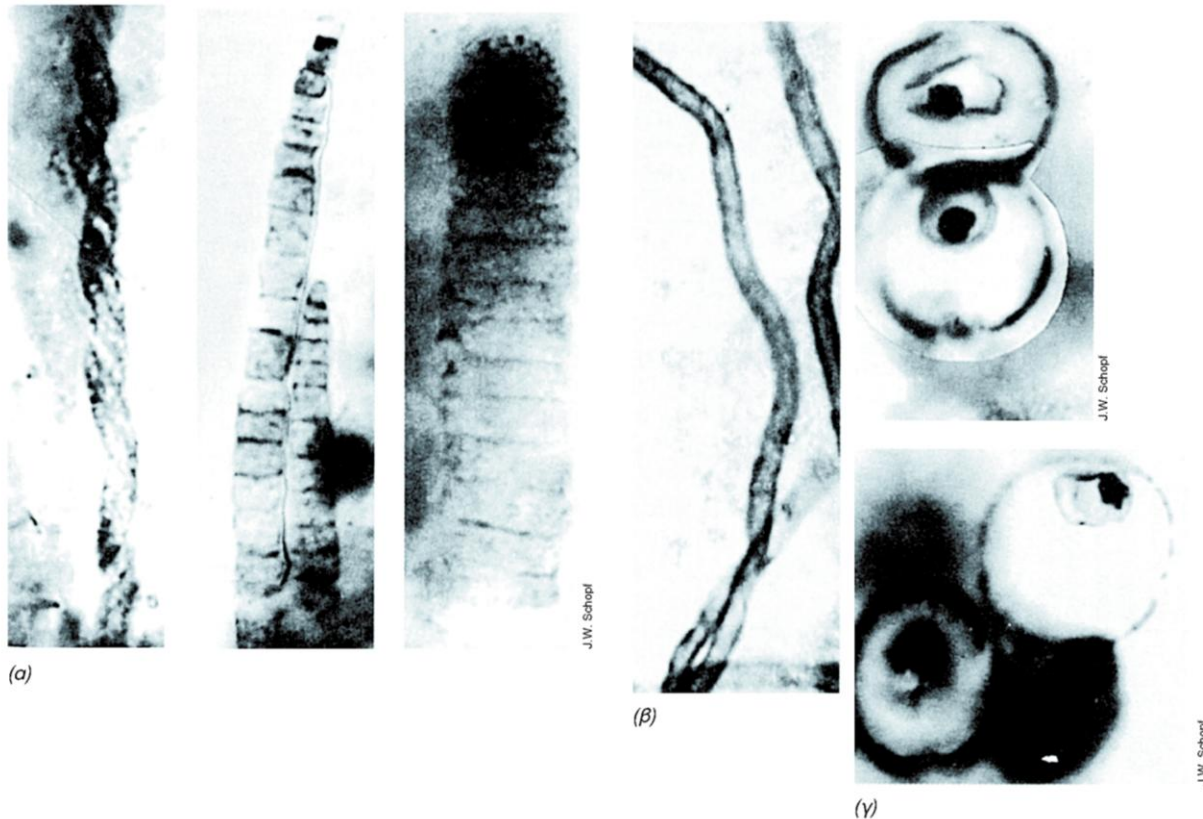
(στ)

T. D. Brock

Εικόνα 11.2: Αρχέγονοι και σύγχρονοι στρωματόλιθοι. (α) Οι παλαιότεροι γνωστοί στρωματόλιθοι, που βρέθηκαν σε ένα πέτρωμα ηλικίας 3,5 δισεκατομμυρίων ετών περίπου, στον γεωλογικό σχηματισμό Warrawoona της Δυτικής Αυστραλίας. Αυτό που φαίνεται είναι μια κάθετη τομή διά μέσου μιας φυλλώδους, ημισφαιρικής δομής, που έχει διατηρηθεί μέσα στο πέτρωμα. Κλίμακα, 10 cm. (β) Στρωματόλιθοι κωνικού σχήματος, από ένα δολομιτικό πέτρωμα ηλικίας 1,6 δισεκατομμυρίων ετών από τη λεκάνη Μακ Άρθουρ του Βόρειου Εδάφους της Αυστραλίας, (γ) Σύγχρονοι στρωματόλιθοι στον θερμό θαλάσσιο Όρμο των Καρχαριών (Shark Bay) της Αυστραλίας. (δ) Άλλη άποψη των μεγάλων στρωματόλιθων του Όρμου των Καρχαριών. Παρατηρήστε την ομοιότητα με τους αρχέγονους στρωματολίθους που απεικονίζονται στο (β). (ε) Υποβρύχια φωτογραφία σύγχρονων στρωματόλιθων που αναπτύσσονται στον Όρμο των Καρχαριών. Ο δύτες υποδεικνύει την κλίμακα. Φαίνονται μεγάλες στήλες που σχηματίζονται από μια περίπλοκη κοινωνία διατομών, κυανοβακτηρίων, και πράσινων φυκών, πάνω στα οποία προσκολλούνται διάφορα μικροσκοπικά φύκη. (στ) Σύγχρονοι στρωματόλιθοι αποτελούμενοι από θερμοφιλά κυανοβακτήρια, που αναπτύσσονται σε μια θερμή υδατοδεξαμενή στο Εθνικό Πάρκο Yellowstone (ΗΠΑ). Κάθε δομή έχει ύψος 2 cm περίπου.



ΑΠΟΛΙΘΩΜΑΤΑ ΠΡΟΚΑΡΥΩΤΩΝ(2)



Εικόνα 11.3: Απολιθωμένοι προκαρυώτες και ευκαρυώτες από πετρώματα νεότερης ηλικίας σε σχέση με εκείνα που απεικονίζονται στην Εικόνα 11.1. Οι τέσσερις φωτογραφίες στο (α) (μεγέθυνση 2000x) και στο (β) (μεγέθυνση 920x) δείχνουν απολιθωμένους προκαρυωτικούς οργανισμούς που βρέθηκαν στον Σχηματισμό Bitter Springs, έναν πετρολογικό σχηματισμό στην κεντρική Αυστραλία, ηλικίας 1 δισεκατομμυρίου ετών περίπου. Οι μορφές αυτές παρουσιάζουν μια εμφανή ομοιότητα προς τα σύγχρονα νηματοειδή κυανοβακτήρια, φωτοτροφικούς οργανισμούς που δεν παράγουν οξυγόνο, ή προς τα νηματοειδή θειικά χημειολιθότροφα Κεφάλαιο 12). Οι δύο φωτογραφίες στο (γ) (μεγέθυνση 2000x) απεικονίζουν μικροαπολιθώματα, πιθανώς κάποιου ευκαρυωτικού φύκους. Η κυτταρική δομή εμφανίζει αξιοσημείωτη ομοιότητα με ορισμένα σύγχρονα πράσινα φύκη, όπως το *Chlorella* sp. Προέρχονται από τον ίδιο σχηματισμό πετρωμάτων όπως και οι προηγούμενοι προκαρυωτικοί οργανισμοί.

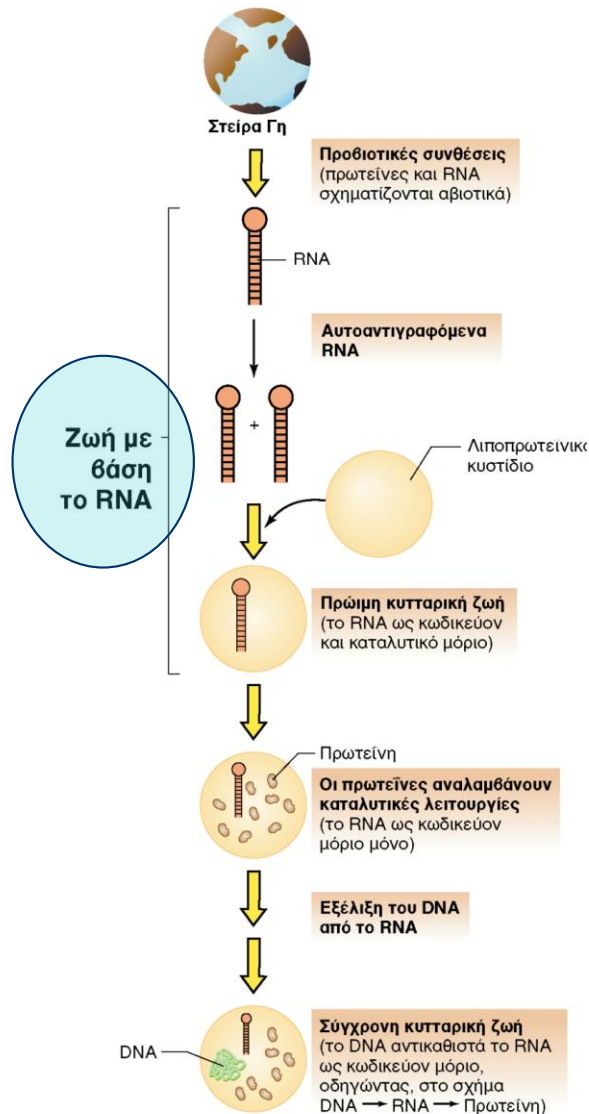


ΣΥΝΘΗΚΕΣ ΣΤΗ ΠΡΩΙΜΗ ΓΗ ΚΑΙ ΠΡΟΕΛΕΥΣΗ ΤΗΣ ΖΩΗΣ

- Μικρή ποσότητα οξυγόνου: αναγωγικό περιβάλλον
- Νερό, CH_4 , CO_2 , N_2 , NH_3 , CO , H_2S , FeS , HCN
- $> 100^\circ\text{C}$ τα πρώτα 500 εκ. χρόνια
- Βομβαρδισμός από μετεωρίτες
- Σύνθεση βιολογικών μορίων σε αναγωγικές συνθήκες:
 - ❑ Σάκχαρα, αμινοξέα, πουρίνες, πυριμιδίνες, νουκλεοτίδια, θειοεστέρες, λιπαρά οξέα από μείγματα αερίων που δέχονται ηλεκτρικές εκκενώσεις
 - ❑ Πυροσταφυλικό οξύ σε υψηλές πιέσεις και θερμοκρασίες
 - ❑ **Πολυμερισμός των παραπάνω, ίσως στην άνυδρη επιφάνεια πηλού, πυρίτη, βασαλτικής υάλου, αργίλλων**



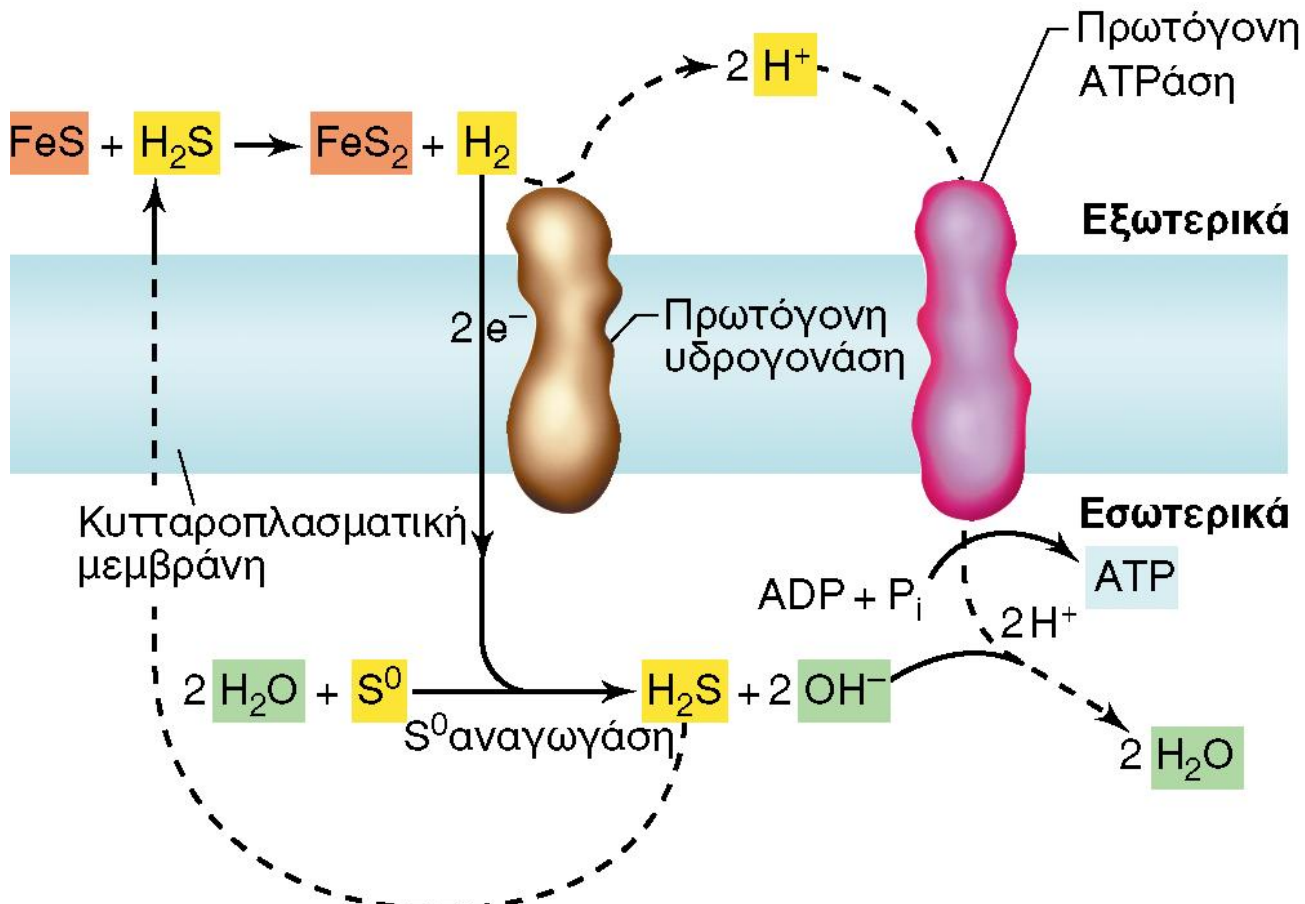
Η ΖΩΗ ΜΕ ΒΑΣΗ ΤΟ RNA



Εικόνα 11.4: Πιθανό σενάριο για την εξέλιξη της κυτταρικών μορφών ζωής από μορφές ζωής με βάση το RNA. Το αυτοαντιγραφόμενο RNA θα μπορούσε να εξελιχθεί σε αυτόνομες κυτταρικές οντότητες με τη σταθερή ενσωμάτωσή του σε κυστίδια λιποπρωτεϊνών. Με την πάροδο του χρόνου, οι πρωτεΐνες αντικατέστησαν τις καταλυτικές λειτουργίες του RNA και το DNA αντικατέστησε της κωδικεύουσες λειτουργίες του RNA.



ΥΠΟΘΕΤΙΚΟΣ ΜΕΤΑΒΟΛΙΣΜΟΣ ΣΤΟΥΣ ΠΡΩΤΟΓΟΝΟΥΣ ΜΙΚΡΟΟΡΓΑΝΙΣΜΟΥΣ

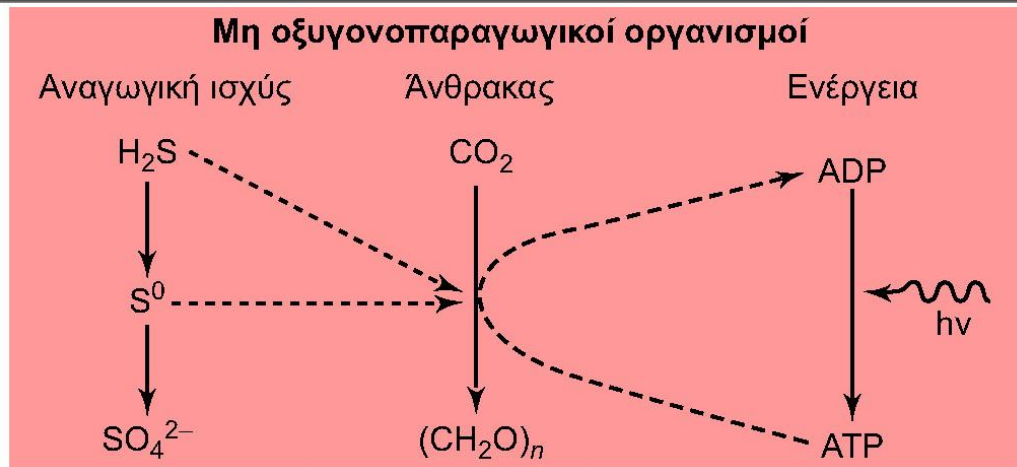


Εικόνα 11.5: Ένας υποθετικός μηχανισμός παραγωγής ενέργειας από πρωτόγονα κύτταρα. Ο σχηματισμός σιδηροπυρίτη οδηγεί στην παραγωγή H₂ και στην αναγωγή του SO, που τροφοδοτεί μια πρωτόγονη ATPάση. Προσέξτε ότι το H₂S παίζει μόνο καταλυτικό ρόλο· τα καθαυτό υποστρώματα θα ήταν μόνο FeS και S⁰. Παρατηρήστε επίσης πόσο λίγες πρωτεΐνες θα ήταν αναγκαίες. Η ΔG° για την αντίδραση $\text{FeS} + \text{H}_2\text{S} \rightarrow \text{FeS}_2 + \text{H}_2$ είναι -42 kJ.



ΣΥΝΘΕΣΗ ΕΝΕΡΓΕΙΑΣ ΚΑΙ ΑΝΑΓΩΓΙΚΗΣ ΙΣΧΥΟΣ ΣΕ ΦΩΤΟΤΡΟΦΑ ΒΑΚΤΗΡΙΑ

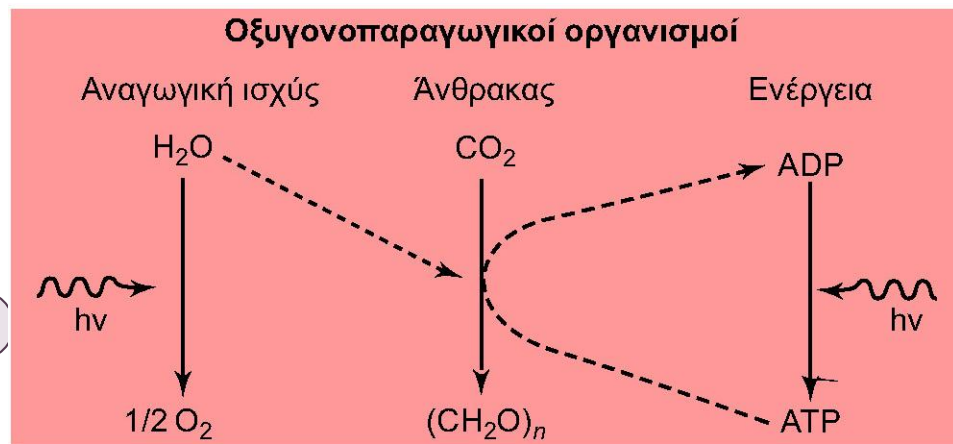
Μη οξυγονοπαραγωγικοί οργανισμοί



(α)



Οξυγονοπαραγωγικοί οργανισμοί

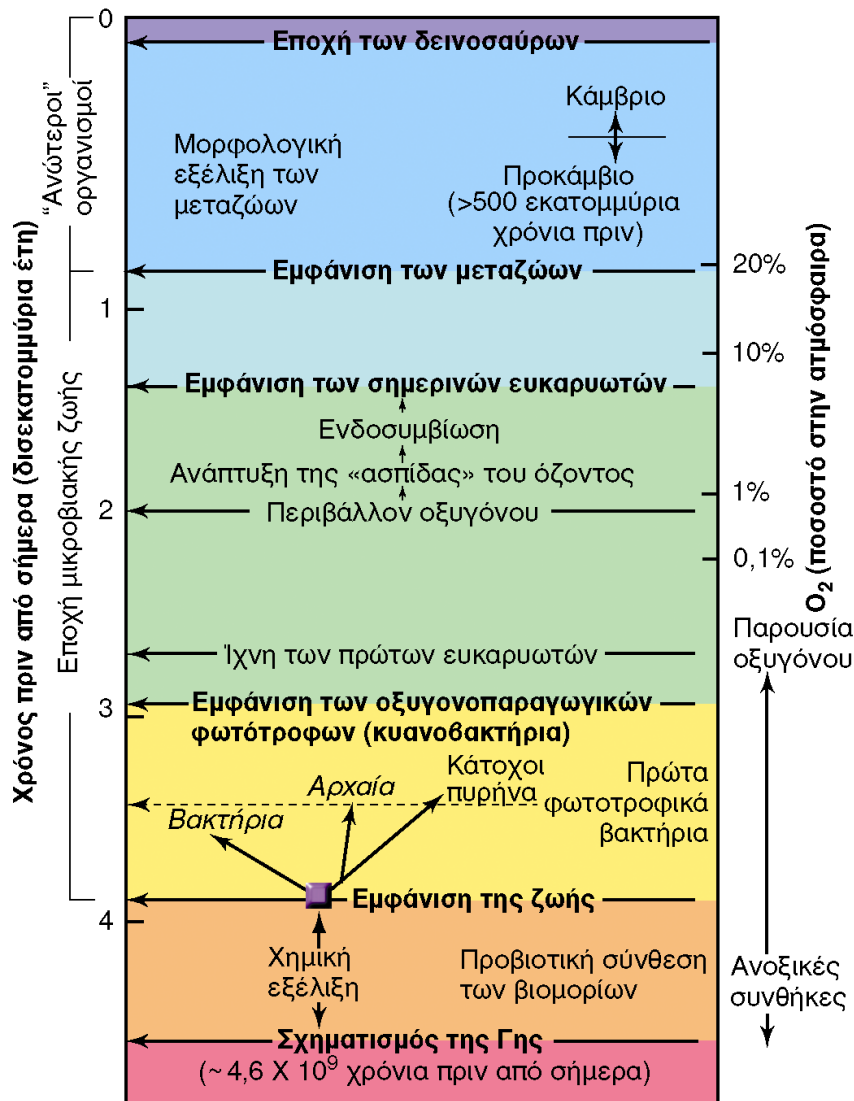


(β)

Εικόνα 17.2: Σύνθεση ενέργειας και αναγωγικής ισχύος (α) σε μη οξυγονοπαραγωγικά και (β) σε οξυγονοπαραγωγικά φωτοτρόφα. Και οι δύο τύποι φωτοτρόφων αποκτούν την ενέργεια τους από το φως ($h\nu$). Ωστόσο, τους οξυγονοπαραγωγικούς φωτοτροφικούς οργανισμούς, το φως καθοδηγεί επίσης την οξείδωση του νερού προς οξυγόνο.



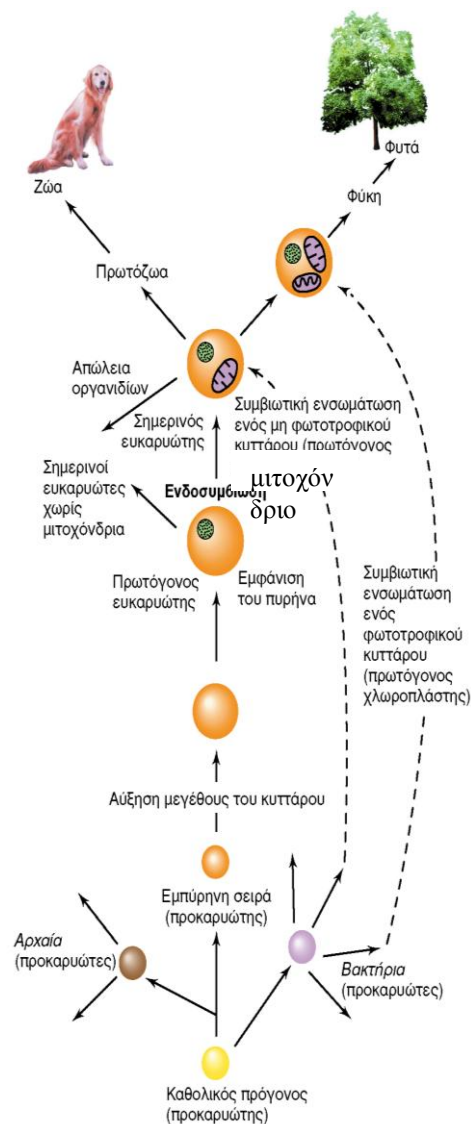
ΟΞΥΓΟΝΩΣΗ ΤΗΣ ΑΤΜΟΣΦΑΙΡΑΣ ΚΑΙ ΕΞΕΛΙΞΗ ΤΩΝ ΟΡΓΑΝΙΣΜΩΝ



Εικόνα 11.6: Σταθμοί της βιολογικής εξέλιξης. Οι θέσεις των σταδίων πάνω στη χρονολογική κλίμακα είναι κατά προσέγγιση. Παρατηρήστε πώς η οξυγόνωση της ατμόσφαιρας που προκλήθηκε από τον μεταβολισμό των κυανοβακτηρίων υπήρξε μια βαθμιαία διεργασία, που ολοκληρώθηκε σε μια περίοδο 2 δισεκατομμυρίων ετών περίπου. Επίσης, παρατηρήστε ότι στο μεγαλύτερο μέρος της ιστορίας της Γης υπήρχαν μόνο μικροβιακές μορφές ζωής. Αν και απουσιάζουν στοιχεία από μικροαπολιθώματα, οι πρώτες μικροχημικές ενδείξεις για την ύπαρξη ευκαρυωτικών κυττάρων χρονολογούνται πριν από 2,7 δισεκατομμύρια έτη.



ΧΛΩΡΟΠΛΑΣΤΕΣ ΚΑΙ ΜΙΤΟΧΟΝΔΡΙΑ



- Ριβοσώματα προκαρυωτικού τύπου
- Προκαρυωτικό RNA
- Ευαισθησία σε αντιβιοτικά που στοχεύουν ριβοσώματα
- Κυκλικό DNA

Εικόνα 11.7: Προέλευση των σύγχρονων ευκαρυωτών από συμβάντα ενδοσυμβίωσης. Παρατηρήστε πώς τα οργανίδια προήλθαν μάλλον από τα Βακτήρια παρά από τα Αρχαία. Η ενδοσυμβίωση είναι απίθανο να υπήρξε το αποτέλεσμα ενός μεμονωμένου συμβάντος· ενδεχομένως πραγματοποιήθηκε σε διάφορους τύπους απογόνων των εμπύρνητων κυττάρων. Παρατηρήστε, ωστόσο, πώς ορισμένοι πρωτόγονοι ευκαρυώτες είτε δεν συμμετείχαν ποτέ σε ενδοσυμβιωτικές διαδικασίες, είτε έχασαν για πάντα του συμβιώτες τους, ενώ κατά τα άλλα διατήρησαν τις βασικές ιδιότητες των ευκαρυωτικών κυττάρων. Σήμερα γνωρίζουμε συγκεκριμένα παραδείγματα τέτοιων ευκαρυωτών, που όλοι είναι μικροοργανισμοί (Κεφάλαιο 14). Η αύξηση του μεγέθους των κυττάρων στους απογόνους των κάτοχων πυρήνα επέτρεψε την εξέλιξη μεγαλύτερων γονιδιωμάτων, αλλά είναι επίσης πιθανόν να οδήγησε στην εξέλιξη του πυρήνα, κατά τρόπο που να ωφελεί τη συστηματική αναπαραγωγή και τον διαχωρισμό αυτών των γονιδιωμάτων. Συγκρίνετε αυτήν την εικόνα με την Εικόνα 11.13, που δείχνει από ποιες σειρές απογόνων των Βακτηρίων προήλθαν τα ευκαρυωτικά οργανίδια (Δεσμός με Τμήμα 14.4).



ΕΞΕΛΙΚΤΙΚΕΣ ΣΧΕΣΕΙΣ

➤ Εξελικτικά χρονόμετρα

Μόρια με οικουμενική διασπορά

Ίδια λειτουργία παντού

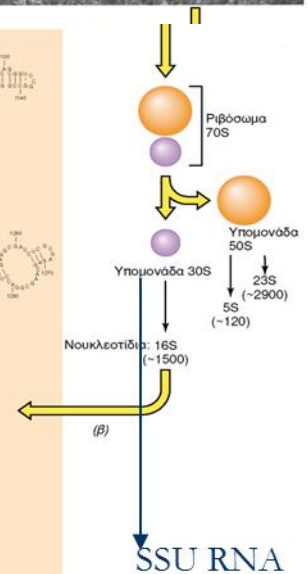
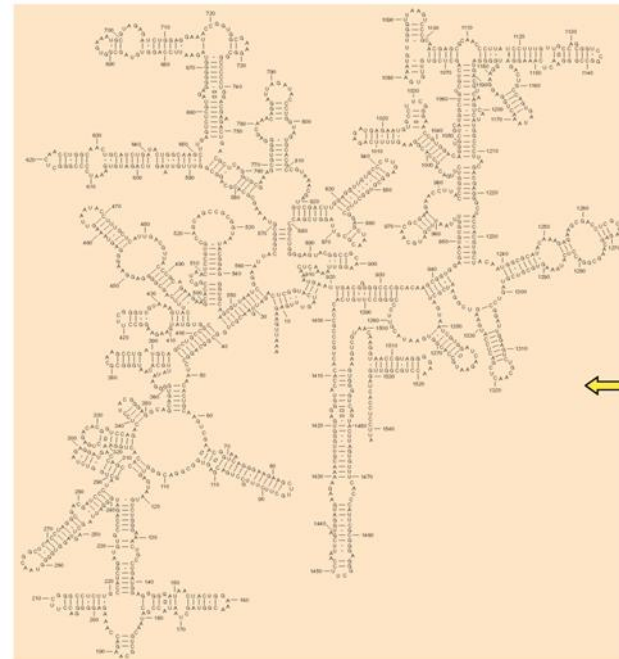
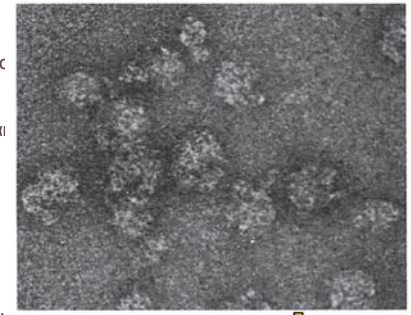
Δυνατότητα αντιστοίχισης για προσδιορισμό ομοιοτήτων και διαφορών

Μεταβολή με ρυθμό κατάλληλο για προσδιορισμό εξελικτικής απόστασης

➤ Το ριβοσωματικό RNA

RDP: Ribosome Data Project

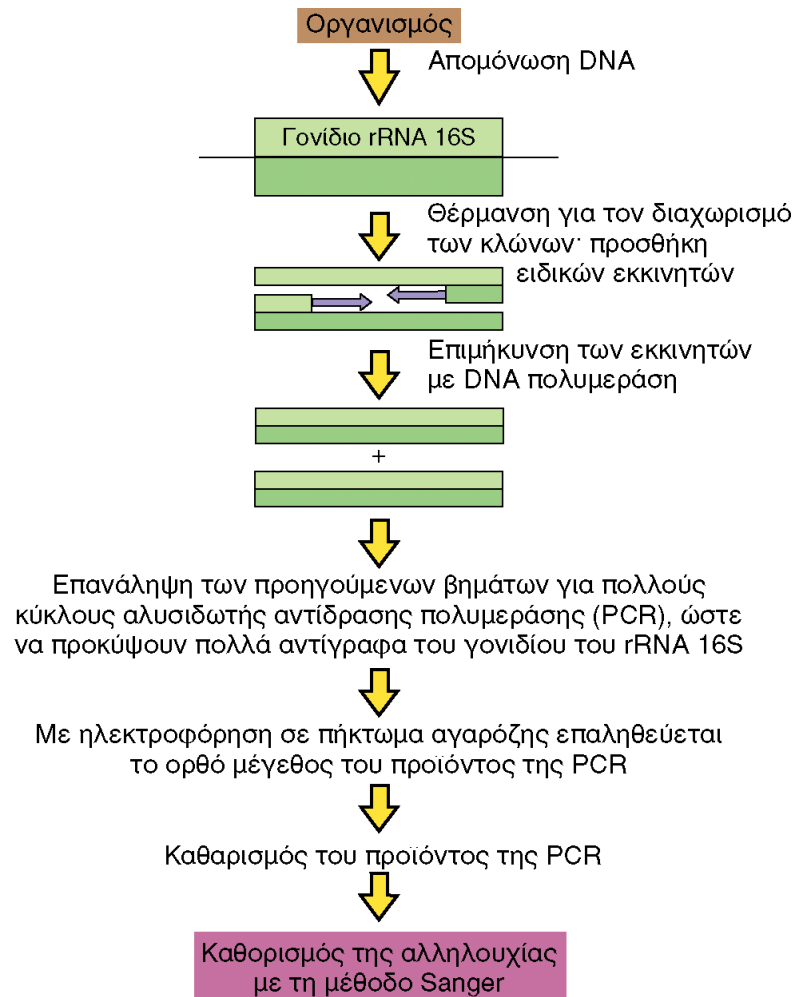
Εικόνα 11.8: Ριβοσωματικό RNA (α) Ηλεκτρονικό μικρογράφημα ριβοσωμάτων 70S από *Escherichia coli*. (β) Μέρη ενός ριβοσώματος: τα 5S, 16S, και 23S αναφέρονται στους διάφορους τύπους RNA της μικρής υπομονάδας του ριβοσώματος. (γ) Πρωτοταγής και δευτεροταγής δομή του ριβοσωματικού RNA (rRNA) 16S. Πρόκειται για το rRNA 16S της *Escherichia coli* (Βακτήρια). Το rRNA 16S από Αρχαία έχει γενικές ομοιότητες στη δευτεροταγή δομή (αναδίπλωση), αλλά εμφανίζει πολλές διαφορές στην πρωτοταγή δομή (αλληλουχία των νουκλεοτιδίων). Αντίστοιχο του rRNA 16S στους ευκαρυώτες είναι το rRNA 18S που υπάρχει στα κυτταροπλασματικά ριβοσώματα. Με τη χρήση εκκινητών ειδικών για συντηρημένες αλληλουχίες rRNA σε οργανισμούς από τον ένα ή τον άλλο «χώρο» (βλ. Πίνακα 11.1), είναι δυνατόν με τη βοήθεια της τεχνικής PCR να ενισχυθούν RNA των μικρών υπομονάδων από κύτταρα δεδομένου «χώρου» αναμειγμένα με κύτταρα από άλλους «χώρους» (βλ. Εικόνα 11.9). Αυτό επέτρεψε να εκτιμηθεί άμεσα η παικιλομορφία συγκεκριμένων «χώρων» της ζωής στο ενδιαίτημα, με «δειγματοληψία κοινοτήτων» (Δεσμός μς Τμήμα 18.5 και Εικόνα 18.4). Επιπλέον, η πρόσδεση ειδικών ολιγονουκλεοτιδίων σε φθορίζουσες χρωστικές προσέφερε ένα νέο εργαλείο στη μικροβιακή οικολογία (βλ. Εικόνες 11.11, 11.12, και 11.14).



(γ)



ΕΝΙΣΧΥΣΗ ΤΟΥ ΓΟΝΙΔΙΟΥ ΤΟΥ 16S RRNA ΓΙΑ ΦΥΛΟΓΕΝΕΤΙΚΗ ΑΝΑΛΥΣΗ



Εικόνα 11.9: Προσδιορισμός αλληλουχίας ριβοσωματικού RNA από αμιγή καλλιέργεια μικροοργανισμών με τη χρήση της αλυσιδωτής αντίδρασης πολυμεράσης (PCR). Το γονίδιο του rRNA 16S ενισχύεται και στη συνέχεια αναλύεται με τη μέθοδο Sanger (Δεσμός με Τμήμα 10.13). Οι εκκινητές που προστίθενται είναι συμπληρωματικοί προς τις διατηρημένες αλληλουχίες σε μια από τις περιοχές του rRNA 16S (βλ. Εικόνα 11.8γ). Επίσης, είναι δυνατόν στη διαδικασία αυτή να χρησιμοποιηθεί ένα ακόμα στάδιο, για την κλωνοποίηση του DNA που κωδικεύει το rRNA 16S, μετά την ενίσχυση μέσω PCR.



ΕΞΕΛΙΚΤΙΚΗ ΑΠΟΣΤΑΣΗ ΜΙΚΡΟΟΡΓΑΝΙΣΜΩΝ

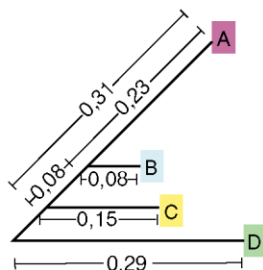
ΒΑΣΕΙ ΣΥΓΚΡΙΣΗΣ ΤΟΥ ΓΟΝΙΔΙΟΥ ΤΟΥ 16S rRNA

Οργανισμός	Αλληλουχία	Ανάλυση
A	CGUAGACUCUGAC	Για A → B, υπάρχουν 3 διαφορές σε ένα σύνολο 12 νουκλεοτιδίων· άρα $\frac{3}{12} = 0,25$
B	CCUAGAGUCUGGC	
C	CCAAGACGUGGC	
D	GCUAGAUGUGCC	

(α) Αντιστοίχιση και ανάλυση αλληλουχίας

Εξελικτική απόσταση	Διορθωμένη εξελικτική απόσταση
E_D A → B 0,25	0,30
E_D A → C 0,33	0,44
E_D A → D 0,42	0,61
E_D B → C 0,25	0,30
E_D B → D 0,33	0,44
E_D C → D 0,33	0,44

(β) Υπολογισμός της εξελικτικής απόστασης



(γ) Φυλογενετικό δέντρο

Αλγόριθμοι υπολογισμού εξελικτικής απόστασης E_D

- Απόσταση (Distance)
- Φειδώ (Parsimony)
- “Boot Strapping”

Εικόνα 11.10: Κατασκευή ενός φυλογενετικού δέντρου απόστασης από τις αλληλουχίες του ριβοσωματικού RNA 16S. Για τις ανάγκες της αναπαράστασης, απεικονίζονται μόνο μικρές αλληλουχίες. Η εξελικτική απόσταση (E_D) στο (β) υπολογίζεται ως το ποσοστό των μη πανομοιότυπων αλληλουχιών μεταξύ των RNA δύο οιοωνδήποτε οργανισμών. Η διορθωμένη E_D προκύπτει από μια στατιστική διόρθωση αναγκαία για τον συνυπολογισμό είτε οπισθόδρομων μεταλλάξεων που επανέφεραν τον αρχικό γονότυπο είτε επιπλέον πρόσθιων μεταλλάξεων που ενδέχεται να συνέβησαν στο ίδιο σημείο. Το δέντρο (γ) δημιουργείται εντέλει μέσω ανάλυσης των δεδομένων με ηλεκτρονικό υπολογιστή, ώστε να επιτευχθεί η Βέλτιστη συμφωνία. Το ολικό μήκος των κλάδων που χωρίζουν δύο οιοουσδήποτε οργανισμούς είναι ανάλογο προς την υπολογισθείσα μεταξύ τους εξελικτική απόσταση. Στις πραγματικές αναλύσεις χρησιμοποιείται κατά κανόνα μια στατιστική διεργασία που ονομάζεται boot-strapping, με την οποία δημιουργούνται εκατοντάδες εκδοχές του δέντρου, ώστε να επιβεβαιωθεί ότι το τελικό δέντρο παρουσιάζει πράγματι τη βέλτιστη συμφωνία για το σύνολο των δεδομένων. Επίσης, η ένθεση αρκετών νουκλεοτιδίων ίσως χωρίζει περιοχές ομόλογων αλληλουχιών στο rRNA δύο οργανισμών· στην πράξη, αυτές οι παρεμβολές «κρύβονται» (δεν συνυπολογίζονται) στις αναλύσεις.



ΠΙΝΑΚΑΣ 11.1 ΑΛΛΗΛΟΥΧΙΕΣ-ΥΠΟΓΡΑΦΗ ΑΠΟ rRNA 16S ΚΑΙ 18S

ΠΟΥ ΟΡΙΖΟΥΝ ΤΟΥΣ ΤΡΕΙΣ «ΧΩΡΟΥΣ» ΤΗΣ ΖΩΗΣ

Συχνότητα εμφάνισης ^γ				
Αλληλουχίες-υπογραφή ^α	Θέση κατά προσέγγιση ^β	<i>Αρχαία</i>	<i>Βακτήρια</i>	<i>Ευκάρια</i>
CACYYG	315	0	> 95	0
AAACUCAAA	910	3	100	0
AAACUUAAAG	910	100	0	100
YUYAAUUG	960	100	< 1	100
CAACCYCR	1110	0	> 95	0
UCCCUG	1380	> 95	0	100
UACACACCG	1400	0	>99	100
CACACACCG	1400	100	0	0

^α Y, οποιαδήποτε πυριμιδίνη· R, οποιαδήποτε πουρίνη,

^β Βλ. Εικόνα 11.8γ για την αρίθμηση στο rRNA 16S,

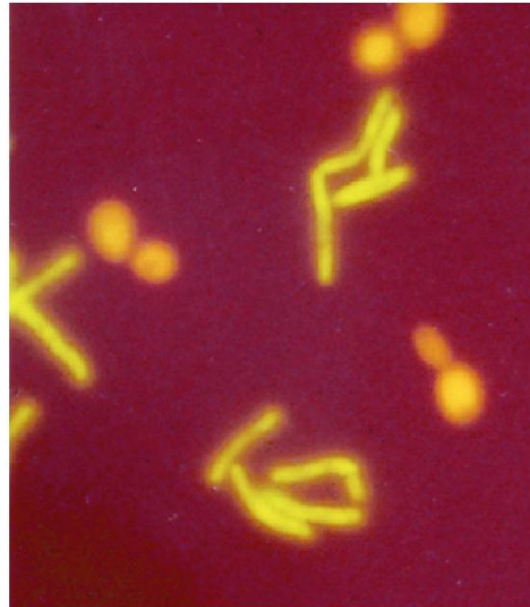
^γ Η συχνότητα εμφάνισης στα ποσοστά των οργανισμών που έχουν εξετασθεί και φέρουν την αλληλουχία, από κάθε «χώρο».



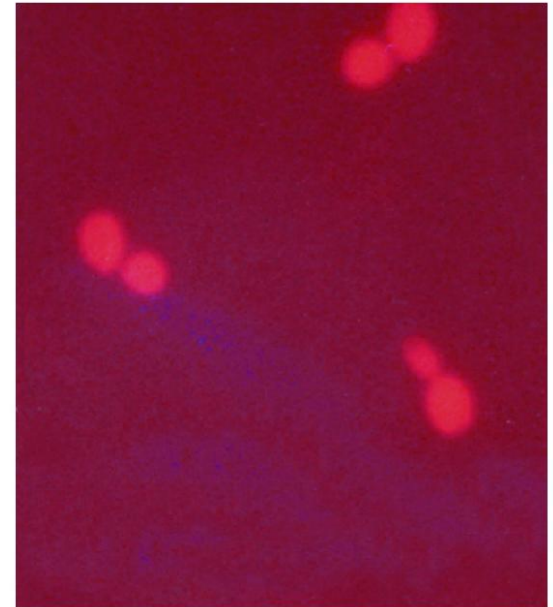
ΦΘΟΡΙΖΟΥΣΑ ΥΒΡΙΔΟΠΟΙΗΣΗ IN SITU (FISH)



(α)



(β)



(γ)

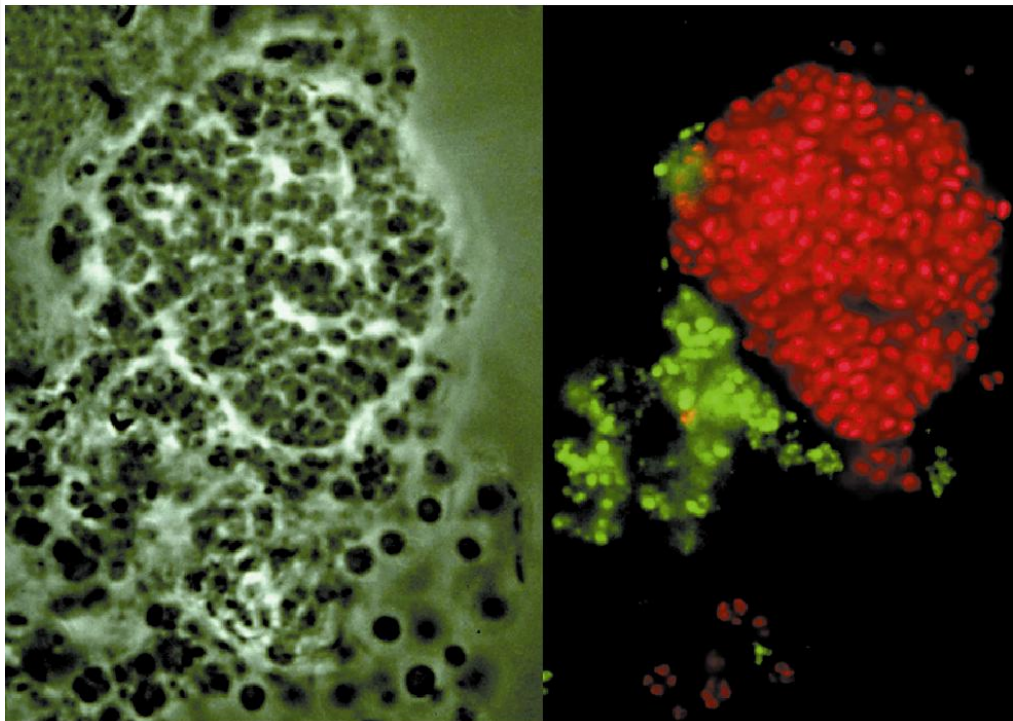
Norman Pace

Εικόνα 11.11: Ανιχνευτές ριβοσωματικού RNA σημασμένοι με φθορίζουσες ουσίες. (α) Μικροφωτογραφία αντίθεσης φάσεων (απουσία ανιχνευτών) κυττάρων του *Bacillus megaterium* (μέλους των Βακτηρίων) και του ζυμομύκητα *Saccharomyces cerevisiae* (Ευκάρυο) (β) Το ίδιο πεδίο· τα κύτταρα έχουν χρωσθεί με έναν κιτρινοπράσινο καθολικό ανιχνευτή rRNA (αυτός ο ανιχνευτής αντιδρά με είδη από κάθε «χώρο»), (γ) Το ίδιο πεδίο· τα κύτταρα έχουν χρωσθεί με έναν ανιχνευτή Ευκαρύων (αντιδρούν μόνο τα κύτταρα του *S. cerevisiae*). Τα κύτταρα του *B. megaterium* έχουν διάμετρο περίπου 1,5 μm, τα κύτταρα του *S. cerevisiae* έχουν διάμετρο περίπου 6 μm.



ΠΑΡΑΤΗΡΗΣΗ ΜΙΚΡΟΟΡΓΑΝΙΣΜΩΝ *IN SITU*

ΜΕ ΦΘΟΡΙΖΟΥΣΕΣ ΧΡΩΣΤΙΚΕΣ ΣΥΖΕΥΓΜΕΝΕΣ ΣΤΟ 16S RDNA



David A. Stahl

Εικόνα 11.12: Χρήση φυλογενετικών χρωστικών για να γίνουν ορατά νιτροποιητικά βακτήρια σε έναν κόκκο ενεργοποιημένης ιλύος αποβλήτων. (Αριστερά) Μικροφωτογραφία αντίθεσης φάσεων. (Δεξιά) Έγχρωμη μικροφωτογραφία του ίδιου πεδίου μετά την εφαρμογή φυλογενετικών χρωστικών. Ο ανιχνευτής που φθορίζει με κόκκινο χρώμα είναι εξειδικευμένος για μια αλληλουχία-υπογραφή (Βλ. Πίνακα 11.1) στο rRNA 16S βακτηρίων που οξειδώνουν αμμωνία, ενώ ο ανιχνευτής που φθορίζει με πράσινο χρώμα είναι εξειδικευμένος για μια αλληλουχία που υπάρχει μόνο στα Βακτήρια που οξειδώνουν νιτρώδη άλαχα. Και οι δύο τύποι βακτηρίων είναι από φυλογενετική άποψη στενοί συγγενείς και μέλη των Βακτηρίων (Δεσμός με Τμήματα 12.2 και 17.12) και εκτελούν μια σειρά αλληλένδετων χημειολιθοτροφικών αντιδράσεων (Δεσμός με Τμήμα 19.12).



ΛΕΞΕΙΣ - ΚΛΕΙΔΙΑ

- Ζωή με βάση το RNA
- Εξέλιξη
- Εξελικτικά χρονόμετρα
- 16S rDNA προκαρυωτών
- 18S rDNA ευκαρυωτών
- Εξελικτική απόσταση
- Φθορίζουσα υβριδοποίηση in situ



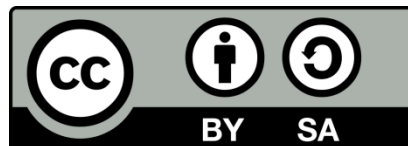
ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

- ❑ Βιολογία Των Μικροοργανισμών –
Πανεπιστημιακές Εκδόσεις Κρήτης, Κεφάλαιο 11,
ενότητα α΄.



Άδειες Χρήσης

- Το παρόν εκπαιδευτικό υλικό υπόκειται σε άδειες χρήσης Creative Commons.
- Για εκπαιδευτικό υλικό, όπως εικόνες, που υπόκειται σε άλλου τύπου άδεια χρήσης, η άδεια χρήσης αναφέρεται ρητώς.





Χρηματοδότηση

- Το παρόν εκπαιδευτικό υλικό έχει αναπτυχθεί στο πλαίσιο του εκπαιδευτικού έργου του διδάσκοντα.
- Το έργο «**Ανοικτά Ακαδημαϊκά Μαθήματα Γεωπονικού Πανεπιστημίου Αθηνών**» έχει χρηματοδοτήσει μόνο την αναδιαμόρφωση του εκπαιδευτικού υλικού.
- Το έργο υλοποιείται στο πλαίσιο του Επιχειρησιακού Προγράμματος «Εκπαίδευση και Δια Βίου Μάθηση» και συγχρηματοδοτείται από την Ευρωπαϊκή Ένωση (Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο) και από εθνικούς πόρους.



Ευρωπαϊκή Ένωση
Ευρωπαϊκό Κοινωνικό Ταμείο



ΥΠΟΥΡΓΕΙΟ ΠΑΙΔΕΙΑΣ ΚΑΙ ΘΡΗΣΚΕΥΜΑΤΩΝ
ΕΙΔΙΚΗ ΥΠΗΡΕΣΙΑ ΔΙΑΧΕΙΡΙΣΗΣ

Με τη συγχρηματοδότηση της Ελλάδας και της Ευρωπαϊκής Ένωσης





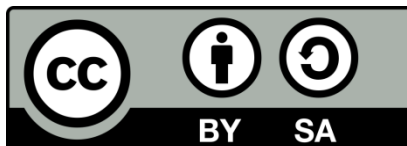
Σημείωμα Αναφοράς

Copyright Γεωπονικό Πανεπιστήμιο Αθηνών, Τμήμα Επιστήμης Φυτικής Παραγωγής, Γεωργακόπουλος Δ., Ζερβάκης Γ., Ταμπακάκη Αν. «Γενική Μικροβιολογία». Έκδοση: 1.0. Αθήνα 2015. Διαθέσιμο από τη δικτυακή διεύθυνση:
<https://mediasrv.aua.gr/eclass/courses/PREDCS100/>



Σημείωμα Αδειοδότησης

Το παρόν υλικό διατίθεται με τους όρους της άδειας χρήσης Creative Commons Αναφορά, Παρόμοια Διανομή 4.0 [1] ή μεταγενέστερη, Διεθνής Έκδοση. Εξαιρούνται τα αυτοτελή έργα τρίτων, π.χ. φωτογραφίες, διαγράμματα κ.λ.π., τα οποία εμπεριέχονται σε αυτό και τα οποία αναφέρονται μαζί με τους όρους χρήσης τους στο «Σημείωμα Χρήσης Έργων Τρίτων».



Η άδεια αυτή ανήκει στις άδειες που ακολουθούν τις προδιαγραφές του Ορισμού Ανοικτής Γνώσης [2], είναι ανοικτό πολιτιστικό έργο [3] και για το λόγο αυτό αποτελεί ανοικτό περιεχόμενο [4].

[1] <http://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>

[2] <http://opendefinition.org/okd/ellinika/>

[3] <http://freedomdefined.org/Definition/EI>

[4] <http://opendefinition.org/buttons/>



Διατήρηση Σημειωμάτων

Οποιαδήποτε αναπαραγωγή ή διασκευή του υλικού θα πρέπει να συμπεριλαμβάνει:

- το Σημείωμα Αναφοράς
 - το Σημείωμα Αδειοδότησης
 - τη δήλωση Διατήρησης Σημειωμάτων
 - το Σημείωμα Χρήσης Έργων Τρίτων (εφόσον υπάρχει)
- μαζί με τους συνοδευόμενους υπερσυνδέσμους.