

Τ.Ε.Ι. ΔΥΤΙΚΗΣ ΕΛΛΑΔΑΣ

ΤΜΗΜΑ ΤΕΧΝΟΛΟΓΙΑΣ ΑΛΙΕΙΑΣ-ΥΔΑΤΟΚΑΛΛΙΕΡΓΕΙΩΝ

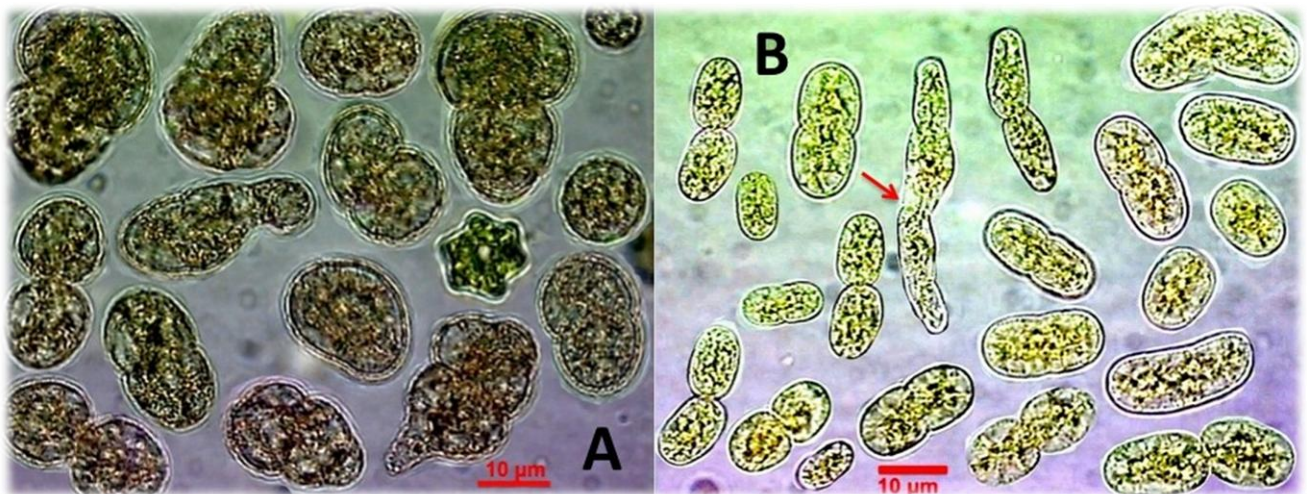
ΕΡΓΑΣΤΗΡΙΟ ΚΑΛΛΙΕΡΓΕΙΑΣ ΠΛΑΓΚΤΟΥ

ΦΥΚΟΛΟΓΙΑ

Μέρος 3^ο

Κυανοβακτήρια

Γεώργιος Ν. Χώτος



Μεσολόγγι 2019

ΠΡΟΛΟΓΟΣ

Όταν χρησιμοποιείται ο όρος φύκη το μυαλό μας πηγαίνει ασυναίσθητα σε νοητική σύλληψη μιας εικόνας των φυκιών που συναντάμε στη θάλασσα, δηλαδή μακροφυκών εύκολα διακρινόμενων μακροσκοπικώς. Όμως τόσο στη θάλασσα όσο και στις λίμνες η συντριπτική πλειονότητα των υπαρχόντων φυκών αποτελείται από μικροφύκη ή αλλιώς φυτοπλαγκτόν. Τα μικροφύκη πάλι για τον έχοντα βασικές γνώσεις βιολογίας αντιπροσωπεύονται στο φαντασιακό του από μικροσκοπικά φωτοσυνθετικά ευκαρυωτικά κύτταρα που περιέχουν χλωροπλάστες οι οποίοι επιτελούν τη φωτοσύνθεση. Δηλαδή όπως και τα φυτά τα φύκη που φωτοσυνθέτουν έχουν χλωροπλάστες. Όμως στα φύκη περιλαμβάνονται και κύτταρα πλάγκτονικά κυρίως χωρίς χλωροπλάστες. Αυτά είναι τα κυανοβακτήρια τα οποία ανήκουν στους προκαρυωτικούς οργανισμούς (χωρίς πυρήνα, μιτοχόνδρια, χλωροπλάστες). Όμως σε τίποτα δεν υστερούν τα κυανοβακτήρια ως προς τη φωτοσυνθετική τους ικανότητα των ευκαρυωτικών φυκών. Μάλιστα υπερέχουν στην αποτελεσματικότητα της φωτοσύνθεσης όλων των άλλων ανάλογων κατηγοριών (φυτών και ευκαρυοφυκών). Επιπλέον τόσο στους ωκεανούς όσο και στα γλυκά νερά αποτελούν την κύρια φωτοσυνθετική μάζα. Από την άποψη της γενικής συμβολής των κυανοβακτηρίων στη ζωή της Γης μόνο δέος μπορεί να περιράψει την κατανόηση της συμβολής των.

Τα κυανοβακτήρια ήταν οι μόνοι οργανισμοί στη Γη οι οποίοι πριν 2,5 δισεκατομμύρια χρόνια περίπου, σταδιακώς μέσω της φωτοσύνθεσής των γέμισαν την ατμόσφαιρα με οξυγόνο και έτσι έγινε κατορθωτή η αερόβια αναπνοή που προίκισε τους οργανισμούς με νέες ικανότητες και κατέληξαν σήμερα στην ασύλληπτη ποικιλία των μορφών ζωής. Από τότε παραμένουν σχεδόν अपαράλλαχτα δείγμα της επιτυχημένης δραστηριότητάς των για επιβίωση σε κάθε είδους περιβάλλον.

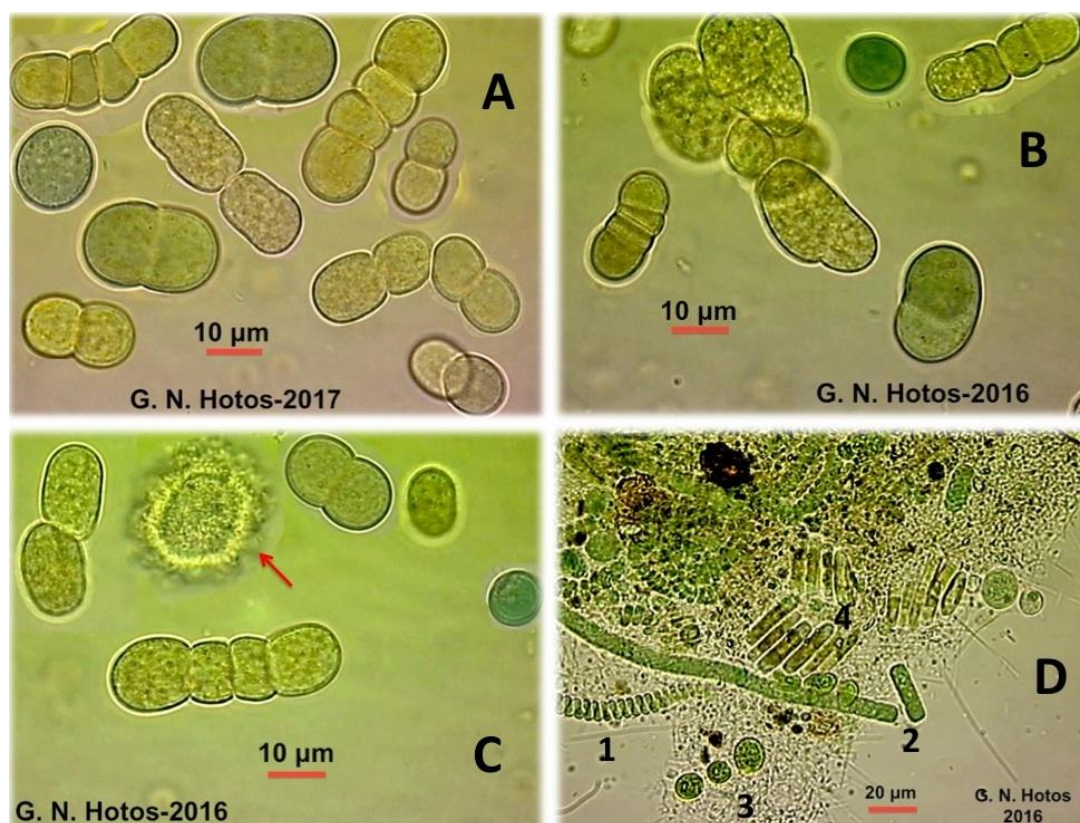
Παρόλο που τα κυανοβακτήρια αποτελούν ενίοτε κίνδυνο για την υδρόβια ζωή και για τον άνθρωπο λόγω τοξινών που παράγουν ορισμένα είδη τους και των δυστροφικών συνθηκών που δημιουργούν οι ανθίσεις τους στα νερά, οι χρήσεις τους ολοένα και αναδεικνύονται επ' ωφελεία του ανθρώπου. Οι πολύτιμες χημικές ενώσεις που παράγουν εκτιμώνται ολοένα και περισσότερο και πλήθος τεχνικών μαζικής καλλιέργειάς των επιστρατεύονται για να παραχθούν πολύτιμα προϊόντα.

Δεν υπάρχει ίσως καλλίτερο παράδειγμα χρήσιμου κυανοβακτηρίου που καλλιεργείται εντατικά σε όλο τον κόσμο από τη σπιρουλίνα. Μέχρι περίπου τα μέσα της 10ετίας του 90 ουδείς μη ειδικός γνώριζε τη σπιρουλίνα. Εκτοτε χρόνο με το χρόνο άρχισε η "υστερία" των υγιεινών τροφών, πολυακόρεστων λιπαρών, βιταμινών, αντιοξειδωτικών και τα συναφή να καταλαμβάνει τον Δυτικό κόσμο. Η σπιρουλίνα αποτέλεσε και αποτελεί το σπουδαιότερο κυανοβακτήριο που καλλιεργείται για την παραγωγή όλων αυτών των ουσιών. Δεν θα ήταν υπερβολή να πούμε ότι εισήλθαμε στον αιώνα των κυανοβακτηρίων.

Γιώργος Χώτος, 2019

ΚΥΑΝΟΒΑΚΤΗΡΙΑ (Κυανοφύκη ή Blue-green algae)

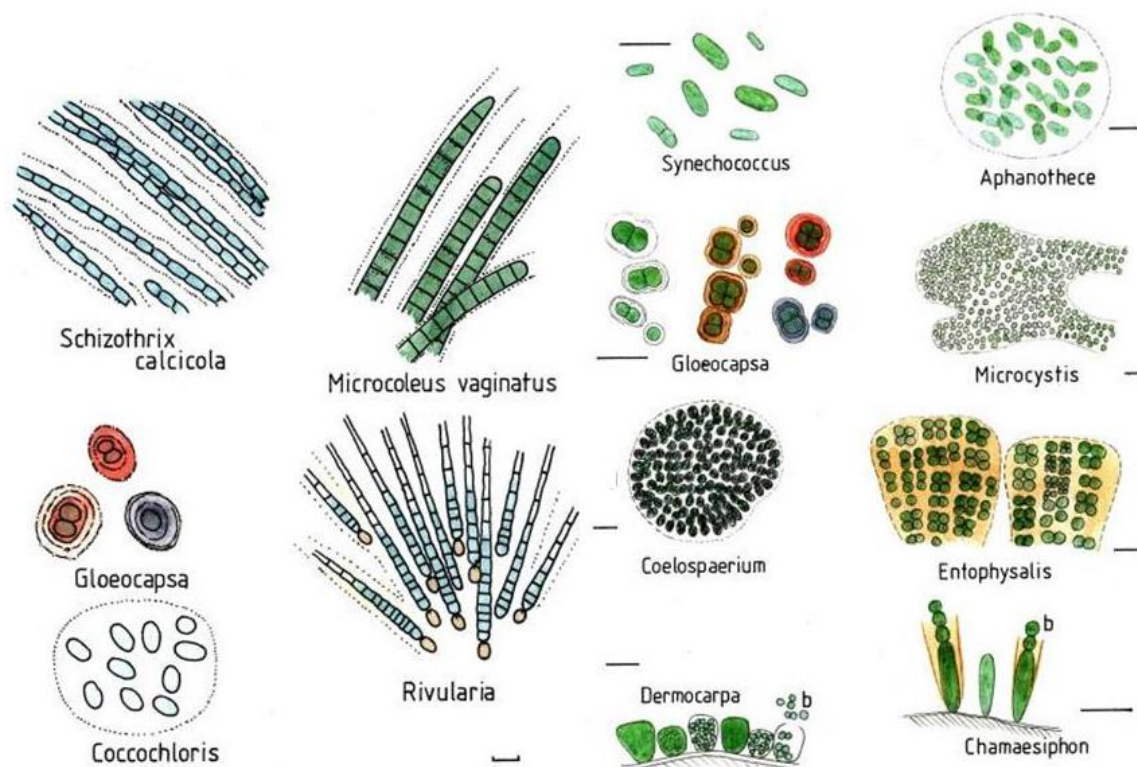
Γνωστά και ως κυανοφύκη, κυανόφυτα, μπλε-πράσινα φύκη, ή μυξοφύκη, τα κυανοβακτήρια (Σχήμα 3.1) είναι ένα μεγάλο σύνολο **αρνητικών κατά Γκραμ** (Gram negative) προκαρυωτικών οργανισμών με περίπου 2000 είδη. Είναι οι μοναδικοί προκαρυωτικοί οργανισμοί που διεξάγουν οξυγενή φωτοσύνθεση χρησιμοποιώντας στη φωτοσυνθετική τους συσκευή τα φωτοσυστήματα I και II (PSI & PSII) όπως ακριβώς τα φύκη και τα φυτά. Η εξελικτική τους ιστορία ανάγεται σε περίπου $3,5 \times 10^9$ χρόνια πριν και έκτοτε κυριάρχησαν καθ' όλη την περίοδο του Προκαμβρίου (πίσω πριν 550×10^6 χρόνια) ως οι μόνοι πρωτογενείς παραγωγοί οργανικής ύλης και μοριακού αέριου οξυγόνου. Ετσι συνέβαλαν τα μέγιστα στην αλλαγή των αναγωγικών συνθηκών της αρχαίας ατμόσφαιρας σε οξειδωτικές καθορίζοντας εν πολλοίς την εξέλιξη της ζωής στον πλανήτη μας. Κατά τη θεωρία της **ενδοσυμβιωτικής** προέλευσης των μιτοχονδρίων και χλωροπλαστών, ήταν τα φωτοσυνθετικά κυανοβακτήρια που εξελίχθηκαν σε τέτοια κυτταρικά οργανίδια μετά από τη φαγοκύττωσή τους από ένα φαγοτρόφο οργανισμό.



Σχήμα 3.1. Ποικιλία μορφών κοκκοειδών κυανοβακτηρίων σε ποικίλες φάσεις διαίρεσης (A,B,C) και νηματοειδή κυανοβακτήρια ανάμικτα με κοκκοειδή και με διάτομα (D). Το βέλος δείχνει στην παραχθείσα βλέννα.

Ανήκουν στο Βασίλειο των Ευβακτηρίων ή Μονήρων μαζί με την πλειονότητα των άλλων βακτηρίων. Ανήκουν στο ίδιο φυλογενετικό δέντρο με τα χλαμυδοβακτήρια και τα ανοξυγενή φωτοαυτοτροφικά ερυθρά και πράσινα βακτήρια. Είναι κοσμοπολιτικοί μονοκύτταροι ή

πολυκύτταροι οργανισμοί απαντώνται σε γλυκά, υφάλμυρα, αλμυρά και υπεράλμυρα νερά. Στη συντριπτική τους πλειονότητα (Σχήματα 3.2 & 3.5) είναι **αποικιακά** (συσσωματώματα κυττάρων ή νήματα κυττάρων) με λίγα **μονοκύτταρα-αυτόνομα**. Απαντώνται ακόμα και στο υγρό έδαφος ή σε βράχια όπου μπορούν να σχηματίσουν παχιές στρώσεις. Ορισμένα αναπτύσσονται επάνω ή και μέσα σε άλλα φύκη και φυτά. Στις αλυκές, στο υπεράλμυρο νερό, μπορούν να σχηματίσουν στρώμα στον πυθμένα. Μερικά είδη των γενών *Nostoc* και *Chlorogloea* μπορούν να διατηρηθούν ζωντανά ακόμα και μετά από παρατεταμένη διατήρησή τους σε αλάτι. Αποικίζουν τόσο τα καθαρά όσο και τα ρυπασμένα νερά.



Σχήμα 3.2. Μερικοί χαρακτηριστικοί εκπρόσωποι κυανοβακτηριακών ειδών. Διακρίνονται κοκκοειδή είδη (*Synechococcus*, *Coccochloris*, *Aphanotheca*, *Gloeocapsa*), νηματοειδείς (*Microcoleus*, *Rivularia*, *Schizothrix*, *Chamaesiphon*), και αποικίες-συσσωματώματα (*Microcystis*, *Coelosphaerium*, *Entophysalis*).

Μερικά είδη των γενών *Calothrix* και *Pleurocapsa* αναπτύσσονται ως επιλιθικά και ενδολιθικά σε ασβεστολιθικό υπόστρωμα όπως κοράλλια και κελύφη οστράκων.

Μερικά (*Nostoc*, *Scytonema*, *Gloeocapsa*, *Stigonema* κ.ά.) είναι αεροφυτικά αναπτυσσόμενα σε επιφάνειες εκτεθειμένες στον αέρα ή μαζί με μύκητες σχηματίζουν λειχήνες (Σχήματα 3.3 & 3.4).

Μερικά είδη γενών όπως *Oscillatoria* και *Oscillospira* είναι εντερικά παράσιτα ανθρώπων και ζώων.

Μερικά θερμόφιλα είδη αντέχουν τις υψηλότερες θερμοκρασίες θερμών πηγών. Αλλά όπως του γένους *Phormidium* είναι ακραιώς ψυχρόφιλα και απαντούν στους πόλους.

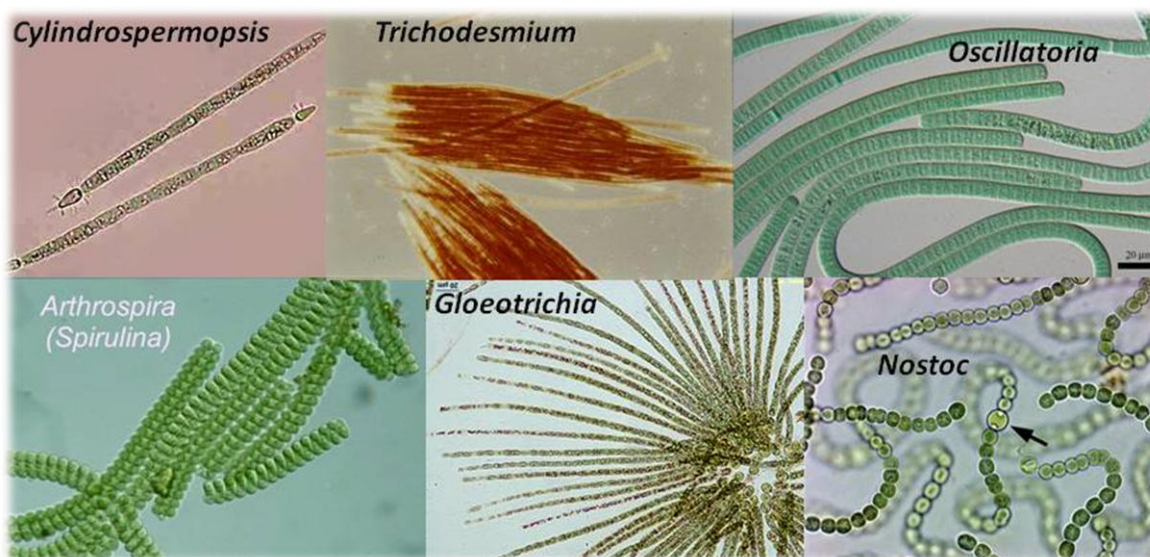
Η ταξινομική τακτοποίηση των κυανοβακτηρίων έχει εμπλουτιστεί σήμερα με ευρήματα από βιοχημικές εργασίες οι οποίες καταλήγουν στην κατάταξη των κυανοβακτηρίων σε 8 Φύλα (Διαιρέσεις) ενώ κατά την παραδοσιακή (και ακόμα χρήσιμη) θεώρησή τους κατατάσσονται σε 5 ομάδες με διακριτά μεταξύ τους μορφολογικά γνωρίσματα. Ετσι λοιπόν έχουμε:



Σχήμα 3.3. Τυπική εικόνα λειχήνα (αριστερά) και τομή λειχήνα με τη θέση της κυανοβακτηριακής μάζας στη δομή του (δεξιά).



Σχήμα 3.4. Αεροφυτικά κυανοβακτήρια αναπτυγμένα σε επιφάνειες.



Σχήμα 3.5. Διάφοροι τύποι θαλλού (τριχωμάτων) κυανοβακτηριακών ειδών νηματοειδούς τύπου. Τα νημάτια ή τριχώματα αποτελούνται από πολλά συνδεδεμένα βλαστητικά κύτταρα χωρίς διαφοροποίηση λειτουργιών τους. Όμως ανάμεσα στα βλαστητικά κύτταρα σε ορισμένα είδη υπάρχουν κύτταρα ειδικών λειτουργιών (ετερόκυτα, ακινήτες, νεκρίδια).

ΠΑΡΑΔΟΣΙΑΚΗ ΜΕΘΟΔΟΣ ΚΑΤΑΤΑΞΗΣ ΚΥΑΝΟΒΑΚΤΗΡΙΩΝ

Διακρίνονται πέντε (5) κατηγορίες κυανοβακτηρίων με ονομασίες χωρίς αυστηρή ταξινομική σημασία αλλά μάλλον ενδεικτικές κυρίως των μορφολογικών τους χαρακτηριστικών:

1. **Μονοκύτταρα** (αυτόνομα ή κοκκοειδή και αποικιακά)
2. **Πλευροκαψοειδή**
3. **Οσκιλατοριοειδή**
4. **Νοστοκαλοειδή**
5. **Διακλαδιζόμενα**

Αναλυτικότερα:

1. **Μονοκύτταρα κυανοβακτήρια.** Αναπαράγονται με απλή κυτταρική διχοτόμηση κατά ένα μόνο επίπεδο και τα προκύπτοντα κύτταρα μπορούν είτε να παραμένουν ενωμένα σε συσσωματώματα είτε να ζουν διαχωρισμένα (αυτόνομα ή κόκκοι, π.χ. *Synechococcus*). Τυπικοί εκπρόσωποι τα είδη του γένους *Synechocystis* (μονοκύτταρο-αυτόνομο) το οποίο αποτελεί πολυχρησιμοποιημένο αντικείμενο μοντελοποιημένης έρευνας. Στις αποικιακές μορφές τα κύτταρα σχηματίζουν συσσωματώματα με ποικίλα σχήματα π.χ. ορθογωνίου – *Merismopedia*, σφαιροειδή – *Aphanocapsa*, *Gloeocapsa*, ακανονίστου σφαιροειδούς – *Microcystis*, *Coelosphaerium*, *Aphanothece*. Η όλη αποικία είναι εμποτισμένη και περιβάλλεται από βλεννώδη ουσία.
2. **Πλευροκαψοειδή κυανοβακτήρια.** Αναπαράγονται με πολλαπλές κυτταρικές διχοτομήσεις κατά διάφορα επίπεδα με αποτέλεσμα το σχηματισμό συνόλων (ποικίλου αριθμού) μικρότερων κυττάρων εν είδη αποικιών («κάψα») περιβαλλόμενων από το μητρικό κυτταρικό τοίχωμα ως μια μεμβρανώδη θήκη. Τα δημιουργούμενα μέσω των υποδιαιρέσεων μικρότερα κύτταρα καλούνται **βαιόκυτα** ή **βαιοκύτταρα** (baeocytes) και έχουν **ρόλο ενδοσπορίων**. Δηλαδή με τον κατακερματισμό του μητρικού κυτταρικού τοιχώματος απελευθερούμενα αναπτύσσονται σε νέα βλαστητικά κύτταρα. Τυπικός εκπρόσωπος: *Chroococcidiopsis*.
3. **Οσκιλατοριοειδή κυανοβακτήρια.** Η κατηγορία λαμβάνει το όνομά της από τον χαρακτηριστικότερο εκπρόσωπό της το κυανοβακτήριο *Oscillatoria princeps*. Όλα είναι νηματοειδή πολυκυτταρικά μη διακλαδιζόμενα. Πολλαπλασιάζονται με κατακερματισμό των νημάτων σε τμήματα που ονομάζονται **ορμογόνια**. Αυτή η κατηγορία των κυανοβακτηρίων δεν παράγει σπόρια, ετερόκυτα και ακινήτες. Τυπικοί εκπρόσωποι: *Oscillatoria*, *Lyngbya*, *Prochlorothrix*, *Trichodesmium*, *Arthrospira* (*Spirulina*), *Microcoleus*.
4. **Νοστοκαλοειδή κυανοβακτήρια.** Νηματοειδή πολυκυτταρικά κυανοβακτήρια με χαρακτηριστικό εκπρόσωπο το γένος *Nostoc*. Παράγουν ετερόκυτα και ακινήτες (Σχήμα 3.7). Τυπικοί εκπρόσωποι: *Nostoc*, *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Cylindrospermum*, *Cylindrospermopsis*, *Tolypothrix*, *Scytonema*, *Gloeotrichia*.
5. **Διακλαδιζόμενα κυανοβακτήρια.** Νηματοειδή πολυκυτταρικά κυανοβακτήρια στα οποία ορισμένα κύτταρα του νηματοειδούς

θαλλού διαιρούνται σε κατεύθυνση κάθετη προς τον κύριο άξονα του νήματος με αποτέλεσμα να προκύπτουν πλευρικά «κλαδιά»-νήματα, εξ' ου και η ονομασία τους (Σχήμα 3.8). Τυπικός εκπρόσωπος: *Stigonema*. Μια ιδιαίτερη περίπτωση διακλάδωσης αφορά η παραγωγή εξωσπορίων από εκβλάστηση κυττάρων του γένους *Chamaesiphon*, κατά την οποία ορισμένα κύτταρα του νήματος μεγαλώνουν κάθετα στον άξονα της αποικίας και στο άκρο τους παράγουν από ένα σφαιρικό εξωσπόριο το οποίο απελευθερούμενο μετατρέπεται σε βλαστοκύτταρο που δημιουργεί νέα αποικία-νήμα.

ΣΥΓΧΡΟΝΗ ΠΡΟΣΕΓΓΙΣΗ ΣΤΗΝ ΟΜΑΔΟΠΟΙΗΣΗ-ΚΑΤΑΤΑΞΗ ΤΩΝ ΚΥΑΝΟΒΑΚΤΗΡΙΩΝ

Με την πάροδο των ετών βρέθηκε ότι η κατάταξη των κυανοβακτηρίων βάσει του φαινότυπου δεν ικανοποιεί την συστηματική ταξινόμηση. Κάποια από αυτά μπορούσαν βάσει φαινοτύπου να ανήκουν σε πολλαπλές κατηγορίες. Σήμερα χρησιμοποιείται η βιοχημεία και η ανάλυση των πρωτεϊνών για ταξινομικές συγκρίσεις και κατατάξεις. Για παράδειγμα ένα πολύτιμο εργαλείο είναι η **16S rRNA** ανάλυση. Το 16S rRNA έχει σταθερή σύνθεση σε πρωτεΐνη και νουκλεοτίδια επιτρέποντας έτσι να εντοπίζονται εύκολα αλλαγές στην αλληλουχία των νουκλεοτιδίων στη διάρκεια της εξέλιξης.

Συγκρίνοντας αυτές τις αλληλουχίες γίνεται κατορθωτή η δημιουργία του **φυλογενετικού δένδρου** (κλαδογράμμα) των κυανοβακτηρίων. Έτσι τα κυανοβακτήρια με βάση βιοχημικές και γενοτυπικές ομοιότητες μπορούν να καταταχθούν σε πιο κοντινά συγγενικώς αθροίσματα. Μετά από μεγάλη επιστημονική συζήτηση βρέθηκε ότι τα κυανοβακτήρια μπορούν και αυτά να καταταχθούν σε 9 Φύλα ή Διαιρέσεις.

Αναλυτικότερα τα 9 Φύλα:

1. **Gloeobacterales**. Περιλαμβάνει μόνο ένα γένος το *Gloeobacter* το οποίο είναι το μόνο στο κύτταρο του οποίου δεν υπάρχουν θυλακοειδή. Η φωτοσυνθετική δραστηριότητα λαμβάνει χώρα στα φυκοβιλιώματα (πρωτεϊνικής σύστασης) που βρίσκονται στο εσωτερικό μέρος της κυτταρικής μεμβράνης.
2. **Synechococcales**. Περιλαμβάνει τόσο αυτόνομα κύτταρα όσο και είδη με νηματοειδείς αποικίες κυττάρων. Περιλαμβάνει άνω των 70 γενών και η φυλογενετική τους μελέτη δεν έχει ακόμα οριστικοποιήσει τα ευρήματά της.
3. **Oscillatoriales**. Νηματοειδούς τύπου κυανοβακτήρια. Αναπαράγονται με κυτταρική διχοτόμηση κατά ένα μόνο επίπεδο κάθετο στον επιμήκη άξονα της νηματοειδούς αποικίας.
4. **Chroococcales**. Κοκκοειδή κυανοβακτήρια με ακανονίστου διάταξης θυλακοειδή. Αναπαράγονται με συμμετρική κυτταρική διχοτόμηση και ενίοτε με εκβλάστηση.
5. **Pleurocapsales**. Και σε αυτό το Φύλο τα είδη των κυανοβακτηρίων αναπαράγονται με σχηματισμό βαιοκυττάρων ή με απλή κυτταρική διχοτόμηση.

6. **Spirulinales.** Χαρακτηρίζονται από σπειροειδούς τύπου νηματοειδή τριχώματα χωρίς θήκη.
7. **Chroococcidiopsidales.** Περιλαμβάνει λίγα γένη. Αναπαράγεται παράγοντας βαιοκύτταρα με κυτταρικές διχοτομήσεις κατά τρία ή περισσότερα επίπεδα.
8. **Nostocales.** Νηματοειδή κυανοβακτήρια τα οποία σχηματίζουν ετερόκυτα και ακινήτες.
9. Η οριστικοποίηση του **ένατου Φύλου** με θέση στο δενδρόγραμμα cluster μεταξύ των Spirulinales και Chroococcidiopsidales δεν είναι ακόμα έτοιμη.

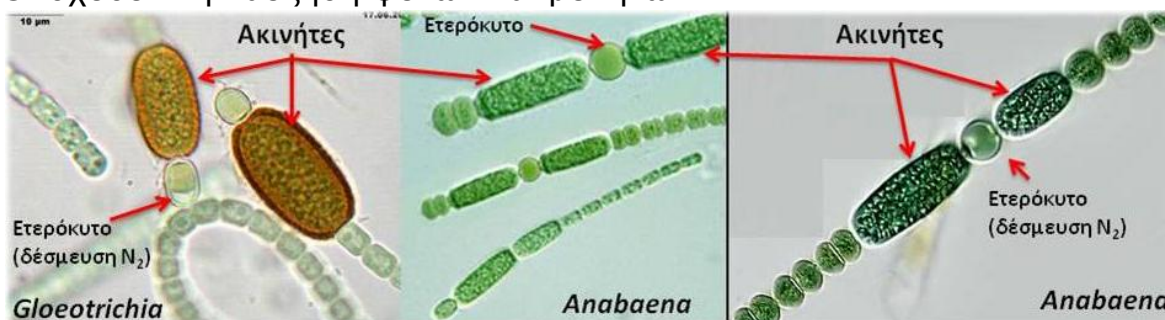


Σχήμα 3.6. Αριστερά μια τυπική εικόνα άνθησης κυανοβακτηριακής μάζας σε λίμνη λόγω εύτροφων συνθηκών και δεξιά η ελεγχόμενη άνθηση του καλλιεργούμενου κυανοβακτηρίου *Arthrospira* (*Spirulina*) σε ειδικά κατασκευασμένες δεξαμενές.

Ορισμένα είδη των γενών *Anabaena*, *Oscillatoria*, *Microcystis* κ.ά. σε εύτροφα νερά μπορεί να παρουσιάσουν υπερβολική ανάπτυξη (Σχήμα 3.6), τις λεγόμενες «**ανθίσεις**» του φυτοπλαγκτού (water blooms), οι οποίες εξαντλούν το διαλυμένο οξυγόνο του νερού προκαλώντας ασφυξία και μαζικούς θανάτους στα ψάρια. Η αύξηση είναι ενίοτε τόσο μεγάλη που μάζες κυανοβακτηρίων φράσσουν ακόμα και αγωγούς νερού. Επίσης ορισμένα είδη παράγουν **τοξίνες** οι οποίες δηλητηριάζουν το νερό καθιστώντας το ακατάλληλο για βιολογική χρήση. Χαρακτηριστικές επίσης είναι και οι υπερβολικές εξωκυτταρικές εκκρίσεις των κοκκοειδών κυρίως κυανοβακτηρίων. Οι εκκρίσεις αυτές είναι βλεννώδεις αποτελούμενες κυρίως από πολυσακχαρίτες και δημιουργούν κολλώδη υφή στο νερό. Ειδικά στις αλυκές όταν υπάρχει άνθιση κυανοβακτηρίων στα κρυσταλλωτήρια η υπερβολική παραγωγή τέτοιας βλέννας (Σχήμα 3.10) έχει αρνητική επίπτωση στην παραγωγή του αλατιού.

Πέραν όμως αυτών τους των αρνητικών επιδράσεων υπάρχουν και πολλά θετικά από ανθρώπινη θεώρηση. Τα κυανοβακτήρια παράγουν οργανικές ενώσεις αξιοποιήσιμες από τη βιοτεχνολογία για θεραπευτικούς σκοπούς ή παραγωγής ενέργειας βασισμένη στο υδρογόνο. Οι οργανικές ενώσεις που παράγουν τα κυανοβακτήρια σταθεροποιούν το έδαφος ή είναι χρήσιμες για άλλους οργανισμούς.

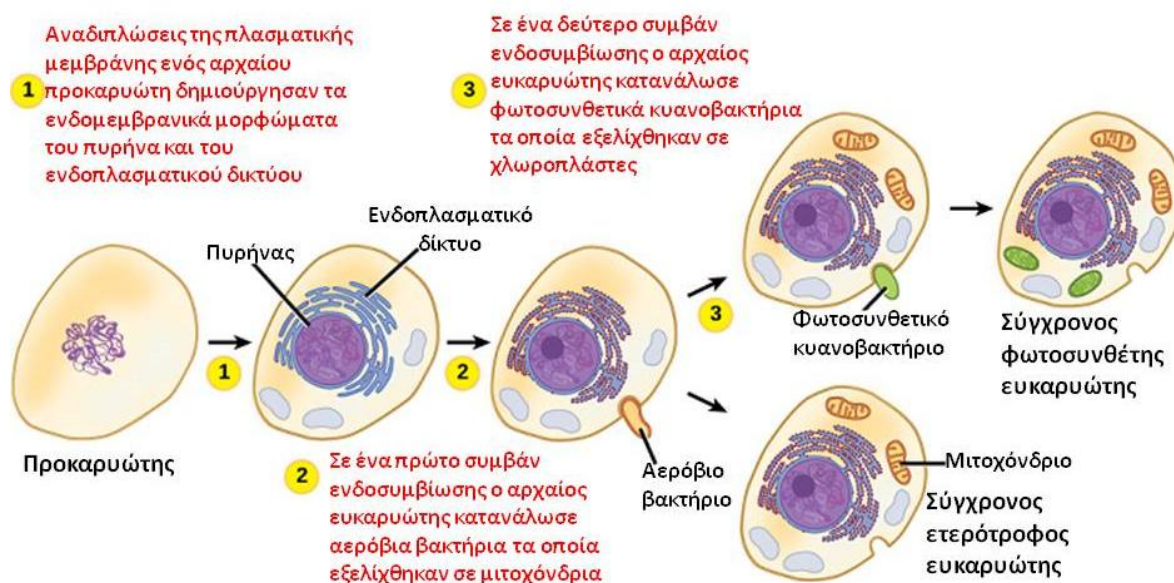
Ορισμένα κυανοβακτήρια είναι **αζωτοδεσμευτικά** επιδρώντας θετικά στη γονιμότητα νερού και εδάφους. Αλλά πάλι σε συμβιωτική σχέση ενισχύουν την αύξηση φυτών και μυκήτων.



Σχήμα 3.7. Ακινήτες (ανθεκτικά κύτταρα) και ετερόκυτα (αζωτοδεσμευτικά κύτταρα) σε κυανοβακτηριακά τριχώματα.



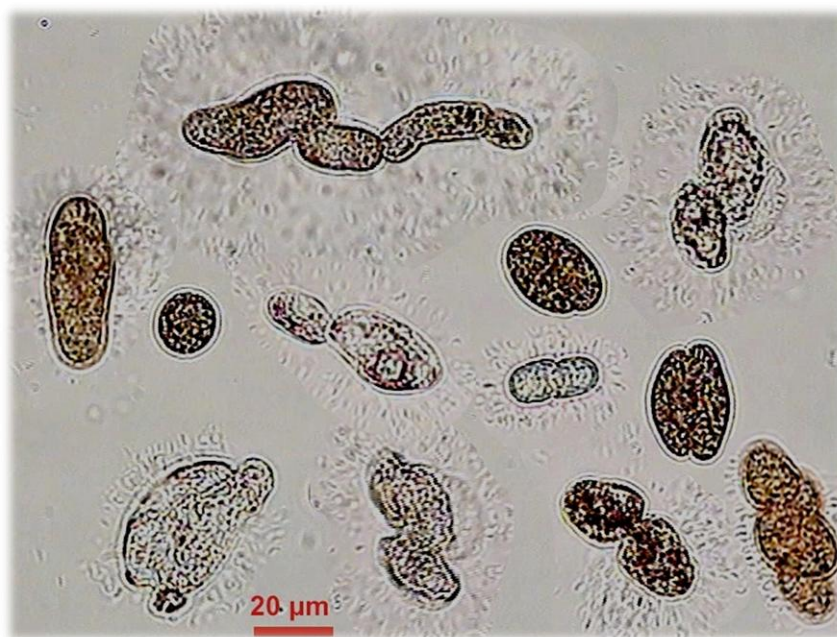
Σχήμα 3.8. Διακλαδιζόμενοι θαλλοί νηματοειδών κυανοβακτηρίων.



Σχήμα 3.9. Παραστατική απεικόνιση της θεωρίας της ενδοσυμβίωσης.

Ομως αυτό που πρέπει οπωσδήποτε να τους αναγνωρίζεται είναι η συμβολή τους στη βιώσιμη ατμόσφαιρα που έχει σήμερα η γη. Πριν από 2,5 δισεκατομμύρια χρόνια η ατμόσφαιρα της γης δεν είχε οξυγόνο παρά μόνο διοξείδιο του άνθρακα, άζωτο και άλλα αέρια. Η αύξηση των κυανοβακτηρίων, που ήταν οι πρώτοι φωτοσυνθετικοί οξυγονοπαραγωγικοί οργανισμοί που εμφανίστηκαν (πριν περίπου 2,7 δισεκ. έτη), ήταν ο παράγοντας εκείνος που μέσα στα επόμενα δισεκατομμύρια χρόνια προκάλεσε αφενός τη σταδιακή αύξηση του ποσοστού οξυγόνου στην ατμόσφαιρα (σήμερα 21 %) και αφετέρου απορρόφησαν τις μεγάλες ποσότητες του διοξειδίου του άνθρακα δημιουργώντας ογκώδεις υποθαλάσσιες εναποθέσεις ανθρακικών αλάτων. Ως εκ τούτου θεωρούνται οι διαμορφωτές του κλίματος της Γης.

Οι ευκαρυωτικοί οργανισμοί θεωρείται ότι προέκυψαν από **ενδοσυμβίωση** (Σχήμα 3.9) κυανοβακτηρίων σε αρχέγονα πρωτίστα όπου μέσα στο κύτταρο αυτών (των πρωτίστων) τα εγκλεισμένα κυανοβακτήρια εξελίχθηκαν σε οργανίδια και πλαστίδια (μιτοχόνδριο, χλωροπλάστης, κ.ά.). Υπάρχουν 150 γένη με περίπου 2000 είδη κυανοβακτηρίων.



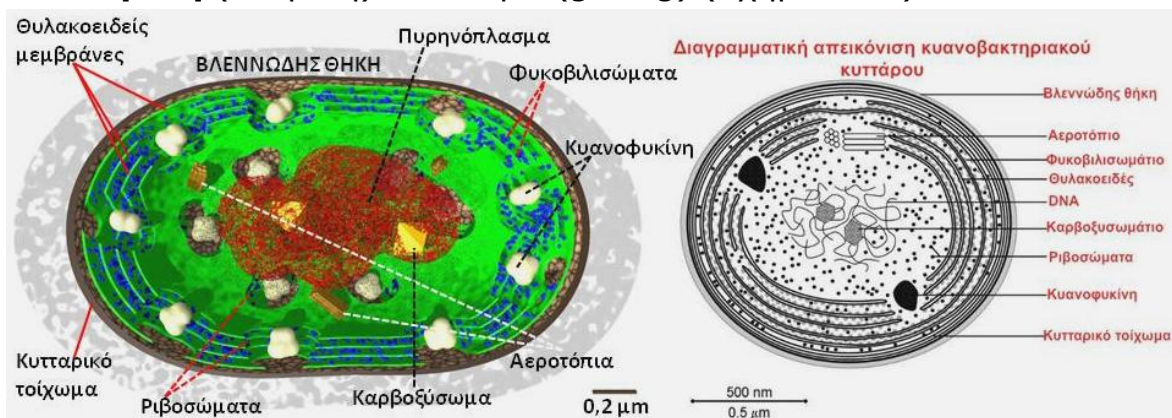
Σχήμα 3.10. Μονήρη κοκκοειδή κυανοβακτηριακά κύτταρα σε φάση διαίρεσης και ενωμένα σε ποικίλους σχηματισμούς απομονωθέντα από τις αλυκές Μεσολογγίου. Εμφανής πέριξ των κυττάρων η συσσώρευση βλέννας (φωτ. Γ. Χώτος, 2016).

Γενικά κυτταρικά χαρακτηριστικά των κυανοβακτηρίων

Το κυανοβακτηριακό κυτταρόπλασμα ή πρωτόπλασμα (Σχήμα 3.11) διακρίνεται χονδρικώς σε περιφερειακό εξώτερο και χρωματισμένο ονομαζόμενο χρωματόπλασμα ή **χρωμόπλασμα** και σε εσωτέρο άχρωμο καλούμενο **κεντρόπλασμα** ή πυρηνόπλασμα. Το χρωμόπλασμα είναι κολλώδους-ζελατινώδους υφής και κυψελοειδούς μορφής. Ενθετα σε αυτό κατανέμονται διάφορα σωμάτια αποθηκευτικών θρεπτικών ουσιών (βλ. παρακάτω). Δεν υπάρχουν χυμοτόπια ή εμφανή χρωματοφόρα.

Το κύτταρο των κυανοβακτηρίων (Σχήμα 3.12) περικλείεται από ένα μη κυτταρινούχο **κυτταρικό τοίχωμα** που αποτελείται από **τρεις στρώσεις (στιβάδες)**. Η εσωτερική αμέσως μετά την πλασματική μεμβράνη αποτελείται από **πεπτιδογλυκάνη** ένα πελώριο πολυμερές

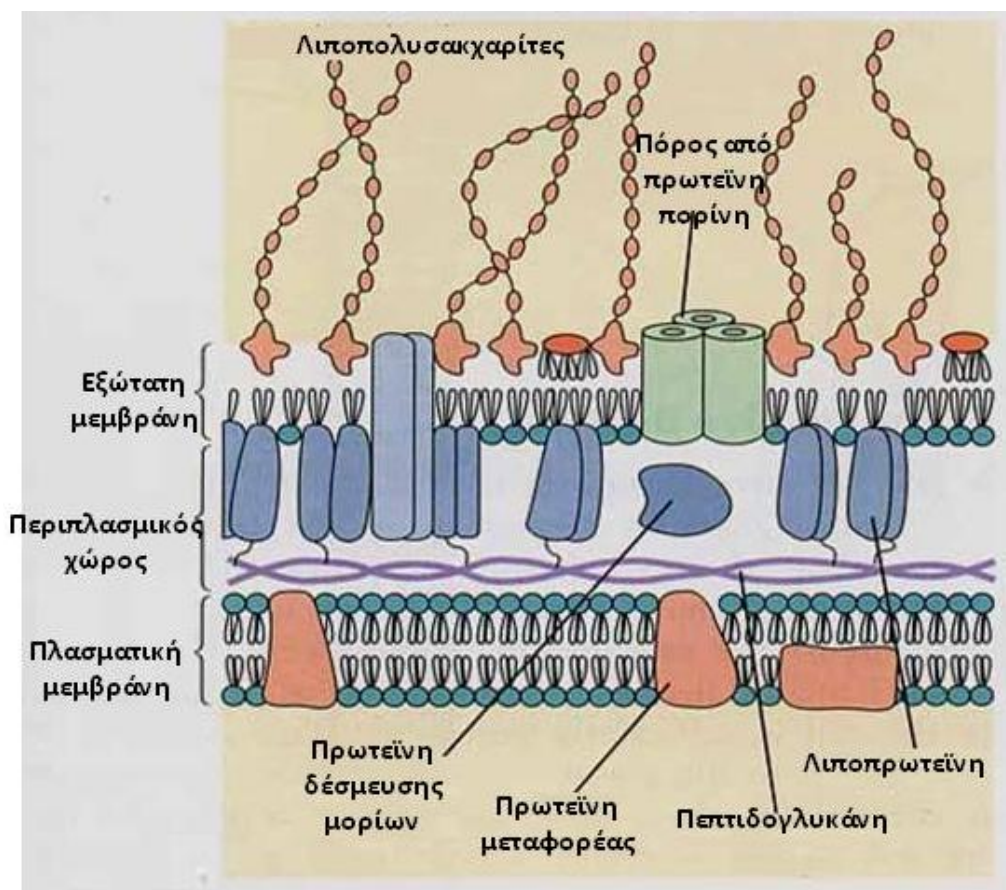
αποτελούμενο από δύο παράγωγα σακχάρου (N-ακετυλογλυκοζαμίνη και N-ακετυλομουραμικό οξύ) και διάφορα αμινοξέα. Η επόμενη εξώτερη στρώση αποτελεί τον **περιπλασμικό χώρο** γεμάτη με χαλαρά συγκροτημένα δικτυακώς ινίδια πεπτιδογλυκάνης (Σχήματα 3.13 & 3.14). Η εξώτατη στρώση-στιβάδα είναι μια τυπική **μεμβράνη** από φωσφολιπίδια. Γενικώς, το στρώμα πεπτιδογλυκάνης στα κυανοβακτήρια είναι πολύ παχύτερο από το αντίστοιχο των κοινών Gram αρνητικών βακτηρίων. Το κυτταρικό τοίχωμα μπορεί να εμπεριέχει και χρωστικές και λόγω αυτών τα κύτταρα διαφόρων ειδών εμφανίζονται κίτρινα, κόκκινα, καφέ ή βιολετί. Επίσης στην εξώτατη στιβάδα (μεμβράνη) του κυτταρικού τοιχώματος ορισμένων ειδών μπορεί να υπάρχουν λιποπολυσακχαρίτες (Σχήμα 3.13) ή και πρωτεϊνικά ινίδια τα οποία διά περίπλοκων βιοχημικών διεργασιών προσδίδουν στο κύτταρο αργή **ολισθητική** (κινητική) ικανότητα (gliding) (Σχήμα 3.15).



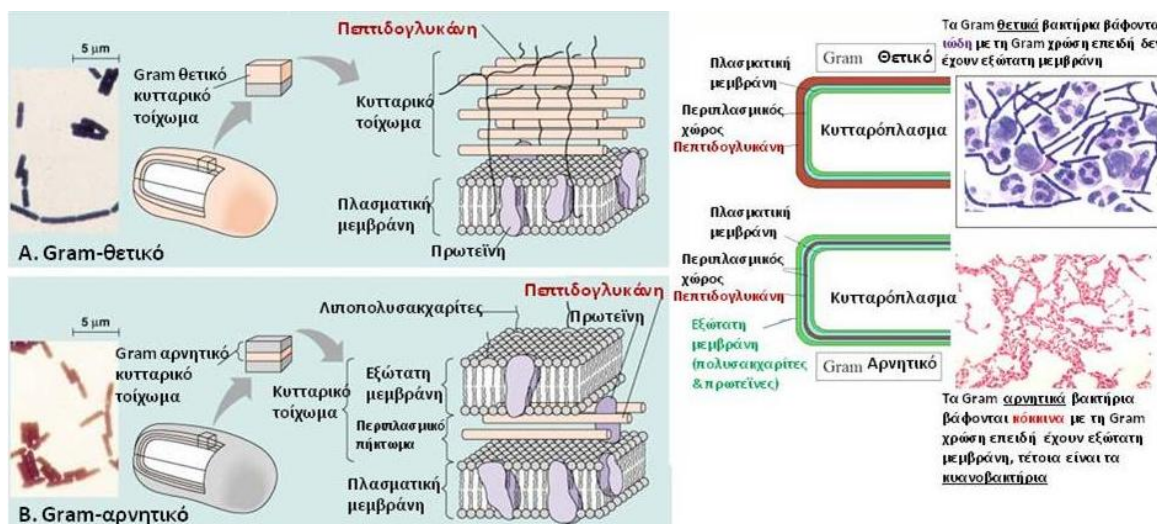
Σχήμα 3.11. Η προκαρυωτική δομή του κυανοβακτηριακού κυττάρου σε δύο διαφορετικής τομής σχεδιαστικές παραστάσεις.



Σχήμα 3.12. Στερεο απεικονιστική τομή κυανοβακτηριακού κυττάρου με έμφαση στα περιβάλλοντα το κύτταρο στρώματα. Χαρακτηριστική η απουσία μαστιγίου (σε όλα τα κυανοβακτήρια).



Σχήμα 3.13. Απεικονιστική τομή κυτταρικού τοιχώματος κυανοβακτηριακού κυττάρου με τις επιμέρους δομές που το αποτελούν.

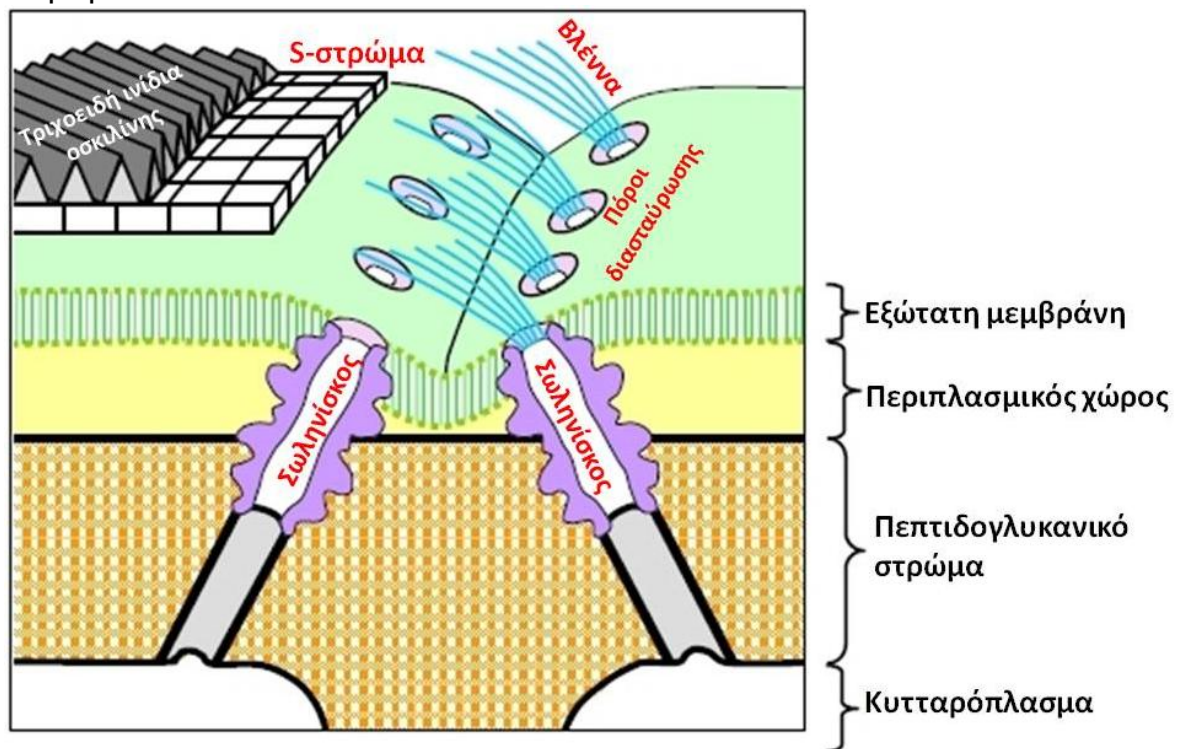


Σχήμα 3.14. Οι διαφορές στο πεπτιδογλυκανικό στρώμα του κυτταρικού τοιχώματος στους Gram-αρνητικούς (κυανοβακτήρια και ορισμένα βακτήρια) και Gram-θετικούς (υπόλοιπα βακτήρια) προκαρυωτικούς οργανισμούς.

Τα κυανοβακτήρια χαρακτηρίζονται από την **παντελή απουσία μαστιγίου**. Συνεπώς θεωρούνται ακίνητα όμως ενίοτε σε ορισμένα είδη επάγεται και μία αργή ολισθητική κίνηση. Ως ολίσθηση ορίζεται η

δραστήρια κίνηση ενός οργανισμού επάνω σε ένα σταθερό υπόστρωμα κατά την οποία δεν είναι ορατό ούτε κάποιο όργανο ειδικά υπεύθυνο για την παρατηρούμενη κίνηση, ούτε κάποια σημαντική αλλαγή στο σχήμα του οργανισμού. Η κινητική ικανότητα περιορίζεται μόνο σε ορισμένα νηματοειδή (βλ. παρακάτω) κυανοβακτήρια (π.χ. των γενών *Arthrospira*, *Oscillatoria*). Η κίνηση μπορεί να διακριθεί είτε σε κίνηση όλου του νηματίου (τριχώματος) προς τα εμπρός και προς τα πίσω, είτε σε κυματοειδή κίνηση μόνο του τελικού τμήματος του τριχώματος. Η αιτία της κίνησης μπορεί να είναι είτε η έκκριση κάποιας ζελατινώδους ουσίας από μικροσκοπικούς πόρους των κυτταρικών τοιχωμάτων, είτε ρυθμικά επαναλαμβανόμενες διαστολές και συστολές των κυττάρων μεταδιδόμενες ως κύματα κατά μήκος όλου του τριχώματος.

Η κυανοβακτηριακή ολίσθηση είναι μια αργή ομοιόμορφη κίνηση (περί τα 600 μm / sec στην *Oscillatoria*) κατά διεύθυνση παράλληλη προς τον μακρύ άξονα του νηματίου η οποία περιστασιακώς αντιστρέφεται (προς τα εμπρός ή προς τα πίσω). Η ολίσθηση συνοδεύεται από σταθερή έκκριση βλέννας η οποία σχηματίζει ίχνος. Κάποια κυανοβακτήρια περιστρέφονται κατά την ολίσθηση (π.χ. *Arthrospira-Spirogyra*, *Oscillatoria*, *Phormidium*) ενώ άλλα όχι (π.χ. *Anabaena*). Η *Arthrospira* (*Spirulina*) ειδικά, παρουσιάζει κοχλιωτή κίνηση.



Σχήμα 3.15. Ο μηχανισμός της ολίσθησης στα νηματοειδή κυανοβακτήρια διά της "εκτόξευσης" βλέννας από πόρους στην κυτταρική επιφάνεια.

Στα ολισθαίνοντα κυανοβακτήρια (όπως και σε άλλα ολισθαίνοντα βακτήρια) υπάρχουν δύο πρόσθετες στρώσεις εξωτερικά της εξωτάτης μεμβράνης του κυτταρικού τους τοιχώματος. Αμέσως μετά την εξώτατη

μεμβράνη υπάρχει το **οδοντωτό εξωτερικό στρώμα (S-layer)** και επάνω σε αυτό, το εξώτατο στρώμα **τριχοειδών ινιδίων** αποτελούμενα από ραβδοειδή τεμάχια της πρωτεΐνης **οσκιλίνη** (Σχήμα 3.15). Στο τρίχωμα των ολίσθαινόντων κυανοβακτηρίων και στην περιοχή όπου ενώνονται τα κυτταρικά τοιχώματα των γειτονικών κυττάρων υπάρχουν οι λεγόμενοι **πόροι διασταύρωσης** (junctional pores). Πρόκειται για μικροσκοπικές οπές (15 nm) σε σειρά σε αντιπαράθεση ένθεν κακείθεν του διαφράγματος που οριοθετεί τα γειτνιάζοντα κύτταρα. Οι πόροι αποτελούν την επιφανειακή κατάληξη σωληνίσκων που είναι βυθισμένοι στο κυτταρόπλασμα (ένας πόρος για κάθε σωληνίσκο) με λοξή κατεύθυνση υπό γωνία 30 – 40° ως προς το διάφραγμα που χωρίζει τα γειτονικά κύτταρα. Οι πόροι είναι διατεταγμένοι είτε σε μία σειρά σε ορισμένα είδη (π.χ. *Phormidium*), είτε σε περισσότερες παράλληλα διατεταγμένες σειρές (π.χ. *Anabaena*) σχηματίζοντας έτσι τον δακτύλιο των πόρων γύρω από το διάφραγμα.

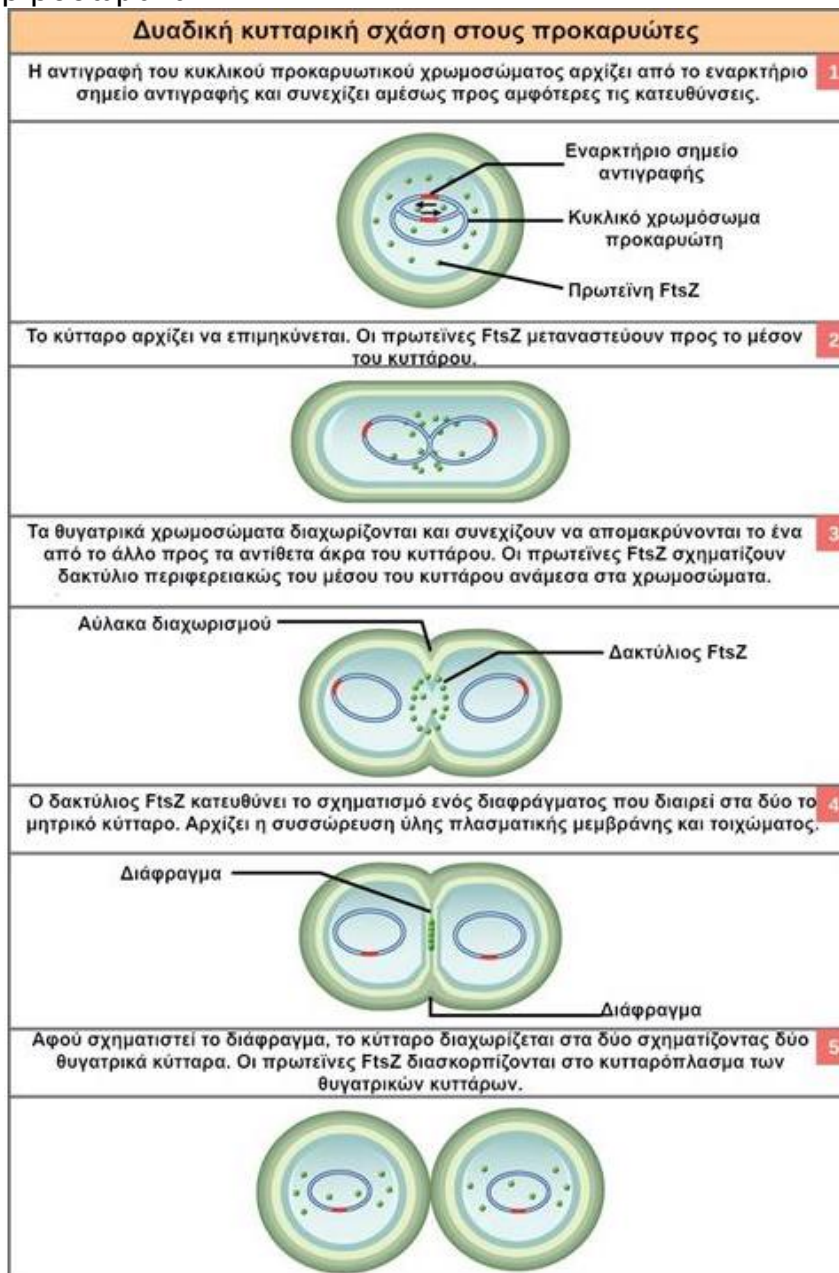
Η ολίσθηση προέρχεται από την έκκριση βλέννας (Σχήμα 3.15) διαμέσου των πόρων από τη μία πλευρά (μόνο) του διαφράγματος ανάλογα με την κατεύθυνση της πορείας της κίνησης. Η αντίθετη πορεία προϋποθέτει έκκριση βλέννας από την απέναντι σειρά των πόρων. Η βλέννα ρέει κατά μήκος της επιφάνειας των ινιδίων της οσκιλίνης και διαχέεται στο υπόστρωμα προκαλώντας έτσι την προώθηση του τριχώματος. Η γεωμετρία της διάταξης των ινιδίων της οσκιλίνης στην επιφάνεια του κυττάρου καθορίζει για το εάν το τρίχωμα θα **περιστρέφεται** ή όχι κατά την κίνησή του. Εάν τα ινίδια οσκιλίνης είναι διατεταγμένα σε σειρές υπό μορφή κοχλία (σπирάλ) τότε το τρίχωμα θα περιστρέφεται είτε κατά τη φορά των δεικτών του ωρολογίου (π.χ. *Anabaena*), είτε αντίθετα (π.χ. *Lyngbya*, *Oscillatoria*). Αν η οσκιλίνη δεν παρουσιάζει κοχλιωτή διάταξη (π.χ. *Phormidium*) τότε το τρίχωμα δεν περιστρέφεται.

Κινητικότητα εκτός αυτής του τύπου της ολίσθησης των τριχωμάτων, παρουσιάζουν και ορισμένα από τα είδη εκείνα των κυανοβακτηρίων που χαρακτηρίζονται από μονήρη κύτταρα. Για παράδειγμα τα μονήρη κύτταρα του θαλάσσιου *Synechococcus* επιδεικνύουν κολυμβητική ικανότητα ταχύτητας 25 $\mu\text{m} / \text{sec}$ οφειλόμενη σε μια πρωτεΐνη κινητικότητας στην κυτταρική τους επιφάνεια. Αλλά είδη όπως το μονοκύτταρο *Synechocystis* ή αποσπασμένα κομμάτια τριχώματος του νηματοειδούς *Nostoc punctiforme* επιδεικνύουν **σπασμωδική** ή **τρομώδη** κινητικότητα (ταχύτητας 1-2 $\mu\text{m} / \text{sec}$) προκαλούμενη από πρωτεϊνικής φύσεως **τριχίδια** (διαμέτρου 6-8 nm και μήκους 4-5 μm) στην κυτταρική τους επιφάνεια τα οποία σε μια επαναλαμβανόμενη εναλλαγή εκτείνονται και συστέλλονται.

Ως προκαρυωτικοί οργανισμοί τα κυανοβακτήρια δεν διαθέτουν διακριτό περικλεισμένο σε πυρηνική μεμβράνη πυρήνα και το γενετικό υλικό ως ινίδια περιελιγμένης διπλής έλικας DNA υπάρχει διάσπαρτο στο κεντρόπλασμα σε κυκλικής μορφής δομές που αντιστοιχούν (κατά κάποιο τρόπο) στο χρωμόσωμα των ευκαρυωτών. Το DNA τους δεν διαθέτει συνδεδεμένες βασικές πρωτεΐνες (ιστόνες) και η συνολική του

ποσότητα στο τυπικό κυανοβακτηριακό κύτταρο ποικίλλει από $1,6 \times 10^9$ σε $8,6 \times 10^9$ daltons παρόμοιο σχεδόν με το γονιδίωμα των βακτηρίων ($1,0 - 3,6 \times 10^9$ daltons).

Το περιφερειακό πρωτόπλασμα (χρωμόπλασμα) αποτελείται κυρίως από θυλακοειδή τα οποία στην επιφάνειά τους έχουν συνδεδεμένες δομές **φυκοβιλισωμάτων** (τα οποία περιέχουν **φυκοβιλιπρωτεΐνες**) και κοκκία γλυκογόνου. Τα **70S ριβοσώματα** κατανέμονται σε όλο το κυτταρόπλασμα αλλά σε μεγαλύτερη πυκνότητα βρίσκονται στην κεντρική περιοχή γύρω από το πυρηνόπλασμα. Στο κυτταρόπλασμα διακρίνονται συσσωματώματα-μορφώματα (χωρίς περιβάλλουσα μεμβράνη) **κοκκίων κυανοφυκίνης** η οποία δεν συντίθεται στα ριβοσώματα.

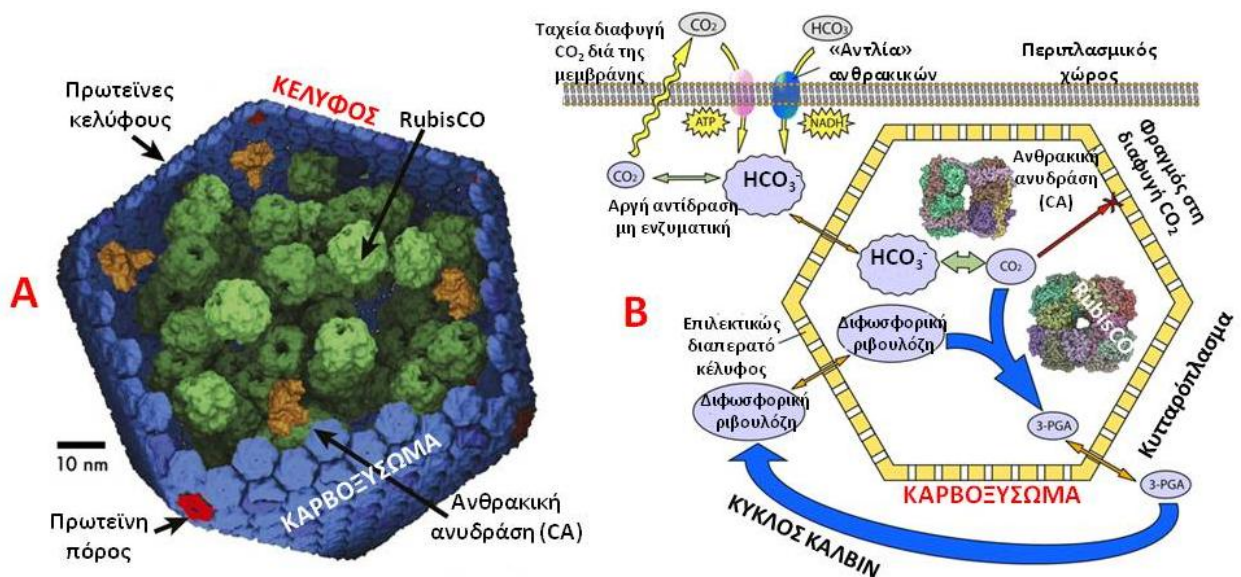


Σχήμα 3.16. Χαρακτηριστικά στάδια κατά την απλή κυτταρική διαίρεση στα βακτήρια (και κυανοβακτήρια). Δεν υφίσταται ούτε μίτωση ούτε φυσικά μείωση επειδή απλούστατα δεν υφίστανται χρωμοσώματα. Στα κυανοβακτήρια το στάδιο 4 μπορεί να διαρκεί πάρα πολύ.

Η κυτταρική διαίρεση πραγματοποιείται χωρίς μίτωση (**αμίτωση**). Εξυπακούεται ότι δεν υφίσταται μείωση. Η κυτταρική διαίρεση συμβαίνει διά της αργής δημιουργίας ενός διαφράγματος από έξω προς το κέντρο

που τελικώς χωρίζει το χρωμόπλασμα και το κεντροπλάσμα σε δύο ίσα μέρη (θυγατρικά κύτταρα) (Σχήμα 3.16). Σε αρκετά είδη η διαφραγματοποίηση αυτή του κυττάρου φαίνεται να σταματά για πολύ καιρό σε ένα στάδιο τέτοιο που να διατηρούνται τα δύο θυγατρικά κύτταρα ενωμένα χωρίς να διαχωρίζονται, κατάσταση που μπορεί να παραμείνει και ως μόνιμη, άγνωστο γιατί.

Δεν διαθέτουν ενδοπλασματικό δίκτυο ούτε σωμάτια Golgi. Αντιθέτως υπάρχουν ριβοσώματα στα οποία γίνεται σύνθεση πρωτεϊνών κατανεμημένα στην αναδιπλωμένη κυτταρική μεμβράνη η οποία αποτελεί και τη θέση όπου γίνονται οι βιοχημικές δραστηριότητες του κυττάρου. Αν και προκαρυωτικοί οργανισμοί τα κυανοβακτήρια διαθέτουν εντυπωσιακά μεγάλο αριθμό διαφορετικών κυτταρικών εγκλείστων όπως κοκκία γλυκογόνου, κοκκία πολυ-β-υδροξυβουτυρικού οξέος, λιποσφαιρίδια, κοκκία κυανοφυκίνης, κ.ά. Δεν διαθέτουν μιτοχόνδρια ή χλωροπλάστες. Τα οργανωμένα συσσωρευτικώς θυλακοειδή των χλωροπλάστων των ευκαρυωτικών κυττάρων σε κοκκία (grana), στα κυανοβακτήρια διατάσσονται σε 3 – 6 κατά κάποιο τρόπο ομόκεντρες στοιβάδες θυλακοειδών μεμβρανών στο χρωμόπλασμα, από την περιφέρεια προς το κέντρο του κυττάρου μέχρι τα όρια του κεντροπλάσματος.

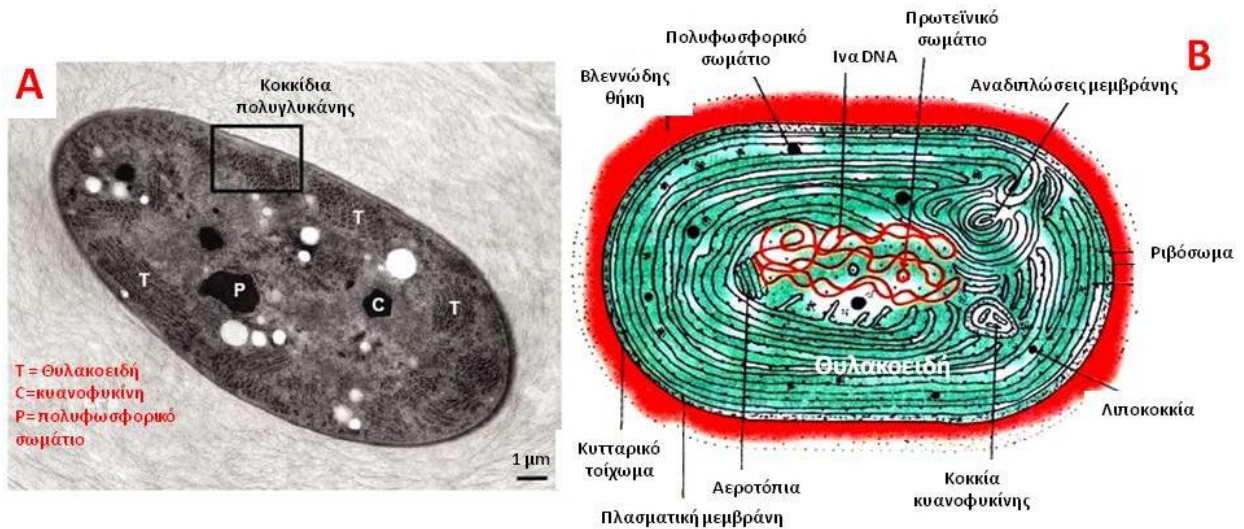


Σχήμα 3.17. Α. Καρβοξύσωμα κυανοβακτηρίου σε σχεδιαστική απεικόνιση. Β. Ο ρόλος του καρβοξυσώματος στη δέσμευση του διοξειδίου του άνθρακα.

Διαθέτουν **καρβοξυσώματα** (ή πολυεδρικά σωμάτια) (Σχήμα 3.17), δομημένα από πολυγωνικές συναθροίσεις του ενζύμου rubisco, και αποτελούν τη θέση δέσμευσης του άνθρακα που θα χρησιμοποιηθεί στον κύκλο του Κάλβιν της φωτοσύνθεσης. Υπάρχουν δύο τύποι καρβοξυσωμάτων, α-καρβοξυσώματα και β-καρβοξυσώματα τα οποία διαφέρουν στην πρωτεϊνική τους σύνθεση. Τα κυανοβακτήρια με α-καρβοξυσώματα απαντούν σε περιβάλλοντα με μεγάλη ποσότητα διαλυμένου άνθρακα (π.χ. ολιγοτροφικά νερά), ενώ αυτά με β-καρβοξυσώματα σε νερά με οριακή ποσότητα άνθρακα λόγω των

ευτροφικών συνθηκών και της έντονης από τους υπόλοιπους οργανισμούς φωτοσυνθετικής λειτουργίας (π.χ. εκβολές, αλκαλικές λίμνες, περιφυτικά περιβάλλοντα, κ.ά.).

Τα καρβοξυσώματα περιέχουν επίσης το ένζυμο ανθρακική ανυδράση (Carbonic Anhydrase - C.A.) που μετατρέπει το διττανθρακικό ιόν (HCO_3^-) σε CO_2 τη μόνη μορφή άνθρακα που δεσμεύει και ενσωματώνει στον κύκλο των Κάλβιν-Μπένσον το rubisco. Το HCO_3^- μεταφέρεται μέσα στο κύτταρο στο καρβοξύσωμα. Η ανθρακική ανυδράση του καρβοξυσώματος μετατρέπει το HCO_3^- σε CO_2 το οποίο κατόπιν με τη δράση του rubisco τελικά μετατρέπεται σε σάκχαρο. Όταν η περιεκτικότητα του νερού σε (HCO_3^-) και CO_2 μειώνεται, ο χώρος που καταλαμβάνουν τα καρβοξυσώματα στο κυτταρόπλασμα μεγαλώνει. Τα ετερόκυτα των αζωτοδεσμευτικών κυανοβακτηρίων δεν μπορούν να δεσμεύσουν CO_2 επειδή δεν διαθέτουν rubisco και φυσικά καρβοξυσώματα.



Σχήμα 3.18. A: Τα αποθησαυριστικά κοκκία κυανοφυκίνης, πολυφωσφορικών και κυανοφυκίνης στο κυανοβακτηριακό κύτταρο. B: Οι δομές αυτές ανάμεσα στις θυλακοειδείς μεμβράνες του κυανοβακτηριακού πρωτοπλάσματος σε διαγραμματική απεικόνιση.

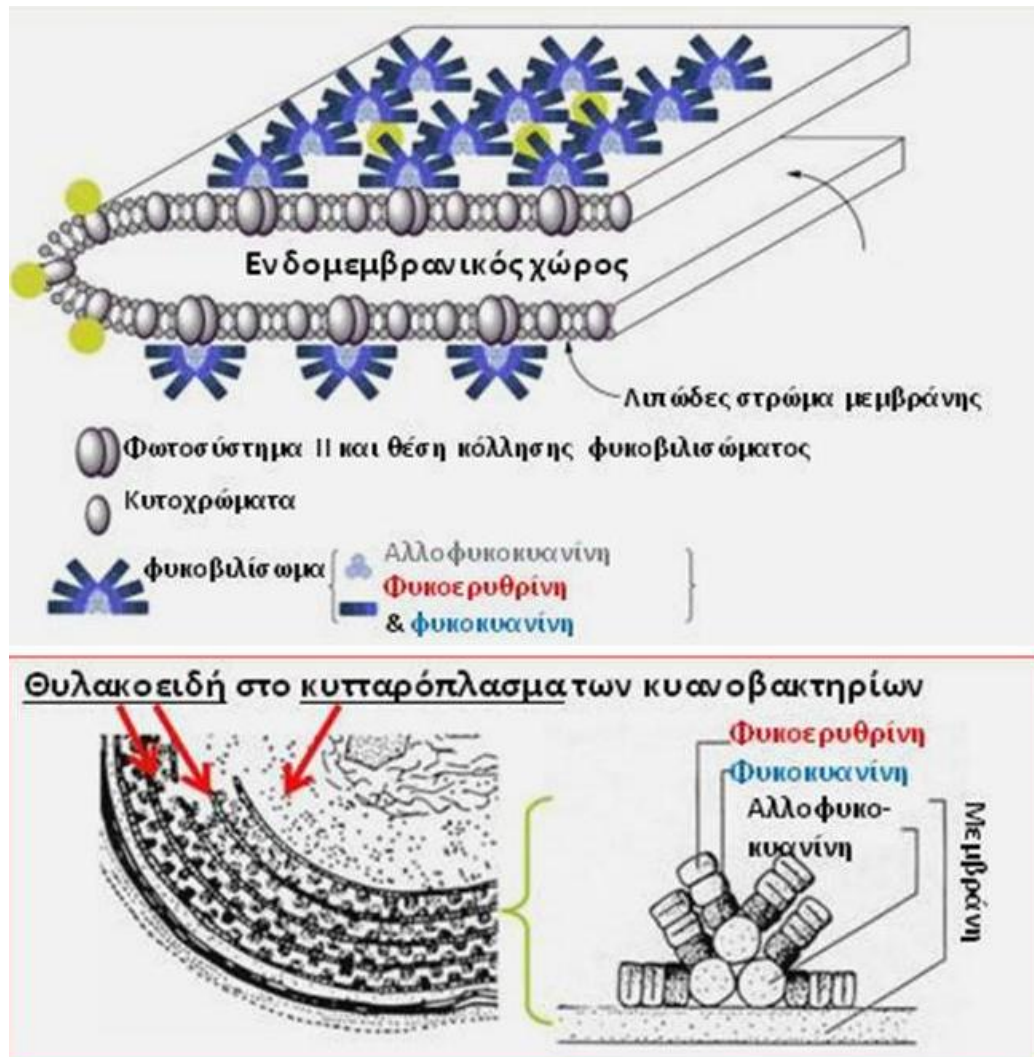
Σε “ηλικιωμένα” κυανοβακτηριακά κύτταρα και σε αντίθεση με νεαρά κύτταρα υπάρχουν στο κυτταρόπλασμα τα λεγόμενα **πολυφωσφορικά σωματίδια** (ή μεταχρωματικά ή κοκκία βολουτίνης ή polyphosphate bodies), περίπου σφαιρικού σχήματος παρόμοια με τα λιπιδικά σωματίδια των ευκαρυωτικών κυττάρων (Σχήμα 3.18). Ο ρόλος τους είναι η **αποθήκευση φωσφόρου** και απουσιάζουν όταν στο νερό υπάρχει έλλειψη φωσφορικών ιόντων (επειδή καταναλώνονται). Μεταξύ των θυλακοειδών μεμβρανών στα εντόνως φωτοσυνθέτοντα κύτταρα υπάρχουν **κοκκία πολυγλυκάνης (α-κοκκία, α-granules)** που περιέχουν έναν υδατάνθρακα παρόμοιο με αμυλοπηκτίνη με 14 – 16 μονομερή γλυκόζης.

Φωτοσύνθεση και φωτοσυνθετικές χρωστικές

Στο κυανοβακτηριακό κύτταρο δεν υπάρχουν πλαστίδια (χλωροπλάστες) αλλά η φωτοσύνθεση επιτελείται σε θυλακοειδείς

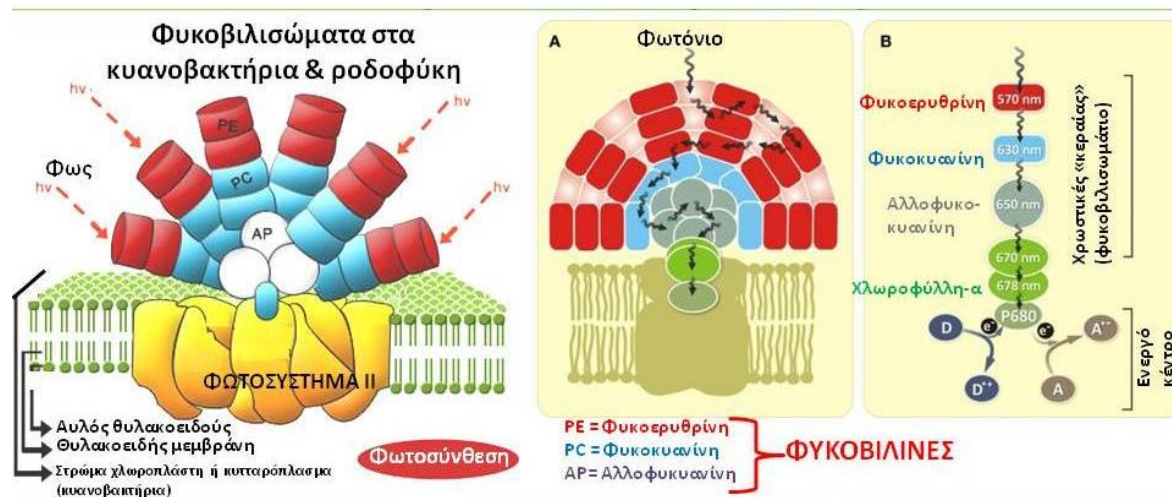
μεμβράνες παρόμοιες στη δομή με αυτές των χλωροπλαστών, μόνο που στα κυανοβακτήρια τα θυλακοειδή εκτείνονται και καταλαμβάνουν σε ομόκεντρες ζώνες το περιφερειακό πρωτόπλασμα (χρωμόπλασμα) χωρίς να υπάρχουν δομημένα στοιβαγμένα συσσωματώματα θυλακοειδών σαν τα κοκκία (grana) στους χλωροπλάστες (Σχήμα 3.19).

Τα θυλακοειδή των κυανοβακτηρίων πιθανώς προέκυψαν εξελικτικώς από αναδιπλώσεις της κυτταρικής μεμβράνης προς το εσωτερικό του κυττάρου και κατόπιν τα δημιουργούμενα μεμβρανικά κοιλώματα αποκόπηκαν και ανεξαρτοποιούμενα έγιναν θυλακοειδή. Ορισμένα αρτίγονα είδη κυανοβακτηρίων έχουν θυλακοειδή συνεχή με την κυτταρική μεμβράνη σαν «απολίθωμα» αυτής της πρωτόγονης κατάστασης. Ένα άλλο αντιπροσωπευτικό είδος πρωτογονισμού είναι το μονοκύτταρο *Gloeobacter violaceus* το οποίο μάλιστα δεν έχει καθόλου θυλακοειδή αλλά διαθέτει χλωροφύλλη-α, καρωτινοειδή και φυκοβιλιπρωτεΐνες. Σε αυτό το κυανοβακτήριο οι χρωστικές του (και φυσικά η φωτοσύνθεση) σχετίζονται πιθανώς με το κυτταρόπλασμα στο οποίο βρίσκονται κατανεμημένα.



Σχήμα 3.19. Διαγραμματική αναπαράσταση των θυλακοειδών μεμβρανών στα κυανοβακτήρια και των φωτοσυνθετικών χρωστικών στην επιφάνειά τους.

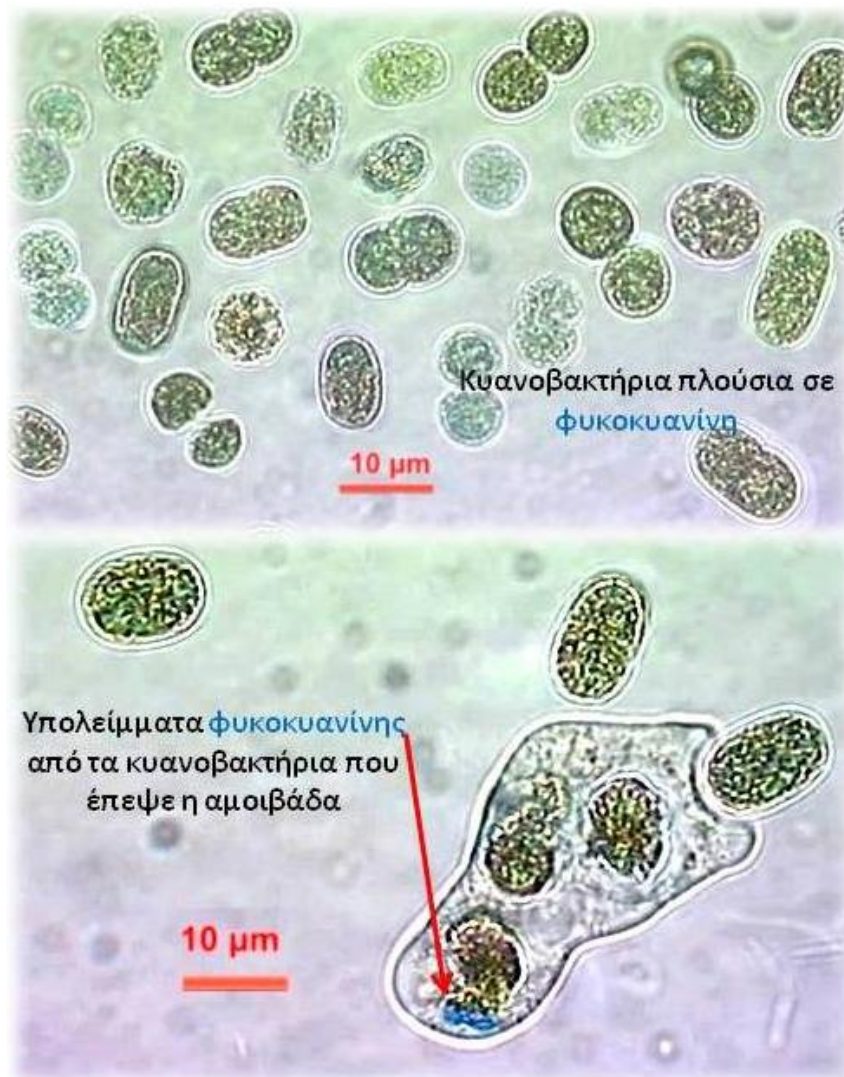
Τα κύρια εξαρτήματα της φωτοσυνθετικής συσκευής των κυανοβακτηρίων είναι η **χλωροφύλλη-α** μέσα στη θυλακοειδή μεμβράνη και οι **φυκοβιλιπρωτεΐνες** ή **φυκοβιλίνες** (**φυκοκυανίνη**, **φυκοερυθρίνη** οι οποίες είναι υδατοδιαλυτές χρωμοπρωτεΐνες) συναρμολογημένες σε μακρομοριακά συγκροτήματα (**φυκοβιλισώματα**) προσκολλημένα στις εξωτερικές μεμβράνες των θυλακοειδών (Σχήμα 3.20). Μερικά κυανοβακτήρια διαθέτουν και **χλωροφύλλη-b** (*Prochlorococcus*, *Prochlorothrix*, *Prochloron*) και το είδος *Acaryochloris marina* είναι το μόνο που έχει βρεθεί να διαθέτει ως κύρια χλωροφύλλη τη **χλωροφύλλη-d**, πολύ λίγη χλωροφύλλη-α και καθόλου φυκοβιλισώματα (και φυκοβιλιπρωτεΐνες). Παλαιότερα τα παραπάνω είδη που διαθέτουν χλωροφύλλη-b (επικουρική χρωστική επίσης σε χλωροπλάστες διαφόρων ειδών) εθεωρούντο ότι ανήκαν σε ξεχωριστή φυλογενετική διαίρεση τα *Prochlorophyta* (συγγενική ευκαρυωτικών φυκών με χλωροφύλλη-b), αλλά με τις σύγχρονες μοριακές τεχνικές γονιδιωμάτων βρέθηκε ό,τι κάτι τέτοιο δεν ισχύει. Όμως για το *Acaryochloris marina* η κατάσταση είναι διαφορετική και υπάρχει μεγάλη φυλογενετική απόσταση μεταξύ του είδους αυτού και των υπόλοιπων κυανοβακτηρίων. Η χλωροφύλλη-d που διαθέτει χαρακτηρίζεται από μέγιστο απορρόφησης στο υπέρυθρο μέρος του φάσματος, ένα πλεονέκτημα σε σκιερὰ ενδιαιτήματα (π.χ. κάτω από ροδοφύκη και μάλιστα παλαιότερα από λανθασμένες αναλύσεις, ενομιζέτο ό,τι και τα ροδοφύκη περιείχαν χλωροφύλλη-d, ενώ στην πραγματικότητα αυτό οφείλονταν στην επιφυτική μάζα του *Acaryochloris*).



Σχήμα 3.20. Σχηματική αναπαράσταση της φωτοσυνθετικής συσκευής κυανοβακτηρίου με τη χαρακτηριστική διάταξη των συμμετεχόντων χρωστικών (φυκοβιλίνες) σε σχήμα βεντάλιας. Η χλωροφύλλη-α είναι όμως το μόριο που θα επιτελέσει τη χημική αντίδραση διάσπασης του νερού και της απόσπασης ηλεκτρονίων.

Τα κυανοβακτήρια διαθέτουν **καρωτινοειδή** και μάλιστα πολύ περισσότερη αναλογία ποσότητας (ως προς το σύνολο των επικουρικών χρωστικών) **β-καρωτίνης** συγκριτικά με τα ευκαρυωτικά φύκη. Αυτό τους προσδίδει πλεονέκτημα φωτοπροστασίας καθώς έτσι αντέχουν

συνεχώς εκτεθειμένα μεγάλη ένταση ηλιακής ακτινοβολίας. Αξίζει να επισημανθεί επίσης ό,τι τα κυανοβακτήρια είναι πρακτικώς «αναισθητα» στην υπερβολική ακτινοβολία καθώς διαθέτουν σύστημα αυτοεπιδιόρθωσης των ζημιών που μπορεί να προκαλέσει το υπερβολικό φως. Τα κυανοβακτηριακά καρωτινοειδή διαφέρουν από τα αντίστοιχα των ευκαρυωτών καθώς αφενός δεν διαθέτουν λουτεΐνη (η κύρια ξανθοφύλλη στους χλωροπλάστες) ενώ μόνο αυτά διαθέτουν **εχινεόνη** και **μυξοξανθοφύλλη**, χρωστικές που απουσιάζουν στα ευκαρυωτικά φύκη.



Σχήμα 3.21. Φωτογραφίες κοκκοειδών κυανοβακτηρίων (πιθανό είδος: *Synechococcus*) πλούσιων σε φυκοκυανίνη η οποία τους προσδίδει κυανή απόχρωση. Μάλιστα στην κάτω φωτογραφία η εξαχθείσα φυκοκυανίνη από τα πεφθέντα από την αμοιβάδα κυανοβακτηριακά κύτταρα φαίνεται ως ένα μπλε συσσωμάτωμα στο κυτταρόπλασμα της αμοιβάδας (Δείγμα από αλυκές Μεσολογγίου και φωτογράφιση από Γ. Χώτο, 2015)

Οι χρωστικές τους, οι φυκοβιλίνες, επιτρέπουν τα κυανοβακτήρια να απορροφούν το κυανοπράσινο, πράσινο, κίτρινο ή κιτρινέρυθρο φάσμα του φωτός διαβιβάζοντας την ενέργειά του στη χλωροφύλλη-α. Διακρίνονται γενικώς σε **C-φυκοκυανίνη**, **αλλοφυκοκυανίνη** (απορροφούν στο πορτοκαλο-κόκκινο, $\lambda_{\max} = 620 \text{ nm}$ και 650 nm αντιστοίχως) και **C-φυκοερυθρίνη** και **φυκοερυθροκυανίνη** (απορροφούν στο πράσινο $\lambda_{\max} = 565 \text{ nm}$ και 568 nm αντιστοίχως). Όλα τα κυανοβακτήρια περιέχουν C-φυκοκυανίνη και αλλοφυκοκυανίνη και μερικά είδη μόνο C-φυκοερυθρίνη και φυκοερυθροκυανίνη. Οι επικουρικές χρωστικές αφενός προστατεύουν τη χλωροφύλλη από τη

φωτοοξειδωση και αφετέρου απορροφούν την ηλιακή ακτινοβολία στο φάσμα εκείνο που δεν απορροφά η χλωροφύλλη ή τα καρωτινοειδή και διά αυτού του τρόπου αυξάνουν την αποδοτικότητα της φωτοσύνθεσης μεταφέροντας επιπλέον ενέργεια στη χλωροφύλλη-α.

Τα κυανοβακτήρια διαθέτουν ικανότητα ρύθμισης της σύνθεσης των χρωστικών τους (ανάλογα με την ένταση του φωτός και τις συνθήκες αύξησης) με αποτέλεσμα να αλλάζει η χρωματική τους εμφάνιση (Σχήμα 3.21). Το φαινόμενο αυτό ονομάζεται **χρωματική προσαρμογή**. Πιο συγκεκριμένα τα κυανοβακτήρια που παράγουν την κόκκινη φυκοερυθρίνη και την μπλε φυκοκυανίνη σε συνθήκες λευκού φωτός, καταστέλλουν τη σύνθεση της φυκοερυθρίνης όταν εκτεθούν σε κόκκινο φως και της φυκοκυανίνης σε πράσινο φως (συμπληρωματική χρωματική προσαρμογή). Επιπλέον τα γλυκέων υδάτων κυανοβακτήρια έχουν την τάση να παράγουν περισσότερη φυκοκυανίνη ενώ τα θαλάσσια είδη φυκοερυθρίνη.

Οι φυκοβιλιπρωτεΐνες διατάσσονται στα φυκοβιλιώματα με χαρακτηριστικό τρόπο δημιουργώντας υπό τύπου “βεντάλιας” 5 προεξοχές (σαν βραχίονες) από μόρια φυκοκυανίνης και φυκοερυθρίνης ενώ στη βάση του όλου συγκροτήματος βρίσκονται μόρια αλλοφυκοκυανίνης, το όλο δε συσσωμάτωμα αυτών των μορίων βρίσκεται και προεξέχει στην επιφάνεια της θυλακοειδούς μεμβράνης λειτουργώντας ως φωτοσυλλεκτική “κεραία” (Σχήμα 3.20). Υπάρχουν αναρίθμητες τέτοιες μονάδες στην επιφάνεια των θυλακοειδών. Η διάταξη αυτή μεγιστοποιεί τη μεταφορά της φωτεινής ενέργειας προς τη χλωροφύλλη-α (που αποτελεί το ενεργό κέντρο του φωτοσυστήματος II και σε επαφή με την “επικαθήμενη” αλλοφυκοκυανίνη) η οποία βρίσκεται βυθισμένη στο εσωτερικό της θυλακοειδούς μεμβράνης. Η μεταφορά ενέργειας γίνεται με καθορισμένο τρόπο από τη φυκοερυθρίνη η οποία (όταν υπάρχει) καταλαμβάνει το εξώτατο μέρος των “βραχιόνων”, προς τη φυκοκυανίνη από κάτω, προς την αλλοφυκοκυανίνη (στη βάση της “βεντάλιας” και τελικώς προς τη χλωροφύλλη-α στο φωτοσύστημα II (μόνο στο φωτοσύστημα II υπάρχει αυτή η διάταξη των φυκοβιλιπρωτεϊνών). Το φωτοσύστημα I αποτελείται μόνο από χλωροφύλλη και βυθισμένο και αυτό στο εσωτερικό της θυλακοειδούς μεμβράνης, βρίσκεται δίπλα και σε επαφή με τη χλωροφύλλη του φωτοσυστήματος II.

Από την άποψη της εξέλιξης οι κυανοβακτηριακές χλωροφύλλες προέρχονται από πρόδρομες βακτηριοχλωροφύλλες που υπάρχουν σε άλλους τύπους βακτηρίων. Τα μόρια της χλωροφύλλης-α της φωτοσυλλεκτικής κεραίας των κυανοβακτηρίων σχηματίζουν σύμπλοκα με πρωτεΐνες στα κέντρα αντίδρασης (όπου θα ενεργοποιηθούν και θα “εκτοξευθούν” τα ηλεκτρόνια) των φωτοσυστημάτων I και II, κατά τρόπο παρόμοιο με αυτόν που συμβαίνει στους χλωροπλάστες των φυτών και ευκαρυωτικών φυκών. Οι φυκοβιλιπρωτεΐνες της κεραίας μεταφέρουν διά συντονισμού τη συγκεντρωθείσα ενέργεια των φωτονίων σε ειδικά μόρια χλωροφύλλης-α τα οποία προσφέρουν διηγεργμένα ηλεκτρόνια σε μόρια-αποδέκτες. Κατόπιν με τις αλυσίδες

μεταφοράς ηλεκτρονίων τα ηλεκτρόνια καταλήγουν στο NADP ανάγοντάς το σε NADPH και παράλληλα με τη διαδικασία της χημειώσωσης επιτελείται η φωτοφωσφορυλίωση παράγοντας ATP, NADPH και ATP κατά τα γνωστά θα χρησιμοποιηθούν στον κύκλο Κάλβιν-Μπένσον για τη δέσμευση του άνθρακα (από το CO₂) και την παραγωγή σακχάρων.

Το φωτοσύστημα I (PSI) είναι το πρώτο που δημιουργήθηκε εξελικτικώς, με το φωτοσύστημα II (PSII) να προέρχεται αργότερα από αυτό. Τα αρχέγονα κυανοβακτήρια πιθανώς χρησιμοποιούσαν κατ'εναλλαγήν πότε το ένα και πότε το άλλο από αυτά τα δύο φωτοσυστήματα ανάλογα με τις μεταβαλλόμενες περιβαλλοντικές συνθήκες. Η εξελικτική δημιουργία του υδατοδιασπαστικού συμπλόκου μαγγανίου-ασβεστίου (Mn₄Ca) στο φωτοσύστημα II επέτρεψε τη χρήση του σε αφθονία υπάρχοντος νερού ως δότη ηλεκτρονίων στο αρχέγονο κυανοβακτηριακό φωτοσυνθετικό σύστημα, ενώ συνάμα το παραγόμενο αέριο οξυγόνο (O₂) εύκολα απομακρύνονταν ως παραπροϊόν. Η δυνατότητα αλληλοδιάδοξης χρησιμοποίησης των δύο φωτοσυστημάτων από τα κυανοβακτήρια βελτίωσε τόσο πολύ τη φωτοσυνθετική τους αποδοτικότητα που κυριολεκτικώς κατέκλυσαν τα νερά της Γης. Και την κατέκλυσαν επειδή επιπροσθέτως διαθέτουν (ορισμένα από αυτά) και δυνατότητα ανοξυγενούς φωτοσύνθεσης. Πιο συγκεκριμένα: Εκτός από τα κυανοβακτήρια υπάρχουν φωτοσυνθετικά βακτήρια που έχουν την ικανότητα για ανοξυγενή φωτοσύνθεση (μη-οξυγονοπαραγωγική φωτοσύνθεση) δηλαδή φωτοσύνθεση που δεν παράγει οξυγόνο ως παραπροϊόν. Και δεν απελευθερώνουν οξυγόνο επειδή στερούνται του συμπλέγματος μαγγανίου-ασβεστίου η ύπαρξη του οποίου στο φωτοσύστημα II (των κυανοβακτηρίων και των χλωροπλαστών) είναι απαραίτητη για να διασπαστεί το νερό (H₂O) σε οξυγόνο (O₂), πρωτόνια (H⁺) και ηλεκτρόνια (e⁻). Αντί για νερό τα μη-οξυγονοπαραγωγικά βακτήρια χρησιμοποιούν ανηγμένες ενώσεις όπως υδρόθειο (H₂S), αέριο υδρογόνο (H₂) ή οργανικές ενώσεις ως δότες ηλεκτρονίων στη φωτοσύνθεση. Την ικανότητα ανοξυγενούς φωτοσύνθεσης έχουν και ορισμένα κυανοβακτήρια σε φωτεινά αναερόβια περιβάλλοντα πλούσια σε υδρόθειο όπως αυτό του πυθμένα της υπεράλμυρης λίμνης Elat του Ισραήλ. Εκεί βρέθηκε το κυανοβακτήριο *Oscillatoria limnetica* το οποίο φωτοσυνθέτει χρησιμοποιώντας το υδρόθειο (αντί για νερό) κατά την αντίδραση:



Το παραγόμενο θείο εκκρίνεται από τα κύτταρα και σχηματίζει χαρακτηριστικά και ευδιάκριτα κίτρινα κοκκία στις επιφάνειες των κυανοβακτηριακών νηματίων. Η διαδικασία αυτή συμβαίνει κατά το χειμώνα τότε που τα νερά της λίμνης είναι θερμικώς διαστρωματοποιημένα και υπάρχουν μεγάλες ποσότητες υδροθείου στις αναερόβιες μάζες νερού πάνω από τον πυθμένα. Την άνοιξη με την θερμική αναστροφή των νερών όλη η μάζα του νερού της λίμνης γίνεται οξυγονωμένη επικρατούν συνεπώς αερόβιες συνθήκες και η *Oscillatoria limnetica* γυρίζει σε οξυγενή φωτοσύνθεση ενεργοποιώντας το

φωτοσύστημα II (που διαθέτει σύμπλεγμα Mn-Ca) διασπώντας τώρα νερό αντί για υδρόθειο. Δηλαδή το συγκεκριμένο κυανοβακτήριο είναι **προαιρετικώς αναερόβιος φωτοαυτότροφο** ικανότητα που συνδυάζει τις ιδιότητες τόσο των ευκαρυωτικών φυκών που ζουν μόνο σε φωτο-αερόβια περιβάλλοντα όσο και των φωτοσυνθετικών βακτηρίων που ζουν μόνο σε φωτο-αναερόβια, καταλαμβάνοντας έτσι ένα σπουδαίο οικολογικό θώκο (niche) στο υδάτινο περιβάλλον. Χρησιμοποιώντας το συνδυασμό ανοξυγενούς και οξυγενούς φωτοσύνθεσης η *O. limnetica* είναι ο κυρίαρχος φωτοσυνθετικός οργανισμός στην υπεράλμυρη λίμνη Elat με τις εναλλασσόμενες φωτο-αερόβιες και φωτο-αναερόβιες συνθήκες.

Η κομβική οικολογική θέση των κυανοβακτηρίων στον φωτοσυνθετικό κόσμο απορρέει από το γεγονός ό,τι είναι από τους αρχαιότερους οργανισμούς με καταγωγή πίσω στο χρόνο στην προ-κάμβρια περίοδο. Τότε στα αρχαία αναερόβια οικοσυστήματα επικρατούσαν θερμά θειώδη νερά παρόμοια με τα σημερινά των θερμών θειωδών πηγών ή παράκτιων θαλάσσιων ιζημάτων στα οποία ζουν μεγάλοι πληθυσμοί κυανοβακτηρίων.

Εκτός από τη φωτοσυνθετική παραγωγή σακχάρων αρκετά από τα είδη των κυανοβακτηρίων έχουν ικανότητα ετεροτροφικής αύξησης σε συνθήκες σκότους προσλαμβάνοντας και μεταβολίζοντας οργανικές ενώσεις. Σάκχαρα όπως γλυκόζη, φρουκτόζη, ριβόζη ή σακχαρόζη μεταβολίζονται από στελέχη του γένους *Nostoc*, γλυκερίνη από στελέχη του γένους *Cyanothece*, ενώ άλλα όπως το *Microcystis* προσλαμβάνουν αμινοξέα.

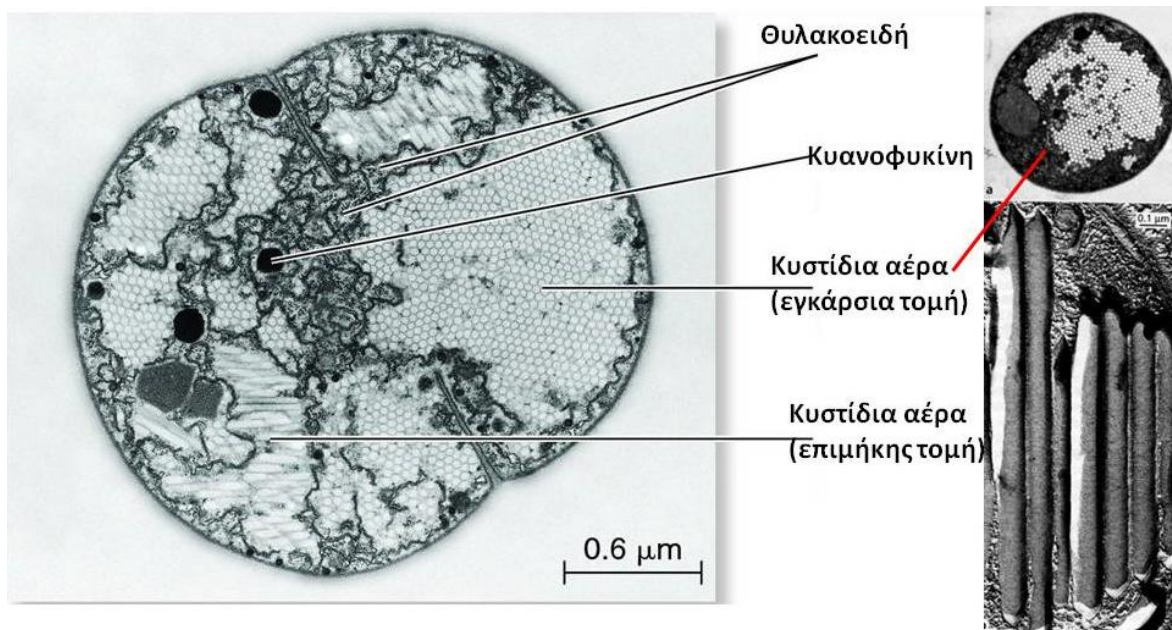
Το αποθηκευτικό προϊόν των κυανοβακτηρίων είναι κυρίως η **κυανοφυκίνη** ένα πολυμερές από ίσες ποσότητες αμινοξέων ασπαραγγίνη και αργινίνη συνεπώς πρόκειται για αζωτούχα αποθηκευτική ουσία. Η κυανοφυκίνη καθώς και άλλες δευτερεύουσες αποθηκευόμενες θρεπτικές ουσίες (κυρίως πρωτεϊνικής φύσεως) βρίσκονται σε διάσπαρτα στο κυτταρόπλασμα σφαιρικού ή ακανόνιστου σχήματος κοκκία (granules).

Η κυανοφυκίνη λειτουργεί ως προσωρινή **“αποθήκη” αζώτου** στα αζωτοδεσμευτικά κυανοβακτήρια, συσσωρευόμενη στα κοκκία κατά τη μεταβατική φάση της εκθετικής αύξησης προς τη φάση στασιμότητας του αυξανόμενου πληθυσμού. Εξαφανίζεται δε όταν ξαναρχίσει ο πολλαπλασιασμός των κυττάρων. Στα μη αζωτοδεσμευτικά κυανοβακτήρια το άζωτο αποθεματοποιείται στα φυκοβιλιώματα.

Πλευστότητα των κυανοβακτηρίων και αεροτόπια

Στα υδρόβια κυανοβακτήρια υπάρχουν στα κύτταρα ορισμένων ειδών και ειδικές δομές (έγκλειστα) τα λεγόμενα **αεροτόπια** τα οποία διά περίπλοκων βιοχημικών διεργασιών γεμίζουν ή αδειάζουν από αέρα λειτουργώντας ως ελεγχόμενοι πλωτήρες (Σχήμα 3.22). Αυτή η ιδιότητα επιτρέπει στα κύτταρα να βρίσκονται στο ιδανικό βάθος κατά περίπτωση για την αύξηση της φωτοσυνθετικής τους αποδοτικότητας. Η εξέταση με ηλεκτρονικό μικροσκόπιο καταδεικνύει ότι αυτές οι δομές δεν γεμίζουν

στην πραγματικότητα μόνο με αέρα αλλά με ειδικές διαπερατές στα αέρια πρωτεΐνες οι οποίες αποκλείουν την είσοδο του νερού και άλλων ουσιών στα αεροτόπια με συνέπεια αυτά να παρουσιάζουν μικρότερο ειδικό βάρος από το υπόλοιπο κυτταρόπλασμα.



Σχήμα 3.22. Ο μηχανισμός ελεγχόμενης πλευστότητας των κυανοβακτηρίων μέσω των δημιουργούμενων κυστιδίων αέρα στο κυτταρόπλασμα.

Το αεροτόπιο αποτελείται από συναθροίσεις “βυθισμένων” στο κυτταρόπλασμα κυλινδρικού σχήματος κοίλους σωλήνες-**κυστίδια αέρα** με οξύληκτα άκρα (Σχήμα 32). Σε ένα κύτταρο μπορεί να απαντώνται συνολικώς πολλές χιλιάδες αερο-κυστιδίων. Αυτά τα κυστιδία δεν διαθέτουν τις τυπικές πρωτεΐνο-λιπιδικές μεμβράνες αλλά η μεμβράνη-θήκη τους αποτελείται από πρωτεϊνικές «κορδέλες» ή σπείρες διατεταγμένες σαν τα στεφάνια ενός βαρελιού πάχους ~ 2 nm και διαπερατές σε αέρια. Τα αεροτόπια ποικίλουν ως προς το μήκος (6,2 – 11,0 μm) και ως προς το πάχος (0,3 – 1 μm). Η πρωτεϊνική μεμβράνη των αεροκυστιδίων είναι αρκετά στιβαρή και το αέριο μέσα τους βρίσκεται σε κανονικά επίπεδα πίεσης περί τη 1 Atm. Η μεμβράνη ως διαπερατή στα αέρια επιτρέπει την εξισορρόπηση της πίεσης του αερίου εντός του αεροκυστιδίου με την πίεση των διαλυμένων αερίων στο περιβάλλον κυτταρόπλασμα. Αν εξασκηθεί πίεση στο κύτταρο τα αεροκυστίδια καταρρέουν. Η μεμβράνη πάντως πρέπει να είναι σε θέση να απωθεί το νερό. Έχει προταθεί ότι η εσωτερική της επιφάνεια είναι **υδροφοβική** και έτσι, αφενός αποτρέπει τη συμπύκνωση επάνω της σταγονιδίων νερού και αφετέρου αναχαιτίζει την με δυνάμεις συνάφειας διείσδυση νερού διά μέσου των πόρων του αεροκυστιδίου. Από την άλλη μεριά όμως, η εξωτερική επιφάνεια της μεμβράνης (αυτή που «βρέχεται» από το κυτταρόπλασμα) πρέπει να είναι **υδροφιλική** έτσι που να ελαχιστοποιεί την διαεπιφανειακή τάση μεταξύ αυτής και του υδαρούς

κυτταροπλάσματος, διαφορετικά (αν ήταν δηλαδή υδροφοβική) το αεροτόπιο θα κατέρρεε.

Τα κυανοβακτήρια που έχουν αεροτόπια μπορούν να διακριθούν σε δύο οικοφυσιολογικές κατηγορίες. Στην πρώτη ανήκουν τα είδη εκείνα που παρουσιάζουν αεροτόπια μόνο κατά ορισμένα στάδια του βιολογικού τους κύκλου ή σε ειδικά κύτταρά τους. Τέτοια είδη μεταξύ άλλων είναι τα *Tolypothrix*, *Calothrix*, *Gloeotrichia*, στα οποία αεροτόπια εμφανίζονται μόνο στα **ορμογόνιά** τους (αποκομμένα τμήματα του τριχώματος) με σκοπό να βοηθήσουν στην επίπλευσή τους και συνεπώς στην καλύτερη διασπορά τους. Στη δεύτερη κατηγορία ανήκουν πλαγκτονικά κυανοβακτήρια όπως: *Anabaena*, *Oscillatoria*, *Microcystis*, *Aphanizomenon*, *Trichodesmium*, *Phormidium*, *Gloeotrichia* που παρουσιάζουν αεροτόπια σε όλα τα θαλλικά τους κύτταρα. Αποκτούν έτσι πλευστότητα, βρίσκονται στην επιφάνεια δεχόμενα πλούσιο φωτισμό και ανθίζουν σχηματίζοντας πυκνές μάζες. Μάλιστα η παραγωγή των αεροτοπίων επάγεται από χαμηλά επίπεδα φωτός κατά τα οποία αναστέλλεται η φωτοσύνθεση. Τα κύτταρα για να αντιμετωπίσουν αυτή την κατάσταση επιδιώκουν να βρίσκονται στην επιφάνεια προκειμένου να εκμεταλλευθούν και τα ελάχιστα επίπεδα φωτός, εξ' ου και η δημιουργία αεροτοπίων.

Τα αεροτόπια προσφέρουν πλευστότητα στο κύτταρο αποκλείοντας την είσοδο νερού και βαρύτερων κυτταρικών συστατικών σε αυτά, έτσι που η μέση πυκνότητα των αεροτοπίων ($\sim 0,12 \text{ g/cm}^3$) να γίνεται πολύ μικρότερη των άλλων συστατικών με συνέπεια τα πολλά αεροτόπια να κάνουν το κύτταρο (ή τα κύτταρα) να επιπλέει. Επιπλέοντας δέχεται περισσότερο φως, εντείνεται η φωτοσύνθεση, παράγονται και συγκεντρώνονται στο κύτταρο μεγαλύτερες ποσότητες σακχάρων. Περισσότερα σάκχαρα όμως μαζί και με προσλαμβανόμενα μεταλλικά ιόντα δημιουργούν στο κύτταρο υψηλότερη πίεση σπαργής (turgor) η οποία αυξάνει την ωσμωτική πίεση μεταξύ νερού και κυτταροπλάσματος, τα αεροτόπια συμπιέζονται και καταρρέουν. Χωρίς αεροτόπια πλέον και με περισσότερο έρμα στο κυτταρόπλασμα (σάκχαρα κ.λπ.) προκαλείται η βύθιση των κυανοβακτηρίων στα βαθύτερα μη φωτιζόμενα νερά. Εκεί σταματά η φωτοσύνθεση και η κυτταρική αναπνοή καταναλώνει τους υδατάνθρακες και επάγεται ξανά ο σχηματισμός αεροτοπίων και ένας νέος κύκλος πλευστότητας.

Ενίοτε και λόγω της αεροτοπικώς επαγόμενης πλευστότητας, συσσωρεύονται μεγάλες κυανοβακτηριακές μάζες στην επιφάνεια του νερού υπό μορφή πυκνών ανθίσεων φυτοπλαγκτού. Αυτές οι πληθυσμιακές εξάρσεις προϊόντος του χρόνου εξαντλούν τα θρεπτικά του νερού και δεν παράγονται πλέον σάκχαρα με αποτέλεσμα τα αεροτόπια, που ούτως ή άλλως είναι ανθεκτικά για να καταστραφούν εύκολα, παραμένουν άθικτα. Η πυκνή κυανοβακτηριακή μάζα βοηθούμενη ενίοτε από τη νηνεμία που δεν επιτρέπει την κάθετη κυκλοφορία του νερού, αυτοπαγιδεύεται στην επιφάνεια. Εκεί εκτεθειμένη στο έντονο φως για μεγάλο χρονικό διάστημα εξαντλεί τα θρεπτικά της αποθέματα αφανίζεται και τα νεκρά κυανοβακτήρια

αποσυντιθέμενα απελευθερώνουν τοξίνες και καταναλώνουν το διαλυμένο οξυγόνο δημιουργώντας δυστροφία. Τέτοια νερά είναι ακατάλληλα για τα υδρόβια ζώα και ενίοτε δηλητηριώδη για τον απρόσεκτο άνθρωπο.

Η πλευστότητα όμως μπορεί ενίοτε να χαθεί και για λόγους άλλους πλην της κατάρρευσης των αεροτοπίων. Για παράδειγμα, στην περίπτωση του κυανοβακτηρίου *Microcystis aeruginosa* η απώλεια πλευστότητας μπορεί να επέλθει λόγω της παγίδευσης ολόκληρων αποικιών αυτού του φύκους σε ένα κολλοειδές κατακρήμνισμα αποτελούμενο από οργανική ουσία και άλατα σιδήρου. Το κολλοειδές αυτό κατακρήμνισμα σχηματίζεται σε ορισμένες λίμνες στις οποίες ο διαλυμένος σίδηρος στα βαθιά ανοξικά νερά του υπολίμνιου οξειδώνεται όταν υπάρξει κάθετη ανάμιξη των νερών (άνεμοι, εξαφάνιση θερμοκλινούς, οπότε το ανοξικό υπολίμνιο αναμιγνύεται με το οξυγονωμένο επιλίμνιο).

Η πλευστότητα εμπλέκεται επίσης και σε πολυπλοκότερες σχέσεις μεταξύ ανθίσεων κυανοβακτηρίων και περιβαλλοντικών συνθηκών. Ένα χαρακτηριστικό παράδειγμα είναι η άμεση σχέση μεταξύ πλευστότητας και έντασης φωτός στα αζωτοδεσμευτικά κυανοβακτήρια όπως το *Anabaena flos-aquae*. Η σχέση αυτή είναι περίπλοκη και εμπλέκει τη συγκέντρωση του αμμωνιακού ιόντος (NH_4^+) στο νερό. Η πλευστότητα στο *Anabaena flos-aquae* αυξάνεται σε συνθήκες χαμηλού φωτισμού ($< 10 \mu\text{E}/\text{m}^2$), απουσίας NH_4^+ και χαμηλών συγκεντρώσεων CO_2 , συνθήκες τυπικές των στάσιμων εύτροφων λιμνών κατά το καλοκαίρι. Στις λίμνες αυτές η μεγάλη αύξηση των φυκών έχει εξαντλήσει τα αποθέματα των CO_2 και NH_4^+ και το φως δεν διαπερνά, λόγω της πυκνής επιφανειακής φυτοπλαγκτονικής μάζας, την επιφάνεια. Σε αυτές τις συνθήκες το *Anabaena flos-aquae* καθώς και άλλα αζωτοδεσμευτικά κυανοβακτήρια που διαθέτουν αεροτόπια αυξάνουν την πλευστότητά τους και παραμένουν στην επιφάνεια. Στη θέση αυτή πληθαίνουν και υπερσχύουν όλων των άλλων φυκών που δεν έχουν ικανότητα δέσμευσης ατμοσφαιρικού αζώτου. Δηλαδή στο νερό αυτό που δεν έχει αρκετό ενωμένο άζωτο (αμμώνιο) μόνο τα αζωτοδεσμευτικά κυανοβακτήρια μπορούν να καλύψουν τις ανάγκες τους σε άζωτο. Τα μη αζωτοδεσμευτικά φύκη (κυανοβακτήρια και ευκαρυωφύκη) φθίνουν, δεν διαθέτουν μηχανισμό πλευστότητας και τελικώς βυθίζονται. Παραμένουν μόνες στην επιφάνεια οι πυκνές μάζες των αζωτοδεσμευτικών κυανοβακτηρίων και αυτοσυντηρούνται, καθώς ο έντονος μεταβολισμός του πληθυσμού τους διατηρεί μέσω του μειωμένου φωτισμού (σκίαση) και του λίγου CO_2 το σχηματισμό και τη συντήρηση των αεροτοπίων τους.

Τέλος, η πλευστότητα μπορεί να επηρεαστεί και από δομές άλλες πλην των αεροτοπίων οι οποίες επηρεάζουν την πυκνότητα του κυττάρου. Τέτοιες δομές και ουσίες είναι τα πολυφωσφορικά κοκκία με πυκνότητα $> 2 \text{ g}/\text{cm}^3$ και το γλυκογόνο ($\sim 1,5 \text{ g}/\text{cm}^3$), τιμές ανώτερες της πυκνότητας του νερού ($1 \text{ g}/\text{cm}^3$) με αποτέλεσμα να προκαλείται στο κύτταρο η βύθιση.

Σωματική (θαλλική) δομή των κυανοβακτηρίων.

Τα κυανοβακτήρια παρουσιάζουν την απλούστερη μορφή θαλλού μεταξύ των φυκών. Παρόλα αυτά απαντούν σε ποικιλία θαλλών υπό μορφή είτε απλή ως μονοκύτταρα ή μονήρη, είτε ως σύνθετες πολυκύτταρικές δομές.

Σε ορισμένα είδη υπάρχει άμεσος διαχωρισμός των θυγατρικών κυττάρων μετά την κυτταρική διαίρεση (π.χ. *Synechocystis*, *Chroococcus*), ενώ σε άλλα είδη τα θυγατρικά κύτταρα παραμένουν ενωμένα για μεγάλο χρονικό διάστημα (π.χ. *Merismopedia*) και μάλιστα ορισμένα παράγουν κολλώδη **βλέννα** που διατηρεί τη συνοχή ομάδων κυττάρων με αποτέλεσμα το σχηματισμό αποικιών (π.χ. *Aphanothece*, *Gloeocapsa*).

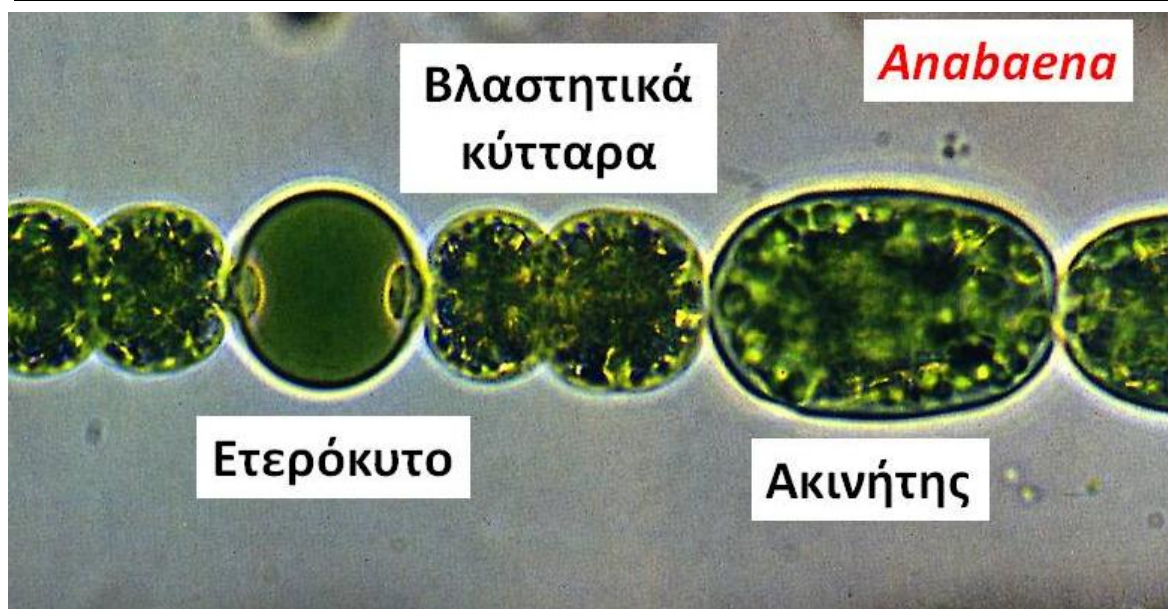
Τα πολυκύτταρα κυανοβακτήρια προκύπτουν από επαναλαμβανόμενες κυτταρικές διαιρέσεις οπότε προκύπτουν νηματοειδούς μορφής αποικίες γνωστές ως **τριχώματα** (trichomes) με τα κύτταρα συνδεδεμένα άκρου προς άκρο σε μια σειρά. Ορισμένα είδη (π.χ. *Arthrospira*) χαρακτηρίζονται από ένα νημάτιο-τρίχωμα και άλλα από δέσμη τριχωμάτων (π.χ. *Aphanizomenon*). Τα διαδοχικά κύτταρα του τριχώματος επικοινωνούν μεταξύ τους μέσω μικροσκοπικών διαύλων (**μικροπλασμοδέσμες**) που διαπερνούν τα σε επαφή κυτταρικά τοιχώματα. Ορισμένα τριχώματα κυανοβακτηρίων είτε ατομικώς (π.χ. *Lyngbya*) είτε ομαδικώς (π.χ. *Microcoleus*) καλύπτονται από στρώση εξωκυτταρικής βλέννας πολυσακχαρώδους υφής με μικρή ποσότητα κυτταρίνης η οποία καλείται **κολεός** ή κάψουλα ή εξωκυτταρικές πολυμερισμένες ουσίες (Extracellular Polymeric Substances-EPS). Η βλέννα εκτός από το να βοηθά το σχηματισμό αποικιών έχει και διάφορες άλλες λειτουργίες. Ετσι σε άλλα κυανοβακτήρια προστατεύει τα κύτταρα από την αφυδάτωση ή την υπεριώδη ακτινοβολία, σε άλλα βοηθά στην πλευστότητα, σε άλλα παγιδεύει ίχνη σιδήρου ή άλλα μικροθρεπτικά, σε άλλα δρα αποτρεπτικά για τους θηρευτές και σε άλλα φιλοξενεί επωφελή βακτήρια.

Για να σχηματιστεί κολεός είναι απαραίτητο τα κύτταρα να βρίσκονται σε φάση δυναμικής αύξησης (άφθονο φως και θρεπτικά) κάτι που εξηγεί το γιατί δεν σχηματίζεται κολεός γύρω από σπόρια ή ακινήτες. Δηλαδή η παραγωγή κολεού εξαρτάται από τις περιβαλλοντικές συνθήκες. Όταν δεν υπάρχει επαρκές CO₂ τότε σταματά η παραγωγή βλέννας και η υπάρχουσα αποβάλλεται (χάνεται) μέχρι να υπάρξει ξανά επαρκεία διοξειδίου. Σε κυανοβακτήρια (π.χ. *Gloeotheca*) που έχει μελετηθεί η σύνθεση της βλέννας του κολεού, βρέθηκε ότι αποτελείται από πολυσακχαρίτες με μονομερή ουδέτερα σάκχαρα (γλυκόζη, γαλακτόζη, μανόζη, κ.ά) και ουρονικά οξέα (γλυκουρονικό και γαλακτουρονικό) με μόνο 2% πρωτεΐνη και ίχνη από λιπαρά οξέα και φωσφορικά. Οι κολεοί είναι συχνά χρωματισμένοι, κόκκινοι σε κυανοβακτήρια όξινων περιβαλλόντων και μπλε σε βασικά. Σε νερά υψηλής αλατότητας επικρατεί το κίτρινο ή το καφέ χρώμα το οποίο φαίνεται εντονότερα στις αφυδατωμένες μάζες των κυανοβακτηρίων μετά από την αποξήρανση του βιότοπου.

Ενας πρακτικός τρόπος για να διαπιστωθεί η ύπαρξη της θήκης (κολεού) και για να μελετηθεί εύκολα (στο φωτονικό μικροσκόπιο λόγω της διαφάνειάς της όταν δεν έχει χρώμα είναι δυσδιάκριτη), είναι αυτός της χρησιμοποίησης στο δείγμα Ινδικής μελάνης (Indian ink). Βάζοντας μικρή ποσότητα μελάνης στο νερό αυτό γίνεται μελανό όμως ο κολεός (βλέννα και κύτταρα) δεν απορροφούν μελάνι, δεν χρωματίζονται και εύκολα διακρίνονται.

Τα τριχώματα απαντούν είτε ως **αδιακλάδωτα** (π.χ. είδη των γενών *Nostoc*, *Oscillatoria*, *Lyngbya*, *Arthrospira*), είτε ως **διακλαδιζόμενα** (π.χ. *Nostochopsis*, *Scytonema*, *Tolypothrix*, *Stigonema*). Ορισμένα όμως από αυτά δεν παρουσιάζουν αληθείς αλλά ψευδο-διακλαδώσεις που φαίνονται ως τέτοιες λόγω της αναδίπλωσης και περιπλοκής των ξεχωριστών τριχωμάτων τους (π.χ. *Scytonema*). Η πιο περίπλοκη μορφή κυανοβακτηριακού θαλλού είναι αυτή του διακλαδιζόμενου κολεού (π.χ. *Stigonema*) η οποία μπορεί να αποτελείται από τριχώμα με μία σειρά κυττάρων (μονοσειριακό) ή από περισσότερες σειρές (πολυσειριακό) στις διάφορες διακλαδώσεις του κολεού.

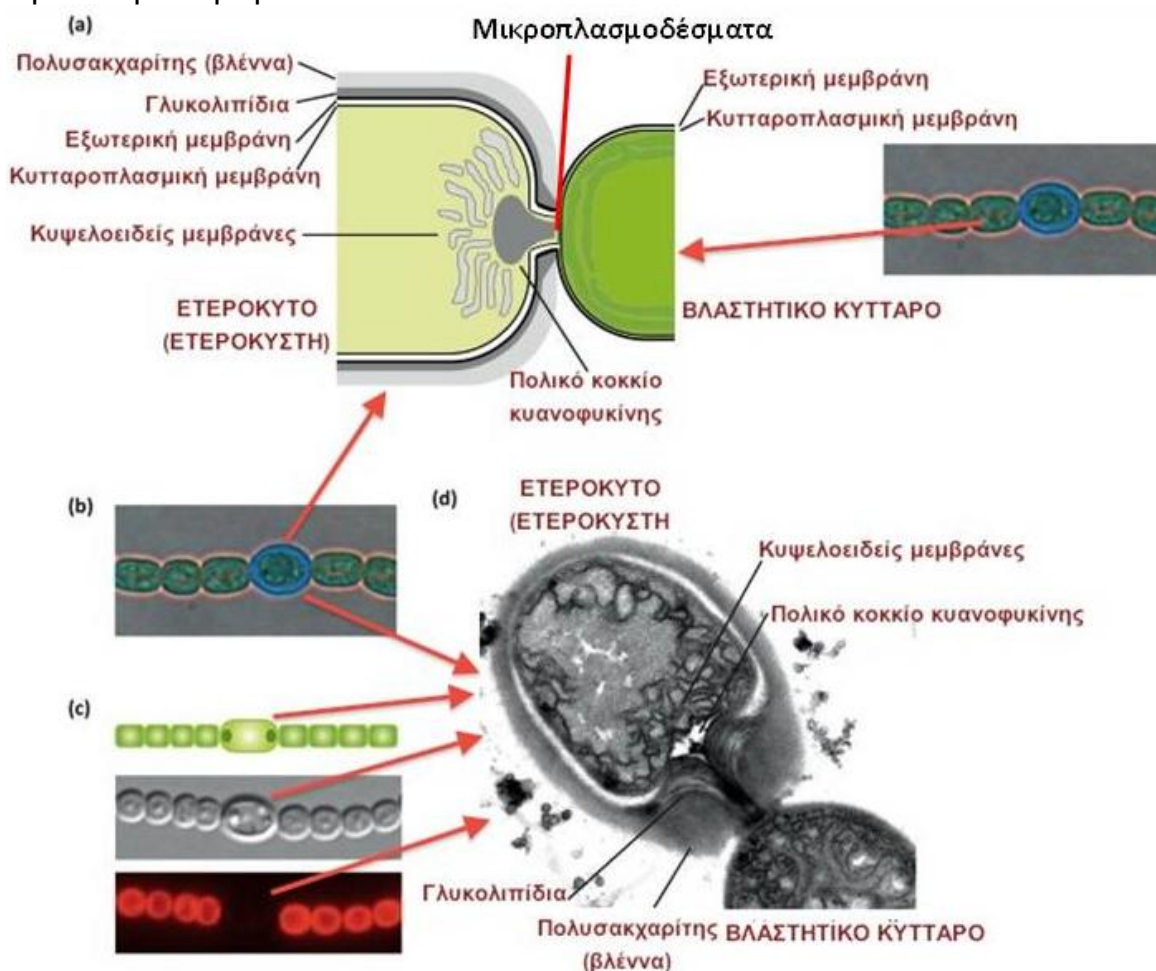
Σημείωση: Μπορεί να δημιουργηθεί σύγχυση από τη χρήση των όρων, τριχώμα, κολεός, νημάτιο. Ως τριχώμα καλείται η σειρά ενωμένων βακτηριακών κυττάρων μόνο. Όταν καλύπτονται από τη βλεννώδη θήκη η όλη κατασκευή καλείται κολεός. Νημάτιο είναι ένας ισοδύναμος όρος με τον κολεό. Κανονικά χρησιμοποιείται για να ορίσει τα τριχώματα που καλύπτονται από την κολεοειδή θήκη. Συχνά όμως χρησιμοποιείται για να ορίσει μορφολογικώς τα τριχώματα (μοιάζουν με νημάτια). Καλύτερα να περιοριστούμε στη χρήση των όρων τριχώμα και νημάτιο μόνο.



Σχήμα 3.23. Οι 3 τύποι κυττάρων σε ένα αζωτοδεσμευτικό νηματοειδές κυανοβακτήριο. Τα βλαστητικά κύτταρα αποτελούν την πλειονότητα των κυττάρων του θαλλού. Τα ετερόκυτα είναι λιγότερα και επιτελούν αζωτοδέσμευση. Οι ακινήτες είναι μεγάλα κύτταρα με αποθήκευση θρεπτικών και μεταπίπτουν σε βενθικά ληθαργικά κύτταρα όταν οι συνθήκες χειροτερέψουν. "Βλαστώνοντας" σε καλές συνθήκες ξαναδίνουν νέα βλαστητικά που πολλαπλασιάζονται σε νέο τριχώμα.

Ετερόκυτα

Περί τα 50 είδη νηματοειδών κυανοβακτηρίων (π.χ. *Anabaena*, *Nostoc*, *Cylindrospermum*) παράγουν εξειδικευμένα κύτταρα στο τρίχωμά τους τα λεγόμενα **ετερόκυτα** ή **ετεροκύστες** (heterocytes) (Σχήματα 3.23 & 3.24) τα οποία επιτελούν αζωτοδέσμευση (απορρόφηση μοριακού αζώτου N_2 από το νερό), ιδιαίτερα όταν το νερό είναι φτωχό σε ενωμένο άζωτο (αμμωνία- NH_4^+ ή νιτρικά- NO_3^-) που είναι οι μορφές που μπορούν να προσληφθούν από το κύτταρο. Ακριβώς αυτό επιτελούν τα ετερόκυτα, μετατρέπουν μόνο αυτά, το αέριο άζωτο σε ενωμένο άζωτο, για να χρησιμοποιηθεί κατόπιν από τα συνήθη βλαστητικά κύτταρα του θαλλού. Τα ετερόκυτα δεν φωτοσυνθέτουν, δεν έχουν λειτουργικό φωτοσύστημα II και δεν παράγουν οξυγόνο (ούτε φυσικά απορροφούν CO_2), αλλά εξαρτώνται από τα γειτονικά τους φωτοσυνθετικά κύτταρα για την προμήθεια ανθρακικών ενώσεων. Αυτές οι εισερχόμενες στο κύτταρο ανθρακικές ενώσεις χρησιμοποιούνται για την αναπνοή και την παροχή αναγωγικής ένωσης (NADPH). Συνάμα διά του φωτοσυστήματος I (μόνο αυτό λειτουργεί) και της κυκλικής φωτοφωσφορυλίωσης που επιτελεί, προσφέρεται πρόσθετη ενέργεια με την αναγέννηση του ATP.



Σχήμα 3.24. Διαγραμματική απεικόνιση των ενώσεων των ετερόκυτων με τα γειτονικά βλαστητικά τους κύτταρα.

Τα ετερόκυτα δημιουργούν ένα ιδιαίτερα παχύ κυτταρικό τοίχωμα το οποίο είναι αδιαπέρατο στα αέρια συμπεριλαμβανομένου του **οξυγόνου**. Και επιδιώκει να είναι αδιαπέρατο στο οξυγόνο επειδή το ένζυμο **νιτρογενάση** που καταλύει τη δέσμευση του μοριακού αζώτου απενεργοποιείται από την παρουσία οξυγόνου. Συνεπώς στο εσωτερικό του ετερόκυτου κυττάρου επικρατούν αναερόβιες συνθήκες και γι' αυτό όπως προαναφέρθηκε δεν επιτελείται και η οξυγενής φωτοσύνθεση. Για να είμαστε πιο ακριβείς όμως, το περιβάλλον δεν είναι ακριβώς απόλυτα αναερόβιο καθώς κάποια μικρή ποσότητα οξυγόνου εισέρχεται στο ετερόκυτο μαζί με άζωτο διά μέσου των διαύλων επικοινωνίας (**μικροπλασμοδέσματα**) του ετερόκυτου με τα γειτονικά του βλασθητικά κύτταρα (Σχήμα 3.24). Το οξυγόνο αυτό όμως καταναλώνεται άμεσα από την κυτταρική αναπνοή του ετερόκυτου.

Τα ετερόκυτα κύτταρα δεν παρουσιάζουν διαδοχικότητα αλλά κατανέμονται (όσα υπάρχουν) είτε κατά ορισμένες αποστάσεις βλασθητικών κυττάρων μεταξύ τους στο εκάστοτε τρίχωμα (εμβόλιμα ετερόκυτα), είτε στο άκρο του τριχώματος (τερματικά). Ενα βλαστικό κύτταρο μετατρέπεται σε ετερόκυτο διαλύοντας τα αποθηκευτικά του κοκκία και τις φωτοσυνθετικές θυλακοειδείς μεμβράνες του, ενώ συνάμα δημιουργεί νέες μεμβρανοειδείς κατασκευές (που θα έχουν ενεργό μόνο το φωτοσύστημα I), καθώς και εναποθέσεις για ένα νέο πολυστρωματικό φάκελλο-θήκη εξωτερικώς του κυτταρικού τοιχώματος.

Η διαφοροποίηση των βλασθητικών κυττάρων σε ετερόκυτα πυροδοτείται από έλλειψη ενωμένου αζώτου (αμμωνία, νιτρικά, νιτρώδη) στο νερό και συμβαίνει σε **δύο βήματα-φάσεις**. Η πρώτη φάση είναι αναστρέψιμη η δεύτερη, άπαξ και εισέλθει σε αυτή το κύτταρο, μη αναστρέψιμη. Πιο αναλυτικά:

Βήμα ετεροκύτωσης 1. Το **α-κετογλουταρικό** οξύ (που δημιουργείται στον κύκλο του Krebs) είναι το υπόστρωμα που χρησιμοποιείται για να ενωθεί με το αμμώνιο το οποίο είτε προσλαμβάνεται από το νερό είτε παράγεται κατά την αζωτοδέσμευση των κυανοβακτηρίων. Όταν υπάρχει έλλειψη ενωμένου αζώτου συσσωρεύεται αρκετό α-κετογλουταρικό στο κυτταρόπλασμα επειδή τα κυανοβακτήρια δεν διαθέτουν το ένζυμο αφυδρογονάση του α-κετογλουταρικού για να το διασπάσουν-μεταβολίσουν. Ακολουθούν τα εξής γεγονότα:

1. Η αύξηση στο κυτταροπλασματικό α-κετογλουταρικό ενεργοποιεί την πρωτεΐνη **NtcA**.
2. Η πρωτεΐνη NtcA προκαλεί μείωση της πρωτεΐνης **CcbP** που δεσμεύει **ασβέστιο** με αποτέλεσμα αύξηση του επιπέδου των ιόντων ασβεστίου (Ca^{++}) στο κυτταρόπλασμα (τα ετερόκυτα έχουν 10 φορές περισσότερο Ca^{++} από τα βλασθητικά κύτταρα).
3. Η αύξηση στη συγκέντρωση των Ca^{++} ενεργοποιεί το γονίδιο **hetR** το οποίο κωδικοποιεί για την παραγωγή της **πρωτεάσης hetR** (με σερίνη στη θέση κατάλυσης).
4. Η **hetR** επάγει το βλαστικό κύτταρο να αλλάξει σε ετερόκυτο.

Η πρωτεΐνη **hetR** θεωρείται ο «**γενικός διακόπτης**» στη δημιουργία του ετερόκυτου. Η παραγωγή της στο κύτταρο αποτελεί την «**νούμερο 1**

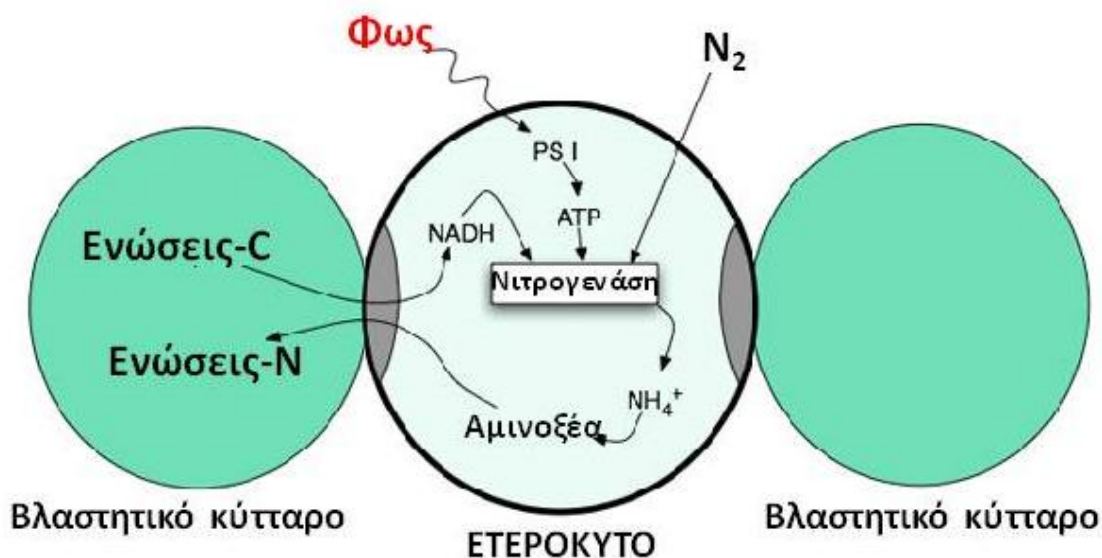
δέσμευση» για τη διαδικασία της ετεροκύτωσης. Στο κυανοβακτήριο *Anabaena* στο οποίο έχουν μελετηθεί αυτές οι διαδικασίες μια έλλειψη ενωμένου αζώτου στο νερό για περίπου 10 ώρες καταλήγει σε μια συνεχή παραγωγή hetR και το κύτταρο γίνεται **προ-ετερόκυτο** με μια μικροσκοπική εικόνα λιγότερο κοκκώδη συγκριτικά με τα βλαστητικά κύτταρα, αλλά χωρίς περισσότερο παχυμένο κυτταρικό τοίχωμα ακόμα. Επίσης συμβαίνει και διακοπή της λειτουργίας του φωτοσυστήματος II με αποτέλεσμα να μην παράγεται φωτοσυνθετικώς O₂ (το οποίο όπως προαναφέρθηκε δρα απαγορευτικά στην αζωτοδέσμευση). Η πρωτεΐνη hetR επίσης επάγει την παραγωγή του **ολιγοπεπτιδίου PatS** το οποίο διαχέεται στα **γειτονικά** βλαστητικά κύτταρα όπου δρα απαγορευτικά σε αυτά για τη δημιουργία hetR. Αυτός ο μηχανισμός εξασφαλίζει τη μη μεταμόρφωση και αυτών των βλαστητικών κυττάρων σε ετερόκυτα. Έτσι εξηγούνται οι ίσες αποστάσεις (όμοιος αριθμός παρεμβαλλομένων βλαστητικών κυττάρων) μεταξύ των ετεροκύτων στο τρίχωμα της *Anabaena*. Η νούμερο 1 δέσμευση είναι **αναστρέψιμη**. Αυτό σημαίνει ό,τι ένα προ-ετερόκυτο θα ξανα-αλλάξει σε βλαστικό κύτταρο αν προστεθεί ενωμένο άζωτο στο νερό κάτι που θα προκαλέσει «κλείσιμο του διακόπτη» για το γονίδιο της hetR και συνεπώς διακοπή της παραγωγής hetR.

Βήμα ετεροκύτωσης 2. Το δεύτερο βήμα-φάση στην ετεροκύτωση είναι **μη-αναστρέψιμο** με την επαναφορά των επιπέδων του διαλυμένου στο νερό ενωμένου αζώτου σε υψηλά επίπεδα και καταλήγει τη μεταμόρφωση του προ-ετερόκυτου σε **ώριμο ετερόκυτο**. Το κύριο χαρακτηριστικό του είναι ο σχηματισμός παχέος κυτταρικού τοιχώματος με στρώματα που περιέχουν γλυκολιπίδια και πολυσακχαρίτες και η συσσώρευση στο κυτταρόπλασμα του ενζύμου **νιτρογενάση** που επιτελεί τη διαδικασία της δέσμευσης του ατμοσφαιρικού αζώτου (N₂). Η διαδικασία της ετεροκύτωσης αποτελεί κατά κάποιο τρόπο ένα πρότυπο παράδειγμα στην εκπληκτική διαδικασία της βιολογικής **εξέλιξης**, καθώς είναι ένα από τα πλέον πρώιμα συμβάντα στη διαφοροποίηση των κυττάρων. Και αυτό γίνεται κατανοητό εξετάζοντας τα χαρακτηριστικά των ακινητών, των άλλων ιδιαίτερων κυττάρων στο τρίχωμα των κυανοβακτηρίων. Ακινήτες απαντώνται μόνο σε τριχώματα κυανοβακτηρίων που δημιουργούν ετερόκυτα (π.χ. *Anabaena*, *Nostoc*, κ.ά.). Επιπλέον οι ακινήτες περιέχουν γλυκολιπίδια παρόμοια με των ετεροκύτων και τα κυτταρικά τους τοιχώματα είναι παρόμοια (και διαφορετικά από αυτά των βλαστητικών κυττάρων). Προφανώς τα ετερόκυτα δημιουργήθηκαν πρώτα και από αυτά μέσω της εξέλιξης προέκυψαν οι ακινήτες.

Η ικανοποίηση των αναγκών του μεταβολισμού του ετερόκυτου εξαρτάται άμεσα από την προμήθεια οργανικών ενώσεων από τα γειτονικά του βλαστητικά κύτταρα, μέσω των κυττοπλασματικών επαφών τους (μικροπλασμοδέσματα). Τα βλαστητικά κύτταρα προμηθεύουν το ετερόκυτο με τα προϊόντα της φωτοσύνθεσής των και το ετερόκυτο προμηθεύει αυτά (και μέσω αυτών και τα υπόλοιπα κύτταρα του τριχώματος) με το τελικό προϊόν της αζωτοδέσμευσης τη **γλουταμίνη** η

οποία θα εισέλθει στο μεταβολισμό για να χρησιμοποιηθεί το άζωτο της όπου απαιτηθεί (Σχήμα 3.25).

Η διαφοροποίηση ενός βλαστητικού κυττάρου σε ετερόκυτο είναι το τελικό στάδιο στη ζωή του και αποτελεί χαρακτηριστική περίπτωση προγραμματισμένου κυτταρικού θανάτου (απόπτωση). Τα ετερόκυτα δεν έχουν ικανότητα διαίρεσης (εξαιρέση αποτελούν ορισμένες περιπτώσεις «βλάστησης») και έχουν μικρή διάρκεια ζωής. Τα ηλικιωμένα ετερόκυτα γεμίζουν με «κενοτόπια» και συνήθως αποσπώνται από το τρίχωμα προκαλώντας έτσι τη θραυσματοποίησή του.



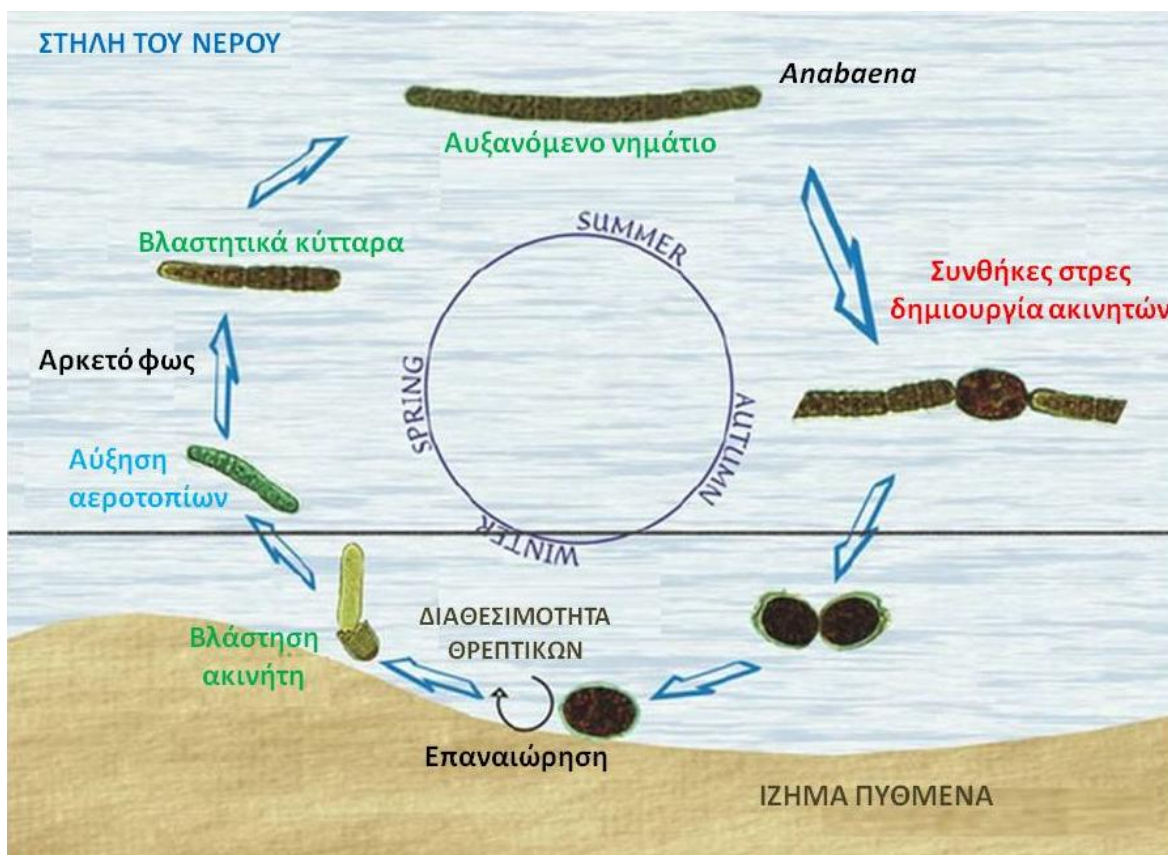
Σχήμα 3.25. Η σχέση ανταλλαγής θρεπτικών στοιχείων μεταξύ ετερόκυτου και των γειτονικών του βλαστητικών κυττάρων σε ένα αζωτοδεσμευτικό νηματοειδές κυανοβακτήριο.

Ακινήτες

Όσα κυανοβακτήρια παράγουν ετερόκυτα στο τρίχωμά τους και μόνο αυτά, συνήθως παράγουν και άλλου τύπου εξειδικευμένα κύτταρα τα λεγόμενα έμμονα κύτταρα ή **ακινήτες** (akinetes) (Σχήμα 3.23), τα οποία συσσωρεύουν ουσίες χρήσιμες (κυρίως την πρωτεϊνούχα κυανοφυκίνη) για τη ληθαργική αδρανοποίηση στην οποία μπορούν να περιπέσουν (ως κύστεις). Τόσο οι ακινήτες όσο και τα ετερόκυτα είναι εμφανώς μεγαλύτερα κύτταρα από τα υπόλοιπα φωτοσυνθετικά βλαστητικά κύτταρα του θαλλού του τριχώματος. Οι ακινήτες έχουν σχήμα συνήθως σφαιρο-κυλινδρικό (τα ετερόκυτα είναι σφαιρικά), αλλά απαντούν και επιμήκεις ή κυλινδρικοί. Είναι αρκετά μεγαλύτεροι σε μέγεθος από τα βλαστητικά κύτταρα και εμφανώς κοκκώδεις στην όψη λόγω της μεγάλης συγκέντρωσης **γλυκογόνου** και **κυανοφυκίνης**. Η πιο χαρακτηριστική ιδιότητα των ακινήτων είναι η αυξημένη ανθεκτικότητά τους στο κρύο συγκριτικά με τα βλαστητικά κύτταρα. Ως προς αυτό θα μπορούσαν να θεωρηθούν αντίστοιχοι των ενδοσπορίων των Γκραμ-θετικών βακτηρίων, όμως οι ακινήτες δεν είναι ούτε μεταβολικώς αδρανείς ούτε ανθεκτικοί στο βαθμό που είναι τα βακτηριακά ενδοσπόρια.

Διάφοροι φυσικοχημικοί παράγοντες ενδέχεται να πυροδοτούν τη δημιουργία ακινητών όπως, χαμηλά επίπεδα διαλυμένου φωσφόρου, διοξειδίου του άνθρακα, φωτός και θερμοκρασίας. Η δημιουργία ακινητών από βλαστητικά κύτταρα (π.χ. στο *Aphanizomenon*) χαρακτηρίζεται από:

- Αύξηση του κυττάρου
- Βαθμιαία εξαφάνιση των αεροτοπίων
- Αύξηση στην πρωτοπλασματική πυκνότητα
- Αύξηση του αριθμού των ριβοσωμάτων
- Αύξηση στα κοκκία κυανοφυκίνης



Σχήμα 3.26. Ο κύκλος δημιουργίας ακινητών και δημιουργίας νέου τριχώματος στο κυανοβακτήριο *Anabaena* (τροποποιημένο από Ruth Noemi Kaplan-Levy et al., 2010).

Στο *Nostoc* οι ακινήτες του χάνουν το 90 % της φωτοσυνθετικής και αναπνευστικής του ικανότητας συγκριτικά με τα βλαστητικά κύτταρα χωρίς όμως να παρουσιάζεται μείωση στην ποσότητα της χλωροφύλλης και της φυκοκυανίνης, των δύο δηλαδή κύριων φωτοσυνθετικών χρωστικών. Η δημιουργία πολλών ακινητών σε ένα τριχώμα προκαλεί τη βύθιση του τριχώματος λόγω της αύξησης στην κυτταροπλασματική πυκνότητα που αθροιστικά προσφέρουν οι ακινήτες. Το κυτταρικό τους τοίχωμα έχει επιπλέον μια παχιά τριπλή στρώση πολυσακχαριτών κάτι που προσδίδει στον ακινήτη ανθεκτικότητα στις ακραίες θερμοκρασίες και στην αφυδάτωση με αποτέλεσμα όταν ελευθερωθεί από το τριχώμα να παραμένει στο βυθό βιώσιμος για μακρύ χρονικό διάστημα (σχήμα

3.26). Και θα διατηρηθεί στο βυθό («ξεχειμωνιάσει») επειδή στερείται πλευστότητας λόγω της απουσίας αεροτοπίων. Προφανώς πρόκειται για προσαρμογή του οργανισμού σε δυσμενές για αυτόν περιβάλλον έτσι ώστε να επιζήσουν οι ακινητές και να «ξαναβλαστήσουν» όταν οι συνθήκες ξαναγίνουν καλές. Την άνοιξη ενεργοποιείται η βλάστηση των ακινητών (Σχήμα 3.27) με το μεταβολισμό της κυανοφυκίνης και του γλυκογόνου τους που καταλήγει σε κυτταρικές διαιρέσεις και δημιουργία βραχέων τριχωμάτων στα κύτταρα των οποίων δημιουργούνται εκ νέου αεροτόπια, με αποτέλεσμα το τρίχωμα να αποκτά πλευστότητα και να ανέρχεται στην υδάτινη στήλη.



Σχήμα 3.27. Τα διάφορα στάδια δημιουργίας (a-b), παραμονής στο βυθό (c), και βλάστησης (d-h) ενός ακινητή στο κυανοβακτήριο *Anabaena* (Τροποποιημένο από Ruth Noemi Kaplan-Levy et al., 2010).

ΑΠΟΚΤΗΣΗ ΑΖΩΤΟΥ ΑΠΟ ΤΑ ΦΥΚΗ - ΑΖΩΤΟΔΕΣΜΕΥΣΗ ΚΥΑΝΟΒΑΚΤΗΡΙΩΝ

Από τα πιο διαδεδομένα στοιχεία στη φύση είναι το άζωτο που καταλαμβάνει το 79 % περίπου της ατμόσφαιρας. Τι πιο προφανές λοιπόν από το να δεχτούμε ότι η τεράστια ποσότητα του αζώτου στην ατμόσφαιρα ($3,8 \times 10^{15}$ τόνοι) είναι η μεγαλύτερη πηγή για αυτό το στοιχείο. Όμως στην πραγματικότητα, το δεσμευμένο άζωτο στο στερεό φλοιό και στα ιζήματα της Γης είναι 4,5 φορές περισσότερο (18×10^{15} τόνοι) αλλά όσο παράξενο και αν είναι, ελάχιστη ποσότητα από αυτή απελευθερώνεται και ακόμα πιο λίγη από αυτή είναι διαθέσιμη για τους αυτότροφους οργανισμούς.

Όπως τα φυτά έτσι και τα φύκη απαιτούν άζωτο για να συνθέσουν αμινοξέα, νουκλεϊκά οξέα, χλωροφύλλη και κάθε άλλη αζωτούχα ένωση. Το άζωτο της ατμόσφαιρας είναι αέριο (N_2) και δεν είναι διαθέσιμο σε αυτή τη μορφή για να προσληφθεί από αυτούς τους φωτοσυνθετικούς οργανισμούς. Παρομοίως και το άζωτο από την ατμόσφαιρα που έχει διαλυθεί στο νερό είναι επίσης αέριο και απρόσφορο για χρησιμοποίηση. Μόνο το **ενωμένο άζωτο** δηλαδή αυτό στις αμμωνιακές ενώσεις αμμωνία – **αμμώνιο** ($NH_3 - NH_4^+$), **νιτρικά ιόντα** (NO_3^-) ή έστω

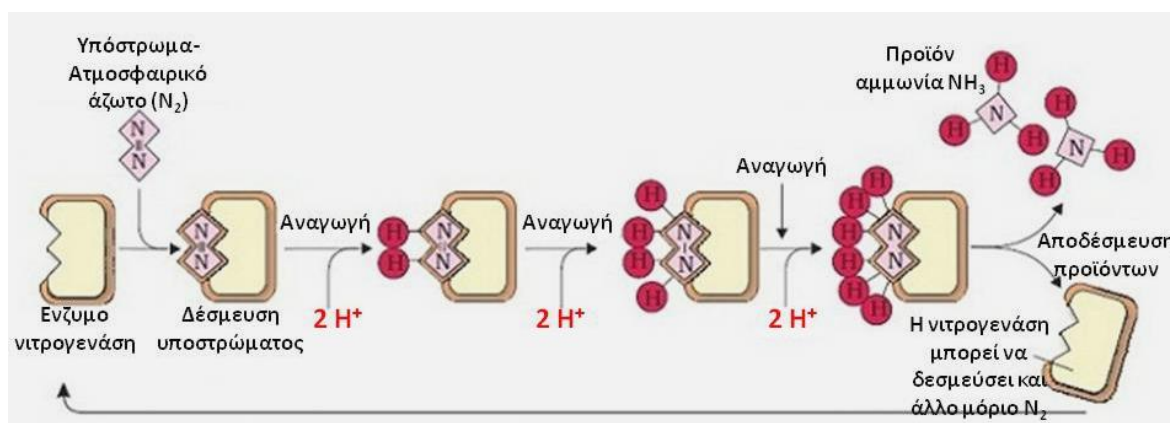
οργανικής μορφής (αμινοξέα, αμίδια, ουρία) μπορεί να προσληφθεί και μεταβολιστεί. Ο συνηθέστερος τρόπος πρόσληψης αζώτου από το νερό είναι αυτός που εμπλέκει την απευθείας πρόσληψη από το φυκικό κύτταρο διαλυμένου αμμωνίου ή νιτρικών. Ορισμένα φύκη μπορούν επίσης να αποσπούν αμμώνιο από διαλυτές στο νερό ενώσεις με τη χρησιμοποίηση εξωκυτταρικών ειδικών ενζύμων. Αλλά που απορροφούν αζωτούχες οργανικές ενώσεις (αμινοξέα, ουρία, αμίδια), λαμβάνουν το απαιτούμενο αμμώνιο από διαχωρισμό του αμμωνίου από αυτές τις ενώσεις που γίνεται μέσα στο φυκικό κύτταρο (π.χ. διάτομο *Phaeodactylum tricornutum*).

Το ενωμένο άζωτο υπό μορφή είτε αμμωνίου είτε νιτρικών εισέρχεται μέσα στο φυκικό κύτταρο διά ειδικών συστημάτων μεμβρανικής μεταφοράς. Το αμμώνιο χρησιμοποιείται άμεσα και μέσω ενζύμων μετατρέπεται σε **ανηγμένο οργανικό άζωτο** (RON-Reduced Organic Nitrogen) για να χρησιμοποιηθεί για παραγωγή πρωτεϊνών και χλωροφύλλης. Το νιτρικό ιόν όμως πρέπει να μετατραπεί πρώτα σε αμμώνιο για να χρησιμοποιηθεί. Αυτό γίνεται με τη δράση του ενζύμου **αναγωγή των νιτρικών** το οποίο όμως για να επιτελέσει το έργο του απαιτεί συμπαραγόντες **σίδηρο** και **μολυβδαίνιο**, στοιχεία τα οποία δεν είναι πάντοτε διαθέσιμα έστω και σε μικρο-ποσότητες στα φυσικά νερά. Επίσης με διαδικασίες ανάδρασης η δραστηριότητα της αναγωγής νιτρικών επάγεται από χαμηλά επίπεδα αμμωνίου και καταστέλλεται από υψηλά επίπεδα αμμωνίου, προφανώς μια εξελικτική προσαρμογή για να μην σπαταλάται ενέργεια όταν δεν υπάρχει ανάγκη (η μετατροπή των νιτρικών σε αμμωνία ξοδεύει ενεργειακά αποθέματα). Από όλα τα παραπάνω πρέπει να καταστεί σαφές ότι οποιαδήποτε και αν είναι η μορφή του ενωμένου αζώτου που εισέρχεται στο κύτταρο, αυτό **θα γίνει πρώτα αμμώνιο** για να μπορέσει να εισέλθει στον ουσιαστικό συνθετικό μεταβολισμό του κυττάρου.

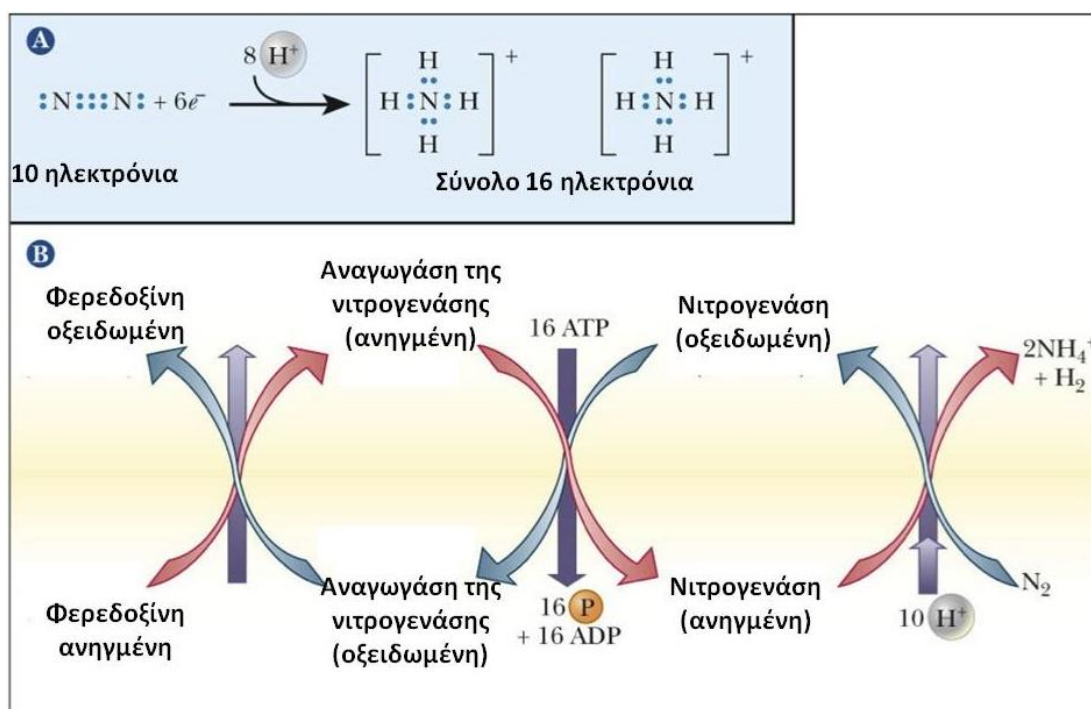
Ορισμένα από τα κυανοβακτήρια ομού μετά ορισμένων ειδών βακτηρίων είναι οι μόνοι οργανισμοί στη Γη με ικανότητα **δέσμευσης αζώτου (διαζωοτροφία)**, δηλαδή μετατροπής του αερίου αζώτου (N_2) σε αμμώνιο (NH_4^+). Αυτή η ικανότητα των συγκεκριμένων κυανοβακτηρίων (μέχρι και 30 mg N/ημέρα) τους προσδίδει ενεργειακό πλεονέκτημα έναντι των άλλων φυκών τα οποία εξαρτώνται για την πρόσληψη αζώτου από τα περιορισμένα συνήθως αποθέματα ενωμένου αζώτου (αμμώνιο – νιτρικά) στα φυσικά νερά (95% του αζώτου στους ωκεανούς είναι N_2 – νιτρικά ελάχιστα 0,3 – 0,6 mg/L). Σε αυτή τους την ικανότητα οφείλονται και οι κυανοβακτηριακές ανθίσεις σε γλυκά ή αλμυρά νερά. Στα γλυκά νερά πλούσια σε φωσφορικά τα αζωτοδεσμευτικά κυανοβακτήρια *Anabaena* και *Aphanizomenon* κατακλύζουν με ενοχλητικές ανθήσεις το χώρο και κατόπιν όταν η μάζα αυτών νεκρωθεί η αερόβια αποσύνθεσή τους οδηγεί σε ανοξικές συνθήκες, θανάσιμο κίνδυνο για την υδρόβια πανίδα.

Η **αζωτοδέσμευση** ή «καθήλωση» του ατμοσφαιρικού αζώτου (N_2) σε αμμώνιο (NH_4^+), πραγματοποιείται στο κυανοβακτηριακό κύτταρο από το ένζυμο **νιτρογενάση** χρησιμοποιώντας ATP ως πηγή

ενέργειας (Σχήματα 3.38 & 3.29). Η διαδικασία της αζωτοδέσμευσης είναι μια από τις πλέον ενεργοβόρες στη βιολογία, απαιτώντας 16 μόρια ATP για κάθε καθηλούμενο μόριο N_2 . Έχει υπολογισθεί ό,τι η ποσότητα του παγκοσμίως βιολογικώς καθηλούμενου αζώτου είναι άνω των 2×10^{13} g/έτος, ενώ η αντίστοιχη αβιοτική δημιουργούμενη κυρίως από τις ατμοσφαιρικές ηλεκτρικές εκκενώσεις, είναι 5×10^{12} g/έτος.



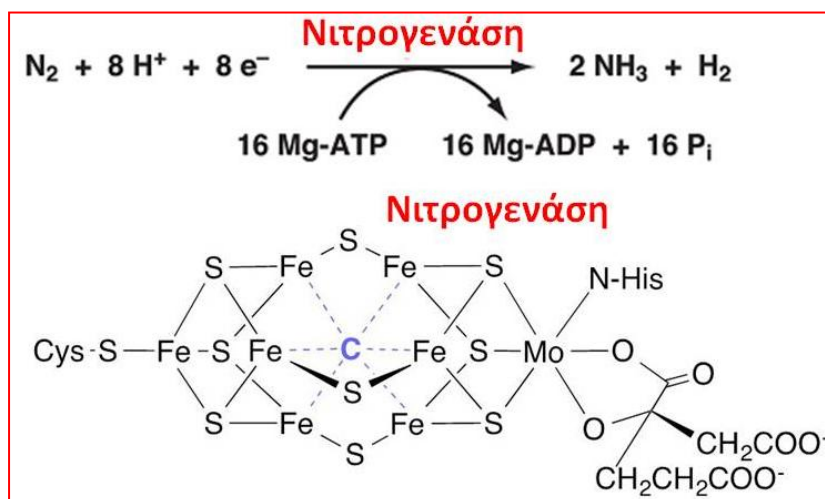
Σχήμα 3.28. Η καθήλωση του ατμοσφαιρικού αζώτου (N_2) από τη νιτρογενάση και η αναγωγή του σε ενωμένο άζωτο υπό μορφή αμμωνίας (NH_3).



Σχήμα 3.29. Η κατανάλωση ATP κατά την αζωτοδέσμευση και αποτύπωση των χρησιμοποιούμενων ηλεκτρονίων και πρωτονίων κατά την αζωτοδέσμευση.

Η κυανοβακτηριακή αζωτοδέσμευση είναι επωφελής εμμέσως και για τα υπόλοιπα φωτοσυνθέτοντα είδη καθώς ποσοστό 40 – 60% του αζώτου που δεσμεύουν απελευθερώνεται στην υδάτινη μάζα αποτελώντας πηγή χρησιμοποιήσιμου αζώτου. Λόγω της ικανότητάς τους για αζωτοδέσμευση τέτοια κυανοβακτήρια αποτελούν πολύτιμο

5. Στα ετερόκυτα το ένζυμο **νιτρογενάση** μετατρέπει το **αέριο άζωτο** (N_2) που εισέρχεται στο ετερόκυτο σε **αμμώνιο** (NH_4^+) το οποίο κατόπιν ενσωματούμενο στο **α-κετογλουταρικό οξύ** (που έχει εισέλθει στο ετερόκυτο από γειτονικά του βλαστητικά κύτταρα) με τη δράση του ενζύμου αφυδρογονάση του γλουταμινικού, δίδει **γλουταμινικό οξύ**. Με ενσωμάτωση ενός επιπλέον μορίου αμμωνίου στο γλουταμινικό (με τη δράση του ενζύμου συνθετάση της γλουταμίνης) το γλουταμινικό μετατρέπεται σε **γλουταμίνη**. Η γλουταμίνη μεταφερόμενη στα υπόλοιπα βλαστητικά κύτταρα μεταβολίζεται σε διάφορες απαιτούμενες αζωτούχες ενώσεις. Δηλαδή και με άλλα λόγια, το πολύ σπουδαίο έργο που επιτελεί η νιτρογενάση είναι η μετατροπή του αδρανούς αερίου αζώτου (N_2) σε ένα χρήσιμο για το μεταβολισμό του κυττάρου προϊόν δηλαδή γλουταμίνη (Σχήμα 3.30).
6. Για να δράσει η νιτρογενάση **δεν πρέπει να υπάρχει οξυγόνο** (αναστολέας της δράσης της) ή έστω, αυτό να διατηρείται σε ελάχιστα επίπεδα. Ιδανικές συνθήκες θεωρούνται οι αναερόβιες. Όμως ακόμα και σε περιβάλλον οξυγόνου (φυσικά όσο λιγότερο τόσο καλύτερα) τα ετερόκυτα με τις ειδικές προσαρμογές τους (παχύ κυτταρικό τοίχωμα, ελαχιστοποίηση της φωτοσύνθεσης λόγω απουσίας του φωτοσυστήματος II, ειδικά ένζυμα αδρανοποίησης του οξυγόνου) δημιουργούν τουλάχιστον στο εσωτερικό τους φτωχή ατμόσφαιρα σε οξυγόνο.
7. Το παχύ κυτταρικό τοίχωμα εμποδίζει την διάχυση του οξυγόνου απευθείας στα ετερόκυτα. Όμως το παχύ κυτταρικό τοίχωμα εμποδίζει και τη διάχυση του αερίου αζώτου. Για να ξεπεραστεί αυτό το εμπόδιο, τόσο το αέριο άζωτο όσο και ένα ελάχιστο επίπεδο οξυγόνου το οποίο χρειάζεται για την ενδοκυτταρική αναπνοή του ετερόκυτου, αποκτώνται μέσω της εισόδου τους πρώτα στα γειτονικά βλαστητικά κύτταρα (αφθόνως με διάχυση διά της κυτταρικής μεμβράνης) και κατόπιν στο ετερόκυτο (πολύ περιορισμένα) διά μέσου μικρών πόρων-διαύλων (**μικροπλασμοδεσμοί**).
8. Διά μέσου αυτών των διαύλων μεταφέρονται επίσης στα ετερόκυτα από τα γειτονικά βλαστητικά κύτταρα χρήσιμα προϊόντα μεταβολισμού (της φωτοσύνθεσης και της αναπνοής) και από τα ετερόκυτα στα γειτονικά βλαστητικά (και σταδιακά διαχέονται και σε άλλα βλαστητικά) το τελικό προϊόν (**γλουταμίνη**) της όλης αζωτοδεσμευτικής διαδικασίας.
9. Δηλαδή τα βλαστητικά κύτταρα επιτελούν όλες τις φυσιολογικές φωτοσυνθετικές δραστηριότητες (παραγωγή σακχάρων) εκτός της αζωτοδέσμευσης, ενώ τα ετερόκυτα δεν παράγουν σάκχαρα (υδατάνθρακες) διότι δεν φωτοσυνθέτουν και εξαρτώνται αποκλειστικά από την τροφοδοσία τους σε υδατάνθρακες από τα γειτονικά τους βλαστητικά κύτταρα.



Σχήμα 3.31. Το σύμπλοκο μόριο του ενζύμου νιτρογενάσης.

10. Η νιτρογενάση (Σχήμα 3.31) συνίσταται από μια **σιδηρούχο πρωτεΐνη** και από μια **πρωτεΐνη μολυβδαινίου-σιδήρου**. Η πρωτεΐνη σιδήρου προσφέρει ηλεκτρόνια στην πρωτεΐνη Mo-Fe η οποία αποτελεί την περιοχή του ενζύμου όπου καθηλώνεται το άζωτο. Συνεπώς για να παραχθεί νιτρογενάση στα κύτταρα, πρέπει αυτά τα στοιχεία να υπάρχουν στο περιβάλλον νερό μαζί με θείο-μαγνήσιο-κοβάλτιο-βανάδιο (ενίοτε) τα οποία λειτουργούν ως συμπαραγόντες.
11. Αν και η παρουσία των ετεροκύτων σε όσα είδη κυανοβακτηρίων τα παράγουν, αποτελεί την αδιαμφισβήτητη προϋπόθεση για επιτέλεση της αζωτοδέσμευσης, υπάρχουν και είδη κυανοβακτηρίων, νηματοειδή (π.χ. *Trichodesmium*) ή και μονοκύτταρα (π.χ. *Synechococcus*), που επιτελούν και αυτά αζωτοδέσμευση μέσω της μεθόδου της μείωσης της φωτοσυνθετικής τους δραστηριότητας (με σκοπό να μειωθεί έτσι η παραγωγή οξυγόνου). Ακολουθούν λοιπόν διάφορες στρατηγικές. Αλλά αζωτοδεσμεύουν μόνο κατά τη νύχτα και άλλα επιβραδύνουν την ημέρα τη δραστηριότητα του φωτοσυστήματος II (PSII).
12. Όταν ένα είδος κυανοβακτηρίου προκληθεί λόγω ένδειας ενωμένου αζώτου (αμμώνιο-νιτρικά) στο νερό να αζωτοδεσμεύσει, ενεργοποιεί ορισμένα βλαστητικά του κύτταρα να διαφοροποιηθούν σε ετερόκυτα κάτι που ολοκληρώνεται σε 20 περίπου ώρες (στους 30 °C). Η διαδικασία αυτή είναι μέχρι ενός σημείου αντιστρεπτή και αν τα περιβαλλοντικά επίπεδα του ενωμένου αζώτου μεγαλώσουν, τότε μέσα σε 9-12 ώρες τα προ-ετερόκυτα ξαναγίνονται βλαστητικά κύτταρα.
13. Η νιτρογενάση καταλύει την παρακάτω αντίδραση κατά την οποία συμβαίνει μεταφορά ηλεκτρονίων και το αέριο άζωτο-N₂ ανάγεται σε αμμωνία-NH₃, με ταυτόχρονη δημιουργία αερίου υδρογόνου-H₂ και όλα αυτά με κατανάλωση ενέργειας που προσφέρεται από 16 μόρια ATP. Τα πρωτόνια (H⁺) υδρογόνου και τα ηλεκτρόνια της αντίδρασης προέρχονται από το NADPH το οποίο παρήχθη από την κυτταρική αναπνοή του ετερόκυτου. Τα ηλεκτρόνια μεταφέρονται με τη φωτοοξείδωση της φερεδοξίνης του φωτοσυστήματος I (PSI) του ετερόκυτου (κατά την οποία παράγεται και ATP) τελικώς στο σύστημα της νιτρογενάσης. Στα ετερόκυτα δεν υπάρχει ολοκληρωμένη φωτοσυνθετική δραστηριότητα επειδή δεν διαθέτουν το φωτοσύστημα

II (PSII). Η όλη διαδικασία παράγει **αέριο υδρογόνο** (H_2) το μεγαλύτερο μέρος του οποίου διαφεύγει (ίσως μια εκμεταλλεύσιμη πηγή καυσίμου υδρογόνου) ενώ ένα μικρό μέρος του με τη δράση του ενζύμου **υδρογενάση** αντιδρά με οξυγόνο παράγοντας νερό συμβάλλοντας και με αυτό τον τρόπο στη μείωση της περιεκτικότητας του οξυγόνου εντός του ετερόκυτου.



Σημείωση.

Το στοιχείο άζωτο (N) δεν μπορεί να αποσπαστεί εύκολα από το αέριο άζωτο (N_2) και να χρησιμοποιηθεί από τους ζώντες οργανισμούς, επειδή η ενέργεια του τριπλού δεσμού του μορίου $N \equiv N$ είναι πολύ υψηλή για να διασπαστεί (226 kcal/mole).

Γι' αυτό και οι περισσότεροι οργανισμοί χρησιμοποιούν τις διαλυμένες ενώσεις αζώτου (π.χ. αμμωνία, νιτρικά) ως θρεπτική πηγή αζώτου. Και αυτές όμως οι ενώσεις έλκουν την καταγωγή τους από το αέριο άζωτο. Κάποιοι οργανισμοί φρόντισαν για αυτό.

Μόνο ελάχιστοι οργανισμοί μπορούν να καταλύσουν τη διάσπαση του τριπλού δεσμού του αερίου αζώτου επειδή ακριβώς διαθέτουν το ένζυμο **νιτρογενάση**. Αυτοί είναι ορισμένα κυανοβακτήρια και άλλα βακτηρίδια. Και όμως σε αυτούς οφείλεται όλο το δεσμευμένο άζωτο στους οργανισμούς ή το διαλυμένο άζωτο στα νερά υπό οποιαδήποτε μορφή. Η «ειρωνεία της φύσης» είναι, ότι ενώ παρέχει μια ατελείωτη πηγή αζώτου (το άζωτο της ατμόσφαιρας) αυτό είναι απρόσιτο ως έχει. Χρειάστηκε και χρειάζεται η παρουσία των αζωτοβακτηρίων για να το κάνουν προσιτό σε όλους τους άλλους οργανισμούς. Είναι μια διαδικασία που κρατά δισεκατομμύρια χρόνια επιτελούμενη από αυτούς τους «ακούραστους» μετατροπείς.

Έχει υπολογιστεί ότι σε όλη τη βιόσφαιρα της Γης συνολικά υπάρχουν μερικά μόνο κιλά νιτρογενάσης. Και όμως αυτά είναι που κάθε έτος «καθηλώνουν» εκατομμύρια τόνους αζώτου για να τον κάνουν αφομοιώσιμο από όλους τους οργανισμούς.

Τα κυανοβακτήρια έχουν εξελίξει 3 διαφορετικούς μηχανισμούς προορισμένους να αποκλείουν το οξυγόνο από το μέρος του κυτταροπλάσματος όπου υπάρχει και δρα η νιτρογενάση. Ανάλογα με το είδος οι μηχανισμοί αυτοί δρουν στις παρακάτω κατηγορίες κυανοβακτηρίων.

1. Ετεροκυτικά νηματοειδή κυανοβακτήρια. Αφθονούν κυρίως στα γλυκά και υφάλμυρα νερά και δεσμεύουν το άζωτο στα ετερόκυτα. Τα ετερόκυτά τους περιβάλλονται από στρώμα βλέννας γλυκοπρωτεϊνης αδιαπερατής στο O_2 . Στα ετερόκυτά τους επισυμβαίνει κυκλική φωτοφωσφορύλιωση παράγοντας το αναγκαίο ATP για την αζωτοδέσμευση. Τα ετερόκυτά τους διαθέτουν επιπλέον μια ιδιαίτερης μορφής μυογλοβίνη που «σαρώνει» το κυτταρόπλασμα δεσμεύοντας την όποια ποσότητα οξυγόνου περισσέψει από την κυτταρική αναπνοή αποτρέποντας έτσι την αναστολή της δράσης της νιτρογενάσης. Επιπλέον το αέριο υδρογόνο που παράγεται στο ετερόκυτο αντιδρά με το οξυγόνο με αντίδραση «κροτούντος αερίου» (oxyhydrogen)

παράγοντας νερό. Σε αναερόβιο περιβάλλον με άφθονο άζωτο και διοξείδιο του άνθρακα, τόσο τα ετερόκυτά τους όσο και τα βλαστητικά τους κύτταρα μπορούν να καθηλώσουν το αέριο άζωτο.

2. Μη νηματοειδή κυανοβακτήρια που καθηλώνουν άζωτο στο σκοτάδι και υπό προϋποθέσεις και στο φως. Σε αυτά τα κυανοβακτήρια τα οποία είναι είτε μονοκύτταρα μονήρη, είτε μονοκύτταρα σε αποικιακές συναθροίσεις (χωρίς φυσικά ετερόκυτα), το περισσότερο άζωτο καθηλώνεται στο σκοτάδι όταν η φωτοσύνθεση σταματά και δεν παράγεται το ανασταλτικό της νιτρογενάσης οξυγόνο. Τα κυανοβακτήρια του γένους *Cyanothece* αζωτοδεσμεύουν ακόμα και σε συνθήκες συνεχούς φωτός καθώς για μερικές ώρες του 24ώρου επιβραδύνουν τη δραστηριότητα του φωτοσυστήματος II (PSII) μειώνοντας έτσι στο ελάχιστο την παραγωγή οξυγόνου. Κυανοβακτήρια του γένους *Synechococcus* καλλιεργημένα σε κύκλο φωτισμού 12-ώρες φως (L) : 12-ώρες σκότος (D) καθηλώνουν το περισσότερο άζωτο κατά το σκοτάδι. Αν στη συνέχεια η καλλιέργεια εκτεθεί σε συνεχή φωτισμό, τα κύτταρα συγχρονισμένα στον κίρκαδικό προηγούμενο ρυθμό (12L:12D) και ακολουθώντας το ενδογενές βιολογικό τους «ρολόι» (συμπεριλαμβανομένης της κυτταρικής τους διαίρεσης) εξακολουθούν να εναλλάσσουν φωτοσύνθεση και αζωτοδέσμευση. Η δραστηριότητα της νιτρογενάσης κορυφώνεται κατά την ώρα που αντιστοιχεί στο σκοτάδι του προηγούμενου κύκλου (12L:12D) που είχαν προσαρμοσθεί. Επαναφέροντας στην καλλιέργεια τον κύκλο αυτό (12L:12D), στη φάση του φωτός με τη φωτοσύνθεση παράγεται οξυγόνο και η νιτρογενάση απενεργοποιείται. Νέα νιτρογενάση πρέπει να συντεθεί κατά την επόμενη του φωτισμού σκοτεινή φάση.
3. Νηματοειδή κυανοβακτήρια χωρίς ετερόκυτα που καθηλώνουν άζωτο στο φως και στο σκοτάδι. Πρόκειται για θαλάσσια κυανοβακτήρια των γενών *Trichodesmium* και *Katagnymene* τα οποία αντιπροσωπεύουν τους πλέον αρχαίους τύπους αζωτοδεσμευτικών βακτηρίων. Δημιουργούν κυανοβακτηριακές ανθίσεις στους ωκεανούς οι οποίες είναι υπεύθυνες για την καθήλωση του 1/4 περίπου του συνολικώς δεσμευόμενου ωκεανίως αζώτου. Το τρίχωμα αυτών των κυανοβακτηρίων αν και δεν διαθέτει ετερόκυτα μπορεί να καθηλώνει άζωτο και κατά τη διάρκεια της ημέρας υπό αερόβιες συνθήκες. Αυτό το κατορθώνουν επειδή η αζωτοδέσμευση επιτελείται στα βλαστητικά κύτταρα του μεσαίου τμήματος του τριχώματος (που αποτελούν 10 – 15 % του συνόλου των κυττάρων) τα οποία καλούνται **διαζωτοκύτταρα**. Μόνο τα διαζωτοκύτταρα είναι ειδικευμένα να καθηλώνουν άζωτο ενώ τα υπόλοιπα βλαστητικά κύτταρα στα άκρα του τριχώματος έχουν «αναλάβει» τη φωτοσύνθεση. Τα διαζωτοκύτταρα χαρακτηρίζονται από πυκνότερο δίκτυο θυλακοειδών μεμβρανών και από λιγότερα αεροτόπια και κυανοφυκίνη. Τα *Trichodesmium* και *Katagnymene* ενδημούν σε τροπικές και υποτροπικές θάλασσες όπου το διαλυμένο οξυγόνο είναι λιγότερο κάτω

που βοηθά στη δημιουργία αναερόβιου περιβάλλοντος ενδοκυτταρικώς για να δράσει αποτελεσματικά η νιτρογενάση.

Αναπαραγωγή των κυανοβακτηρίων

Στα κυανοβακτήρια δεν υφίσταται φυλετική αναπαραγωγή όπου να εμπλέκονται κυτταρική μείωση και εξειδικευμένοι γαμέτες. Ούτε βακτηριακή σύζευξη (conjugation) σαν αυτή που συμβαίνει στα συνήθη βακτήρια φαίνεται να υφίσταται στα κυανοβακτήρια. Ανταλλαγή γονιδίων μεταξύ κυανοβακτηρίων είναι δυνατή μόνο μέσω ιικής μεταγωγής (viral transduction). Το κυρίαρχο βασικό «σενάριο» αναπαραγωγής στα κυανοβακτήρια είναι η **κυτταρική διχοτόμηση** (binary fission) (Σχήμα 3.32), διά της οποίας παράγονται δύο ισομεγέθεις απόγονοι από ένα κοινό πρόγονο χωρίς σχηματισμό χρωματοσωμάτων, χωρίς τη διαδικασία της κλασικής ευκαρυωτικής μίτωσης (άτρακτος μικροσωληνίσκων κ.λπ.). Η χρωματίνη του κυττάρου (η μάζα των αλυσίδων του DNA) απλώς διαχωρίζεται σε δύο ίσα μέρη. Η διχοτόμηση και ο διαχωρισμός των θυγατρικών κυττάρων επιφέρουν τον πολλαπλασιασμό τόσο στα μονοκύτταρα όσο και στα αποικιακά κυανοβακτήρια. Ανάλογα όμως με τον τύπο του θαλλού (μονοκύτταρος ή τρίχωμα) έχουμε και διάφορους τύπους πολλαπλασιασμού. Ετσι:



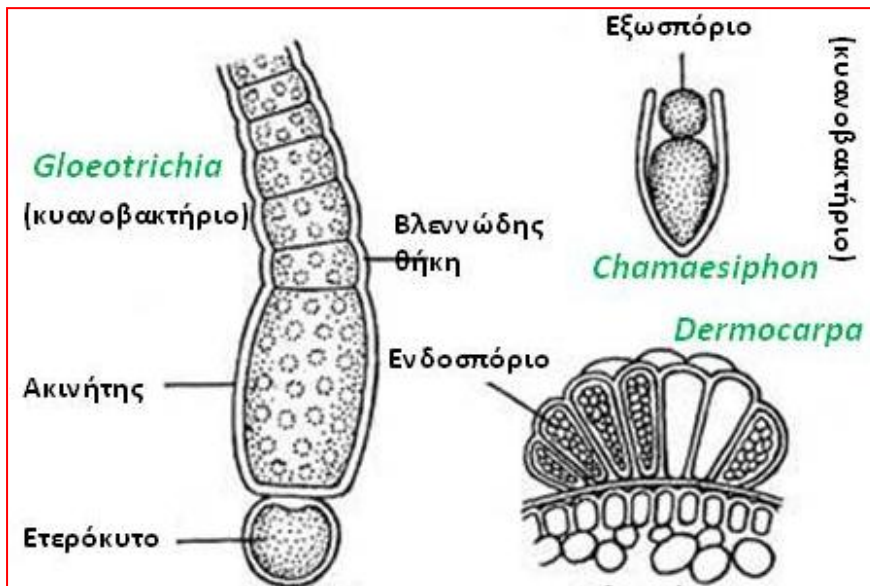
Σχήμα 3.32. Κυανοβακτήρια σε φάση πολλαπλασιασμού τους διά της κυτταρικής διχοτόμησης.

1. Μονοκύτταρα κυανοβακτήρια

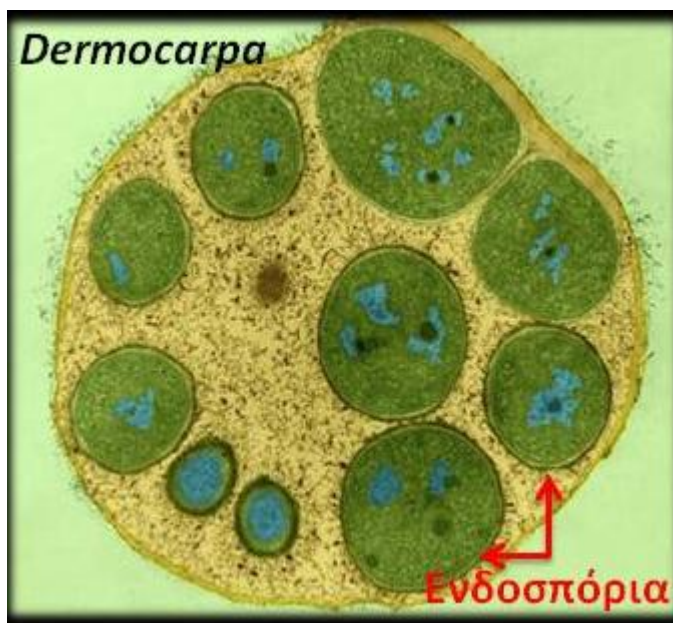
1.1. **Ενδοσπόρια ή βαιοκύτταρα.** Σε ορισμένα είδη (π.χ. *Dermocarpa prasina*) το πρωτόπλασμα του κυττάρου υφίσταται διαιρέσεις που καταλήγουν σε πολλούς μικρού και ανομοιογενούς μεγέθους σφαιρικούς ή σφαιρογωνιώδεις σπόρους που ονομάζονται **ενδοσπόρια** ή **βαιοκύτταρα** (σαν τα ενδοσπόρια των βακτηρίων). Αυτά ελευθερώνονται μέσω ειδικού πόρου του κυττάρου και εξελίσσονται μεγεθυνόμενα (χωρίς φάση ληθάργου) σε νέα άτομα (Σχήματα 3.33 & 3.34).

1.2. **Ναννοσπόρια.** Σε ορισμένα είδη κυανοβακτηρίων όπως του γένους *Microcystis* η κυτταρική διαίρεση συμβαίνει με πολύ ταχύ ρυθμό με

αποτέλεσμα να συσσωρεύονται πολλά μικροσκοπικά θυγατρικά κύτταρα εντός του πρωτοπλάσματος. Ονομάζονται ναννοσπόρια είναι παρόμοια με τα ενδοσπόρια και όπως αυτά απελευθερούμενα εξελίσσονται σε νέα άτομα.



Σχήμα 3.33. Η ποικιλία της παραγωγής σπορίων για την αναπαραγωγή διαφόρων ειδών κυανοβακτηρίων.

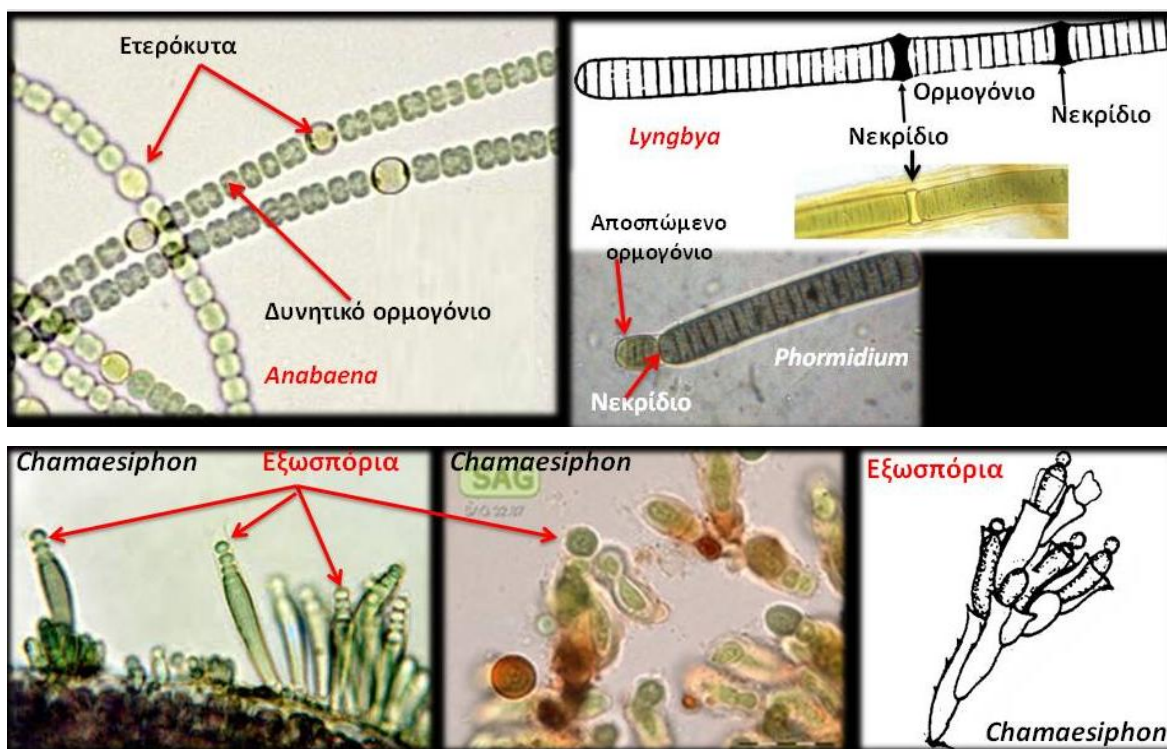


Σχήμα 3.34. Το είδος *Dermocarpa* σχηματίζει στο πρωτόπλασμά του με πολλαπλές διαιρέσεις πολλά αντίγραφα τα οποία υπό μορφή σφαιροειδή μεγαλώνουν ως ενδοσπόρια και με τη λύση του μητρικού κυττάρου απελευθερώνονται.

2. Πολυκύτταρα κυανοβακτήρια – τριχώματα

2.1. Ορμογόνια. Στα νηματοειδή (τριχωματικά) κυανοβακτήρια (π.χ. *Oscillatoria* κ.ά.) το τρίχωμα μπορεί να σπάσει σε μικρότερα τεμάχια τα οποία ονομάζονται ορμογόνια το καθένα αποτελούμενο από δύο, τρία ή περισσότερα κύτταρα (Σχήμα 3.35). Το σπάσιμο του τριχώματος και η απελευθέρωση του ορμογονίου γίνεται μέσω του ελεγχόμενου θανάτου και της κατάρρευσης του κυττάρου στη βάση του ορμογονίου το οποίο ονομάζεται **διαχωριστικός δίσκος** ή **νεκρίδιο**. Κάθε ορμογόνιο είναι κινητικό με ολισθητική ικανότητα και διά κυτταρικών διαιρέσεων δίδει νέο τρίχωμα. Τα κύτταρα του ορμογονίου είναι μικρότερα από τα του

μητρικού τριχώματος και δεν υπάρχουν ετερόκυτα. Σε μερικά είδη τα ορμογόνια διαθέτουν κενोटόπια αέρος που ρυθμίζουν την πλευστότητά του. Σε μερικά είδη (π.χ. *Oscillatoria*, *Cylindrospermum*) ολόκληρο το τρίχωμα μπορεί να πολυδιασπαθεί ενώ σε άλλα τα ορμογόνια προκύπτουν μόνο από θραύση των άκρων εξειδικευμένων τριχωμάτων. Τα κύτταρα του τριχώματος διαφοροποιούνται σε ορμογόνια όταν υπάρξει αλλαγή στις περιβαλλοντικές συνθήκες όπως μείωση ή αύξηση κάποιου θρεπτικού στοιχείου ή αλλαγή στην ένταση του φωτός. Σε διάφορα είδη τα ορμογόνια επιδεικνύουν θετικό φωτοτακτισμό κάτι που βοηθά το είδος να αποικίσει ευφωτικά μέρη. Στα ορμογόνια η φωτοσύνθεση είναι μειωμένης έντασης (70 %) καθώς στα κύτταρά τους έχει ανασταλεί η σύνθεση των φυκοβιολιπρωτεϊνών. Επιπρόσθετα έχει μειωθεί και η πρόσληψη εξωγενούς αμμωνίου (περί το 62 % αυτής των βλαστητικών κυττάρων). Από τα προϊόντα του μεταβολισμού τους πολλή ποσότητα προορίζεται για τη σύνθεση και έκκριση βλέννας που χρησιμοποιείται για την ολίσθηση του ορμογονίου, κατάσταση στην οποία παραμένει για 36 – 48 ώρες και κατόπιν αν υπάρχει έλλειψη ενωμένου αζώτου δημιουργούνται ετερόκυτα. Γενικώς η μετατροπή του ορμογονίου σε τρίχωμα με βλαστητικά κύτταρα ολοκληρώνεται μετά περίπου 96 ώρες.



Σχήμα 3.35. Η παραγωγή τμημάτων του τριχώματος ως ορμογόνια τα οποία αποκοπώμενα στις θέσεις των νεκριδίων του μητρικού θαλλού ή ανάμεσα σε ετερόκυτα ελευθερώνονται σχηματίζοντας νέα τριχώματα (άνω) και παραγωγή εξωσπορίων στα άκρα του τριχώματος (κάτω).

2.2. Ορμοσπόρια. Αναπτύσσονται στην ελεύθερη άκρη του τριχώματος (π.χ. *Westiella lanosa*), έχουν διαφορετικό σχήμα από τα υπόλοιπα φωτοσυνθετικά κύτταρα του τριχώματος και διά εκκρίσεως σχηματίζουν

παχύ κυτταρικό τοίχωμα. Εντός τους διά κυτταρικών διαιρέσεων σχηματίζονται σωμάτια σαν σπόροι τα ορμοσπόρια. Αυτά απελευθερούμενα αυξάνονται σε νέα τριχώματα.

2.3. Εξωσπόρια. Σε αυτή την περίπτωση (Σχήμα 3.35) στο ακραίο τμήμα του πρωτοπλάσματος των ακραίου κυττάρου του τριχώματος σχηματίζεται σπόρος το εξωσπόριο, το οποίο κατόπιν αποκόπτεται και αναπτύσσεται σε νέο τριχώμα (π.χ. *Chamaesiphon fuscus*).

2.4. Ακινήτες. Πρόκειται για κύτταρα τα οποία προκύπτουν από ορισμένα φωτοσυνθετικά κύτταρα του τριχώματος, μέσω πάχυνσης του κυτταρικού τοιχώματος, μεγέθυνσης του κυτταροπλασματικού χώρου, αποθήκευσης θρεπτικών ουσιών, αδρανοποίησης του φωτοσυστήματος των θυλακοειδών και από άποψη εμφάνισης, κιτρινωπού ή σκουρο-καφέ χρωματισμού. Ακινήτες μπορούν να σχηματιστούν είτε σε οποιαδήποτε θέση του τριχώματος, είτε γειτονικά σε ετερόκυτα (π.χ. *Anabaena echinospora*), είτε ενίοτε και κατ' ομάδες. Οι ακινήτες επιβιώνουν σε περιόδους ξηρασίας ή κρύου και "βλαστάνουν" όταν οι συνθήκες ξαναγίνουν καλές. Έχει αναφερθεί "βλάστηση" ακινητών από δείγμα στεγνού χώματος μετά από 70 χρόνια.

Μεταβολισμός και αύξηση στα κυανοβακτήρια

Στα κυανοβακτήρια απαντώνται 3 διαφορετικοί τρόποι απόκτησης ενέργειας και βάσει αυτών διακρίνονται σε:

- 1. Υποχρεωτικά φωτοαυτότροφα.** Φωτοσυνθέτουν και αυξάνονται μόνο παρουσία φωτός αποκτώντας ανόργανο άνθρακα από το CO₂. Στην κατηγορία αυτή περιλαμβάνονται και μερικά από τα κυανοβακτήρια που χαρακτηρίζονται ως **αυξότροφα**. Αυξότροφο σημαίνει ότι απαιτεί και μια ελάχιστη επιπλέον ποσότητα οργανικού άνθρακα η οποία είναι αυτή που υπάρχει στην απαιτούμενη βιταμίνη.
- 2. Προαιρετικώς χημειοετερότροφα.** Φωτοσυνθέτουν χρησιμοποιώντας CO₂ στο φως αλλά είναι ικανά να αυξάνονται και στο σκοτάδι χρησιμοποιώντας οργανική πηγή άνθρακα (**μικτότροφα**).
- 3. Φωτοετερότροφα.** Φωτοσυνθέτουν αλλά χρησιμοποιούν οργανικές ενώσεις ως πηγή άνθρακα (και όχι το CO₂). Στο σκοτάδι σταματά εντελώς η πρόσληψη άνθρακα (οργανικού ή CO₂).

Τα **μικτότροφα** (προαιρετικώς χημειοετερότροφα) κυανοβακτήρια μπορούν σε συνθήκες σκότους να χρησιμοποιούν μικρό μόνο αριθμό οργανικών ενώσεων: γλυκόζη, φρουκτόζη και 1-2 δισακχαρίτες. Αιτία για αυτό είναι το ό,τι χρησιμοποιούν ως κύρια μεταβολική οδό δημιουργίας ενέργειας από αποδόμηση σακχάρων, αυτή της **φωσφορικής πεντόζης**. Η μεταβολική οδός του κιτρικού οξέως (κύκλος του Krebs) είναι ατελής φθάνοντας μόνο μέχρι τη δημιουργία του α-κετογλουταρικού καθώς το κύτταρο δεν διαθέτει τα ένζυμα αφυδρογονάση του α-κετογλουταρικού και συνθετάση του σουκινυλ-CoA για να μετατρέψει το α-κετογλουταρικό σε σουκινυλ-CoA. Παρόλο που ο κύκλος του Krebs σε αυτά τα κυανοβακτήρια και σε αυτές τις συνθήκες δεν τους παρέχει ενέργεια (NADH και ATP), τους παρέχει εν τούτοις τους απαραίτητους «σκελετούς» άνθρακα στη μορφή του α-

κετογλουταρικού για να χρησιμοποιηθούν σε άλλες μεταβολικές οδούς. Η μεταβολική οδός της φωσφορικής πεντόζης στα κυανοβακτήρια δεν μπορεί να λειτουργήσει σε συνθήκες φωτός καθώς το προϊόν της φωτοσύνθεσης από τον κύκλο Calvin-Benson, 1,5 διφωσφορική ριβουλόζη δρα απαγορευτικά σε αυτή.

Παρόλο που αυτά τα κυανοβακτήρια αυξάνονται στο σκοτάδι, η αύξησή τους είναι πολύ αργή κάτι που οφείλεται στην οριακή παροχή ενέργειας, δηλαδή ATP, του οποίου η σύνθεση από την οξειδωση της 6-φωσφορικής γλυκόζης στη μεταβολική οδό της φωσφορικής πεντόζης είναι πολύ μικρή.

Τα κυανοβακτήρια παρουσιάζουν το εξής χαρακτηριστικό στο μεταβολισμό τους. Ενώ στους ευκαρυωτικούς οργανισμούς οι ποικίλοι μεταβολικοί οδοί ελέγχονται με μηχανισμούς καταστολής και ενεργοποίησης της βιοσύνθεσης των εμπλεκόμενων ενζύμων, αυτό απουσιάζει ή παρουσιάζεται ελάχιστα στα κυανοβακτήρια. Ως γνωστόν όταν το τελικό προϊόν μιας ενζυματικώς καταλυόμενης αντίδρασης συσσωρεύεται σε ποσότητα μεγαλύτερη (περίσσεια) από αυτή που χρειάζεται κάθε φορά το κύτταρο, το τελικό προϊόν (χημική ένωση ή μόριο) καταστέλλει τη δράση του ενζύμου που κατάλυσε τη δημιουργία του. Έτσι αποφεύγεται η κατασπατάληση των αρχικών αντιδρώντων μορίων (υπόστρωμα της αντίδρασης) και αυτά είναι διαθέσιμα και για άλλες απαιτούμενες βιοχημικές διαδικασίες του κυττάρου. Όταν όμως το τελικό προϊόν ξοδευτεί, η πτώση στη συγκέντρωσή του προκαλεί αυτή τη φορά ξανα-ενεργοποίηση του ίδιου ενζύμου και ξαναρχίζει η χημική αντίδραση παραγωγής του. Πρόκειται για μηχανισμούς **ανάδρασης** που συντονίζουν την ισορροπία της κυτταρικής βιοχημείας και οι οποίοι στα κυανοβακτήρια υπολειπούνται.

Απόρροια αυτής της υπολειτουργίας είναι η υπερπαραγωγή οργανικών ουσιών και μάλιστα αζωτούχων στο κυανοβακτηριακό κύτταρο, σε περίσσειες ποσότητες με αποτέλεσμα ένα μέρος από αυτές να εκκρίνεται στο περιβάλλον ως πεπτίδια. Η έκκριση αζωτούχων ενώσεων είναι σπατάλη δυνητικών μεταβολιτών για ποικίλες βιοσυνθέσεις, μεταβολιτών για τη σύνθεση των οποίων από το διοξειδίο του άνθρακα (και το ενωμένο άζωτο φυσικά) ξοδεύτηκε ενέργεια (ATP) και αποθηκεύτηκε ενέργεια (αναγωγική δύναμη π.χ. NADH). Αιτία για τα παραπάνω φαίνεται ότι είναι ο ατελής μηχανισμός ελέγχου της βιοσύνθεσης των αμινοξέων στα κυανοβακτήρια. Οντας ανάκατα να ρυθμίσουν επακριβώς το ρυθμό σύνθεσης εκάστου των αμινοξέων για την κατασκευή των πρωτεϊνών τους, τα κύτταρα καταφεύγουν στην υπερπαραγωγή τους για να μην λείπει κανένα τους κατά την πρωτεϊνοσύνθεση. Ο,τι περισσέψει αποτελεί κατόπιν το υλικό που εκκρίνεται ως πεπτίδια.

Η έλλειψη του μηχανισμού της ενζυμικής ανάδρασης (καταστολή-ενεργοποίηση-καταστολή, κ.ο.κ.) στα κυανοβακτήρια, σημαίνει ότι εξελικτικώς στα φύκη γενικώς, πρώτα αναπτύχθηκαν οι μεταβολικές διεργασίες και κατόπιν οι μηχανισμοί αυτορύθμισής των. Υπό αυτή τη θεώρηση συγκριτικά με τα ευκαρυωτικά φύκη, τα κυανοβακτήρια

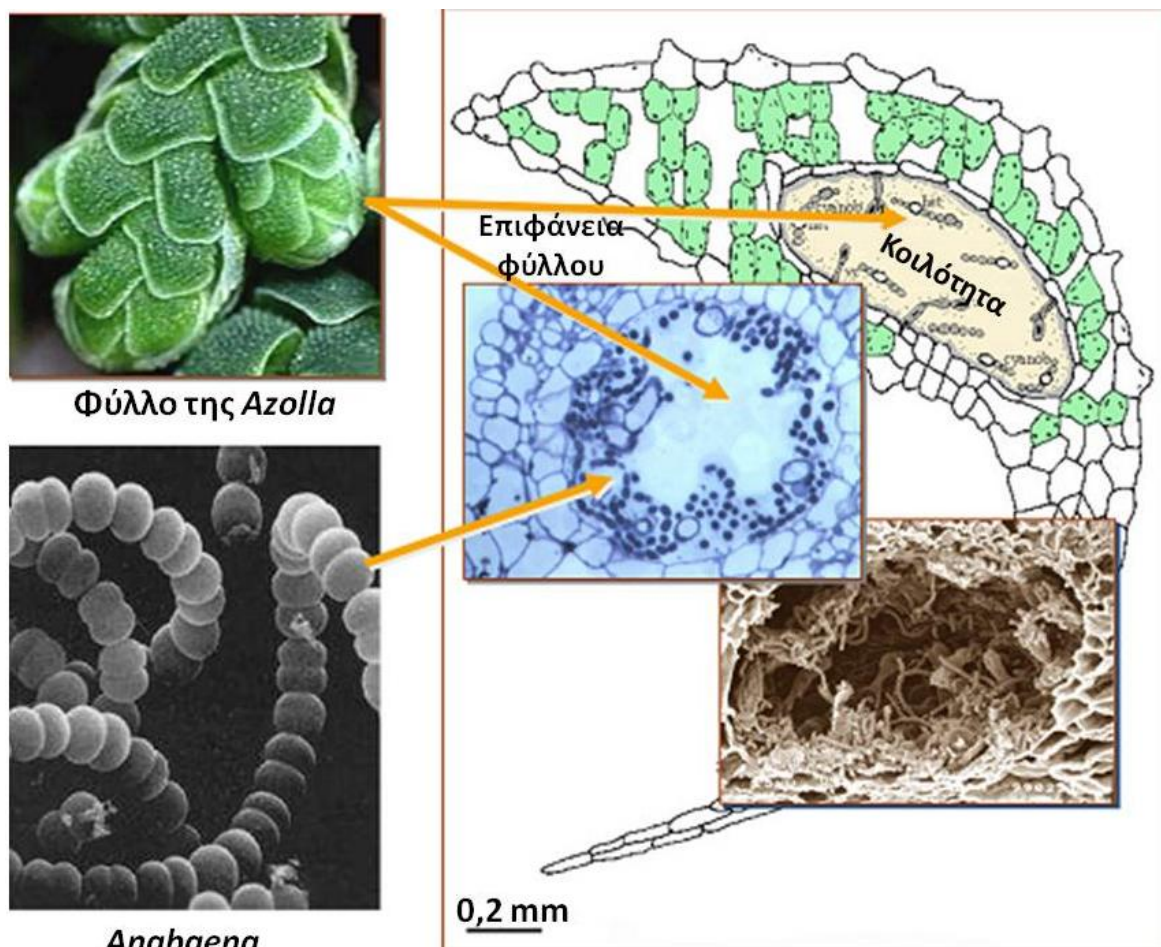
φαίνονται και σε αυτό το επίπεδο πιο «πρωτόγονα», καθώς δεν εξέλιξαν μηχανισμούς ανάδρασης των βιοχημικών αντιδράσεων ούτε στο επίπεδο της εκάστοτε χημικής αντίδρασης αυτής καθ' αυτής, ούτε σε επίπεδο «σημάτων-εντολών» ενεργοποίησης-απενεργοποίησης γονιδίων που κωδικοποιούν για τη σύνθεση των ενζύμων. Εκ πρώτοις φαίνεται ότι συγκριτικά με τα ευκαρυωτικά φύκη τα κυανοβακτήρια μειονεκτούν. Ανίκανα να διοχετεύσουν την υπερπαραγωγή των οργανικών τους ενώσεων σε χρησιμοποιούμενες ενώσεις τη «σπαταλούν» εκκρίνοντάς τη. Μια τέτοια πολυτέλεια δεν θα επέτρεπε σε κανένα οργανισμό να αντέξει στον ανταγωνισμό με άλλα είδη στον εκάστοτε οικολογικό θώκο. Όμως τα κυανοβακτήρια είναι ειδικώς προικισμένα με δυνατότητες που τα ευκαρυωτικά φύκη δεν διαθέτουν. Ό,τι μπορεί να δράσει περιοριστικά για την αύξηση των ευκαρυωτικών φυκών για τα κυανοβακτήρια δεν αποτελεί εμπόδιο. Για παράδειγμα το φως. Τα κυανοβακτήρια διαθέτοντας εκτός από χλωροφύλλες και καρωτινοειδή (που έχουν τα ευκαρυοφύκη) και φυκοβιλιπρωτεΐνες, εκμεταλλεύονται πρακτικώς όλο το φάσμα του ορατού φωτός. Προστατευμένα και από την υπεριώδη ακτινοβολία ζουν ανεμπόδιστα στην επιφάνεια. Προικισμένα με τη δυνατότητα της αζωτοδέσμευσης δεν εξαρτώνται από το πόσο ενωμένο άζωτο υπάρχει διαθέσιμο στο νερό. Επιπλέον παράγουν και τοξίνες οι οποίες δρουν απαγορευτικά για την αύξηση γειτονικών τους ανταγωνιστών. Δεν είναι να απορεί κανείς λοιπόν για το ό,τι τα κυανοβακτήρια κατακλύζουν τα νερά ακόμα και με τη σπατάλη ουσιών που πραγματοποιούν. Και αυτή η σπατάλη βέβαια των εκκρινόμενων περισσευούμενων πεπτιδίων τους είναι που αποτελεί και μια λιπαντική «ευλογία» αζώτου για τα νερά, καθώς αποτελεί την πλεονάζουσα υπερπαραγωγή της αζωτοδέσμευσής τους από την οποία επωφελούνται και οι υπόλοιποι φωτοσυνθέτες.

Συμβίωση κυανοβακτηρίων με ευκαρυώτες

Σχετιζόμενη με τον ιδιαίτερο μεταβολισμό τους είναι και η ιδιότητα της συμβίωσης των κυανοβακτηρίων με άλλους οργανισμούς. Ποικίλοι οργανισμοί συμβιώνουν με αυτά (σύμφωνα με τα μελετηθέντα): πρωτόζωα (κυρίως βλεφαριδωτά), μικροφύκη (διάτομα, δινομαστιγωτά), φυτά (βρυόφυτα, πτεριδόφυτα, γυμνόσπερμα, αγγειόσπερμα), μύκητες και ζώα (σπόγγιοι, ασκίδια, εχιουροειδή, προνύμφες εντόμων). Διακρίνουμε δύο τύπους συμβίωσης, αυτόν κατά τον οποίο το κυανοβακτήριο ζει εξωκυτταρικώς στον συμβιώτη του και αυτόν στον οποίο ζει εντός του κυττάρου του (ενδοκυτταρικώς-**ενδοσυμβίωση**).



Σχήμα 3.36. Εξωκυτταρική ενδοσυμβίωση του κυανοβακτηρίου *Anabaena* στα φύλλα του πτεριδόφυτου *Azolla* και του *Nostoc* στις ρίζες του φοινικοειδούς *Cycas*.



Σχήμα 3.37. Λεπτομέρεια της θέσης του ενδοσυμβιώτη (κυανοβακτήριο *Anabaena*) στην κοιλότητα των φύλλων του ξενιστή (πτεριδόφυτο *Azolla*).

Εξωκυτταρική συμβίωση

Οι πιο αντιπροσωπευτικές και καλώς μελετημένες περιπτώσεις είναι αυτές των **λειχηνών** (μύκητες και ευκαρυοφύκη ή κυανοβακτήρια) και αυτή της υδρόβιας φτέρης (πτεριδόφυτο) ***Azolla*** (στα φύλλα του) και του φοινικοειδούς ***Cycas*** (στις ρίζες του) με τα κυανοβακτήρια *Anabaena azollae* και *Nostoc* (Σχήματα 3.36 & 3.37). Οι λειχήνες αποτελούν την πιο κοινή περίπτωση εξωκυτταρικής συμβίωσης. Στους λειχήνες υπάρχει ένας ασκομύκητας (κυρίως) ο λεγόμενος **μυκοβιώτης**, ανάμεσα στο μυκήλιο του οποίου βρίσκονται τα κύτταρα του φωτοσυνθετικού φυκικού συμβιώτη (**φυκοβιώτης**) τα οποία ανήκουν σε ένα μόνο είδος που μπορεί να είναι: κυρίως ευκαρυωτικό χλωροφύκος ή ξανθοφύκος (π.χ. *Verrucaria*) ή κυανοβακτήριο (στο 8 % περίπου των γνωστών λειχηνών). Οι λειχήνες αποτελούν ιδιότυπες ζωντανές οντότητες οι οποίες κατατάσσονται στους μύκητες επειδή ο μυκοβιώτης (ο μύκητας) αναπαράγεται έντονα σεξουαλικά ενώ το φύκος συνήθως όχι. Στη συμβιωτική τους σχέση ο φυκοβιώτης φωτοσυνθέτει και προσφέρει στο μυκήλιο τον ενσωματωμένο άνθρακα του CO₂ υπό μορφή απεκκριθείσας γλυκόζης (περί το 40 % της παραγομένης), την οποία ο μυκοβιώτης μετατρέπει σε μανιτόλη και την μεταβολίζει. Ετσι υπάρχει

όφελος για το μυκήλιο από το προϊόν που του προμηθεύει το φύκος, όμως η ωφέλεια για το φύκος είναι περιορισμένη και ίσως έγκειται σε κάποιου είδους προστασία στην αφυδάτωση μόνο καθώς το φύκος στον λειχήνα παρουσιάζει μειωμένη αύξηση και μειωμένη ικανότητα στην πρόσληψη CO_2 και NH_4^+ συγκριτικά με την περίπτωση της ελεύθερης διαβίωσής του.

Η παραπάνω ετεροβαρής σχέση ως προς την ωφέλεια που αποκομίζει ο φυκοβιώτης από τη συμβίωση μύκητα-φύκους, απαλύνεται και γίνεται περισσότερο αμοιβαία στην περίπτωση του πτεριδόφυτου *Azolla* με το συμβιωτικό του κυανοβακτήριο *Nostoc*. Ο,τι χάνει από άποψη φωτοσυνθετικής παραγωγής το *Nostoc* το αναπληρώνει λαμβάνοντας σάκχαρα από το φυτό ενώ με την αζωτοδεσμευτική του ικανότητα παρέχει τόσο στον εαυτό του όσο και στον φιλοξενούντα οργανισμό ενωμένο άζωτο. Η αζωτοδέσμευση που πραγματοποιεί το *Nostoc* είναι πολύ εντονότερη και τα ετερόκυτά του πολύ περισσότερα και 3-4 φορές μεγαλύτερα από τα αντίστοιχα των ελεύθερων μη συμβιωτικών τριχωμάτων του. Μεγαλύτερα είναι επίσης εκτός από τα ετερόκυτα και τα υπόλοιπα βλαστητικά κύτταρά του. Επιπλέον υπάρχει και αύξηση κατά 5-10 φορές στην παραγωγή των κινητικών ορμογόνιων του κάτι που εξυπηρετεί την εξάπλωσή του σε μεγαλύτερο μέρος του θαλλού της *Azolla* καθώς και σε άλλα άτομα του φυτού.

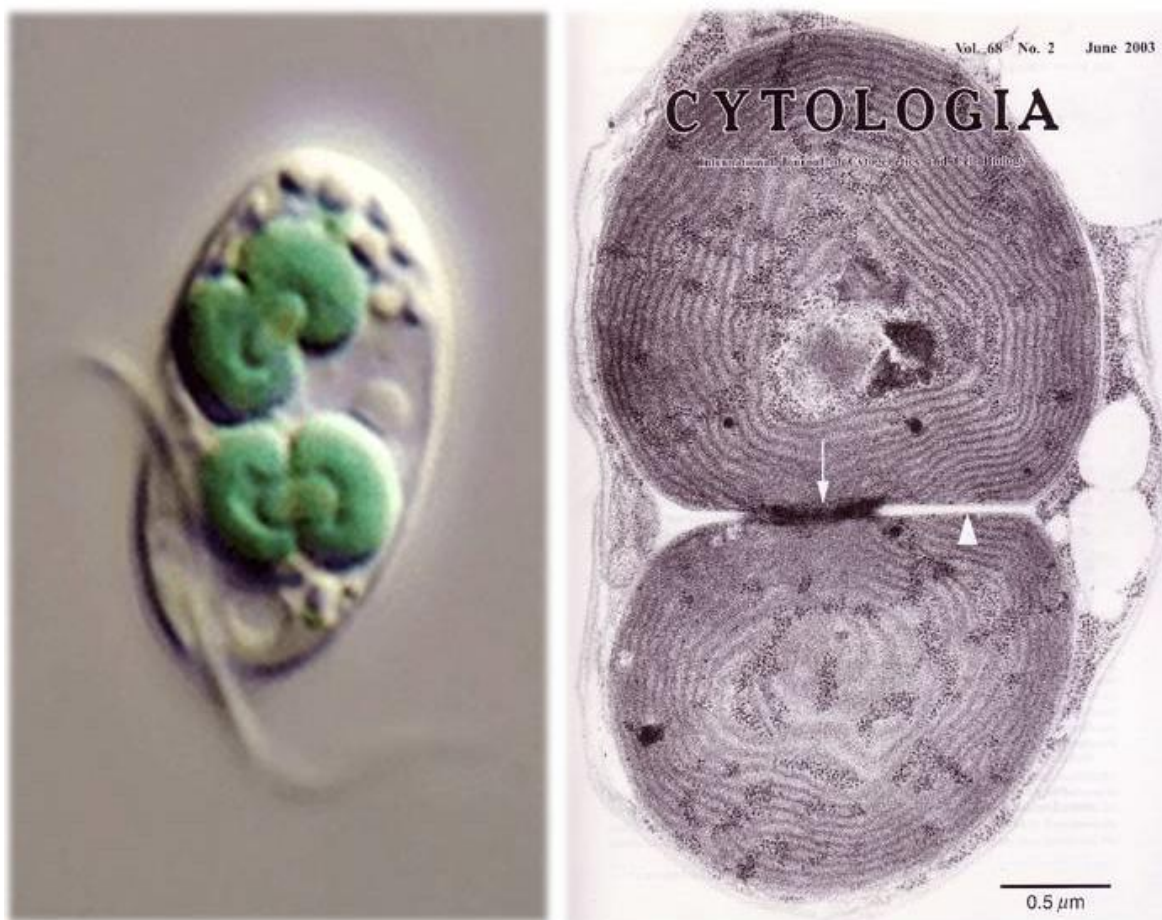
Στην *Azolla* εκτός από τον περιστασιακό συμβιώτη *Nostoc* απαντάται και ο υποχρεωτικώς συμβιώτης του που είναι το κυανοβακτήριο *Anabaena azollae* το οποίο αναπτύσσεται στις ραχιαίες κοιλότητες των φύλλων του (Σχήμα 3.37). Το *Anabaena* είναι τόσο πολύ στενά συνδεδεμένο με την ύπαρξη της *Azolla*, που ακόμα και οι αναπαραγωγικές κύστεις της *Azolla* μεταφέρουν μαζί τους και τριχώματα του *Anabaena*. Το αζωτοδεσμευτικό *Anabaena* εκκρίνει κάποια από την ποσότητα του ενωμένου αζώτου που δημιουργεί στην κοιλότητα του φύλλου για να απορροφηθεί εκεί από την *Azolla*. Τα ετερόκυτα στο *A. azollae* καταλαμβάνουν το 30 % περίπου των κυττάρων του, από τα υψηλότερα ποσοστά που παρουσιάζονται στα κυανοβακτήριο, με το αντίστοιχο ποσοστό για άλλα είδη ελευθέρως διαβιούντων *Anabaena* να είναι μόνο 8 %.

Στην Απω Ανατολή το φυτό *Azolla* χρησιμοποιείται από αρχαιοτάτων χρόνων ως λιπαστική-«μηχανή» για τις ορυζοκαλλιέργειες λόγω ακριβώς του υψηλού περιεχομένου αζώτου που ως ενωμένο άζωτο-λίπασμα εκκρίνεται από το δίδυμο συμβιωτών φυτού-κυανοβακτηρίου στο νερό (περί τα 3 kg ατμοσφαιρικού αζώτου- N_2 /εκτάριο / ημέρα προσφέρεται ως ενωμένο άζωτο στην ορυζοκαλλιέργεια). Εκτός από το άζωτο η αποσύνθεση των νεκρών θαλλών της *Azolla* προσφέρει στην ορυζοκαλλιέργεια και πλήθος άλλων θρεπτικών στοιχείων (K, P, Zn, Fe).

Ενδοκυτταρική συμβίωση

Οι ενδοκυτταρικές συμβιώσεις των κυανοβακτηρίων είναι περισσότερο εξειδικευμένες από τις αντίστοιχες εξωκυτταρικές και δεν είναι δυνατή η καλλιέργεια του κυανοβακτηρίου έξω από τα κύτταρα του

οικοδεσπότη οργανισμού τους. Ιδιαίτεροι όροι έχουν καθιερωθεί για να περιγράψουν τους συμβιώτες στην ενδοκυτταρική συμβίωση. Ετσι **κυανέλλη** (πλ. κυανέλλες) καλούνται τα ενδοκυτταρικά κυανοβακτήρια και **κυάνωμα** τα φιλοξενούντα κύτταρα (κυρίως στο Φύλο Γλαυκόφυτα) (Σχήμα 3.38). Κυανέλλες απαντώνται σε ευρεία ποικιλία κυανωμάτων γεγονός που σημαίνει ότι είναι κατάληξη διαφόρων παράλληλων εξελίξεων και όχι ενός μοναδικού εξελικτικού συμβάντος. Κάποιο από αυτά τα συμβάντα είναι πιθανόν να οδήγησε στην ανάπτυξη των χλωροπλαστών όταν ένα κυανοβακτήριο στο εσωτερικό του οικοδεσπότη κυττάρου ανάλαβε το ρόλο του φωτοσυνθετικού πλαστιδίου (χλωροπλάστη) στην **ενδοσυμβίωση**.



Σχήμα 3.38. Ενδοκυτταρική συμβίωση (ενδοσυμβίωση) στο γλαυκόφυτο *Cyanophora paradoxa* (αριστερά) στο κύτταρο του οποίου φαίνονται 2 πράσινα συμβιωτικά κυανοβακτήρια σε διαίρεση (κυανέλλες) και δεξιά μεγέθυνση μιας κυανέλλης για να δειχθεί η τυπική κυανοβακτηριακή της δομή (κεφαλή βέλους: διάφραγμα περιέχον πεπτιδογλυκάνη, βέλος: "ισθμός" διαίρεσης).

Προφανώς ενδοσυμβίωση μπορεί να γίνει μόνο από μονοκύτταρα κυανοβακτήρια στο εσωτερικό ενός ευκαρυωτικού κυττάρου. Τέτοια είναι η περίπτωση διάφορων κοραλλιών τα οποία φιλοξενούν εκτός από αζωτοδεσμευτικά κυανοβακτήρια ενδοκυτταρικά στα κενοτόπια των επιθηλιακών κυττάρων τους, και συμβιωτικές ζωοξανθέλλες δηλαδή δινομαστιγωτά στην επιφάνεια των επιθηλιακών ιστών τους. Τα δινομαστιγωτά παράγουν γλυκερόλη η οποία μεταφέρεται στα

κυανοβακτήρια. Εκεί η γλυκερόλη καταβολίζεται και παράγει πρωτόνια τα οποία αντιδρούν με το οξυγόνο που παράγεται από τη φωτοσύνθεση των κυανοβακτηρίων σχηματίζοντας νερό. Η γρήγορη κατανάλωση του οξυγόνου ελαχιστοποιεί τα ενδοκυτταρικά του επίπεδα και έτσι η νιτρογενάση μπορεί να λειτουργήσει και να καθλώσει το μοριακό άζωτο. Μια θαυμαστή συμβιωτική σχέση από την οποία όλοι επωφελοούνται (κοράλι-δινομαστιγωτό-κυανοβακτήριο).

Οικολογία των κυανοβακτηρίων

Τόσο το νερό όσο και το έδαφος αποτελούν το περιβάλλον των κυανοβακτηρίων. Στο νερό όμως σε κάθε τύπο οικοσυστήματος είναι που αφθονούν και πολλές φορές κυριαρχούν συγκριτικά με τους άλλους υδρόβιους φωτοσυνθέτες. Απαντούν σε εσωτερικά (λίμνες, ποτάμια), παράκτια και ωκεάνια νερά καθώς και σε ακραία περιβάλλοντα (θερμοπηγές, υπεραλατότητα) χωρίς ανταγωνισμό από άλλους φωτοσυνθέτες (εξαιρέση τα αλοανθεκτικά χλωροφύκη π.χ. *Dunaliella salina*). Πολλά είδη τους, κοσμοπολιτικά φυτοπλαγκτονικά, κυριαρχούν στο φυτοπλαγκτόν των λιμνών και των ωκεανών όπου καθορίζουν σε μεγάλο βαθμό τις ωκεάνιες βιολογικές διεργασίες.

Πολλά είδη τους ζουν στο χερσαίο περιβάλλον, από άγονα εδάφη (π.χ. ηφαιστειακή στάχτη), έως αμμόδεις εκτάσεις και βράχια επιτελώντας σημαντικό ρόλο στην ανακύκλωση των θρεπτικών στοιχείων. Κυανοβακτήρια είναι οι πρώτοι φωτοσυνθέτες που αποικίζουν για πρώτη φορά τις όποιες γυμνές περιοχές εδάφους και βράχων. Εποικίζουν ακραία περιβάλλοντα ως προς τη θερμοκρασία (υψηλή ή χαμηλή), υπεράλμυρες λίμνες (π.χ. Νεκρά Θάλασσα), τους πόλους (Αρκτική-Ανταρκτική), χιονισμένες κορυφές, παγετώνες, θερμές πηγές και σπήλαια με απόλυτο σκοτάδι. Ειδικά στις ψυχρές θάλασσες των πόλων (και στις όποιες λίμνες της Ανταρκτικής) επικρατούν τα κυανοβακτήρια στο φυτοπλαγκτόν ιδιαίτερα κατά το τέλος του καλοκαιριού. Τέτοια κυανοβακτήρια καλούνται **ψυχρότροφα** και μπορούν να αντέχουν το εξοντωτικό κρύο του χειμώνα και κατόπιν να πολλαπλασιάζονται το καλοκαίρι, ενώ υπάρχουν και άλλα είδη κυανοβακτηρίων τα **ψυχρόφιλα** τα οποία προτιμούν να ζουν σε θερμοκρασίες νερού χαμηλότερες των 15 °C. Η δυνατότητα των προσαρμογών τους είναι τέτοια που αποτελούν από τους πρώτους υποψήφιους για την ενδεχόμενη πρώτη «σπορά» γαιοποίησης πετρωδών πλανητών, στόχων μελλοντικού αποικισμού (πλανήτη Αρης). Γενικώς τα κυανοβακτήρια απαντώνται σε όλα σχεδόν τα περιβάλλοντα της Γης και μόνο το pH του νερού ή του χρώματος τα περιορίζει. Δεν υπάρχουν κυανοβακτήρια σε pH <5 και σπανίζουν σε pH 5-6. Με άλλα λόγια μπορούμε να τα θεωρήσουμε ότι προτιμούν την αλκαλική περιοχή του pH (μερικά μάλιστα όπως η *Arthrospira* pH της περιοχής του 9).

Περιβάλλον γλυκού νερού

Στο γλυκό νερό είναι που τα κυανοβακτήρια γίνονται περισσότερο αντιληπτά από τον άνθρωπο καθώς οι συχνές πληθυσμιακές τους ανθίσεις είναι ορατές ως πυκνές χρωματισμένες μάζες. Η μάζα τους

μπορεί με τον κυματισμό να συσσωρευτεί στην ακτή σχηματίζοντας μια επιφανειακή κυανοπράσινη κρούστα (Σχήμα 3.39).



Σχήμα 3.39. Επιφανειακές κρούστες κυανοβακτηριακών μαζών σε στάσιμα νερά.



Σχήμα 3.40. Πυκνή μάζα του επιλιθικώς αναπτυσσόμενου κυανοβακτηρίου *Rivularia*.

Τις πιο συνηθισμένες ανθίσεις προκαλούν τα είδη *Anabaena*, *Microcystis*, *Aphanizomenon*, *Lyngbya*, *Gloeotrichia* και *Oscillatoria* τα οποία αν και υπάρχουν στις λίμνες καθόλο το χρόνο, «ανθίζουν» πληθυσμιακώς κατά το τέλος του καλοκαιριού-αρχές φθινοπώρου επειδή και λόγω:

1. Η υψηλότερη θερμοκρασία ($> 20^{\circ}\text{C}$) γίνεται βέλτιστη για το μεταβολισμό τους.
2. Της ισχυρής τους «έλξης» για δέσμευση (εις βάρος των άλλων αυτότροφων ειδών) και των οριακώς εναπομεινάντων θρεπτικών ιόντων ενώσεων του φωσφόρου και του αζώτου.
3. Της ικανότητάς τους να ρυθμίζουν την πλευστότητά τους ώστε να βρίσκονται πάντοτε στο ιδανικό βάθος για να εκμεταλλεύονται την ηλιακή ακτινοβολία και τα όποια σημεία με περισσότερα θρεπτικά.
4. Της αποτελεσματικότερης φωτοσυνθετικής συσκευής απορρόφησης του φωτός που διαθέτουν συγκριτικά με τους άλλους φωτοσυνθέτες ακόμα και σε συνθήκες σκίασης.

Παρόλο που οι παραπάνω αναφερόμενες ανθίσεις αφορούν κυρίως νηματοειδή κυανοβακτήρια, στο φυτοπλαγκτόν των λιμνών (όπως και των ωκεανών) είναι τα μονοκύτταρα είδη (πικοφυτοπλαγκτόν) των κυανοβακτηρίων που επικρατούν ποσοτικώς (π.χ. *Synechococcus*).

Παράκτιο περιβάλλον

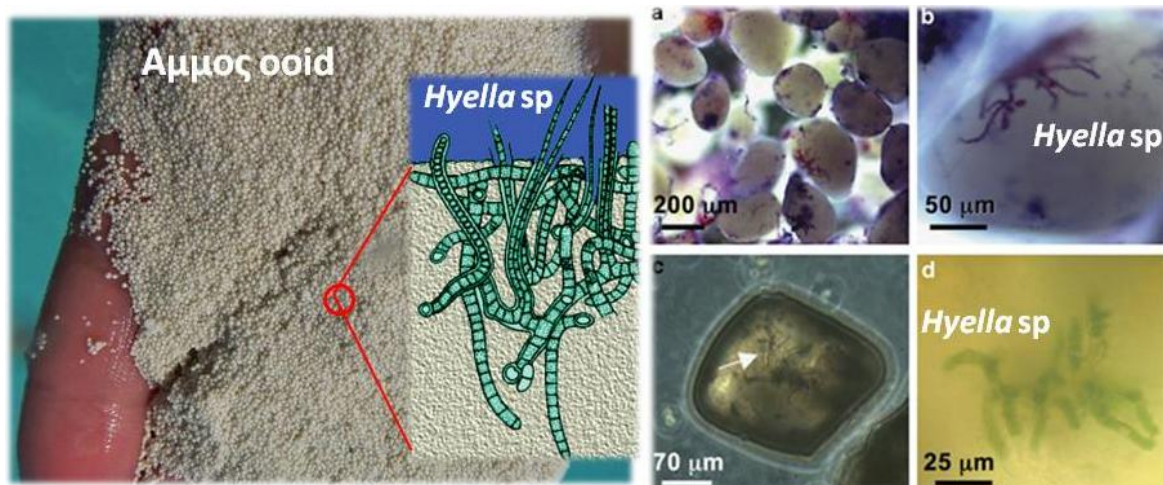
Στις παραλίες τα κυανοβακτήρια απαντώνται ως σκούρο φιλμ (μεμβράνη-γλίτσα-περίφυτον) στην επιφάνεια των βράχων στο εξώτερο

όριο της παλιρροιακής ζώνης. Το εύρος της ζώνης όπου απαντώνται καθορίζεται από την εσωτερική ζώνη των πεταλίδων και άλλων υφαλοστροφακώδερμων που «βόσκουν» στο κυανοβακτηριακό στρώμα και την εξωτερική όπου αναπτύσσονται οι θαλάσσιοι λειχήνες (π.χ. *Lichina*, *Xanthoria*, *Verrucaria*) που έχουν ως φυκοβιώτη κυανοβακτήρια (π.χ. *Calothrix*). Όσο πιο εκτεθειμένη είναι η ζώνη των περιφυτικών-**επιλιθικών** κυανοβακτηρίων (*Phormidium*, *Nodularia*, *Gloeothecae*, *Rivularia*, *Nostoc*, κ.ά.) (Σχήματα 3.40 & 3.41) στον αέρα και στον ψεκασμό από το κύμα, τόσο μεγαλύτερο και το εύρος των βράχων όπου αναπτύσσονται. Στις πιο εκτεθειμένες στον αέρα περιοχές το περιφυτικό φιλμ είναι λεπτό ενώ στις πιο προστατευμένες παχύτερο μέχρι και 5 mm. (Σχήμα 3.41). Η μεγαλύτερη ανάπτυξη του απαντάται σε ασβεστολιθικού ή ψαμμιτικού τύπου βράχους. Τα περισσότερα από τα κυανοβακτήρια της παραλιακής ζώνης είναι αζωτοδεσμευτικά συμβάλλοντας τα μέγιστα στην παραγωγικότητα των βραχωδών και κοραλλιογενών υφάλων.



Σχήμα 3.41. Πυκνές μάζες του επιλιθικού κυανοβακτηρίου *Nostoc* οι οποίες εκτεθειμένες στον αέρα δημιουργούν παχύ στρώμα.

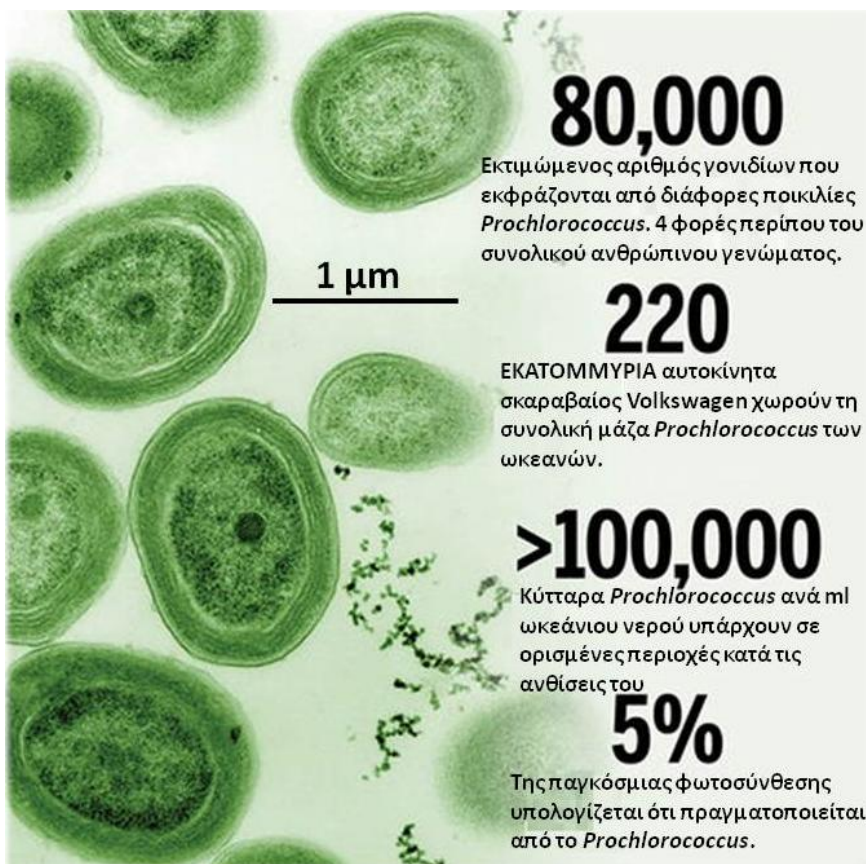
Στις τροπικές θάλασσες όπου σχηματίζονται σφαιρικοί κόκκοι (0,2 – 2 mm σε διάμετρο) αποτελούμενοι από στρωματικές διαδοχικές εναποθέσεις ανθρακικού ασβεστίου (μέσω φυσικής κατακρήμνισης), η λεγόμενη άμμος **ooids**, αναπτύσσονται αποικίες του **ενδολιθικού** κυανοβακτηρίου *Hyella* spp. το οποίο «τρυνά» το ooid και αναπτύσσεται εντός του (Σχήμα 3.42).



Σχήμα 3.42. Το ενδολιθικό κυανοβακτήριο *Hyella* και η ανάπτυξη του εντός των κόκκων της άμμου τύπου ooids.

Ωκεάνιο περιβάλλον

Το μεγαλύτερο μέρος της ωκεάνιας φωτοσυνθετικής παραγωγής επιτελείται από κυανοβακτήρια που ανήκουν στο **πικοφυτοπλαγκτόν** (κύτταρα μικρότερα των 2 μm) και αποτελούνται κατά το μέγιστον από μονήρη κοκκοειδή κύτταρα των γενών ***Prochlorococcus*** (Σχήμα 3.43), *Synechococcus* και *Synechocystis*, με συνήθεις συγκεντρώσεις περί τα 10.000 κύτ./ml. Παρόλο το μικρό τους μέγεθος μπορούν να παρατηρηθούν εύκολα με μικροσκόπιο φθορισμού επειδή αυτοφωσφορίζουν λόγω των πολλών φυκοβιλιπρωτεϊνών τους (εκτός του *Prochlorococcus*). Το μικρό τους μέγεθος τους προσφέρει το πλεονέκτημα της σχεδόν μηδενικής βύθισης διατηρώντας τα σε ιδανική πλαγκτονική κατάσταση, καθώς επίσης λόγω του ευνοϊκού λόγου επιφάνειας : όγκο που τα χαρακτηρίζει, ο ρυθμός διάχυσης των διαλυμένων θρεπτικών εντός των κυττάρων τους είναι πολύ αποτελεσματικότερος σε επίπεδο πληθυσμού συγκριτικά με το μεγαλύτερο σε κύτταρα άλλο φυτοπλαγκτόν. Επιπλέον στο μικρό τους κύτταρο οι περιεχόμενες φωτοσυνθετικές χρωστικές απορροφούν αναλογικώς περισσότερο φως συγκριτικά με χρωστικές βυθισμένες σε μεγαλύτερη ποσότητα πρωτοπλάσματος άλλων ειδών με ογκωδέστερα κύτταρα. Έτσι μπορούν και φωτοσυνθέτουν αποτελεσματικά ακόμα και με το 1/50 της φωτεινής έντασης μιας ηλιόλουστης ημέρας.



Σχήμα 3.43. Τα εκπληκτικά οικολογικά χαρακτηριστικά του μικροσκοπικού κυανοβακτηρίου *Prochlorococcus* που κατακλύζει τους ωκεανούς. Μέχρι τα μέσα της 10ετίας του 1980 η αφθονία του δεν είχε κατανοηθεί επαρκώς.

Λόγω των παραπάνω πλεονεκτημάτων τους το ωκεάνιο κυανοβακτηριακό πικοφυτοπλαγκτόν αφθονεί και σε νερά του ανοικτού ωκεανού φτωχά σε θρεπτικά όπου το άλλο φυτοπλαγκτόν ελάχιστα

μπορεί να εκμεταλλευθεί την ελάχιστη ποσότητα διαλυμένων θρεπτικών. Στην ευφωτική ζώνη καταλαμβάνει όλο το βάθος της αλλά συγκεντρώνεται κυρίως στα κατώτερα στρώματά της όχι επειδή βυθίζεται αλλά επειδή εκεί (που το άλλο φυτοπλαγκτόν «υποφέρει») βρίσκει περισσότερα θρεπτικά που ανέρχονται από τον πυθμένα. Στα κατώτερα στρώματα μπορεί και δεσμεύει το όποιο ελάχιστο φως φθάνει μέχρι εκεί, καθώς μάλιστα η μεγάλη ποσότητα της χρωστικής φυκοερυθρίνη που περιέχει του επιτρέπει να απορροφά το μπλε-πράσινο μέρος του φάσματος που μόνο αυτό διεισδύει στα μεγάλα βάθη (μέχρι 200 m).

Εκτός από το κυανοβακτηριακό πικοφυτοπλαγκτόν και τα μεγαλύτερα κυανοβακτηριακά είδη με κύριο εκπρόσωπο το νηματοιδές αζωτοδεσμευτικό ***Trichodesmium*** καταλαμβάνουν σημαντικό μέρος του ωκεάνιου φυτοπλαγκτού. Το *Trichodesmium* ανθίζει συχνά σε τροπικές και υποτροπικές θάλασσες σε τέτοιο βαθμό που σχηματίζει τεράστιες χρωματισμένες ζώνες στην επιφάνεια (Σχήμα 3.44). Κάθε αποικία *Trichodesmium* αποτελείται από μια μάζα νηματίων του η οποία εκκρίνει μαλλοειδή βλέννα. Στη μεγάλη επιφάνεια που προσφέρουν τα νημάτια του *Trichodesmium* μαζί με τη βλέννα που τα διαποτίζει-καλύπτει, αναπτύσσονται αποικίες βακτηρίων που αποτελούν τροφή για διάφορα πρωτόζωα που επίσης αναπτύσσονται στο σχηματιζόμενο συσσωμάτωμα, δημιουργώντας έτσι ένα μικροσκοπικό οικοσύστημα.



Σχήμα 3.44. Το αζωτοδεσμευτικό ωκεάνιο κυανοβακτήριο *Trichodesmium* και οι τεράστιες σε έκταση ανθίσεις του.

Στη θάλασσα της Καραϊβικής στο *Trichodesmium* οφείλεται το 20 % της πρωτογενούς παραγωγής και το 60 % επί του συνόλου της χλωροφύλλης-α στα άνω 50 m της θάλασσας. Ως αζωτοδεσμευτικό καθηλώνει περί τα 1,3 mg αέριο $N_2/m^2/ημέρα$. Οι αποικίες του διευκολύνονται στην επίπλευσή τους από την άφθονη παραγωγή κυτταρικών αεροτοπίων. Έτσι οι τεράστιες μάζες του συσσωρεύονται κατά τις νηνεμίες στην επιφάνεια δημιουργώντας το φαινόμενο που οι ναυτικοί ονόμασαν «**πριονίδι της θάλασσας**» (sea sawdust), μακριές πορτοκαλί ή γκρι λωρίδες από πλαγκτόν. Στο Queensland της Αυστραλίας έχει παρατηρηθεί άνθιση του *Trichodesmium* που εκτεινόταν από την ακτή μέχρι το μεγάλο κοραλλιογενές φράγμα (Great Barrier Reef) σε απόσταση 1600 km και με έκταση θαλάσσιας

επιφάνειας όπου επέπλεαν οι αποικίες του, περί τα 52.000 km². Η Ερυθρά Θάλασσα (Red Sea) πιθανώς οφείλει το όνομά της στις συχνές ανθίσεις του *Trichodesmium* που συμβαίνουν εκεί.

Η επίπλευση του *Trichodesmium* μεταβάλλεται ανάλογα με την πυκνότητα του κυττάρου του η οποία καθορίζεται από την αναλογία των αεροτοπίων του προς την υπόλοιπη κυτταρική μάζα. Ετσι όταν υπάρχουν πολλά αεροτόπια και αραιό κυτταρόπλασμα επιπλέει και όταν στο κύτταρο παράγονται πολλοί υδατάνθρακες δημιουργείται έρμα και βυθίζεται. Πρόκειται για μια προοδευτική διεργασία κατά τη διάρκεια της ημέρας όταν το κύτταρο φωτοσυνθέτει έντονα και με τη συσσώρευση σακχάρων και δημιουργία πολυφωσφορικών σωματίων ενδοκυτταρικώς, σταδιακώς μέχρι τη νύχτα το κύτταρο βυθίζεται μέχρι και 200 m. Σε αντίθεση με άλλα κυανοβακτήρια των γλυκών νερών, τα αεροτόπια του *Trichodesmium* είναι πολύ στιβαρά και δεν καταρρέουν εύκολα. Ετσι διατηρούνται άθικτα στις μεγάλες πιέσεις (ακόμα και 20 atm) των μεγάλων βαθών όπου το κυανοβακτήριο βρίσκεται κατά τη νύχτα και κατόπιν όταν το κυτταρικό έρμα του (υδατάνθρακες κ.λπ.) λιγοστεύει καταναλισκόμενο στο μεταβολισμό του, τα αεροτόπια ανυψώνουν το κύτταρο στην επιφάνεια για να αρχίσει ξανά η φωτοσύνθεση.

Θερμές πηγές

Σε πηγές κάθε είδους με νερό στο οποίο το pH είναι μικρότερο του 4 (πολύ όξινης) δεν υπάρχουν κυανοβακτήρια. Απεναντίας, σε θερμές πηγές όπου το pH είναι αλκαλικό (όσο πιο αλκαλικό τόσο εντονότερα) τα κυανοβακτήρια μπορούν και αυξάνονται σε θερμοκρασίες 70 – 73 °C, τιμές απρόσιτες για τα ευκαρυωτικά φύκη που αντέχουν μέχρι 50 – 60 °C. Σε όλο τον κόσμο το κυανοβακτήριο *Mastigocladus laminosus* απαντάται στις θερμές πηγές ενώ άλλα είδη (π.χ. *Oscillatoria terebriformis*, *Synechococcus lividus*, *Chroococcus*) απαντώνται σε ορισμένες μόνο περιοχές. Τα κυανοβακτήρια αναπτύσσονται στις στερεές επιφάνειες των θερμών πηγών υπό μορφή βιολογικών στρώσεων (Σχήμα 3.45) μαζί με φλεξιβακτήρια, με τα κυανοβακτήρια να είναι πολυπληθέστερα στην επιφάνεια της στρώσης προφανώς για αποτελεσματικότερη φωτοσύνθεση.



Σχήμα 3.45. Χρωματισμένες επαφανειακές κρούστες κυανοβακτηρίων που αναπτύσσονται σε θερμές πηγές.

Τα κυανοβακτήρια αυτά (π.χ. *Synechococcus lividus*) είναι πραγματικά **θερμόφιλα** με βέλτιστο θερμοκρασίας 60 – 63 °C, αντοχή μέχρι τους 73 °C και σταμάτημα της αύξησης σε θερμοκρασίες μικρότερες των 54 °C. Τη θερμόφιλη αντοχή τους την οφείλουν στη σταθερότητα των ενζύμων

τους σε θερμοκρασίες ανώτερες από αυτές που αντέχουν τα ένζυμα άλλων οργανισμών (συμπεριλαμβανομένων και των μη θερμόφιλων κυανοβακτηρίων).

Εδαφικό περιβάλλον

Αν και λίγο εμφανές, τα κυανοβακτήρια διαδραματίζουν σπουδαίο ρόλο ως πρώτοι εποικιστές στη δημιουργία της χλωρίδας του χώματος και στη συσσώρευση και σταθεροποίηση του χούμου. Σε αυτή τη διαδικασία συμβάλλουν ως εξής:

1. Βοηθούν στη διατήρηση της υγρασίας του χώματος κατάσταση αναγκαία για την ανάπτυξη κάθε είδους οργανισμού σε αυτό.
2. Συγκολλούν σωματίδια άμμου και χώματος αποτρέποντας έτσι τη διάβρωση. Σε αυτή τους τη δράση βοηθούνται από τις βλεννώδεις εκκρίσεις τους αφενός και από το περιπλεγμένο δίκτυο τριχωμάτων τους αφετέρου (π.χ. *Porphyrosiphon*, *Microcoleus*, *Plectonema*, *Schizothrix*, *Scytonema*) που αυξανόμενα περικλείουν στη δημιουργούμενη μάζα χωμάτινα σωματίδια.
3. Λιπαίνουν το έδαφος με ενωμένο άζωτο προερχόμενο από την αζωτοδέσμευσή τους. Στα λιβάδια και γενικά στους χορτότοπους, ανάμεσα στις τούφες των χόρτων το έδαφος βρίθει από κυανοβακτήρια και λειχήνες με κυανοβακτήρια ως φυκοβιώτες.
4. Ολοένα και πληθαίνουν τα ευρήματα ότι τα κυανοβακτήρια βοηθούν στην ανάπτυξη των ανώτερων φυτών επειδή τους προμηθεύουν με αυξητικές ουσίες.

Τα κυανοβακτήρια μπορούν και διατηρούνται επί μακρόν σε κατάσταση λαθροβίωσης με τις διαδικασίες της **ανυδροβίωσης** και **κρυπτοβίωσης**. Ανυδροβίωση σημαίνει ότι το κυανοβακτηριακό κύτταρο μπορεί να αντέξει την απώλεια του μεγαλύτερου μέρους του νερού του κυτταροπλάσματός του και να επιβιώνει στην αφυδατωμένη κατάσταση για μακρύ χρονικό διάστημα. Φυσικά αυτή η κατάσταση απαντάται στα κυανοβακτήρια του εδάφους μόνο όπως το κοσμοπολιτικό *Nostoc commune* που μπορεί να ζήσει για χρόνια εκτεθειμένο στον ξηρό αέρα. Και όχι μόνο να αντέξει την αφυδατωμένη μακρά περίοδο αλλά να αντέξει και την απότομη ενυδάτωσή του (π.χ. περίοδος βροχών) οπότε από μια μαυριδερή αφυδατωμένη μάζα (π.χ. 0,1 g) να μετατραπεί σε σκουροπράσινη ελαστώδη (των 20 g) μέσα σε διάστημα μόλις 30 λεπτών. Το ωσμωτικό σοκ της ενυδάτωσης είναι μάλιστα πιο επικίνδυνο για τα κύτταρά του απ' ό,τι η αφυδάτωση και για να προστατευθεί από αυτό κατά την ενυδάτωση, παράγει ειδική πρωτεΐνη και τρεχαλόζη που σταθεροποιούν το διπλό φωσφολιπιδικό στρώμα των κυτταρικών μεμβρανών εμποδίζοντας έτσι τη διάρρηξή τους από την προκαλούμενη σπαργή.

Η κρυπτοβίωση είναι για τα εδαφικά κυανοβακτήρια πολύ πιο συνήθης κατάσταση απ' ό,τι θα μπορούσε το κοινό «μάτι» να αντιληφθεί. Ο όρος κρυπτοβίωση αναφέρεται στους μικροσκοπικούς οργανισμούς που δεν είναι ορατοί παρόλο που αναπτύσσονται σε μάζες τέτοιες που καθορίζουν σε μεγάλο βαθμό τη ζωή στο έδαφος. Οι έρημες εκτάσεις δεν θα ήταν υπερβολή να πούμε ότι ζωογονοποιούνται από τα

κυανοβακτήρια. Τόσο στις θερμές όσο και στις ψυχρές ξηρές περιοχές όπου η ανώτερη βλάστηση είτε απουσιάζει είτε είναι σποραδική, τα φωτοσυνθετικά κυανοβακτήρια αποτελούν την επικρατούσα εδαφική βιοκοινότητα. Στις ερήμους οι **κρυπτοβιωτικοί επίπαγοι (κρούστες)** αποτελούνται από κοινωνίες οργανισμών που τις συναποτελούν ποικίλοι αριθμοί βακτηρίων, κυανοβακτηρίων, ευκαρυωτικών φυκών, μυκήτων, λειχήνων και βρύων. Σε αυτά τα εδάφη όταν υπάρξει η ελάχιστη απαιτούμενη υγρασία, τα κυανοβακτήρια είναι οι πρώτοι οργανισμοί που δημιουργούν την κρυπτοβιακή κρούστα (Σχήμα 3.46). Τα κυανοβακτήρια αυτά είναι αζωτοδεσμευτικά με αποτέλεσμα να εμπλουτίζουν το μικροπεριβάλλον του εδάφους σε ενωμένο άζωτο προκαλώντας και την αύξηση των υπόλοιπων οργανισμών. Επίσης για να αντέξουν την υπερβολική έκθεση στον ήλιο και την υπεριώδη ακτινοβολία του παράγουν **σκυτονεμίνη** η οποία συσσωρεύεται ως προστατευτική ασπίδα στη βλεννώδη θήκη που περιβάλλει το τρίχωμά τους απορροφώντας το δυνατό ηλιακό φως στην περιοχή του φάσματος κοντά στο ιώδες (UV 370-384 nm).



Σχήμα 3.46. Κρυπτοβίωση κυανοβακτηρίων ως εμφανείς ζώνες επίπαγων σε ξηρό έδαφος.

Σε περιβάλλοντα καλά μελετημένα όπως αυτό του πλατώματος του Κολοράντο στις Η.Π.Α. βρέθηκε ό,τι στο ξηρό έδαφος η κρυπτοβιακή κρούστα αποτελείται κατά 90 % από το νηματοιδές αζωτοδεσμευτικό *Microcoleus vaginatus*, οι παχιές βλεννώδεις θήκες του οποίου απορροφούν έως και 8 φορές το βάρος τους σε νερό (από την υγρασία ή τη βροχή) αυξάνοντας έτσι το ποσοστό ενυδάτωσης του εδάφους. Επιπροσθέτως στην κολλώδη θήκη του παγιδεύονται και συσσωματώνονται αργιλικά σωματίδια και άμμος. Η άργιλος είναι αρνητικώς φορτισμένη και έλκει τα θετικώς φορτισμένα κατιόντα των θρεπτικών στοιχείων (π.χ. K^+ , Ca^{++}) αποτρέποντας έτσι το ξέπλυμα και την μεταφορά τους (από την παραγωγική επιφάνεια) στο υπέδαφος. Μετά την πρωταρχική κρούστα του *M. vaginatus* προστίθενται σε αυτή σταθεροποιώντας περαιτέρω το έδαφος και λειχήνες, μύκητες και βρύα. Εκεί όμως που η κρυπτοβιακή κρούστα συμβάλλει άμεσα στην παραγωγή τροφής για τον άνθρωπο μέσω των αζωτοδεσμευτικών κυανοβακτηρίων είναι η ορυζοκαλλιέργεια. Εκτός από την περίπτωση της *Azolla* με τα συμβιωτικά κυανοβακτήρια *Anabaena* και *Nostoc* που προαναφέρθηκε, οι ορυζώνες σε όλο τον κόσμο (περί τα 100×10^6 ha) και ιδιαιτέρως στην Ινδία και Απω Ανατολή (95 % των ορυζώνων), λιπαίνονται με φυσικό

τρόπο από την ανάπτυξη-εξάπλωση στο έδαφος των αζωτοδεσμευτικών κυανοβακτηρίων. Όταν υπάρχει καλή ανάπτυξη τους καλή είναι και η σοδειά του ρυζιού, σε αντίθετη περίπτωση η συγκομιδή είναι φτωχή. Η συνήθης καλλιέργεια του ρυζιού γίνεται σε χωράφια που διατηρούν περί τα 10 cm νερού για 60-90 ημέρες (αυξητική περίοδος) και κατόπιν αφήνονται να στεγνώσουν για να διευκολυνθεί η συγκομιδή. Οι υψηλές θερμοκρασίες (ιδανικές για την ορυζοκαλλιέργεια), η διαθεσιμότητα των θρεπτικών, οι αναγωγικές συνθήκες του χώματος και η ικανότητα των κυανοβακτηρίων στην αφυδάτωση, συντελούν στην αύξηση της κυανοβακτηριακής μάζας που στην περίπτωση των Ινδικών ορυζώνων αποτελούν το 70 % των φυκών στα ορυζοχώραφα. Η ανάπτυξη των κυανοβακτηριακών αποικιών στα ορυζοχώραφα ακολουθεί ένα καλά μελετημένο πρότυπο οικολογικής διαδοχής οργανισμών κατά την αυξητική περίοδο του ρυζιού. Τέλος Ιουνίου κατά τις αρχές της βροχερής περιόδου, το χώμα αρχίζει να καλύπτεται με μια παχιά ανομοιόμορφη βιολογική στρώση από ποικιλία φυκών. Τον Ιούλιο τα ορυζοχώραφα είναι πλέον πλημμυρισμένα και το χώμα ανακατεύεται έτσι ώστε χώμα και φύκη να δημιουργήσουν ένα λασπώδες θολό αιώρημα. Τότε φυτεύονται τα φύτευμα του ρυζιού και μετά από περίπου 15 ημέρες τα αιωρούμενα σωματίδια χώματος και φυκών έχουν κατακαθίσει και το νερό διαυγάζει. Περί τα μέσα Σεπτεμβρίου στο βυθό έχει αναπτυχθεί πλήρως μια εμφανής εκτεταμένη καφε-κίτρινη ζελατινώδης μάζα αποτελούμενη κυρίως από το αζωτοδεσμευτικό νηματοιδές κυανοβακτήριο *Aulosira fertilissima* η οποία όταν το ορυζοχώραφο στεγνώσει αποκτά ασπρουδερό χρώμα (Σχήμα 3.47).



Σχήμα 3.47. Ανάπτυξη του αζωτοδεσμευτικού κυανοβακτηρίου *Aulosira fertilissima* στο βυθό των ορυζοχώραφων.

Ακραία και μεταβλητά περιβάλλοντα αλατότητας

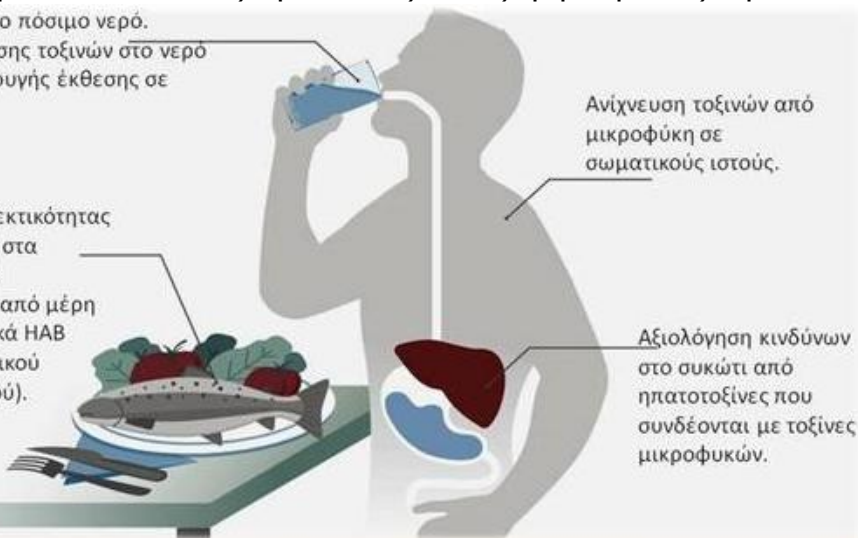
Αντίθετα με ό,τι θα ανέμενε κάποιος, τα κυανοβακτήρια επιδεικνύουν εξαιρετική προσαρμοστικότητα στη μεταβολή της αλατότητας ενώ ορισμένα είναι πραγματικά αλόφιλα (εννοείται σε αλατότητες υψηλότερες των θαλασσών). Οι περιοχές που υπόκεινται σε ευρείες και απότομες αλλαγές στην αλατότητα είναι οι εκβολές των ποταμών και τα λασπώδη-βουρκώδη επίπεδα εδάφη ελών και σάλτσινων τεναγών. Σε αυτές τις ρηχές περιοχές υπάρχει και θολερότητα λόγω της

εύκολης ανάδευσης της λάσπης. Μάζες κυανοβακτηρίων σαν πιλήματα καλύπτουν τη λάσπη σταθεροποιώντας την επιφάνειά της. Τα νηματοειδή κυανοβακτήρια (π.χ. *Microcoleus chthoplastes*) μπορεί να θάβονται ενίοτε στη λάσπη, όμως λόγω της κινητικότητας των νηματίων τους που καθοδηγούνται από φωτοτακτισμό και χημειοτακτισμό βρίσκουν ξανά το δρόμο τους για να φωτοσυνθέσουν στην επιφάνεια. Η αντοχή τους στην αλατότητα (ευρύαλα) διασφαλίζεται επειδή παράγουν ενδοκυτταρικούς ωσμωλύτες γλυκοσιλγλυκερόλη και τρεχαλόζη για να αντισταθμίσουν την περιβάλλουσα αύξηση των ιόντων του νερού. Παρόμοιες φυσιολογικές προσαρμογές επιδεικνύουν και τα κυανοβακτήρια των υπεράλμυρων λιμνών (Νεκρά Θάλασσα, Great Salt Lake, αλυκές γενικώς, κ.ά.) αντισταθμίζοντας την ωσμωτική πίεση της υπεραλατότητας με την εισαγωγή ιόντων στο κύτταρο, συσσώρευση ωσμωπροστατευτικών ουσιών όπως γλυκοσιλγλυκερόλη, γλυκίνη, μπεταΐνη ή αλοανθεκτικές πρωτεΐνες όπως η φλαβοτοξίνη.

Κυανοτοξίνες στο πόσιμο νερό.

Έλεγχος ανίχνευσης τοξινών στο νερό και τρόποι αποφυγής έκθεσης σε αυτές.

Έλεγχος περιεκτικότητας φυκοτοξινών στα τρόφιμα που προέρχονται από μέρη με περιστατικά HAB (ανθίσεις τοξικού φυτοπλαγκτού).



Κυανοτοξίνες και βλάβες στον άνθρωπο και στα κατοικίδια ζώα

Σημ.: Αναφέρονται μόνο οι επιπτώσεις των 2 δραστικότερων κυανοτοξινών, μικροκυστίνη και κυλινδροσπερμιοψίνη για τις οποίες υπάρχουν οδηγίες από την ΕΡΑ των Η.Π.Α.



Σχήμα 3.48. Η επίδραση των βλαβερών κυανοτοξινών στον άνθρωπο.

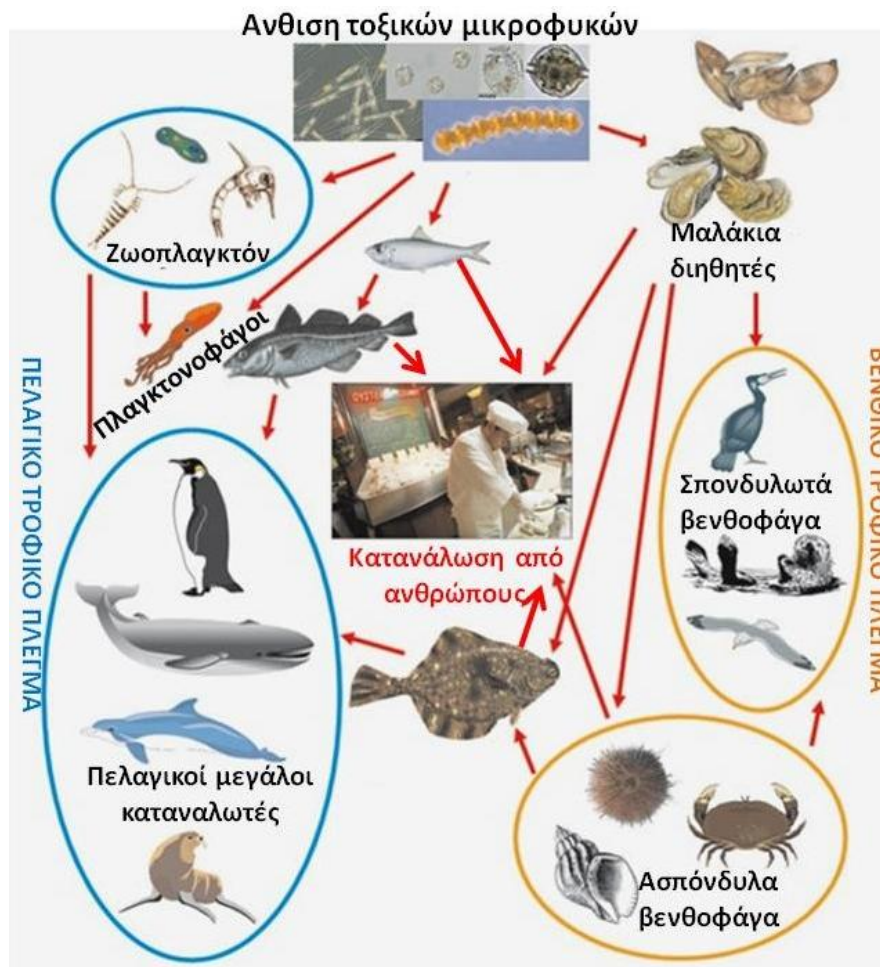
Εκκρίσεις κυανοβακτηρίων (κυανοτοξίνες-γεοσμίνη-αντιβιοτικά)

Ολοι λίγο πολύ ενθυμούμαστε περιπετειώδεις κινηματογραφικές ταινίες όπου σε ερημικά συνήθως μέρη, την τελευταία στιγμή ο ήρωας αποτρέπει τους συντρόφους του να κορέσουν τη δίψα τους ορμώντας με λαχτάρα στη λιμνούλα νερού ή το πηγάδι που βρέθηκε μπροστά τους, κραυγάζοντάς τους ότι το νερό είναι δηλητηριασμένο.

Ανεξαρτήτως του σεναρίου για το πως ο ήρωας γνώριζε τη δηλητηριώδη φύση του συγκεκριμένου νερού, το δηλητήριο αυτών των νερών είναι συνήθως (αν δεν σαπίζουν πτώματα ζώων) οι τοξίνες που έχουν συσσωρευτεί λόγω των πληθυσμών κυανοβακτηρίων που αναπτύσσονται εκεί (Σχήμα 3.48).

Μερικά είδη κυανοβακτηρίων παράγουν τοξίνες είτε συνεχώς είτε υπό ορισμένες προϋποθέσεις που σχετίζονται με τη φυσιολογική τους κατάσταση ή με την πληθυσμιακή τους πυκνότητα.

Οι **κυανοτοξίνες** τους (όπως ονομάζονται αυτά τα δραστικά χημικά προϊόντα τους) ανήκουν σε δύο γενικές κατηγορίες: τις **νευροτοξίνες** και τις **ηπατοτοξίνες** από την άποψη της παθογόνου δράσεώς των ως προς τα σπονδυλωτά (συμπεριλαμβανομένου φυσικά του ανθρώπου), όμως η δράση των κυανοτοξινών εκτείνεται και σε άλλους οργανισμούς (π.χ. άλλα φύκη, πλαγκτόν, ασπόνδυλα, ψάρια, θηλαστικά-Σχήμα 3.49).



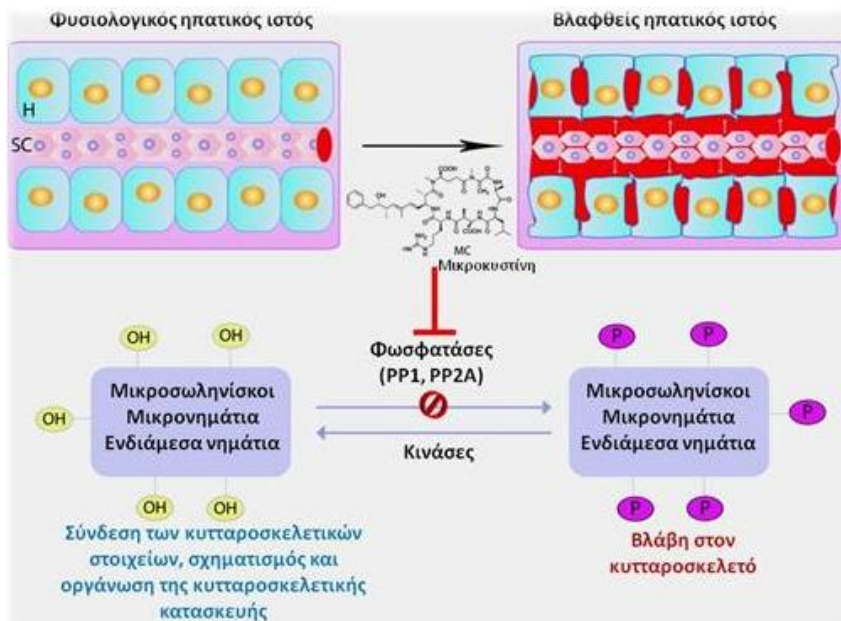
Σχήμα 3.49.
Γενική παραστατική απεικόνιση του τροφικού πλέγματος διά του οποίου οι κυανοτοξίνες των κυανοβακτηρίων μεταφέρονται στους ποικίλους οργανισμούς.

Οι ηπατοτοξίνες (**μικροκυστίνη** και **νοντουλαρίνη**) προκαλούν αιμορραγίες στο συκώτι (ήπαρ) βλάπτοντας τον κυτταροσκελετό των ηπατικών κυττάρων διά της αναστολής της δράσης των φωσφατασών ενζύμων, με αποτέλεσμα τα κύτταρα τόσο των τοιχωμάτων των τριχοειδών αγγείων όσο και του ήπατος να χάνουν τη στεγανότητά τους και το αίμα να διαχέεται παντού (Σχήμα 3.50). Τα συμπτώματα περιλαμβάνουν: αδυναμία-κόπωση, εμετούς, διάρροια και κρύα άκρα. Νοντουλαρίνη παράγουν τα κυανοβακτήρια του γένους *Nodularia* μόνο, ενώ μικροκυστίνη τα γένη: *Microcystis*, *Nodularia*, *Anabaena*, *Nostoc* και *Oscillatoria*.

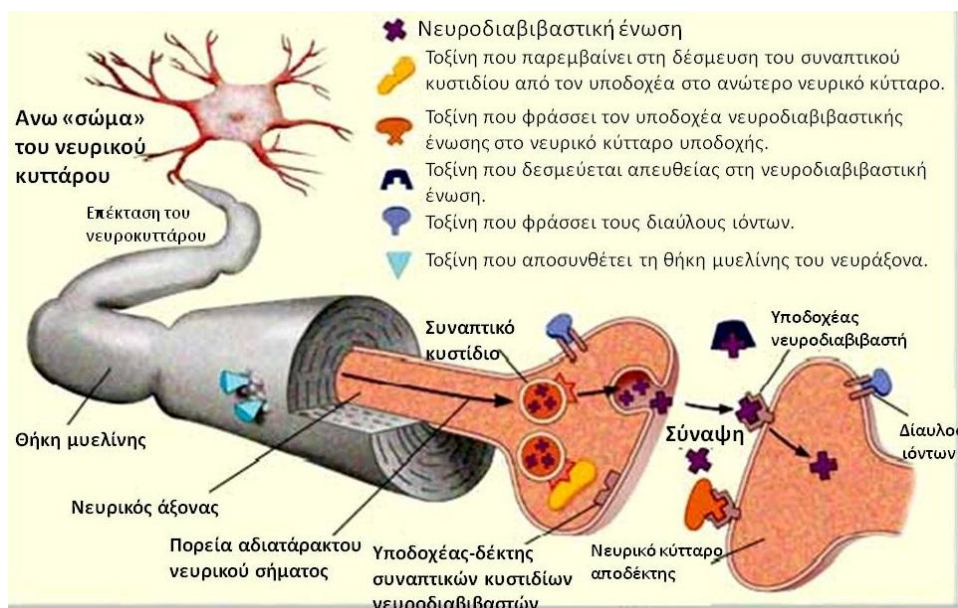
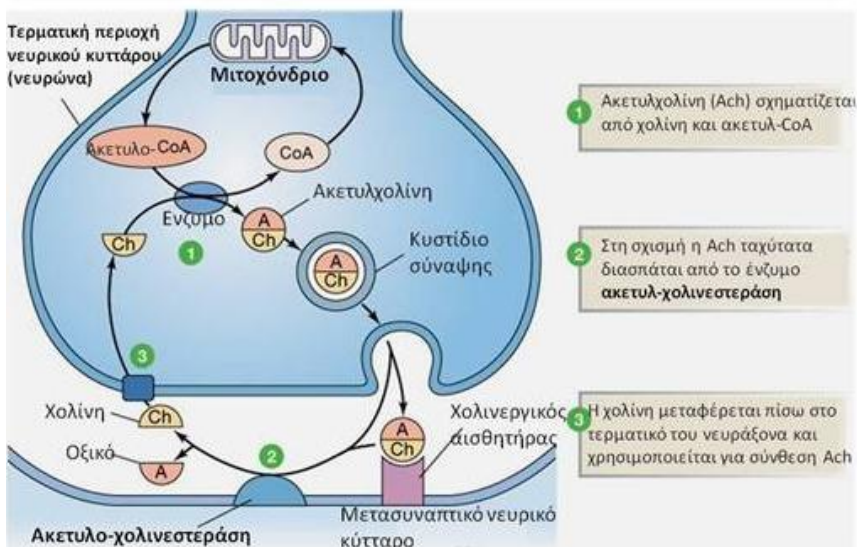
Οι νευροτοξίνες είναι αλκαλοειδή (μικρού μοριακού βάρους αζωτούχες ενώσεις) που μπλοκάρουν τη διαβίβαση των χημικών μορίων (νευροδιαβιβαστών) μεταξύ των νευρώνων και μεταξύ νευρώνος και μυός στα ζώα με συμπτώματα: τρέκλισμα, συστροφή μυών, λαχάνιασμα και σπασμούς (Σχήματα 3.50 & 3.51). Σε μεγάλες συγκεντρώσεις προκαλούν το θάνατο διά της ασφυξίας που επέρχεται από το σταμάτημα της λειτουργίας των μυών που ελέγχουν το διάφραγμα (αδυναμία πρόκλησης εισπνοής-εκπνοής). Παράγονται κυρίως από είδη νηματοειδών κυανοβακτηρίων των γενών: *Aphanizomenon*, *Anabaena*, *Oscillatoria*, *Nostoc* και *Trichodesmium*.

Η δράση των κυανοτοξινών γίνεται αισθητή στα ζώα διά της κατάποσης του νερού και αυτό φυσικά υπονοεί τα γλυκά νερά. Στα γλυκά νερά τα τοξικά κυανοβακτήρια απελευθερώνουν τις τοξίνες τους είτε εν ζωή είτε μετά το θάνατο και τη λύση του κυττάρου τους με τη διάχυση των περιεχομένων τοξινών τους στο νερό. Η κατάσταση βεβαίως γίνεται δραματικότερη όταν υπάρχουν κυανοβακτηριακές ανθίσεις με συνέπεια τη μεγάλη φόρτιση σε τοξίνες του νερού, τοξίνες των οποίων η συγκέντρωση στον πεπτικό σωλήνα των ζώων που θα πιούν αυτό το νερό γίνεται δηλητηριώδης.

Μεγάλες απώλειες ζωικού κεφαλαίου καταγράφονται στον κόσμο ιδιαίτερα στους ζεστούς καλοκαιρινούς μήνες με την άνθιση των κυανοβακτηριακών πληθυσμών. Στους ανθρώπους τα κρούσματα είναι σπάνια επειδή ουδείς λογικός άνθρωπος θα πιει νερό με εμφανή ανάπτυξη όχι μόνο κυανοβακτηρίων αλλά και οποιουδήποτε άλλου φύκους, καθώς μάλιστα και η οσμή τέτοιων νερών είναι έντονη λόγω και άλλων εκκρίσεων των φυκών (γεοσμίνη και άλλα τερπενοειδή).

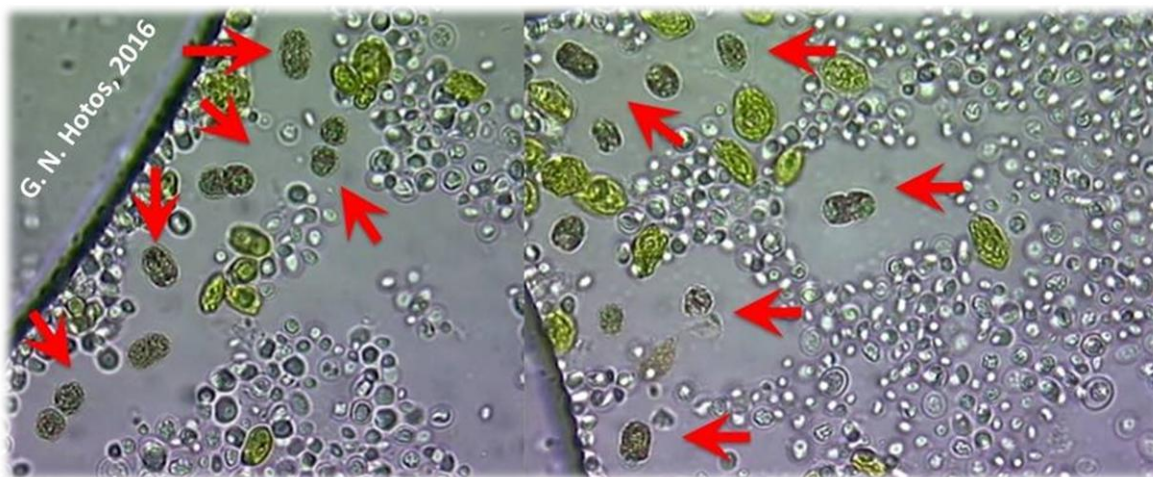


Σχήμα 3.50. Ο τρόπος με τον οποίο δρουν οι ηπατοτοξίνες (άνω) και οι νευροτοξίνες (κάτω).



Σχήμα 3.51. Η ποικιλία των χημικών διεργασιών που επιφέρουν τη δυσλειτουργία των νευρώνων από τις νευροτοξίνες.

Τα κυανοβακτήρια που παράγουν κυανοτοξίνες (Σχήμα 3.53) το κάνουν όχι βέβαια για να αντιμετωπίσουν τα σπονδυλωτά που πίνουν το νερό στο οποίο αναπτύσσονται, αλλά για να αποτρέψουν την κατανάλωσή τους από τα μικροασπόνδυλα. Όσο πιο έντονη η κατανάλωση των κυανοβακτηρίων από τα ασπόνδυλα (π.χ. πρωτόζωα, τροχόζωα) τόσο περισσότερη η παραγωγή κυανοτοξινών (π.χ. από το *Microcystis*). Επιπλέον οι κυανοτοξίνες επιδρούν αρνητικά στην αύξηση των άλλων ειδών φυκών με μια δράση που καλείται **αλληλοπάθεια** και στην οποία οφείλονται πιθανώς οι επικρατήσεις ορισμένων ειδών φυτοπλαγκτού έναντι άλλων σε ορισμένα νερά (ή φυκοκαλλιέργειες) (Σχήμα 3.52).



Σχήμα 3.52. Μια πολύ ενδιαφέρουσα φωτογραφία από μια καλλιέργεια μικροφυκών που περιλαμβάνει κυανοβακτήρια τύπου *Synechococcus* και ευκαρυωτικά χλωροφύκη (πράσινα κύτταρα *Tetraselmis* και *Asteromonas*) και άλλα μικρότερα (άχρωμα) μη αναγνωρισμένα ευκαρυωφύκη. Γύρω από τα κύτταρα *Synechococcus* (βέλη) δημιουργούνται κενές κυττάρων περιοχές πιθανώς λόγω τοπικής συγκέντρωσης κυανοτοξινών που παρήγαγαν τα κυανοβακτήρια (φωτογρ. Γ. Χώτος, 2016).

Η αλληλοπάθεια εκφράζεται με την παραγωγή από τα φύκη ποικιλίας χημικών ουσιών (όχι μόνο κυανοτοξινών) οι οποίες επιδρούν αρνητικά στην αύξηση των άλλων ειδών είτε αυτά είναι ευκαρυωτικά φύκη είτε κυανοβακτήρια. Η ειδικότερη κυτταρική επίδραση αυτών των ανασταλτικών ουσιών δεν είναι επαρκώς γνωστή και μπορεί να περιλαμβάνει καταστροφή ή αναστολή ενζυμικών δραστηριοτήτων όπως η καταστολή της δράσης της ανθρακικής ανυδράσης στο δινομαστιγωτό *Peridinium gatunense* από τη μικροκυστίνη που παράγει το κυανοβακτήριο *Microcystis* στα γλυκά νερά.

Μια άλλη κατηγορία χημικών που εκκρίνονται από ορισμένα κυανοβακτήρια (και ορισμένα Gram θετικά βακτήρια και μύκητες), είναι τα τερπενοειδή **γεοσμίνη** και **MIB** (2-Μεθυλ-Ισο-Βορνεόλη), ουσίες που ανήκουν στην κατηγορία των πτητικών οργανικών που γενικώς παράγουν τα φύκη και τα φυτά. Ειδικά η γεοσμίνη (Σχήμα 3.54) είναι η ουσία που διαχεόμενη στον αέρα προκαλεί τη χαρακτηριστική οσμή του χρώματος που θυμίζει κάτι μουχλιασμένο ή μπαγιάτικο όχι κατ' ανάγκη

δυσάρεστη ειδικά μετά από τη βροχή σε στεγνό χώμα. Δεν είναι τοξικές ουσίες και η εύκολη ανίχνευσή τους από τα οσφρητικά κύτταρα και σε ελάχιστες ακόμα συγκεντρώσεις τους στον αέρα (από 10 ng/L), βοηθά πλήθος βιολογικών διεργασιών όπως π.χ. έντομα να εντοπίζουν λουλούδια κάκτων που επιζητούν γονιμοποίηση, νηματώδεις σκώληκες να έλκονται για να τραφούν και να εναποθέσουν τα αβγά τους σε αποικίες κυανοβακτηρίων ή τις καμήλες να οσμίζονται στην έρημο από μακριά την ύπαρξη νερού. Επίσης οι ναυτικοί (ιδιαίτερα στα παλιά χρόνια) μπορούσαν ακόμα και στην ανοιχτή θάλασσα να «οσμίζονται» τη στεριά καθώς γεοσμίνη παράγεται μόνο στο χώμα και όχι στην απέραντη θάλασσα. Επιπλέον γεοσμίνη και MIB μπορούν να έχουν και βιομηχανικές εφαρμογές στη ζυθοποιία ή στην αρωματοποιία προσθέτοντας εκείνο το απειροελάχιστο στοιχείο στο τελικό προϊόν που θα του προσδώσει μια αίσθηση φυσικού-ευχάριστου «γήνιου» αρώματος. Ομως εκεί που η γεοσμίνη και το MIB αποτελούν πρόβλημα είναι στην έντονη μυρωδιά χώματος που αποκτούν ενίοτε τα ψάρια ή τα μύδια υδατοκαλλιέργειών (ή ακόμα και τα φυσικώς αλιευόμενα) όταν πρόκειται να διοχετευθούν στο εμπόριο.

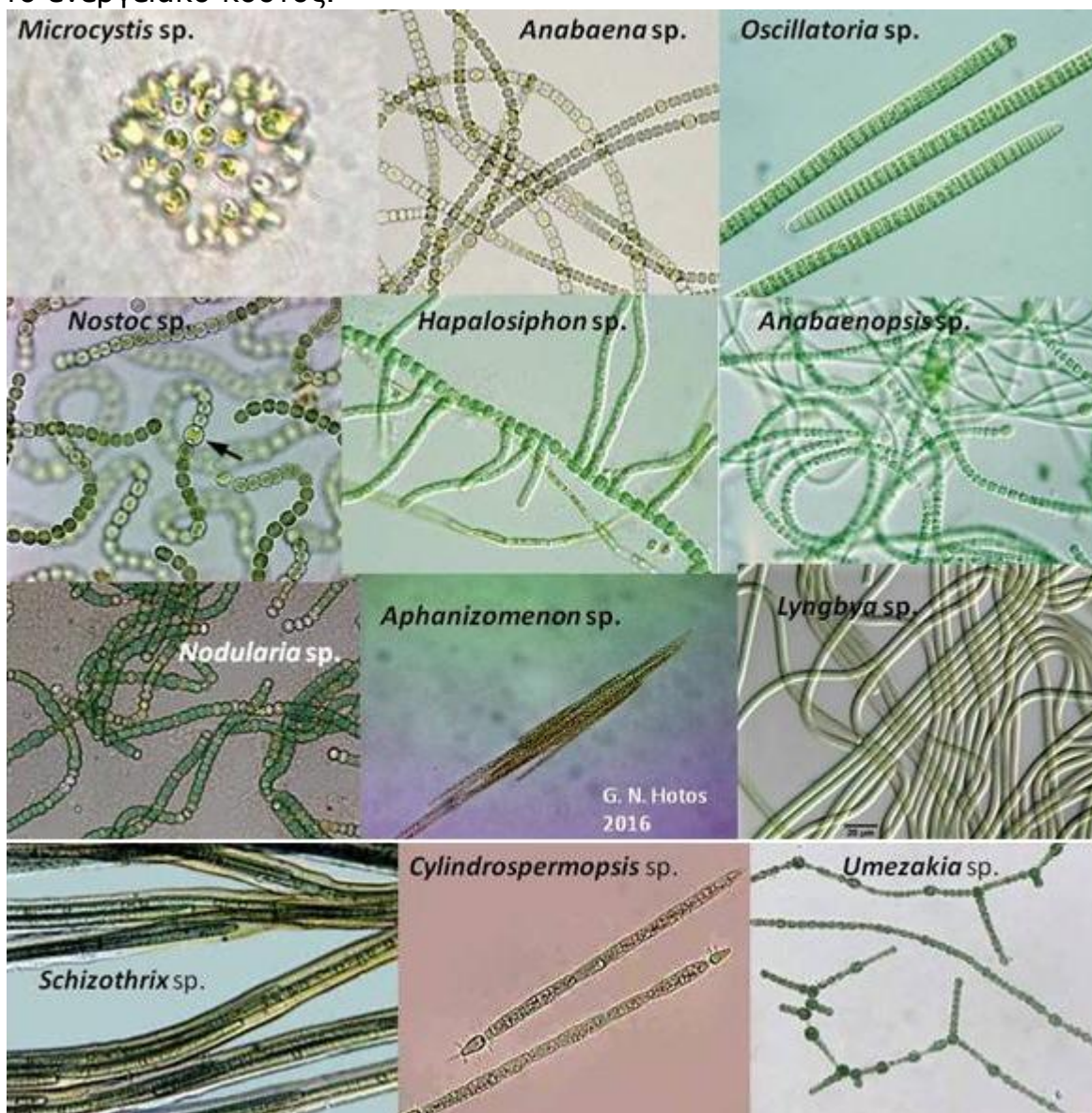
Το φαινόμενο αυτό γίνεται έντονο στα γλυκά νερά και ιδιαίτερα στις υδατοκαλλιέργειες που πραγματοποιούνται σε χωμάτινες δεξαμενές με ψάρια κυρίως βενθοφάγα (π.χ. κυπρίνος, κεφαλόπουλα) τα οποία καταναλώνουν και πολλά κυανοβακτήρια (ζωντανά ή σε αποσύνθεση) όταν βόσκουν στον πυθμένα. Η σάρκα τους αποκτά έτσι χωμάτινη μυρωδιά (αποτρεπτική για τον καταναλωτή) από τη γεοσμίνη που απελευθερώθηκε κατά την πέψη. Τέτοια ψάρια πριν βγουν στο εμπόριο πρέπει να παραμείνουν για αρκετές ημέρες σε ειδικές δεξαμενές με καθαρό νερό για να αποβάλλουν την έντονη μυρωδιά τους.

Η ύπαρξη όμως της μυρωδιάς γεοσμίνης στην περίπτωση του πόσιμου νερού είναι ευεργετική διότι η παρουσία της προειδοποιεί τον άνθρωπο για την ύπαρξη ενδεχομένως τοξικών κυανοβακτηρίων στο νερό. Φυσικά το δίκτυο πόσιμου νερού έχει λάβει όλα τα αναγκαία μέτρα για την αποφυγή ύπαρξης κυανοτοξινών στο νερό.

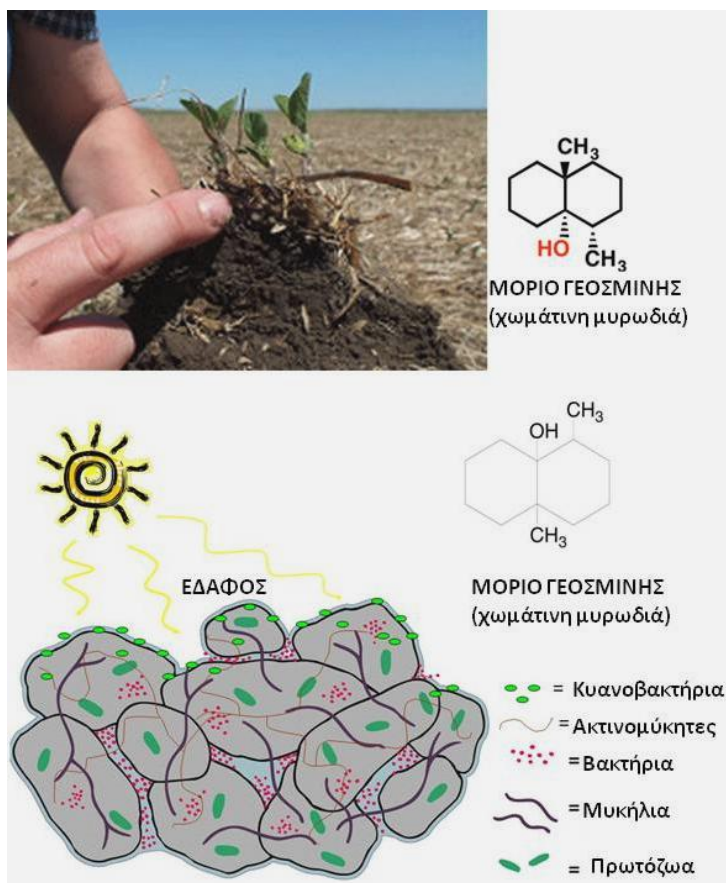
Αρκετά κυανοβακτήρια εκκρίνουν επίσης **αντιβιοτικά**, είτε πρωτεϊνικής φύσεως **βακτηριοκίνες** (π.χ. *Nostoc*) είτε (π.χ. *Scytonema hofmanni*) **κυανοβακτηρίνες** (λακτόζη έχουσα χλώριο) τα οποία σκοτώνουν είτε διαφορετικά στελέχη του ίδιου είδους, είτε άλλα είδη κυανοβακτηρίων ή ευκαρυωτικών φυκών. Προφανώς η δράση τους αυτή αποτελεί άλλη μια έκφραση του μηχανισμού της αλληλοπάθειας δηλαδή μια προσαρμογή για την επικράτηση του οργανισμού που εκκρίνει αυτές τις ουσίες εις βάρος των γειτονικών του που τον ανταγωνίζονται για τους ίδιους πόρους στο περιβάλλον.

Τέλος τα κυανοβακτήρια εκκρίνουν χηλικά μόρια τα λεγόμενα **σιδηροφόρα** εξειδικευμένα στη δέσμευση σιδήρου. Ο σίδηρος όπως προαναφέρθηκε είναι ιχνοστοιχείο απαραίτητο για τα φύκη και πολύ συχνά βρίσκεται σε έλλειψη. Τα εκκρινόμενα σιδηροφόρα λειτουργούν ως παγίδες-σκούπες των όποιων ιόντων σιδήρου στο νερό και κατόπιν προσλαμβάνόμενα ενδοκυτταρικά απελευθερώνουν το σίδηρο στη

διαλυμένη ανηγμένη του μορφή. Η διαδικασία αυτή είναι ενεργοβόρος για το κύτταρο, όμως προκειμένου να λάβει τον απαραίτητο σίδηρο αξίζει το ενεργειακό κόστος.



Σχήμα 3.53. Τα σημαντικότερα είδη κυανοβακτηρίων που παράγουν τοξίνες. Αξίζει να επισημανθεί ότι τα περισσότερα είναι νηματοειδούς φύσεως και τα λιγότερα κοκοειδούς (π.χ. *Microcystis*).



Σχήμα 3.54. Το έδαφος είναι μια σφύζουσα από ζωή κοινότητα. Οι συμμετέχοντες οργανισμοί ανήκουν κυρίως στα Βασίλεια Μονήρη (βακτήρια, κυανοβακτήρια), Πρωτίστα (πρωτόζωα, φύκη) και Μύκητες. Τα κυανοβακτήρια του εδάφους παράγουν γεοσμίνη που διαχεόμενη στον αέρα προσδίδει στο χώμα μια μάλλον ευχάριστη γήινη μυρωδιά.

Κυανοβακτηριακά «πετρώματα» - στρωματόλιθοι

Η βλεννώδης θήκη των κυανοβακτηρίων είναι ιδανικό υπόστρωμα για προσκόλληση και συσσωμάτωση υλικών. Τέτοια υλικά ασβεστολιθικής φύσεως τα οποία σχηματίζονται από κρυσταλλοποίηση του ανθρακικού ασβεστίου του νερού λόγω φυσικοχημικών μηχανισμών (και όχι βιολογικών) και καταλήγουν ως παγιδευμένος ασβεστίτης στην κυανοβακτηριακή βλέννα σχηματίζουν στρωματοποιημένες εναποθέσεις ποικίλων σχημάτων και δομής (ασβεστίτης και άλλα ιζηματικά υλικά) τους λεγόμενους **στρωματόλιθους** (Σχήμα 3.55).



Σχήμα 3.55. Στρωματόλιθοι σε παράκτιες περιοχές.

Οι στρωματολίθοι είναι πετρώδεις σχηματισμοί βιογενοῦς προέλευσης και απαντώνται στο θαλάσσιο περιβάλλον επειδή στη μάζα των κυανοβακτηριακών νηματίων επικάθονται συνεχώς και διάφορα υλικά (άργιλος, άμμος, κ.λπ.) τα οποία συγκολλούνται μεταξύ τους (τσιμεντοποιούνται) με το συσσωρευόμενο εκεί ασβεστολιθικό υλικό (Σχήμα 3.56). Ετσι ιζήματα, ασβεστίτης, κυανοβακτήρια (και μικρόβια) σχηματίζουν στη διάρκεια των ετών και των αιώνων ογκώδεις σχηματισμούς που αντανakλούν την ιστορία της Γης. Φυσικά οι στρωματολίθοι που σήμερα είναι ορατοί σχηματίστηκαν κάποτε κάτω από το νερό και εμφανίστηκαν αργότερα στην επιφάνεια με την υποχώρηση της στάθμης της θάλασσας. Αποτελούν δηλαδή απολιθώματα της αρχαίας ζωής.

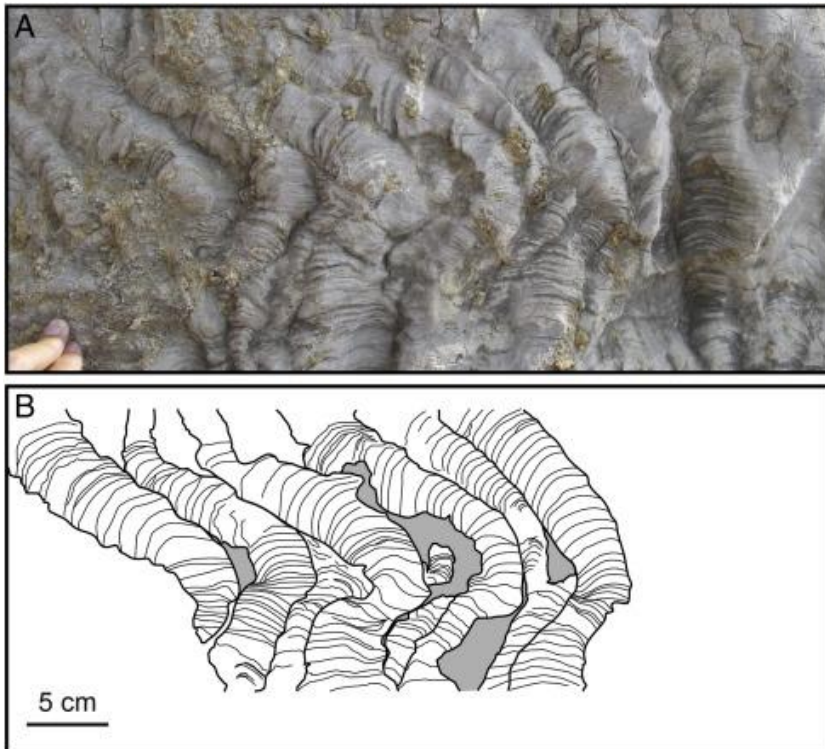


Σχήμα 3.56. Τομή στρωματολίθου για να δειχθεί η σύνθεση της μάζας τους που την αποτελούν τα νηματοειδή κυανοβακτήρια και τα εγκλωβισμένα ανάμεσα στα νημάτια πετρώδη σωμάτια. Με την απολίθωση της μάζας αυτής σχηματίζονται συνεχώς νέα στρωματολιθικά πετρώματα (δεξιά).

Στρωματολίθοι φυσικά σχηματίζονται συνεχώς σε διάφορες θαλάσσιες περιοχές. Όλα ξεκινούν από την κυανοβακτηριακή νηματοειδή αποικία (π.χ. *Schizothrix*) η οποία μαζί με τα προαναφερθέντα ανόργανα σωματίδια δημιουργεί τον πρώτο πυρήνα συμπύκνωσης. Κατά τη διάρκεια της ημέρας τα κυανοβακτηριακά τριχώματα αυξάνονται φωτοσυνθέτοντας και καλύπτοντας το σχηματισθέν συσσωμάτωμα (Σχήμα 3.56). Τη νύχτα η αύξηση των κυανοβακτηρίων σταματά και νέα ιζήματα εναποτίθενται στην επιφάνεια του στρωματολίθου υπό μορφή νέου στρώματος αρκετού πάχους (μέχρι και 100 μm). Την επόμενη ημέρα τα καλυμμένα από το ιζημα κυανοβακτηριακά τριχώματα διεισδύουν μέσω αυτού για να φθάσουν στην επιφάνεια και να ξανα-αρχίσουν νέα φωτοσυνθετική αύξηση. Φυσικά η εναπόθεση ιζημάτων δεν σταματά ούτε την ημέρα όμως επειδή μόνο κατά τη νύχτα σχηματίζεται στρώμα αποτελούμενο μόνο από ιζήματα (ανθρακικά κ.λπ.) ενώ την ημέρα μίγμα ιζηματος-κυανοβακτηρίου, οι βραδινές εναποθέσεις

είναι πυκνότερες και σκουρότερες ενώ οι ημερήσιες υαλώδεις-ανοιχτότερες. Αυτές οι εναλλασσόμενες δραστηριότητες (εναποθέση ιζημάτων-αύξηση κυανοβακτηρίων) δημιουργούν τις επικαλυπτόμενες στρώσεις των στρωματολίθων και με την μετέπειτα απολίθωσή τους δίδουν πολύτιμες πληροφορίες στους παλαιοντολόγους που εξετάζουν τις τομές τους για τις αρχαίες συνθήκες στις οποίες σχηματίστηκαν.

Οι στρωματολίθοι σύμφωνα με ραδιοχρονολογήσεις φαίνεται ότι πρωτοεμφανίστηκαν πριν 3,5 δισεκατομμύρια χρόνια όμως οφείλονταν μόνο σε μη βιολογική εναπόθεση ανθρακικού ασβεστίου (CaCO_3) και συνέχισαν να σχηματίζονται με τη βοήθεια και των κυανοβακτηρίων όταν αυτά «ανέλαβαν» και αυτή τη δράση πριν 2,7 δισεκατομμύρια χρόνια.



Σχήμα 3.57.
Χαρακτηριστικές καμπυλώσεις των απολιθωμένων τμημάτων ενός στρωματολίθου, που σχηματίστηκαν από την κατεύθυνση αύξησης των κυανοβακτηριακών νηματίων καθώς αυτά στρέφονταν προς τη θέση που βρίσκονταν κάθε φορά ο ήλιος προκειμένου να λαμβάνουν το μέγιστο της ακτινοβολίας του.

Η εναπόθεση των στρωματολιθικών στρωμάτων επηρεάζεται και εξαρτάται ως προς το πάχος, τη σύνθεση και τη διεύθεσή τους στο χώρο από τις διακυμάνσεις του γήινου ημερήσιου κύκλου (διάρκεια ημέρας, σεληνιακός κύκλος). Η περιοδικότητα του σχηματισμού τους σε συνδυασμό με τις περιβαλλοντικές συνθήκες κατά το σχηματισμό τους, δημιούργησε χαρακτηριστικές ανομοιομορφίες στην αυξητική «πορεία» του στρωματολίθου (Σχήμα 3.57). Συγκεκριμένα η αποικία των κυανοβακτηρίων παρουσιάζει ηλιοτροπισμό και «στρέφεται» προς τη μεριά του ήλιου όταν φωτοσυνθέτει. Όταν είναι καλοκαίρι ο ήλιος είναι ψηλότερα στον ουρανό ενώ το χειμώνα χαμηλότερα, με αποτέλεσμα ο ηλιοτροπισμός των κυανοβακτηρίων να προκαλεί την αύξηση του στρωματολίθου κατά κάποιο τρόπο σε καμπυλώδες-οφιοειδές σχήμα στη διάρκεια του έτους. Μετρώντας τις ημερήσιες εναποθέσεις στον στρωματολίθο σε ένα τμήμα του που αντιστοιχεί σε μια διπλή καμπύλη σχήματος "S" και η οποία αντιστοιχεί σε ένα έτος, οι επιστήμονες συνήγαγαν συμπεράσματα για τη διάρκεια της ημέρας και για τη διάρκεια

του ηλιακού έτους στα αρχαία χρόνια και βρήκαν ό,τι πριν ένα δισεκατομμύριο χρόνια το ηλιακό έτος είχε περί τις 435 ημέρες και η διάρκεια της ημέρας ήταν μικρότερη του 24ώρου.

Πριν 2 δισεκατομμύρια χρόνια οι στρωματόλιθοι αυξάνονταν ανεμπόδια καθώς δεν καταστρέφονταν από ζώα που βόσκουν και τρυπούν στη μάζα τους επειδή απλά δεν είχαν εμφανιστεί ακόμα τα μετάζωα. Έτσι οι προκάμβριοι (>570 εκατ. χρόνια) στρωματόλιθοι χωρίς ανταγωνισμό κατέκλυσαν τεράστιες ρηχές θαλάσσιες περιοχές. Μετά την εμφάνιση των σπονδυλωτών η εξάπλωσή τους μειώθηκε δραματικά. Σήμερα στρωματόλιθοι αναπτύσσονται μόνο σε θερμές υπεράλμυρες θαλάσσιες περιοχές όπως ο Κόλπος των Καρχαριών (Shark Bay) στην Αυστραλία ή σε έντονα παλιρροιακές περιοχές (Μπαχάμες) όπου απουσιάζουν ζώα που θα τους κατέστρεφαν. Γενικώς οι απολιθωμένοι στρωματόλιθοι αποτελούν το «ιστορικό» βιβλίο της Γης για τους παλαιοοντολόγους και βιολόγους.

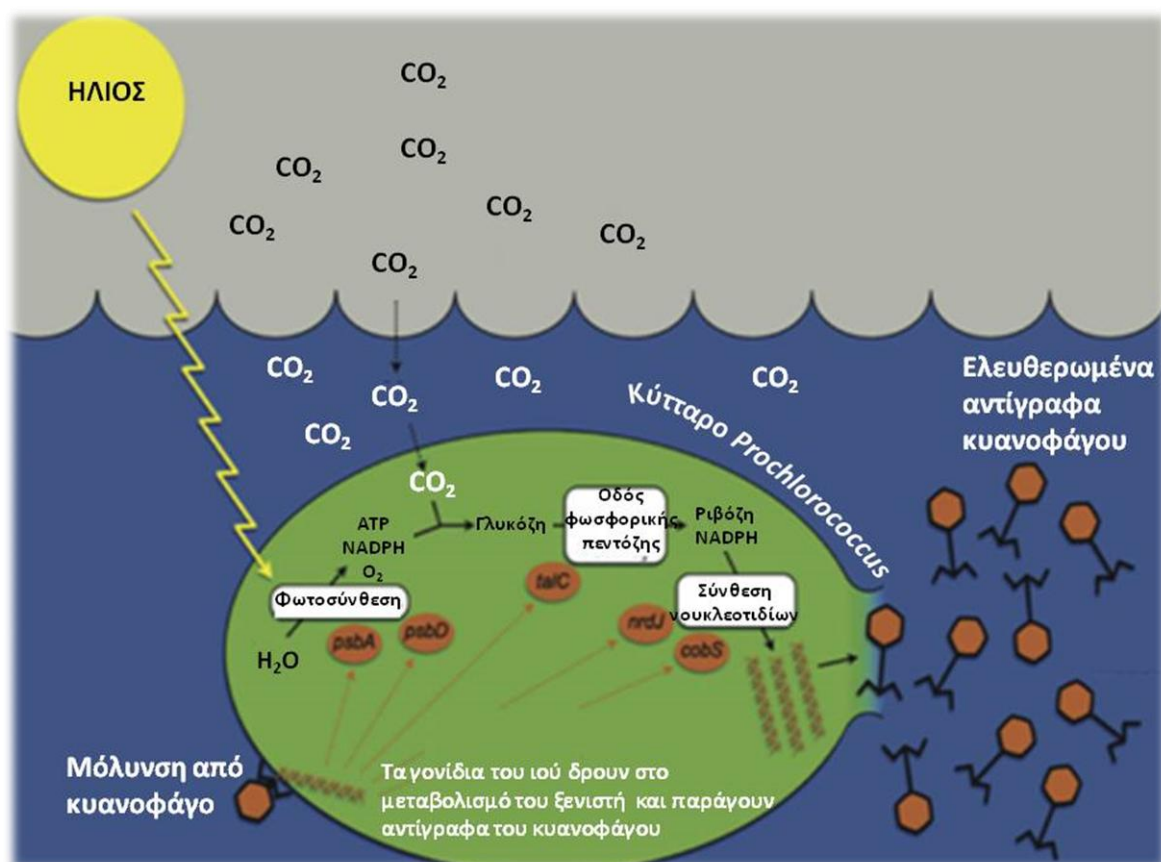
Κυανοφάγοι

Από το 1963 οπότε ταυτοποιήθηκε για πρώτη φορά **ιός** που μολύνει κυανοβακτήρια, ανακαλύφθηκαν πολλοί τέτοιοι ιοί (**κυανοφάγοι**) σε γλυκά ή αλμυρά νερά. Οι κυανοφάγοι όπως όλοι οι βακτηριοφάγοι αποτελούνται από μια "ουρά" και μια πρωτεϊνική κάψα που περικλείει το γενετικό τους υλικό, μια διπλή έλικα DNA. Η ουρά προσκολλάται στην επιφάνεια του βακτηρίου και μέσω αυτής μεταφέρεται το κυανοφαγικό DNA στο προσβληθέν κυτταρόπλασμα. Κατόπιν το κυανοφαγικό DNA πολλαπλασιάζεται έντονα και συνάμα κωδικοποιεί για την παραγωγή των πρωτεϊνών που χρειάζεται ο ιός, χρησιμοποιώντας τις χημικές ενώσεις του βακτηριακού κυτταροπλάσματος (Σχήμα 3.58). Έτσι σχηματίζονται πολλοί νέοι κυανοφάγοι και τελικά απελευθερώνονται από το διαλυμένο κυανοβακτήριο-ξενιστή τους σε αναζήτηση (τρόπος του λέγειν βέβαια διότι μεταφέρονται παθητικώς από τα ρεύματα) νέου ξενιστή. Όταν η προσβολή ενός κυανοβακτηρίου από κυανοφάγο καταλήγει στην άμεση αναπαραγωγή του κυανοφάγου και τη λύση (καταστροφή) του κυανοβακτηρίου ομιλούμε για τη **λυτική φάση**. Υπάρχει όμως και η **λυσογενική φάση** κατά την οποία το κυανοφαγικό DNA δεν πολλαπλασιάζεται αμέσως αλλά ενσωματώνεται ως **προφάγος** στο κυανοβακτηριακό DNA και διπλασιάζεται μαζί του ακολουθώντας τη συνήθη κυτταρική διαδικασία διαίρεσης του κυανοβακτηρίου. Κάποια μεταγενέστερη στιγμή όμως ο προφάγος ανεξαρτητοποιείται και αναπαράγει τον εαυτό του οπότε έχουμε τη λυτική φάση και την απελευθέρωση από τον νεκρό πλέον ξενιστή πολλών νέων ιών.

Οι κυανοφάγοι είναι ιδιαίτερα άφθονοι στα ωκεάνια νερά (σε συγκεντρώσεις περί το 1/10 των κυανοβακτηρίων) όπου προσβάλλουν πολύ εντονότερα (συγκριτικά με τα παράκτια νερά) τα κυανοβακτήρια. Ιδιαίτερα προσβάλλουν τα μικροσκοπικά κοκκοειδή κυανοβακτήρια *Prochlorococcus* και *Synechococcus* τα οποία συμβάλλουν περί το 25 % στην ωκεάνια πρωτογενή παραγωγή. Έχει υπολογισθεί ότι περί το 3 % των πληθυσμών του *Synechococcus* καταστρέφεται καθημερινώς από

κυανοφάγους οι οποίοι αφθονούν σε επίπεδα $>10^6$ /ml νερού ή 10^5 /g ιζήματος.

Η οικολογική σημασία των κυανοφάγων είναι πολύπλευρη. Τα θρεπτικά που απελευθερώνονται από τη λύση κυανοβακτηρίων από κυανοφάγους ανακυκλώνονται και μπορούν να χρησιμοποιηθούν από άλλα κυανοβακτήρια νηματοειδούς τύπου όπως το *Trichodesmium* το οποίο ανθίζει καλύπτοντας τεράστιες ωκεάνιες εκτάσεις. Επίσης διά της καταστροφικής τους δράσης στους κυανοβακτηριακούς πληθυσμούς επιτρέπουν την οικολογική αντικατάσταση των κυανοβακτηρίων (πολύ συχνά τοξικών) από άλλα μη τοξικά ευκαρυωτικά φύκη, δηλαδή κατά κάποιο τρόπο μειώνουν τις τοξικές ανθίσεις ορισμένων κυανοβακτηρίων (π.χ. *Microcystis*, *Anabaena*, *Lyngbya*). Η προσβολή των κυανοβακτηρίων από κυανοφάγους διευκολύνεται από υψηλές θερμοκρασίες και από την έλλειψη φωσφόρου στα νερά.



Σχήμα 3.58. Διαγραμματική απεικόνιση του όλου κύκλου προσβολής ενός κυανοβακτηρίου *Prochlorococcus* από ένα κυανοφάγο ο οποίος χρησιμοποιεί το μεταβολισμό του κυανοβακτηρίου για να παράγει πολλά αντίγραφα του εαυτού του και να πολλαπλασιαστεί απελευθερώνοντάς τα στο ωκεάνιο νερό.

Χαρακτηριστικοί εκπρόσωποι των κυανοβακτηρίων

Οι σύγχρονες τεχνικές της μοριακής γενετικής ανάλυσης δείχνουν ολοένα και πιο τεκμηριωμένα ότι δεν σχετίζονται στενώς η μορφολογία τους και η εξελικτική τους πορεία. Δηλαδή παρόμοια σε εμφάνιση διαφορετικά είδη κυανοβακτηρίων ανήκουν σε απομακρυσμένα εξελικτικώς φυλογενετικά αθροίσματα. Μόνη εξαίρεση τα κυανοβακτήρια

με ετερόκυτα δηλαδή τα αζωτοδεσμευτικά τα οποία όντως συνδέονται συγγενικώς στενά.

Παρακάτω θα παρουσιαστούν συνοπτικώς χαρακτηριστικά κυανοβακτηριακά γένη στα τρία γενικώς ομοιογενή αθροίσματα, ήτοι τα *Chroococcales* που τα αποτελούν είδη χωρίς τριχώματα, τα *Oscillatoriales*, είδη με τριχώματα χωρίς ετερόκυτα και τα *Nostocales* τα αζωτοδεσμευτικά είδη με τριχώματα και ετερόκυτα.

Chroococcales

Πρόκειται για άθροισμα που περιλαμβάνει μονοκύτταρες ή αποικιακές μορφές χωρίς εξειδικευμένα κύτταρα (ακινήτες, ετερόκυτα) και χωρίς αναπαραγωγικούς μηχανισμούς.



Το γένος ***Chroococcus*** περιλαμβάνει διάφορα κοσμοπολιτικά είδη (*C. turgidus*, *C. mactococcus*, κ.ά.) κυρίως του γλυκού νερού με κύτταρα μικρά ομογενούς ή κοκκώδους υφής και ποικίλου μεγέθους (0,7 – 2 μm), σφαιρικού ή ημισφαιρικού σχήματος, μονήρη αλλά συχνότερα σε αθροίσματα 2-4 κυττάρων (ενίοτε και 16 ή 32) περικλεισμένων σε ζελατινώδη θήκη τα οποία παραμένουν προσκολλημένα μεταξύ τους ως μη

διαχωρισμένα πλήρως θυγατρικά κύτταρα. Απαντάται είτε σε πλαγκτονική κατάσταση, είτε αναμειγμένο με μάζες νηματοειδών φυκών, είτε σε υγρό έδαφος. Ο χρωματισμός του είναι κυανοπράσινος. Ένα είδος του, το *C. giganteus*, είναι εκπληκτικά μεγάλο για κυανοβακτήριο (50-60 μm).

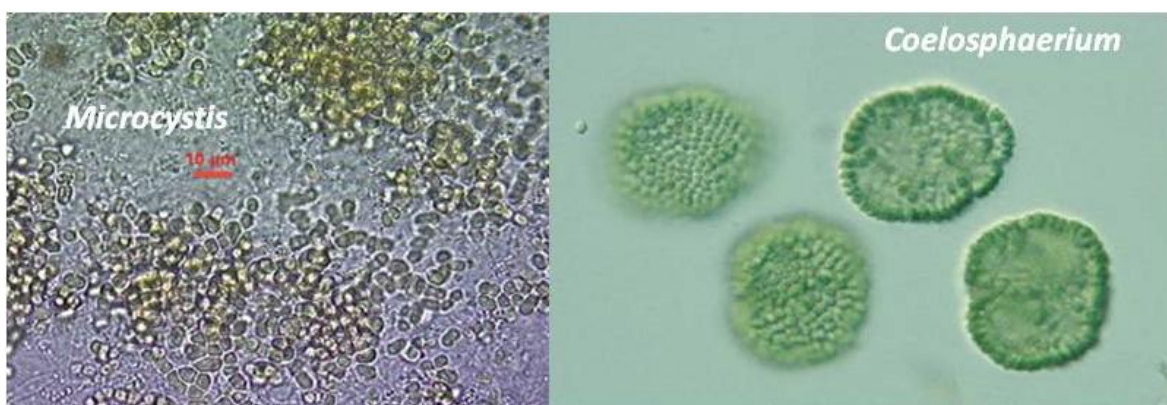


Το γένος ***Synechococcus*** είναι μονοκύτταρο κυλινδρικού σχήματος μικροσκοπικό (~1-6 μm) πλαγκτονικό και σημαντικό φωτοσυνθετικώς για τα θαλάσσια και τα γλυκά νερά. Απαντάται επίσης επάνω σε επιφάνειες μακροφυκών και φυτών αλλά και σε ανόργανες επιφάνειες ή ενδολιθικώς προσαρμοζόμενο σε ποικιλία περιβαλλόντων από θερμές πηγές έως

υπεραλατότητα. Δεν σχηματίζει βλεννώδη θήκη και ενίοτε παρουσιάζει αργή «κολυμβητική» ικανότητα. Διαθέτει ικανότητα συσσώρευσης ανθρακικών ιόντων σε εξειδικευμένη στιβάδα της κυτταρικής του επιφάνειας, όπου στη συνέχεια αυτές οι ανόργανες ενώσεις μορφοποιούνται σε επιστρώσεις αλάτων ανθρακικού ασβεστίου τα οποία κατόπιν αποπίπτουν ως ιζήματα.

Το μικροσκοπικό (0,5-0,9 μm) ***Prochlorococcus marinus*** είναι ο πολυπληθέστερος (και μικροσκοπικότερος) φωτοσυνθετικός οργανισμός στους ωκεανούς γενικώς και ειδικά στον υποτροπικό Ειρηνικό αποτελεί το 60 % της συνολικής χλωροφύλλης. Υπολογίζεται ότι 5 - 20 % του

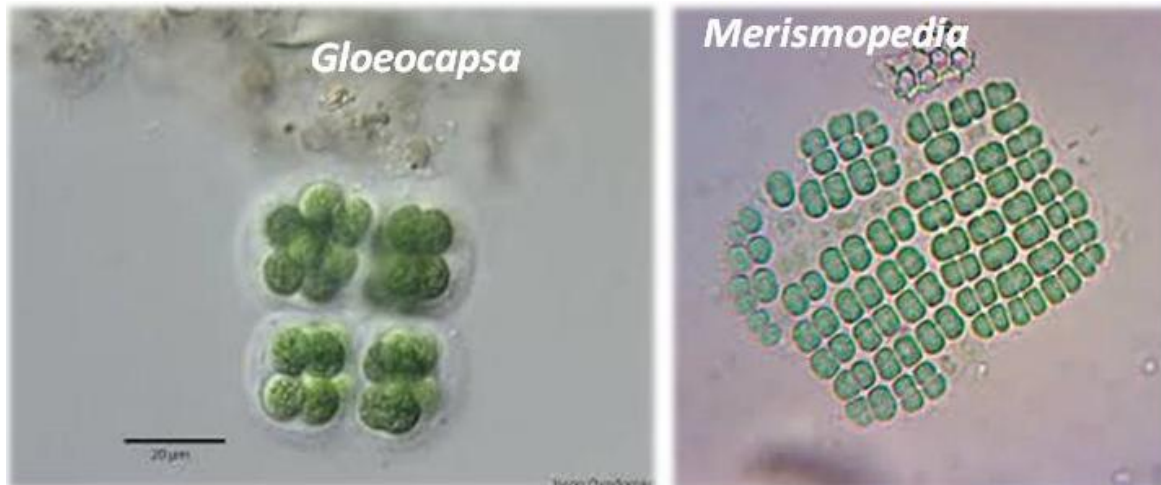
παραγόμενου οξυγόνου στη Γη προέρχεται από αυτό το κυανοβακτήριο. Το κύτταρό του διαθέτει χλωροφύλλες *a* και *b* αλλά καθόλου φυκοβιλιπρωτεΐνες. Το γονιδίωμά του (μόλις 2000 γονίδια) είναι πολύ μικρό συγκριτικά με αυτό των ευκαρυωτικών φυκών (> 10.000 γονιδίων) και πολύ εύκολα έχει πλήρως αποκωδικοποιηθεί. Η ικανότητά του να χρησιμοποιεί σουλφολιπίδια αντί για φωσφολιπίδια στην κατασκευή των κυτταρικών μεμβρανών, του προσδίδει ανταγωνιστικό πλεονέκτημα έναντι των άλλων οργανισμών που χρειάζονται τον συνήθως σε έλλειψη φώσφορο στους ωκεανούς. Πολλαπλασιάζεται γρήγορα με μία κυτταρική διαίρεση ανά ημέρα και συνήθως φθάνει πυκνότητες περί τα 100.000 κύτταρα/ml.



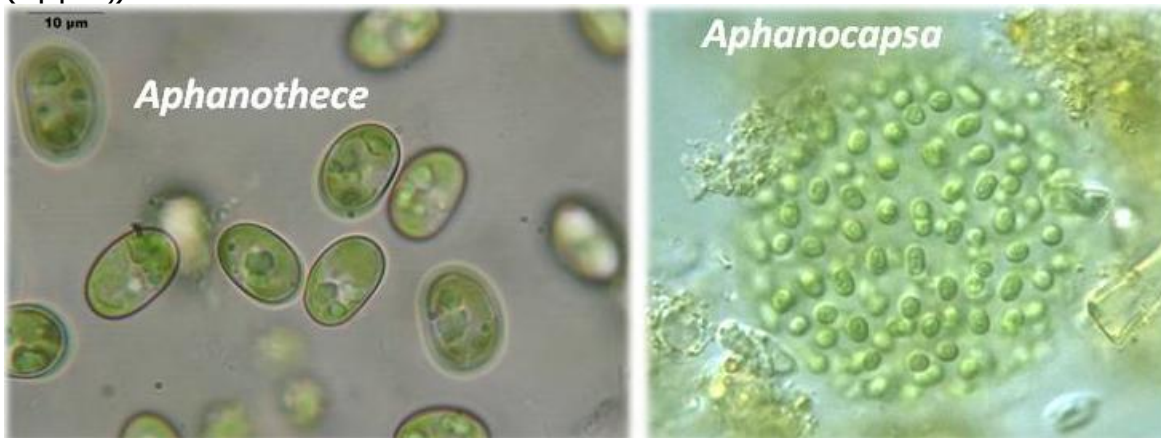
Το γένος **Microcystis** απαντάται στα γλυκά νερά και είναι υπεύθυνο για τις συχνές ανθίσεις (*Microcystis aeruginosa*, *M. flos-aquae*) που ταλαιπωρούν ποικιλοτρόπως (ανοξικότητα, ηπατοτοξίνες) τα φυσικά ενδιαίτηματα. Τα μικροσκοπικά του (~1-3 µm) σφαιρικά κύτταρα συναθροίζονται κατά χιλιάδες σε αποικίες που περικλείονται από βλεννώδη μήτρα. Οι αποικίες έχουν σφαιρικό σχήμα όταν πρωτοσχηματίζονται αλλά οι γηραιότερες έχουν σχήμα ακανόνιστο και συχνά διάτρητο. Οι αποικίες επιπλέουν λόγω των πολλών ανθεκτικών αεροτοπιών στα κύτταρά τους τα οποία συχνά προσδίδουν και μελανή εμφάνιση στην αποικία. Οι αποικίες κατατέμνονται και κάθε κομμάτι της αναπτύσσεται σε νέα μεγάλη αποικία από τον ταχύτατο πολλαπλασιασμό των κυττάρων της και τη συσσώρευση νέας βλέννας. Η ύπαρξη αεροτοπιών σε συνδυασμό με την ανθεκτικότητα του είδους στην φωτο-αναστολή, συμβάλλει στην έντονη φωτοσύνθεση στην επιφάνεια και στο σχηματισμό των «παχιών» ανθίσεων του που κατακλύζουν τα επιφανειακά νερά. Κατόπιν ο θάνατος των κυττάρων οδηγεί αυτές τις μεγάλες μάζες στο βυθό όπου αποσυντιθέμενες καταναλώνουν όλο το οξυγόνο δημιουργώντας ανοξία και δυστροφικές ενώσεις (π.χ. υδρόθειο, μεθάνιο).

Παρόμοια χαρακτηριστικά με το *Microcystis* εμφανίζει και το **Coelosphaerium** με μόνη διαφορά το ό,τι η αποικία του αποτελείται από άθροισμα κυττάρων σε μία μόνο στρώση σχηματίζοντας μια κοίλη δομή σαν αερόστατο.

Το **Gloeocapsa** αναπτύσσεται σε γλυκά νερά αλλά ιδιαίτερα σε υγρές στερεές επιφάνειες όπως υγρό έδαφος και νοτισμένα βράχια. Σαν το *Chroococcus* σχηματίζει αποικίες από λίγα σφαιρικά κύτταρα περιβαλλόμενα από ζελατινώδη θήκη σκούρου χρώματος. Αποτελεί τον φυκοβιώτη σε ορισμένους λειχήνες.



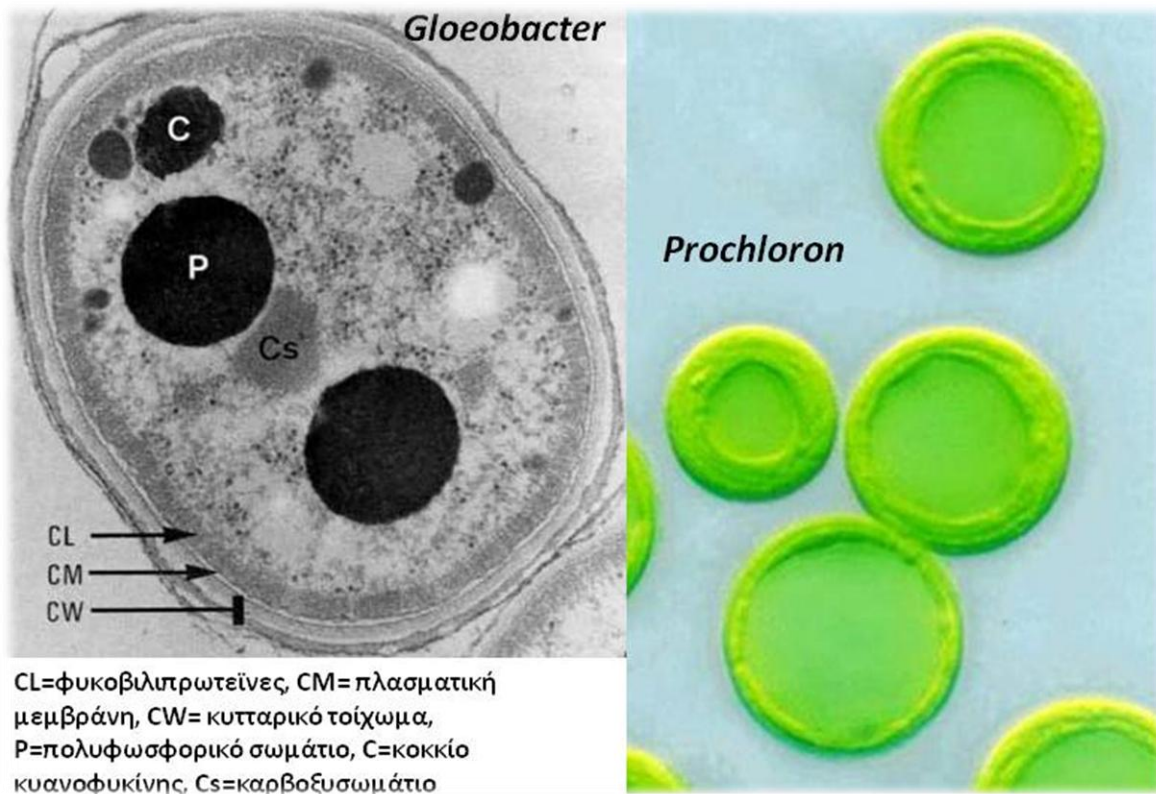
Το **Merismopedia** σχηματίζει χαρακτηριστικές αποικίες πάχους ενός κυττάρου οι οποίες συγκροτούνται σε ορθογώνια σχήματα από πυκνά τακτοποιημένα σε σειρές μικρά ωοειδή ή σφαιρικά κύτταρα. Η αποικία συγκρατείται από βλεννώδη ουσία η οποία δεν διαχέεται πέραν του περιγράμματος της αποικίας. Απαντάται στα γλυκά και θαλάσσια νερά αιωρούμενο ή εδραζόμενο σε κάθε είδους επιφάνεια στερεή ή χαλαρή (άμμος).



Τα **Aphanothece** και **Aphanocapsa** είναι ποικίλου μεγέθους (3-10 μm) και σχήματος κυλινδρικού ή σφαιρικού αντίστοιχα. Σχηματίζουν αποικίες περικλειόμενες από βλέννα και απαντώνται ως πλαγκτονικά σε γλυκά νερά ιδίως τυρφώνες (*Aphanocapsa*) και σε γλυκά νερά έως θαλασσινά ως πλαγκτονικό ή στη λάσπη του πυθμένα και επιπλέον και σε υγρές χερσαίες περιοχές (*Aphanothece*).

Το μικροσκοπικό κύτταρο (2-3 μm) του **Gloeobacter violaceus** δεν διαθέτει θυλακοειδείς μεμβράνες και βάσει των μελετών στην αλληλουχία των γονιδίων του φαίνεται ότι είναι το πλέον πρωτόγονο μεταξύ των κυανοβακτηρίων.

Το ***Prochloron*** είναι ένα κυανοβακτήριο **υποχρεωτικώς συμβιωτικό** στους ιστούς των ασκιδίων (ασπόνδυλα μικρά πεπλατυσμένα ζώα) των τροπικών θαλασσών. Τα μικροσκοπικά (0,5-1 μm) του κύτταρα είναι σφαιρικά και διαθέτουν μόνο χλωροφύλλες *a* και *b* και καθόλου φυκοβιλίνες. Οι φωτοσυνθετικές του χρωστικές κατανέμονται στα περιφερειακά και ομοκέντρως κατανεμημένα και ομαδοποιημένα κατά δυάδες θυλακοειδή του και λόγω απουσίας φυκοβιλινών το κύτταρο αποκτά πράσινο σαν χλόη χρωματισμό. Ενδέχεται η παρουσία μόνο χλωροφυλλών και όχι φυκοβιλινών, να αποτελεί προσαρμογή του είδους σε περιβάλλοντα με χαμηλή περιεκτικότητα σε ενωμένο άζωτο καθώς ο σχηματισμός φυκοβιλινών απαιτεί δύο φορές περισσότερο διαθέσιμο άζωτο απ' ό,τι ο σχηματισμός των χλωροφυλλών. Μοναδικό μεταξύ των άλλων κυανοβακτηρίων, το κεντρικό τμήμα του κυττάρου του *Prochloron* εμφανίζεται ως ένας χώρος άμορφος και κενός, με τα ινίδια του DNA να κατανέμονται περιφερειακά ανάμεσα στα θυλακοειδή. Η συμβιωτική σχέση του *Prochloron* με τα ασκίδια δεν είναι ξεκαθαρισμένη ως προς τα οφέλη που αποκομίζει ο κάθε συμβιώτης.

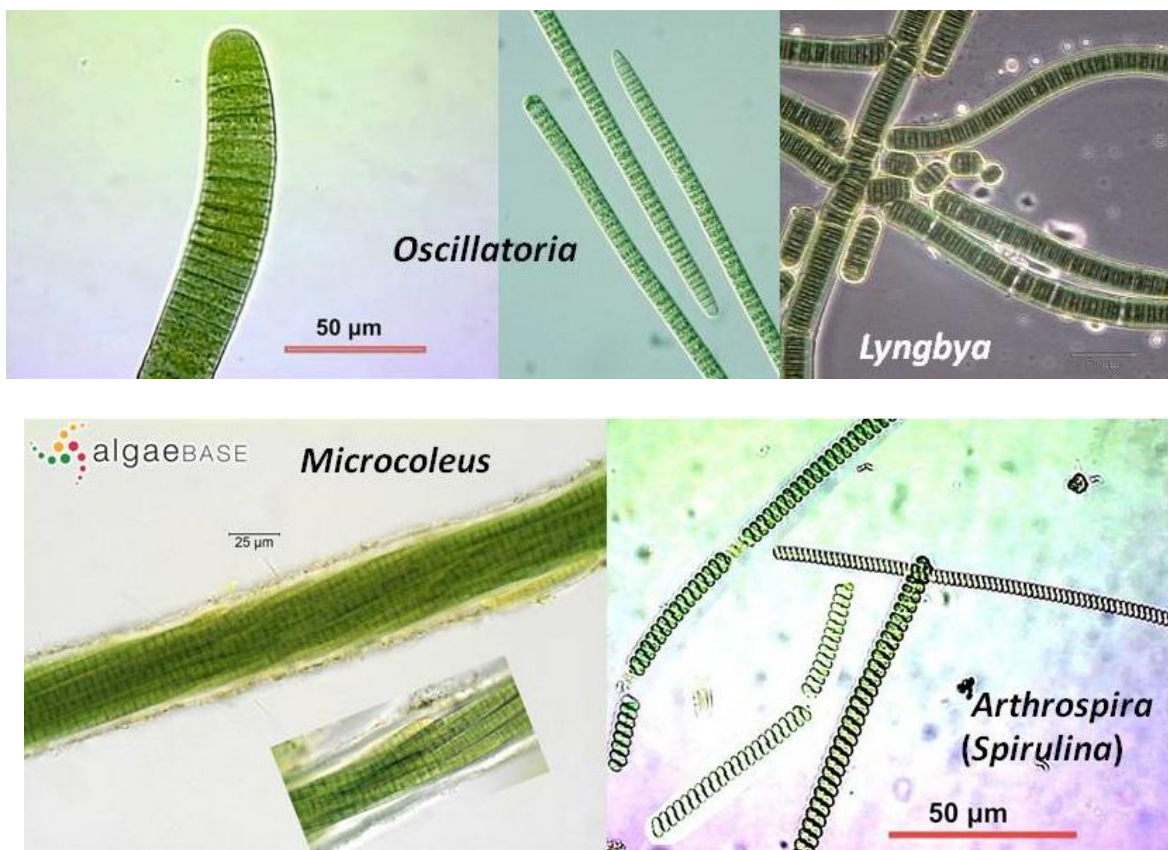


Oscillatoriales

Στο άθροισμα αυτό περιλαμβάνονται νηματοειδή κυανοβακτήρια χωρίς ετερόκυτα, ακινήτες και σπόρια.

Στο γένος ***Oscillatoria*** συμπεριλαμβάνονται πολλά είδη των γλυκών νερών κυρίως αλλά απαντάται πρακτικά σε κάθε τύπο νερού από θερμές πηγές, λίμνες, θάλασσες καθώς και υγρά χερσαία περιβάλλοντα από την εύκρατη έως την πολική ζώνη. Επιπλέον ή αναπτύσσεται στη λάσπη ή στα πετρώματα του πυθμένα και αφθονεί επίσης στα ρυπασμένα νερά. Τα

τριχώματά του είναι αδιακλάδωτα αποτελούμενα από μία μόνο σειρά κυττάρων και περιβάλλονται ενίοτε από λεπτή βλεννώδη θήκη με όλο το νημάτιο να έχει ανοιχτή πράσινη απόχρωση. Τα τριχώματα απαντώνται είτε μόνα τους είτε κατά μάζες και παρουσιάζουν συχνή ακανόνιστη ταλαντώδη (σαν εκκρεμές) ή ολισθητική κίνηση. Τα κύτταρα του τριχώματος είναι ενωμένα από άκρου εις άκρον σαν στοιβαγμένα νομίσματα με το πλάτος τους μεγαλύτερο από το μήκος τους. Μόνο το ακραίο κύτταρο του τριχώματος είναι αποστρογγυλεμένο και διαφορετικό στην εμφάνιση από τα υπόλοιπα, έτσι που να χρησιμοποιείται συχνά για τον προσδιορισμό των ειδών ιδιαίτερα όταν παρουσιάζει έντονα χαρακτηριστικά όπως π.χ. μια λεπτή επιμήκυνση στην άκρη του σαν προβοσκίδα στο είδος *Oscillatoria proboscidea*. Αναπαράγεται με ορμογόνια δηλαδή με τμήματά του που αποκόπτονται σε θέσεις όπου έχουν σχηματιστεί ειδικά αποχρωματισμένα αμφίκοιλα κύτταρα οι **διαχωριστικοί δίσκοι**. Το τριχώμα σπάει σε δύο τέτοια σημεία και δημιουργείται το ορμογόνιο αποτελούμενο από δύο ή περισσότερα (συνήθως) κύτταρα τα οποία πολλαπλασιάζόμενα με διαδοχικές διχοτομήσεις επιμηκύνουν το ορμογόνιο σε νέο βλαστικό μακρύ τριχώμα. Παρόμοια χαρακτηριστικά με τα *Oscillatoria* επιδεικνύουν και τα είδη του γένους **Lyngbya** μόνο που η θήκη των τριχωμάτων τους είναι πολύ παχύτερη και ο χρωματισμός τους πιο κιτρινο-κόκκινος ή και άχρωμος. Τα είδη του γένους **Microcoleus** αναπτύσσονται ως πολλαπλά τριχώματα σε ενιαίο κολεό (βλεννώδης θήκη) στην επιφάνεια ιλυωδών ή αμμωδών πυθμένων λιμνοθαλασσών, αλμυρόβαλτων και θαλασσών, καθώς και σε αντίστοιχες επιφάνειες λιμναίων νερών ή επιφυττικώς σε υδρόβια φυτά.



Στα γένη ***Spirulina*** και ***Arthrospira*** το χαρακτηριστικότερο γνώρισμα είναι η **σπειροειδώς** περιελιγμένη μορφή του τριχώματος το οποίο ταλαντώνεται και ολισθαίνει με ιδιαίτερο τρόπο σαν κοχλίας που προωθείται. Για την κατάταξη σε κάποιο από τα δύο είδη υπάρχει συνεχής ρευστότητα στην επιστημονική κοινότητα. Απατώνται σε γλυκά ή αλμυρά νερά αιωρούμενο ή προσκολλημένο σε ιλυώδεις πυθμένες.



Ιδιαίτερα άφθονο σε αλκαλικά νερά, καλλιεργείται εντατικώς ανά τον κόσμο για χρήση ως συμπλήρωμα διατροφής του ανθρώπου.

Το ***Prochlorothrix*** ενδημεί στα γλυκά τυρφώδη νερά και περιέχει εκτός της χλωροφύλλης *a* και χλωροφύλλη *b* χωρίς όμως φυκοβιλισώματα. Τα κύτταρα του τριχώματος είναι επιμήκη και κυλινδρικά χωρίς να περιβάλλονται από παχιά θήκη. Καλλιεργείται ευχερώς στο εργαστήριο.

Το τρίχωμα του ***Pleurocapsa*** που αναπτύσσεται λιθοφυτικώς (επάνω σε βράχους) γλυκών ή αλμυρών νερών, είναι ετεροροτριχιακό δηλαδή αποτελείται από πολλαπλές σειρές κυττάρων στο βασικό τρίχωμα το οποίο “έρποντας” στην επιφάνεια του βράχου “απλώνει” και δημιουργεί ένα δισκοειδή σχηματισμό (ψευδοπαρεγχυματικό) ο οποίος ενίοτε δημιουργεί κοντές ανυψωμένες αποφύσεις (ψευδονήματα). Δημιουργεί ενδοσπόρια.

Το ***Trichodesmium*** απαντάται στα ανοικτά των τροπικών κυρίως θαλασσών σχηματίζοντας ενίοτε τεράστιες επιφανειακές ανθίσσεις. Οι αποικίες του αποτελούνται από συναθροισμένα τριχώματα πάχους 0,5 – 3 mm ερυθρόμορφης χροιάς. Είναι από τους σπουδαιότερους αζωτοδεσμευτικούς οργανισμούς των ωκεανών αν και δεν διαθέτει ετερόκυτα.

Nostocales

Νηματοειδή κυανοβακτήρια που διαθέτουν (παράγουν) ετερόκυτα και ακινήτες. Σε αυτό το άθροισμα ανήκει η συντριπτική πλειονότητα των αζωτοδεσμευτικών ειδών των κυανοβακτηρίων. Είναι οι μόνοι οργανισμοί στη Γη (μαζί και με ορισμένα συμβιωτικά βακτήρια στο ριζικό σύστημα των ψυχανθών φυτών) που δεσμεύουν το ατμοσφαιρικό άζωτο (N_2) και το κάνουν αφομοιώσιμο (ενωμένο άζωτο) από τους αυτότροφους οργανισμούς της βιόσφαιρας.

Όλα τα είδη του αθροίσματος έχουν **ετερόκυτα** και ο πλέον κοινός τρόπος αναπαραγωγής των είναι με ορμογόνια. Σε μερικά είδη υπάρχει **πολικότητα** δηλαδή διαφορετικότητα στη μορφολογία των άκρων του τριχώματος. Τα ετερόκυτα και/ή οι ακινήτες βρίσκονται στη βάση του τριχώματος ενώ το άλλο άκρο βαθμιαία λεπτυνόμενο απολήγει σε

κύτταρα στενά, επιμήκη, άχρωμα και κενοτοπημένα (π.χ. *Rivularia*, *Calothrix*). Η παραπάνω πολικότητα του θαλλού τους (τριχώματος) απαντάται μόνο όταν υπάρχει περιορισμένο ενωμένο άζωτο ή φώσφορος στο νερό. Αν τα είδη αυτά καλλιεργηθούν σε συνθήκες επάρκειας αζώτου ή φωσφόρου (π.χ. NH_4^+ , NO_3^- , PO_4^{3-}) τότε η πολικότητα εξαφανίζεται και τα τριχώματα πολλαπλασιάζονται με ορμογόνια (κάτι που δεν συμβαίνει όταν παρουσιάζουν πολικότητα). Το ***Calothrix*** είναι πολύ κοινό στην παράκτια ζώνη προσκολλημένο σε βράχια, ενώ το ***Rivularia*** σε βράχια και φυτά των γλυκών νερών όπου οι βλεννώδεις θήκες των τριχωμάτων συμπήκονται και επιστρωμένες με ασβεστολιθικό υλικό γίνονται στιβαρές.



Το γένος ***Nostoc*** που έχει ονομασθεί έτσι από τον Ελβετό γιατρό του Μεσαίωνα Παράκελσο, είναι το πιο ευρέως μελετημένο κυανοβακτήριο αυτού του αθροίσματος. Τα νήματά του που παρουσιάζουν χαρακτηριστικές συστροφές και κάμψεις, αποτελούνται από στρογγυλά κύτταρα μέσα σε σταθερή βλεννώδη μήτρα σχηματίζοντας ευμεγέθεις αποικίες σε μέγεθος βώλου μέχρι ενίοτε και 50 cm σε διάμετρο με κίτρινη, καστανή ή μαύρη χροιά.

Οι νεαρές αποικίες έχουν κυκλικό σχήμα αλλά με τον καιρό και με τη μεγέθυνσή τους το σχήμα γίνεται ακανόνιστο. Απαντάται στα γλυκά νερά ως επιπλέον αλλά κυρίως προσκολλημένο στην υδρόβια βλάστηση. Στο υγρό χερσαίο περιβάλλον αναπτύσσεται σε στερεά υποστρώματα από πέτρες, απόκρημνους βράχους έως δέντρα και χαμηλή βλάστηση. Απαντάται επίσης συμβιωτικώς σε λειχήνες και εκεί που η παρουσία του είναι πραγματικά ευεργετική (και το έχει κάνει διάσημο) είναι στους

ορυζώνες όπου εμπλουτίζει το έδαφος με ενωμένο άζωτο. Αναπαράγεται με ορμογόνια στα οποία τα ετερόκυτα βρίσκονται στην άκρη του τριχώματος.

Το **Anabaena** μοιάζει με το *Nostoc* στο ό,τι και αυτό έχει νημάτια με σφαιρικά κύτταρα σαν χάντρες σε αρμαθιά μόνο που απαντάται και στα θαλάσσια νερά υπό πλαγκτονική κυρίως μορφή. Επίσης τα τριχώματά του είναι λιγότερο συνεστραμμένα και ο κολεός του πιο δυσδιάκριτος. Ενίοτε σχηματίζει υπερβολικές ανθίσεις στα γλυκά νερά.



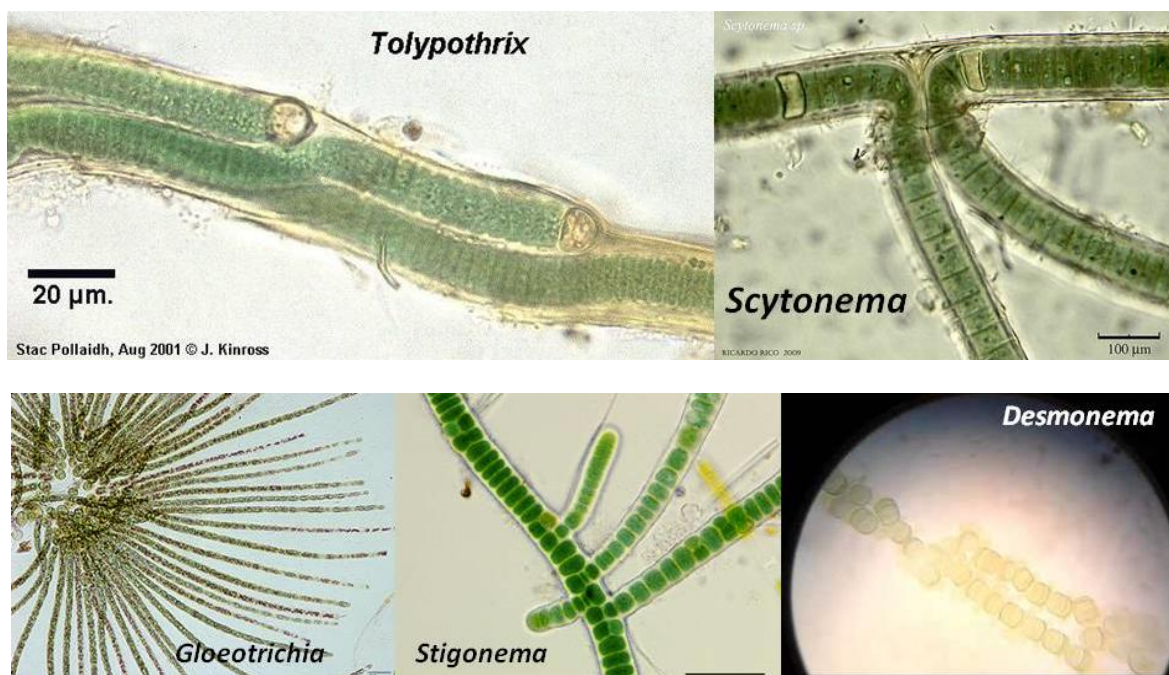
Στο **Aphanizomenon** τα τριχώματα είναι ευθύγραμμα και οξύληκτα στις άκρες και διατάσσονται παραλλήλως σε αθροίσματα σαν «δεμάτια ξύλων». Απαντάται σε γλυκά και θαλασσινά νερά και μάλιστα στη Βαλτική Θάλασσα (εύτροφη) σχηματίζει μεγάλες ανθίσεις κάτι που συμβαίνει και σε εύτροφα εσωτερικά νερά.

Το **Cylandrospermum** αναπτύσσεται σε γλυκά και ιδιαίτερα σε όξινα νερά καθώς και στο υγρό χώμα, σχηματίζοντας σκουροπράσινες κηλίδες στις επιφάνειες των υδρόβιων φυτών. Τα βλαστητικά κύτταρα του τριχώματός του είναι τετράγωνου ή ορθογωνίου σχήματος με ενίοτε ένα ετερόκυτο στο άκρο του και ένα πολύ μεγάλο γειτονικό του ακινήτη.

Το **Cylandrospermopsis** παρομοίως ενδημεί και σχηματίζει ανθίσεις σε εύτροφα γλυκά νερά στις εύκρατες και τροπικές περιοχές. Τα κύτταρα του τριχώματος είναι ορθογώνια και στην άκρη υπάρχει το ετερόκυτο με τους ακινήτες όταν εμφανίζονται να βρίσκονται όχι σε άμεση γειτνίαση-επαφή με το ετερόκυτο αλλά μακρύτερα. Το είδος *Cylandrospermopsis raciborskii* σχηματίζει τεράστιες πυκνότητες (~ 200.000 νήματα/ml) όταν ανθίζει και αυτό είναι αρνητικό επειδή το είδος αυτό παράγει την ηπατοτοξίνη **κυλινδροσπερμψίνη**.

Το **Tolypothrix** απαντάται στα γλυκά, κυρίως όξινα νερά, σε πλαγκτονική κατάσταση ή με τριχώματα περιπλεγμένα στην υδατική βλάστηση. Η βλεννώδης θήκη του (κολεός) είναι ποικίλης συνεκτικότητας κάτι που διευκολύνει τις **ψευδο-διακλαδώσεις** του τριχώματός του που σχηματίζονται στο σημείο όπου οι διαιρέσεις των βλαστητικών κυττάρων συναντούν ένα ετερόκυτο και έτσι στο σημείο εκείνο τα παραγόμενα θυγατρικά κύτταρα «φρακάροντας» κατά κάποιο τρόπο, ανυψώνονται από το τριχίωμα δημιουργώντας ένα εξόγκωμα σαν

τολύπη. Πολλές τέτοιες ψευδοδιακλαδώσεις-τολύπες δημιουργούν «τριχωτή» εμφάνιση, εξ' ου και το όνομα του κυανοβακτηρίου αυτού. Στο **Scytonema** οι ψευδοδιακλαδώσεις είναι διπτές, δηλαδή στο σημείο που τα πολλαπλασιαζόμενα βλαστητικά κύτταρα συναντούν και «φρακάρουν» στο ετερόκυτο ή σε ένα νεκρίδιο, η μάζα τους αρχικώς ανυψώνεται δημιουργώντας ένα εξόγκωμα-θόλο η συνεχής αύξηση του οποίου προκαλεί τη θραύση στην κορυφή του και τα δύο σκέλη του αποχωρίζονται ως ψευδοτριχώματα. Οι αποικίες του **Scytonema** δημιουργούν σκοτεινής απόχρωσης θυσανωτούς τάπητες επάνω σε υδρόβια φυτά των γλυκών νερών ή σε υγρά χερσαία σώματα (πέτρες, ξύλο, κ.λπ.). Απαντάται και ως φυκοβιώτης σε λειχήνες.



Το **Gloeotrichia** αναπτύσσεται σε στερεές επιφάνειες στα γλυκά νερά. Όταν οι πυκνές θυσανοειδείς αποικίες του αυξηθούν πολύ αποκολλώνται και γινόμενες πλαγκτονικές δημιουργούν ενίοτε ανθίσεις. Τα τριχώματα (και οι αποικίες του) περιβάλλονται από παχιά θήκη βλέννας. Τα ετερόκυτα βρίσκονται στη βάση του τριχώματος και ενίοτε ακολουθούν αρκετοί ακινήτες στη σειρά.

Στο **Stigonema** τα τριχώματα είναι **πολύσειρα** δηλαδή έχουν πλάτος μεγαλύτερο του ενός κυττάρου και δημιουργούν **αληθείς διακλαδώσεις** (ενίοτε πολύσειρες) οι οποίες προκύπτουν από τη διαίρεση των βλαστητικών κυττάρων σε διεύθυνση κάθετη προς τον κύριο άξονα του τριχώματος. Αναπτύσσεται κυρίως σε υγρές χερσαίες επιφάνειες αλλά και σε βυθισμένα στο γλυκό νερό στερεά σώματα (φυτά, πέτρες) δημιουργώντας ενίοτε θυσάνους. Απαντάται και ως φυκοβιώτης σε λειχήνες.

Στο **Desmonema** υπάρχουν περισσότερα του ενός τριχώματα με ετερόκυτα στο άκρο τους και όλα περιβάλλονται από μια παχιά κοινή θήκη-κολεό. Δίδει την εντύπωση δέσμης νημάτων εξ' ου και η ονομασία του.

Βιομηχανικές εφαρμογές κυανοβακτηρίων

Η βιομηχανία παράγει διάφορα βιολογικά υλικά όπως βιταμίνες, ένζυμα, αμινοξέα, κ.ά. με τη βοήθεια ζυμώσεων που επιτελούνται από ειδικά επιλεγμένα ετεροτροφικά βακτήρια σε κατάλληλους αντιδραστήρες. Αυτές οι βιολογικές διεργασίες για να είναι παραγωγικές και συνάμα οικονομικώς βιώσιμες πρέπει να έχουν διαθέσιμη μια φθηνή πηγή άνθρακα που θα αποτελέσει το προς ζύμωση υπόστρωμα για τα βακτήρια. Η πιο συχνή (σχεδόν αποκλειστική) πηγή άνθρακα είναι οι οργανικές ενώσεις του όπως σάκχαρα και αλκοόλες. Τα κυανοβακτήρια «πρωικισμένα» από τη φύση με ένα αποτελεσματικότατο φωτοσυνθετικό μηχανισμό μπορούν να χρησιμοποιούν ως πηγή άνθρακα το CO₂ της ατμόσφαιρας για να παράγουν οργανικά μόρια (σάκχαρα) χρησιμοποιώντας προς τούτο την ενέργεια του φωτός. Μάλιστα η φωτοσυνθετική τους παραγωγή είναι ανώτερη παραγωγικώς των φυτών καθώς μπορούν και αποθηκεύουν το 3 - 9 % της ηλιακής ενέργειας που απορροφούν στη βιομάζα που δημιουργούν έναντι του 0,25 έως 2 % το πολύ των καλλιεργειών βρώσιμων φυτών (π.χ. καλαμπόκι, σιτάρι, σόγια, με εξαίρεση το ζαχαροκάλαμο ~8%, κ.ά.).

Οι δυνατότητες όμως των κυανοβακτηρίων δεν περιορίζονται μόνο στην οξυγενή φωτοσύνθεση στην οποία είναι αδιαφιλονίκητοι «πρωταθλητές». Σε συνθήκες σκότους ή σε συνθήκες έλλειψης οξυγόνου ή και στις δύο ταυτόχρονα, τα κυανοβακτήρια μπορούν και αυτά να επιτελέσουν ζυμώσεις αξιοποιώντας οργανική πηγή άνθρακα πέραν αυτού που δημιουργούν (δεσμεύοντας CO₂) στον κύκλο Κάλβιν-Μπένσον («σκοτεινή» φάση της φωτοσύνθεσης). Επιπλέον ορισμένα κυανοβακτήρια φαίνεται ό,τι μπορούν να φωτοσυνθέτουν και ανοξυγενώς χρησιμοποιώντας ως δότη ηλεκτρονίων (e⁻) και πρωτονίων (H⁺) θειούχες ενώσεις (π.χ. υδρόθειο - H₂S) αντί για νερό (H₂O). Εύλογο είναι λοιπόν με τέτοιες δυνατότητες που έχουν να θεωρήσουμε τα κυανοβακτήρια ως πραγματικά βιολογικά «εργοστάσια» παραγωγής ενέργειας και χρήσιμων προϊόντων. Η βιομηχανία βοηθούμενη από την μοριακή έρευνα στο μικρό και εύκολα αποκωδικοποιούμενο γονιδίωμα των κυανοβακτηρίων επιλέγει αυτά τα είδη που εξυπηρετούν κάθε φορά τις ανάγκες της εφόσον η μαζική καλλιέργειά τους βρεθεί ότι είναι εύκολη (ή να γίνει εύκολη).

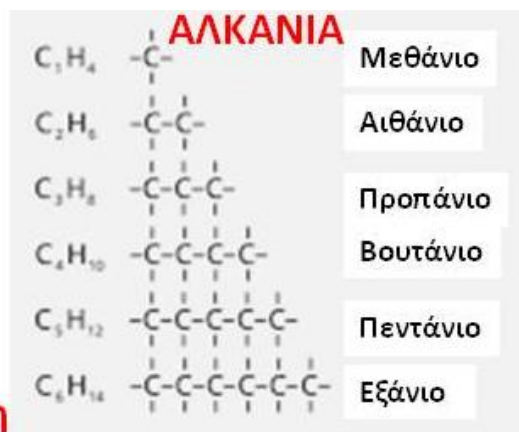
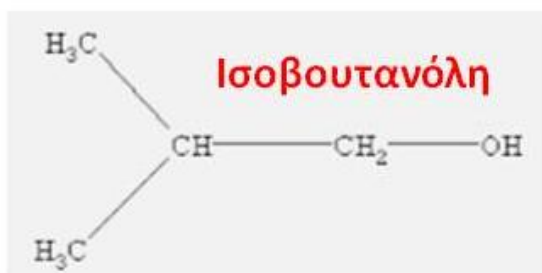
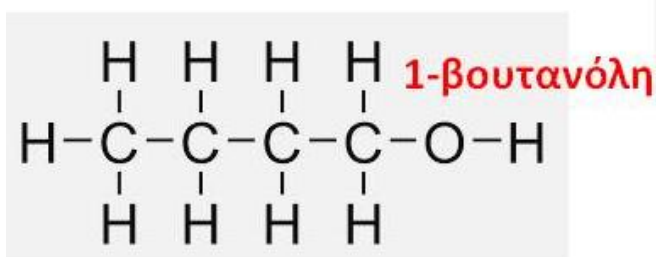
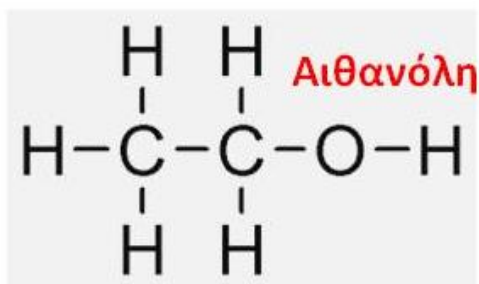
Οι βιομηχανικώς βιώσιμες χρήσεις των κυανοβακτηρίων στην εξυπηρέτηση του ανθρώπου είναι (ή μπορούν να γίνουν) οι παρακάτω:

1. **Παραγωγή ενεργειακών ενώσεων.** Η εξάντληση των ορυκτών καυσίμων και η πιθανολογούμενη υπερθέρμανση οδηγούν την ανθρωπότητα σε ανεύρεση οικολογικώς αποδεκτών καυσίμων (με μηδενικό αποτύπωμα άνθρακα) που μπορούν να παραχθούν από μεταβολικώς ενεργούς οργανισμούς. Τέτοια καύσιμα μπορεί να είναι: **αιθανόλη, 1-βουτανόλη, ισοβουτανόλη, αλκάνια** ή αέριο **υδρογόνο (H₂)**. Ορισμένα κυανοβακτήρια (π.χ. *Synechocystis*) που με φυσικό τρόπο παράγουν μικρή ποσότητα αλκοόλης ως αποτέλεσμα ζύμωσης, μπορούν να προσαρμοστούν να την παράγουν σε βιομηχανικώς εκμεταλλεύσιμες ποσότητες (550 - 5500 mg/L). Τα ακόμα καλλίτερα σε

απόδοση από την αιθανόλη καύσιμα 1-βουτανόλη και ισοβουτανόλη, θα μπορούσαν να παραχθούν σε ικανοποιητικές ποσότητες (> 500 mg/L) με γενετική τροποποίηση του μονοκύτταρου κυανοβακτηρίου *Synechococcus elongatus*.

Αρκετά κυανοβακτήρια (π.χ. *Synechocystis*, *Synechococcus*) κατά το μεταβολισμό των λιπαρών οξέων τους παράγουν αλκάνια (~ 5% ξηρού τους βάρους) τα οποία είναι καύσιμα, ή παράγουν λιπαρά οξέα τα οποία είναι πρόδρομες ενώσεις καυσίμων (~ 200 mg/L).

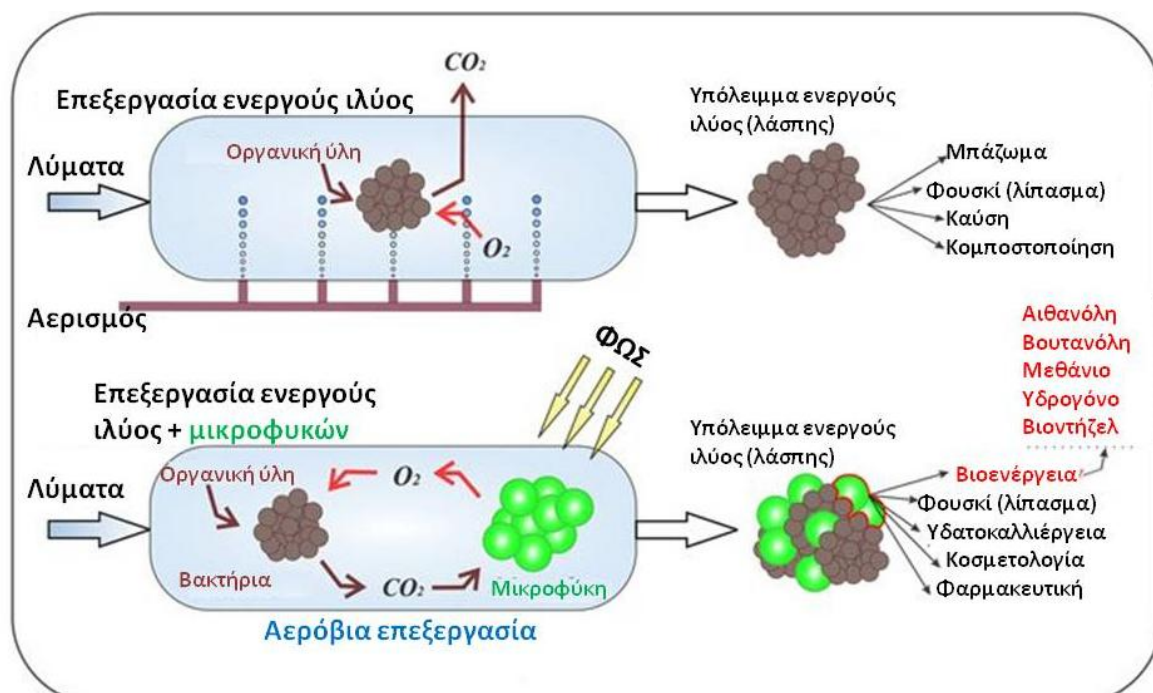
Το αέριο υδρογόνο (H_2) το οποίο θεωρείται το καύσιμο του μέλλοντος (η καύση του παράγει μόνο υδρατμούς) και το οποίο αποτελεί το «ιερό δισκοπότηρο» για τους επιστήμονες ανά τον κόσμο ως προς τη μαζική παραγωγή του, παράγεται από πλήθος κυανοβακτηρίων (π.χ. *Anabaena*, *Aphanocapsa*, *Calothrix*, *Nostoc*, *Oscillatoria*, *Microcystis*) υπό ποικίλες συνθήκες καλλιέργειάς των. Σε αυτά τα είδη που έχουν ετερόκυτα και αζωτοδεσμεύουν, το αέριο υδρογόνο παράγεται ως υποπροϊόν της καθήλωσης του αζώτου. Επίσης παράγεται υδρογόνο και από τη δράση του ενζύμου υδρογενάση που διαθέτουν.



2. Εξυγίανση του νερού. Όλο και πιο πολύ τα κυανοβακτήρια προσελκύουν το ενδιαφέρον για τη χρήση τους ως εξυγιαντές (καταπολεμητές) του ρυπαντικού φορτίου των νερών με απόβλητα, επειδή έχουν την ικανότητα να οξειδώνουν λιπαρές ενώσεις και πολύπλοκες οργανικές ενώσεις και να συσσωρεύουν ενδοκυτταρικά ιόντα βαρέων μετάλλων π.χ. Zn, Cu, Fe, Ni και Co. Αποτελούν λοιπόν

πολλά υποσχόμενα βιολογικά “εργαλεία” για τη δευτερογενή επεξεργασία αστικών λυμάτων καθώς και γεωργικών και βιομηχανικών αποβλήτων (Σχήμα 3.59).

Αναμφισβήτητα τα κυανοβακτήρια μπορούν να χαμηλώσουν το ρυπαντικό φορτίο των νερών απορροφώντας τις αζωτούχες και φωσφορικές ενώσεις οι οποίες αποτελούν λιπαντικά στοιχεία για την καλλιέργειά τους (π.χ. *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Aphanocapsa*, κ.ά.). Αλλα κυανοβακτήρια όπως το *Spirulina* που στο κύτταρό του υπάρχουν διάφορες φορτισμένες λειτουργικές ομάδες μορίων όπως καρβοξύλιο (COO^-), υδροξύλιο (HO^-), θειικά (SO_4^{--}) κ.λπ. μπορούν να δεσμεύσουν φορτισμένα ιόντα μετάλλων (π.χ. Zn^{++} , Ni^{++}) στο νερό αποτελώντας έτσι ένα χρήσιμο και οικολογικό βιολογικό «σφουγγάρι» μετάλλων. Αλλα κυανοβακτήρια (π.χ. *Synechocystis* sp., *Westiellopsis prolifica*, *Nostoc hatei*, *Anabaena sphaerica*) μπορούν να συσσωρεύσουν και να αποικοδομούν οργανοφωσφορικά και οργανοχλωριούχα ζιζανιοκτόνα που είναι διαλυμένα στο νερό αποτοξινώνοντάς το από αυτά τα βλαβερά για την υδρόβια ζωή ανθρωπογενή μακρομόρια.



Σχήμα 3.59. Διαγραμματική απεικόνιση της χρήσης μικροφύκων (τα οποία μπορεί να είναι κυανοβακτήρια) στην απορρύπανση του νερού σε συστήματα βιολογικού καθαρισμού. Η αναπτυσσόμενη κυανοβακτηριακή μάζα όχι μόνο απορρόφησε τα θρεπτικά στοιχεία από τα λύματα αλλά επιπλέον κατόπιν μπορεί να χρησιμοποιηθεί για να δώσει χρήσιμα προϊόντα.

Το μεγάλο πρόβλημα όμως που καλείται να λύσει η εφαρμοσμένη επιστήμη για να μπορέσει να κάνει τα κυανοβακτήρια πραγματικά εργαλεία εφαρμογής στην απορρύπανση των νερών, είναι αυτό της συλλογής της βιομάζας τους πριν το καθαρισμένο νερό διοχετευθεί στο περιβάλλον. Το θέμα αυτό αφορά όχι μόνο τα κυανοβακτήρια αλλά και τα όποια ευκαρυωτικά φύκη (π.χ. *Chlorella* sp.) χρησιμοποιούνται για αυτό το σκοπό. Προφανώς η λύση αυτού του προβλήματος προϋποθέτει

την ακινητοποίηση ή τη στερέωση των κυττάρων τους σε κάποιο συσσωμάτωμα. Αυτό το συσσωμάτωμα μπορεί να είναι κάποιο πλέγμα επάνω στο οποίο θα αναπτυχθούν μαζικά τα κυανοβακτήρια και διά του οποίου θα διέρχεται το προς επεξεργασία νερό, δεχόμενο στην πορεία του την ευεργετική επίδραση των κυανοβακτηρίων.

Σε μια τέτοια διαμόρφωση τα νηματοειδή κυανοβακτήρια μπορούν να ανταποκριθούν καλύτερα λόγω ακριβώς της διαμόρφωσης του θαλλού τους (νήματα που εύκολα παγιδεύονται) συγκριτικά με τα μονήρη κύτταρα που μόνο σε ειδικό υπόστρωμα (π.χ. αφρός πολυουρεθάνης) θα μπορούσαν να ακινητοποιηθούν. Η στερέωση των κυανοβακτηρίων σε πλέγμα δεν προσφέρει μόνο πρακτική λύση στο θέμα της συγκράτησής των αλλά και μεγαλύτερη απόδοση στην ένταση της απομάκρυνσης των ρυπαντών.

Μια άλλη πολύ σημαντική χρήση των κυανοβακτηρίων μπορεί να είναι αυτή της αποικοδόμησης των υδρογονανθράκων σε πετρελαιορυπάνσεις των νερών. Στην πραγματικότητα την αποικοδόμηση των υδρογονανθράκων δεν την επιτελούν τα κυανοβακτήρια αλλά διάφορα αερόβια βακτήρια που συμβιώνουν σε αποικίες με κυανοβακτήρια και ευεργετούνται από το άφθονο οξυγόνο που τα κυανοβακτήρια παράγουν και τους προμηθεύουν. Γενικώς τα κυανοβακτήρια αποτελούν το κυριώτερο συστατικό των βιολογικών συσσωματωμάτων που αποτελούνται από αυτά και από αερόβια ή αναερόβια βακτήρια, μύκητες και πρωτόζωα.

2. Παραγωγή βιοδραστικών ουσιών. Στα κυανοβακτήρια έχει βρεθεί η έκκριση βιοδραστικών ουσιών όπως λιποπεπτίδια, αμινοξέα, λιπαρά οξέα, αμίδια και αντιβιοτικά τα οποία μπορούν να χρησιμοποιηθούν σε ποικίλες βιολογικές διεργασίες (αντιμικροβιακές, αντιμυκητιακές, αντιικές, φυκοτοξικές, αντικαρκινικές, αντιφλεγμονώδεις, κ.ά.). Χαρακτηριστικώς αναφέρεται η **αντιβακτηριακή** δράση εκχυλισμάτων κυανοβακτηρίων όπως τα: *Westiellopsis prolifica*, *Hapalosiphon hibericus*, *Nostoc muscorum*, *Nostoc commune*, *Scytonema* sp., *Anabaena* sp. και *Fischerella* sp. εναντίον διαφόρων βακτηρίων όπως: *Pseudomonas striata*, *Pseudomonas aeruginosa*, *Bacillus subtilis*, *Escherichia coli*, *Bradyrhizobium* sp., *Staphylococcus aureus*, *Staphylococcus epidermidis*, *Salmonella typhi*, *Klebsiella pneumonia*, και *Bacillus cereus*. **Αντιμυκητιακή** δράση από εκχυλίσματα των κυανοβακτηρίων: *Nostoc commune*, *Nostoc insulare* και *Nodularia harveyana* εναντίον των μυκήτων *Aspergillus candidus* και *Candida albicans*. **Αντιική** δράση εκχυλισμάτων των κυανοβακτηρίων: *Nostoc ellipsosporum*, *Scytonema variatum* και *Scytonema* sp. εναντίον του ιού που προκαλεί ανοσοανεπάρκεια στον άνθρωπο.

Η έκκριση τέτοιων βιοδραστικών ουσιών φαίνεται να αποτελεί μια στρατηγική **αλληλοπάθειας** των κυανοβακτηρίων έναντι των άλλων ανταγωνιστικών τους μικροοργανισμών στο νερό ως προς τις πηγές ενέργειας. Οι αλληλοπαθητικές ενώσεις (κυκλικά πεπτίδια, τερπένια και διάφορες πτητικές οργανικές ενώσεις) καταστέλλουν την αύξηση,

φωτοσύνθεση, αναπνοή, πρόσληψη άνθρακα, ενζυματική δράση ή προκαλούν οξειδωτικό στρες στα ανταγωνιστικά τους φύκη. Αντί για τα συνθετικά προϊόντα αντιφυκικής δράσης (algaecides) καταπολέμησης των φυκικών ανθίσεων που διατίθενται σήμερα, θα μπορούσαν εναλλακτικώς να παράγονται και να αντικαταστήσουν τις συνθετικές, οι φυσικές αλληλοπαθητικές ενώσεις των κυανοβακτηρίων.

3. Παραγωγή πολύτιμων προσθέτων ουσιών. Από τα κυανοβακτήρια μπορούν να παραχθούν πλήθος ουσιών οι οποίες έχουν πολύτιμες θρεπτικές και υγιεινές επιδράσεις στο μεταβολισμό του ανθρώπου (χρωστικές, βιταμίνες, ένζυμα), χρήσιμα πρόσθετα στη χημική βιομηχανία (ισοπρένιο) και στη φαρμακευτική (βιοπολυμερή). Όλα αυτά προσθέτουν επιπλέον αξία στην παραγόμενη καλλιεργητικώς βιομάζα των κυανοφυκών (Σχήμα 3.60). Αναλυτικότερα:

3.1. Χρωστικές, βιταμίνες και ένζυμα. Οι χρωστικές που παράγουν και συσσωρεύουν τα κυανοβακτήρια τόσο για ευρύτερη χρησιμοποίηση του φωτεινού φάσματος κατά τη φωτοσύνθεσή τους όσο και για φωτοπροστασία από το έντονο φως ανήκουν στην κατηγορία των καρωτινοειδών (β-καρωτένιο, ζεαξανθίνη, νοστοξανθίνη, εχινενόνη και κανθαξανθίνη) και στην κατηγορία των φυκοβιλιπρωτεϊνών (φυκοκυανίνη, αλλοφυκοκυανίνη και φυκοερυθρίνη) (Σχήμα 3.62). Οι χρωστικές αυτές χρησιμοποιούνται ως προσθετικά χρώματος σε τρόφιμα και ως συμπληρώματα διατροφής του ανθρώπου και επιπλέον στις ζωοτροφές. Ειδικά για τα καρωτινοειδή και τη φυκοκυανίνη (Σχήμα 3.61) έχει αποδειχθεί ο ευεργετικός ρόλος τους ως αντιοξειδωτικά και ως εξ' αυτού η ενδεχόμενη (μένει να αποδειχθεί αδιαμφισβήτητα) ευεργετική δράση τους στην αποφυγή και τον έλεγχο διαφόρων ασθενειών (καρδιοαγγειακά, καρκίνος, καταρράκτης, μυϊκή δυστροφία, κ.ά.).



Σχήμα 3.60. Μαζική καλλιέργεια και συλλογή (αριστερά) του κυανοβακτηρίου σπιρουλίνα και τα τυποποιημένα προϊόντα του (δεξιά) για χρήση ως συμπληρωμάτων υγιεινής διατροφής.

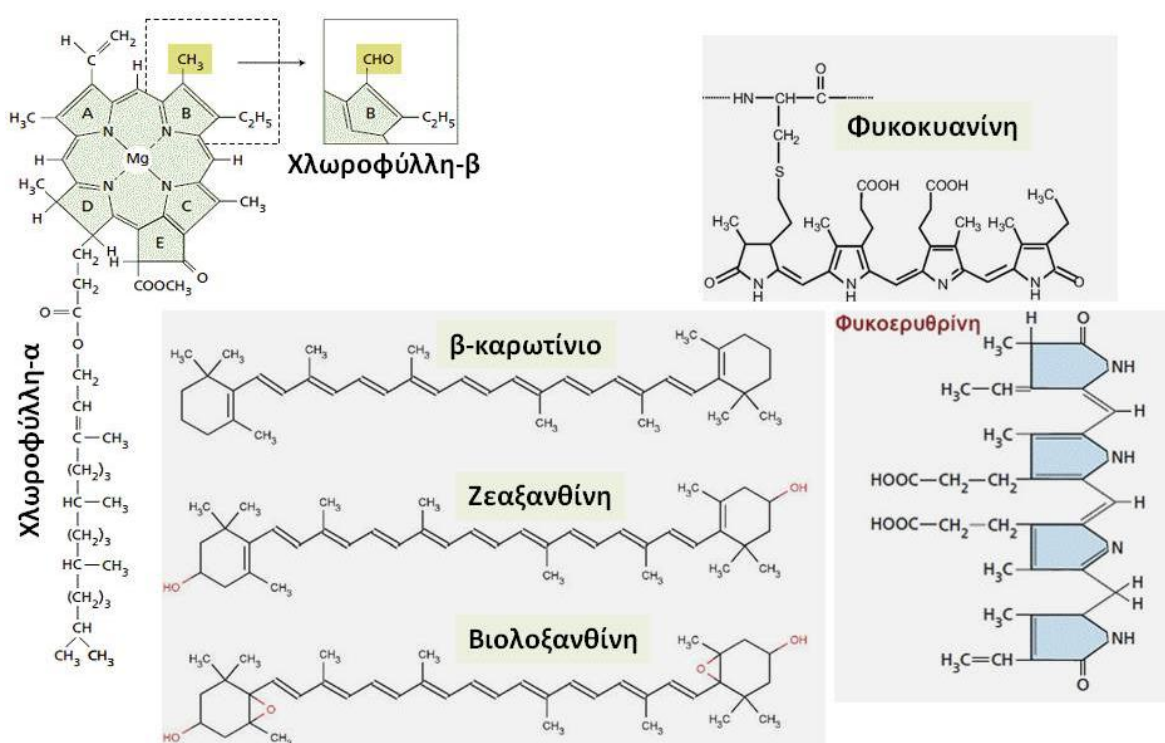
Μερικά θαλάσσια κυανοβακτήρια παράγουν πολύτιμες βιταμίνες (όπως Β και Ε) και καλλιεργούνται για αυτό το σκοπό. Το πιο γνωστό όμως κυανοβακτήριο που καλλιεργείται ολόένα και σε περισσότερα μέρη του κόσμου σε γλυκά αλκαλικά νερά για να χρησιμοποιηθεί (υπό μορφή δισκίων, σκόνης, ή καψουλών) στη συμπληρωματική υγιεινή διατροφή του ανθρώπου, είναι το *Spirulina* (*Arthrospira*) το οποίο εκτός από πλούσια πηγή πρωτεϊνών και πολυακόρεστων λιπαρών, είναι και

εξαιρετικά πλούσιο σε βιταμίνες B12 (244 $\mu\text{g/g}$ ξηρού βάρους), προβιταμίνη-A, θειαμίνη και ριβοφλαβίνη.

Τα κυανοβακτήρια επίσης παράγουν και εκκρίνουν πολλά και διάφορα ένζυμα όπως πρωτεάσες, αμυλάσες και φωσφατάσες χρήσιμα στον άνθρωπο. Οι πρωτεάσες χρησιμοποιούνται κυρίως στην επεξεργασία των τροφίμων, οι α-αμυλάσες στη βιομηχανία σακχάρων και οι φωσφατάσες στη διαγνωστική.



Σχήμα 3.61. Εμπορικές χρήσεις της χρωστικής φυκοκυανίνης η οποία εξάγεται από την καλλιεργούμενη σπιρουλίνα. Η φυκοκυανίνη θεωρείται ισχυρό αντιοξειδωτικό και πωλείται ως τέτοιο σε υψηλή τιμή. Επίσης αποτελεί ακίνδυνη φυσική χρωστική για τρόφιμα (π.χ. παγωτά).



Σχήμα 3.62. Ο χημικός τύπος των διάφορων επικουρικών φωτοσυνθετικών χρωστικών που υπάρχουν στα κυανοβακτήρια και αριστερά (για σύγκριση) το μόριο της χλωροφύλλης-α (και που διαφέρει η χλωροφύλλη-β).

4.2. Ισοπρένιο. Εκτός από την πιθανή χρήση του ως βιοκαύσιμο (λόγω του ό.τι είναι υδρογονάνθρακας πλούσιος σε ενέργεια), το ισοπρένιο αποτελεί πολύτιμη πρώτη ύλη στη χημική βιομηχανία και ιδιαίτερα σε αυτή των συνθετικών ελαστικών. Αν και στη φύση το παράγουν και το

απελευθερώνουν πολλά από τα ποώδη, φυλλοβόλλα και κωνοφόρα φυτά, η συλλογή του από αυτά είναι πρακτικώς δύσκολη. Στα κυανοβακτήρια μέσω κατάλληλων γενετικών χειρισμών μπορεί να προκληθεί σημαντική παραγωγή ισοπρενίου (50 – 125 $\mu\text{g/g}$ ξηρού βάρους/d στο *Synechococcus*).

4.3. Βιοπολυμερή. Τα βιοπολυμερή επειδή είναι βιοδιασπώμενα μπορούν και πρέπει να αποτελέσουν την εναλλακτική επιλογή για τα βασισμένα στο πετρέλαιο πλαστικά που κατακλύζουν τον πλανήτη (Σχήμα 3.63). Το πολυ-υδροξυ-αλκανοϊκό οξύ (PHA) είναι ένα από τα πολλά υποσχόμενο βιοπολυμερή στη βιοϊατρική και τη φαρμακευτική και παράγεται φυσικώς από διάφορα είδη κυανοβακτηρίων (*Aphanothece* sp., *Oscillatoria limosa*, *Spirulina* sp., *Synechococcus* sp.). Αν και η φωτοσυνθετικώς παραγόμενη ποσότητά του είναι μικρή (<10 % ξηρού βάρους) διάφοροι χειρισμοί όπως στέρηση θρεπτικών (π.χ. φωσφόρου), στέρηση ανταλλαγής αερίων μεταξύ καλλιέργειας και ατμόσφαιρας ή προσθήκη οργανικής πηγής άνθρακα (π.χ. φρουκτόζη ή οξικό άλας), βρέθηκε ότι μπορούν να αυξήσουν την παραγωγή PHA μέχρι και 38 %/ξηρό βάρος καλλιεργούμενων κυανοβακτηρίων.



Σχήμα 3.63. Μια πολύ ενδιαφέρουσα εικόνα που δείχνει στάδια κατασκευής μπουκαλιού από οργανικά βιοπολυμερή εκχυλισμένα από φύκη για να παρασκευαστούν βιοδιασπώμενα δοχεία.