

1

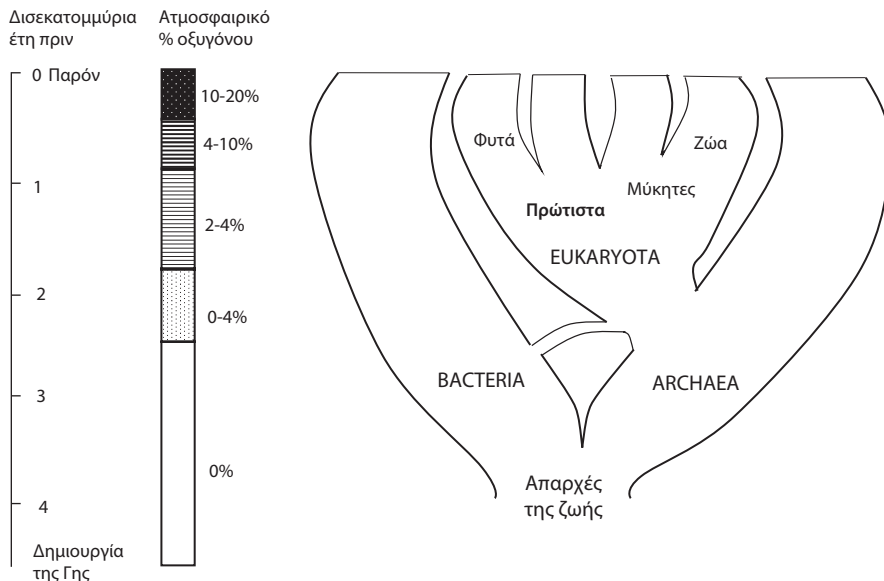
Μικροοργανισμοί και μικροβίωμα

Ο όρος «μικροοργανισμός» αναφέρεται σε κάθε έμβιο ον το οποίο είναι τόσο μικρό ώστε δεν είναι ορατό με γυμνό μάτι. Καλύπτει ένα εντυπωσιακό φάσμα μορφών ζωής, με αφετηρία τους πρώτους έμβιους κατοίκους του πλανήτη μας. Από τις τρεις αναγνωρισμένες επικράτειες της ζωής, οι δύο (Bacteria και Archaea) περιλαμβάνουν αποκλειστικά μικροοργανισμούς. Η τρίτη (Eukaryota) περιλαμβάνει όλους τους μακροσκοπικούς, πολυκύτταρους οργανισμούς που αναγνωρίζουμε ως ζώα και φυτά, αλλά και πολλούς μικροοργανισμούς. Με τον όρο «μικροβίωμα»¹ αναφερόμαστε συνολικά σε όλους τους μικροοργανισμούς που ανήκουν στις τρεις αυτές επικράτειες, ενώ με τον όρο «μεγακοινότητα» κάνουμε αναφορά στο σύνολο των μορφών ζωής στη Γη. Βέβαια, για το μεγαλύτερο μέρος της ιστορίας της Γης, μέχρι τη στιγμή που εξελίχθηκαν τα πολυκύτταρα Eukaryota πριν από περίπου 600 εκατομμύρια έτη, η μεγακοινότητα της Γης αποτελούνταν μόνον από μικροοργανισμούς (Εικ. 1.1). Ακόμα και σήμερα, εκτιμάται ότι το μικροβίωμα αντιπροσωπεύει περισσότερο από το ήμισυ της συνολικής έμβιας ύλης (*βιομάζας*) του πλανήτη [1]. Παρ' όλα αυτά, το γεγονός ότι τους μικροοργανισμούς δεν τους βλέπουμε με γυμνό μάτι εύκολα μας κάνει να παραβλέπουμε τις τεράστιες επιπτώσεις που έχουν στη βιωσιμότητα του πλανήτη και στη διατήρηση της ζωής σε αυτόν. Μολονότι, λοιπόν, τούτο το βιβλίο επικεντρώνεται στο μικροβίωμα της γαστρεντερικής οδού, κρίνεται σημαντικό να ξεκινήσουμε με μια περιγραφή του ευρύτερου μικροβιακού κόσμου.

Bacteria και Archaea

Τα μέλη των Bacteria και των Archaea, των δύο αποκλειστικά μικροβιακών επικρατειών της ζωής, παρότι επιφανειακά φαίνονται παρόμοια όταν τα παρατηρούμε στο μικροσκόπιο, διακρίνονται εντούτοις λόγω των θεμελιωδών διαφορών που έχουν ως προς τον τρόπο οργάνωσης των κυτταρικών τους δομών και του γενετικού τους υλικού [2].

¹ Εδώ ο όρος «μικροβίωμα» αναφέρεται στους ίδιους τους μικροοργανισμούς και είναι συνώνυμος με το «σύνολο των μικροβιωτών σε μια κοινότητα». Ενίοτε όμως χρησιμοποιείται –αν και κάπως συγκεχυμένα– για να περιγράψει το σύνολο του γενετικού υλικού των μικροοργανισμών αυτών [εν ολίγοις, ως συνώνυμο του όρου «μεταγονιδίωμα», στον οποίο θα αναφερθούμε αργότερα (Κεφ. 3)].



ΕΙΚΟΝΑ 1.1 Σχηματική αναπαράσταση των τριών επικρατειών της ζωής. Η χρονολογική κλίμακα και οι αλλαγές στα επίπεδα του ατμοσφαιρικού οξυγόνου απεικονίζονται στα αριστερά.

Πιστεύεται, μάλιστα, ότι οι πρόγονοι των Archaea και των Bacteria απέκλιναν πολύ νωρίς κατά την εξέλιξη της ζωής στη Γη, τουλάχιστον πριν από 3,5 δισεκατομμύρια έτη.

Όλοι οι ζωντανοί οργανισμοί χρειάζεται να τροφοδοτούνται με τα χημικά στοιχεία από τα οποία αποτελούνται (κυρίως άνθρακα), αλλά και να έχουν μια πηγή ενέργειας. Αυτό τους επιτρέπει να προσλαμβάνουν –ή να συνθέτουν– τα πολύπλοκα μόρια που έχουν ανάγκη για την αύξηση και την αναπαραγωγή τους. Προφανώς, οι πρώτες κυτταρικές μορφές ζωής στη Γη θα πρέπει να ήταν σε θέση να εξασφαλίζουν την ενέργεια και την τροφή τους χωρίς να βασίζονται σε άλλα έμβια όντα. Τέτοιοι οργανισμοί, οι επονομαζόμενοι *αυτότροφοι*, εξακολουθούν να εκπροσωπούνται επαρκώς στις σύγχρονες μικροβιακές κοινότητες. Ορισμένοι αυτότροφοι οργανισμοί μπορούν να αντλούν ενέργεια από τις χημικές αντιδράσεις, και άνθρακα από το διοξείδιο του άνθρακα ή το μεθάνιο (μέσω μιας διεργασίας που είναι γνωστή ως *χημειοσύνθεση*). Λόγου χάρη, τα βακτήρια που εντοπίζονται σε υδροθερμικές αναβλύσεις βαθιά στον ωκεανό εξασφαλίζουν ενέργεια από τη μετατροπή του υδροθείου σε θείο – μια διεργασία η οποία συμβάλλει στην υποστήριξη ενός πολύπλοκου τροφικού πλέγματος, που περιλαμβάνει τεράστιους σωληνοσκόληκες με τους οποίους τα εν λόγω βακτήρια είναι στενά συνδεδεμένα [3]. Μάλιστα, πρόσφατα στοιχεία υποδηλώνουν ότι τα πρώτα ίχνη ζωής μάλλον εμφανίστηκαν σε αναβλύσεις στα βάθη των ωκεανών, μέσω διεργασιών χημειοσύνθεσης [4]. Άλλοι, εξαιρετικά σημαντικοί, αυτότροφοι οργανισμοί, π.χ. τα κυανοβακτήρια,

είναι σε θέση να αντλούν ενέργεια από την ηλιακή ακτινοβολία μέσω της διεργασίας της *φωτοσύνθεσης*, κατά την οποία απορροφούν διοξείδιο του άνθρακα παράγοντας οξυγόνο. Οι πρώτες ενδείξεις ζωής στη Γη προέρχονται από απολιθωμένους τάπητες κυανοβακτηρίων ηλικίας 3,5 δισεκατομμυρίων ετών, τους λεγόμενους *στρωματολίτες*. Στην πραγματικότητα, η φωτοσυνθετική δραστηριότητα των οργανισμών αυτών, κατά τη διάρκεια μιας περιόδου δύο δισεκατομμυρίων ετών ή και παραπάνω, είναι που εισήγαγε για πρώτη φορά το οξυγόνο στην ατμόσφαιρα της Γης. Ακόμα και σήμερα, εκτιμάται ότι τα θαλάσσια κυανοβακτήρια του γένους *Prochlorococcus* και οι στενοί συγγενείς τους ευθύνονται για το 50% της παγκόσμιας κατανάλωσης ατμοσφαιρικού διοξειδίου του άνθρακα από τους ωκεανούς [5]. Θα πρέπει να πούμε, ωστόσο, ότι δεν παράγουν όλα τα φωτοσυνθετικά βακτήρια οξυγόνο. Τα αυτότροφα, πράσινα και πορφυρά, θειοβακτήρια (*Chlorobium* και *Chromatium*) είναι φωτοσυνθετικοί οργανισμοί που μπορούν να χρησιμοποιούν το υδρογόνο ή ανηγμένες ενώσεις του θείου για να συνθέτουν τα κυτταρικά τους συστατικά από το διοξείδιο του άνθρακα. Αυτό σημαίνει ότι φωτοσύνθεση μπορεί να λάβει χώρα και σε περιβάλλοντα που στερούνται οξυγόνου (τόσο σήμερα όσο και στο μακρινό παρελθόν). Άλλωστε, όπως φαίνεται στην Εικ. 1.1, τα πρώτα τρία δισεκατομμύρια έτη της μικροβιακής εξέλιξης, τα επίπεδα του ατμοσφαιρικού οξυγόνου ήταν πολύ χαμηλά ή και μηδαμινά.

Στα Archaea συγκαταλέγονται ορισμένοι πραγματικά εντυπωσιακοί οργανισμοί, πολλοί από τους οποίους είναι αυτότροφοι. Μεταξύ αυτών περιλαμβάνονται τα μοναδικά έμβια όντα που είναι σε θέση να αποκτούν ενέργεια παράγοντας μεθάνιο (τα *μεθανοιογόνα*). Ένα από τα πλέον εντυπωσιακά μέλη των Archaea, το γένος *Haloquadratum*, το οποίο διαθέτει τετραγωνισμένα άκρα και είναι σε θέση να αξιοποιεί την ενέργεια της ηλιακής ακτινοβολίας, εντοπίζεται σε αλμυρά έλη με συγκεντρώσεις αλάτων 10 φορές μεγαλύτερες από αυτές του θαλασσινού νερού. Άλλα *ακραίοφιλα* (οργανισμοί που προτιμούν τα ακραία περιβάλλοντα) μέλη των Archaea μπορούν να ζουν σε συνθήκες υψηλής θερμοκρασίας (θερμοκρασία βρασμού του νερού) σε θερμοπηγές (*Pyrococcus furiosus*), σε συνθήκες υψηλής πίεσης στα βάθη των ωκεανών ή σε ακραίες συνθήκες οξύτητας και αλκαλικότητας. Ακραίοφιλα, βέβαια, απαντούν και μεταξύ των Bacteria: Λόγου χάρη, το *Deinococcus radiodurans* είναι ανθεκτικό σε εξαιρετικά υψηλά επίπεδα ακτινοβολίας. Εύλογα έχει προταθεί ότι τα ακραίοφιλα εξελίχθηκαν αρχικά στις ακραίες συνθήκες που επικρατούσαν κατά τα πρώιμα στάδια ζωής του πλανήτη, αλλά ότι συνεχίζουν να επιβιώνουν μέχρι και σήμερα σε ακραία ενδιαιτήματα, όπως οι αλμυρές λίμνες και οι θερμοπηγές. Άλλες ομάδες των Archaea διαδραματίζουν πολύ σημαντικό ρόλο στο περιβάλλον μέσω της οξειδωσης του μεθανίου και της αμμωνίας.

Στη συντριπτική τους πλειονότητα, οι σύγχρονοι μικροοργανισμοί δεν είναι αυτότροφοι, ώστε να συνθέτουν οι ίδιοι την τροφή τους, αλλά *ετερότροφοι*, οι οποίοι εξασφαλίζουν την ενέργεια και τον άνθρακά τους αξιοποιώντας ενώσεις που προέρχονται από άλλους έμβιους οργανισμούς (δηλαδή *οργανικές ενώσεις*). Η στρωμνή φύλλων στα δάση, τα εδάφη και τα ιζήματα περιέχουν τεράστιες ποσότητες οργανικής ύλης, η

οποία παρέχει άφθονες θρεπτικές ουσίες για τη μικροβιακή αύξηση. Ωστόσο, οι υψηλότερες συγκεντρώσεις μικροοργανισμών στη φύση εντοπίζονται στις εντερικές οδούς των ζώων, κυρίως των φυτοφάγων: Εδώ οι μικροοργανισμοί επωφελούνται από τη διαθεσιμότητα φυτικού υλικού το οποίο δεν μπορεί να αφομοιωθεί από το ζώο-ξενιστή [1]. Όπως θα δούμε αργότερα, οι σχέσεις αυτές είναι συχνά αμοιβαία επωφελείς (*συμβιωτικές*): Ο μεν ξενιστής επωφελείται από τα προϊόντα της μικροβιακής δραστηριότητας, οι δε μικροοργανισμοί επωφελούνται από το σταθερό περιβάλλον και την εγγυημένη πηγή τροφής. Σημειωτέον, σημαντικές συμβιωτικές αλληλεπιδράσεις διαμορφώνονται και μεταξύ φυτών και μικροοργανισμών, π.χ. στα αζωτοδεσμευτικά φυμάτια της ρίζας του τριφυλλιού. Βέβαια, οι αλληλεπιδράσεις μικροοργανισμών με πολυκύτταρα φυτά και ζώα μπορεί να είναι εξαιρετικά μονομερείς· γνωρίζουμε πολύ καλά ότι ορισμένα βακτήρια –τα αποκαλούμενα *παθογόνα*– μπορούν να προκαλέσουν σοβαρή νόσο στον ξενιστή τους (μέχρι στιγμής, δεν υπάρχουν ενδείξεις ότι τα Archaea εμπλέκονται άμεσα στην αιτιολογία νόσων).

Παρότι οι περισσότεροι προκαρυώτες υφίστανται ως μεμονωμένα κύτταρα, κάποιοι αναπτύσσονται ως διακλαδισμένες αλυσίδες (νημάτια). Μάλιστα, στο εσωτερικό των νηματίων ενίοτε διαμορφώνεται μια πιο σύνθετη οργάνωση, λόγω διακλαδώσεων ή κυτταρικής εξειδίκευσης. Έχει διαπιστωθεί ότι πολλά βακτηριακά είδη παράγουν *σπόρια*, τα οποία τους επιτρέπουν να επιβιώνουν σε υψηλές θερμοκρασίες και σε δυσμενή χημικά περιβάλλοντα (π.χ. σε αλκοόλες), που κανονικά καταστρέφουν τα φυσιολογικά (βλαστητικά) κύτταρα. Τέτοια ανθεκτικά σπόρια μπορεί να παραμείνουν σε λανθάνουσα κατάσταση για πολύ μεγάλα χρονικά διαστήματα. Οι παθογόνοι σποριογόνοι οργανισμοί (π.χ. ο βάκιλλος του άνθρακα και διάφορα είδη *Clostridium*) προκαλούν ιδιαίτερη ανησυχία, και τούτο διότι, για να πετύχουμε την καταστροφή τους και να διασφαλίσουμε συνθήκες στειρότητας, απαιτούνται ακραίες χημικές επεξεργασίες ή υψηλές θερμοκρασίες και πιέσεις όπως αυτές που επικρατούν στους *αυτόκαυστους κλιβάνους*. Χαρακτηριστικό παράδειγμα αποτελεί η περίπτωση του νησιού Gruinard στη βορειοδυτική Σκωτία, όπου το 1942, στο πλαίσιο μιας πειραματικής δοκιμής, απελευθερώθηκαν σπόρια άνθρακα. Το νησί κηρύχθηκε ασφαλές μόνον έπειτα από 48 χρόνια και μόνο κατόπιν επεξεργασίας της συνολικής επιφάνειας των 196 εκταρίων με φορμαλδεϋδη και αφαίρεσης μεγάλου τμήματος του επιφανειακού στρώματος του εδάφους. Να σημειωθεί εδώ ότι, σε αντίθεση με πολλά Bacteria, δεν υπάρχουν ενδείξεις ότι τα Archaea είναι σε θέση να παράγουν σπόρια.

Eukaryota

Υπάρχουν ποικίλοι μονοκύτταροι οργανισμοί, συγγενικοί με τα φύκη, τους μύκητες και τα πρῶτιστα, οι οποίοι εμπίπτουν επίσης στον ορισμό των μικροοργανισμών· επειδή, όμως, τα κύτταρά τους παρουσιάζουν μια σύνθετη εσωτερική οργάνωση, που απουσιάζει από τα κύτταρα των Bacteria και των Archaea, ανήκουν σαφώς στην τρίτη

επικράτεια της ζωής, στα Eukaryota (συνήθως αποκαλούνται απλώς *ευκαρυώτες*). Πιο συγκεκριμένα, τα ευκαρυωτικά κύτταρα έχουν το γενετικό τους υλικό μέσα σε έναν μεμβρανοπερικλειστο *πυρήνα*, και στο εσωτερικό τους διαθέτουν διάφορα εξειδικευμένα *οργανίδια*, όπως τα *μιτοχόνδρια*. Πιστεύεται ότι τα πρώτα ευκαρυωτικά κύτταρα εμφανίστηκαν πριν από περίπου 2 δισεκατομμύρια έτη. Ένα από τα πιο εκπληκτικά πορίσματα στην εξελικτική βιολογία είναι ότι αυτά τα πρώτα ευκαρυωτικά κύτταρα προέκυψαν, όπως φαίνεται, ως αποτέλεσμα μιας στενής συνεργασίας μεταξύ ενός πρόδρομου κυττάρου των Archaea και ενός κυττάρου των Bacteria. Το μιτοχόνδριο, λοιπόν, το οργανίδιο που παράγει ενέργεια και υπάρχει στο εσωτερικό όλων σχεδόν των κυττάρων των ευκαρυωτών, προήλθε αρχικά από ένα κύτταρο ελεύθερης διαβίωσης που ανήκε στα Bacteria, ενώ άλλα κυτταρικά συστατικά φαίνεται πως οφείλουν περισσότερα στον μακρινό πρόγονό τους που ανήκε στα Archaea. Τα μιτοχόνδρια είναι ζωτικής σημασίας για την ικανότητα των ευκαρυωτικών κυττάρων να εξασφαλίζουν ενέργεια μέσω της αναπνοής. Θεωρείται επίσης ότι ο *χλωροπλάστης*, το οργανίδιο που είναι υπεύθυνο για τη φωτοσύνθεση στα ευκαρυωτικά κύτταρα των φυκών και των πράσινων φυτών, ήταν αρχικά ένα συμβιωτικό κυανοβακτήριο. Επομένως, ο απαραίτητος μηχανισμός για τη φωτοσύνθεση και την αναπνοή των φυτών και των ζώων είχε ήδη εξελιχθεί στους μικροοργανισμούς, πολύ προτού αναδυθούν οι μακροσκοπικές μορφές ζωής.

Η οπτική μας για τη συγγένεια μεταξύ των διαφορετικών μονοκύτταρων ευκαρυωτών έχει αλλάξει ριζικά τα τελευταία πενήντα χρόνια. Οι περισσότεροι μύκητες θεωρούνται πλέον εξίσου συγγενικοί με τα ζώα όσο και με τα φυτά, ως προς την εξελικτική τους προέλευση. Οι μονοκύτταροι οργανισμοί που κάποτε αναφέρονταν συλλογικά ως «πρωτόζωα» (όπως τα μαστιγοτά, οι αμοιβάδες και τα βλεφαριδωτά) θεωρείται πλέον ότι ανήκουν σε πολλά, καλά διαχωρισμένα κλαδιά στο εξελικτικό δέντρο· το ίδιο ισχύει και για διάφορες ομάδες φωτοσυνθετικών φυκών (τα διάτομα, τα ροδοφύκη, τα χλωροφύκη και τα φαιοφύκη). Επομένως, πολυκύτταρες μορφές ζωής θα πρέπει να εμφανίστηκαν όχι μία, αλλά πολλές φορές σε διαφορετικές εξελικτικές γενεαλογικές γραμμές. Στους ευκαρυώτες που βρίσκονται σε μια ενδιάμεση κατάσταση μεταξύ μονοκυτταρικότητας και πολυκυτταρικότητας, παρατηρείται ένα απίστευτα ευρύ φάσμα αναπτυξιακών συμπεριφορών, που περιλαμβάνει ποικίλους βαθμούς οργάνωσης, συνάθροισης, επικοινωνίας και εξειδίκευσης (σκεφτείτε π.χ. τους μυξομύκητες ή τις αλυσίδες και τις αποικίες των φυκών). Πολλοί μύκητες αναπτύσσονται ως μικροσκοπικές νηματώδεις *υφές* που σχηματίζουν ένα εκτεταμένο δίκτυο, το λεγόμενο *μυκήλιο*. Από την άλλη, πολλοί από αυτούς αναπτύσσουν και σύνθετες δομές: Παίρνουν ξαφνικά τη μορφή μεγάλων ευδιάκριτων καρποσωμάτων (μανιταριών) – γεγονός που καθιστά δύσκολη την περιγραφή τους ως μικροοργανισμών. Αλλά και τα ροδοφύκη, τα χλωροφύκη και τα φαιοφύκη μπορούν να υπάρξουν ως ευμεγέθεις, πολύπλοκες δομές. Παρ' όλα αυτά, πολλοί μονοκύτταροι ευκαρυώτες (όπως οι ζύμες και οι αμοιβάδες) είναι πραγματικά μικροσκοπικοί και ορθώς συνυπολογίζονται ως μέλη του μικροβιακών

κοινοτήτων. Σημειώνεται πως μεταξύ των ευκαρυωτικών μικροοργανισμών περιλαμβάνονται πολλά σημαντικά παθογόνα των φυτών και των ζώων, τόσο μύκητες όσο και πρωτίστα. Ωστόσο, οι περισσότεροι από αυτούς είναι μη παθογόνοι και δραματίζουν εξαιρετικά σημαντικό ρόλο στο περιβάλλον μέσω της φωτοσύνθεσης και της ανακύκλωσης οργανικών υλικών.

Το ικό μικροβίωμα

Οι ιοί είναι οντότητες που αναπαράγονται και εξαπλώνονται «υποκλέπτοντας» τον αναπαραγωγικό μηχανισμό των Bacteria, των Archaea ή των ευκαρυωτικών κυττάρων. Ως εκ τούτου, θα περίμενε κανείς ότι έχουν εξελιχθεί μετά τα πρώτα έμβια κύτταρα· εντούτοις, οι σχέσεις μεταξύ των νουκλεϊκών οξέων των ιών και άλλων μορφών ζωής υποδεικνύουν ότι εμφανίστηκαν σε πρώιμο στάδιο. Ουσιαστικά, οι ιοί συνιστούν μη έμβιες δομές, καθώς αποτελούνται μόνον από γενετικό υλικό (είτε DNA είτε RNA, ανάλογα με τον ιό) το οποίο εσωκλείεται σε ένα προστατευτικό περίβλημα· αναφέρονται δε συλλογικά ως *ικό μικροβίωμα*. Παρ' όλα αυτά, έχουν τεράστιο αντίκτυπο στους έμβιους οργανισμούς της μεγακοινοτήτας. Συνήθως σκεφτόμαστε τους ιούς ως παράγοντες ανθρώπινων ασθενειών, π.χ. τον ιό της ανεμοβλογιάς και της γρίπης, ή τον ιό Ebola και τον κορωνοϊό. Στην πραγματικότητα, όμως, οι ιοί ευθύνονται και για πολλές ασθένειες των φυτών καλλιέργειας· μάλιστα, ο ιός του μωσαϊκού του καπνού (tobacco mosaic virus, TMV) ήταν ο πρώτος ιός που μελετήθηκε λεπτομερώς. Υπάρχει, βέβαια, και ένας τεράστιος αριθμός ιών που προσβάλλουν τα Bacteria και τα Archaea, και οι οποίοι δραματίζουν καίριο –αν και ελάχιστα κατανοητό– ρόλο επηρεάζοντας τους κυτταρικούς πληθυσμούς και την εξέλιξη των μικροοργανισμών-στόχων τους.

Συμβίωση

Η τεράστια σημασία της συμβίωσης μεταξύ έμβιων οργανισμών αποτελεί ένα θέμα που συναντάμε κατ' επανάληψη στη βιολογία. Εδώ χρησιμοποιούμε τον όρο συμβίωση για να περιγράψουμε τη στενή σχέση μεταξύ ειδών που ζουν μαζί με αμοιβαίο όφελος (*αμοιβαιότητα*)· η σχέση αυτή διαφέρει από την κατάσταση στην οποία ο ένας εταίρος επωφελείται χωρίς ο άλλος να βλάπτεται (*ομοσιτισμός*). Μεταξύ των πολυκύτταρων φυτών ή ζώων και των μικροοργανισμών διαμορφώνονται πολλές σημαντικές και συναρπαστικές σχέσεις συμβίωσης. Μια ιδιαίτερα στενή αλληλεπίδραση δημιουργείται μεταξύ φυτών της οικογένειας των ψυχανθών, όπως το τριφύλλι, και συγκεκριμένων βακτηρίων: Οι ρίζες του φυτού σχηματίζουν ειδικά φυμάτια τα οποία φιλοξενούν βακτήρια (συνήθως είδη του *Rhizobium*), που δεσμεύουν το ατμοσφαιρικό άζωτο και το μετατρέπουν σε αμμωνία [6]. Έτσι το φυτό αποκτά μια πηγή αξιοποιήσιμου αζώτου, οπότε δεν χρειάζεται να βασίζεται στην παροχή αζωτούχων ενώσεων από το έδαφος. Να τονίσουμε εδώ ότι η εν λόγω συμβιωτική σχέση υπήρξε –και εξακολουθεί να

είναι- μείζονος σημασίας για τη γεωργική παραγωγή, καθώς περιορίζει την εξάρτησή μας από τα χημικά λιπάσματα.

Μια άλλη ζωτική συμβιωτική σχέση δημιουργείται μεταξύ χερσαίων φυτών και μυκήτων. Εκτιμάται ότι το 70%-90% των χερσαίων φυτικών ειδών συμμετέχει σε σχέσεις που διαμορφώνονται μεταξύ των ριζικών τους συστημάτων και μυκήτων που ονομάζονται *μυκόρριζα* [7]. Πράγματι, μια εδαφική έκταση ενός μόνο κυβικού χιλιοστού μπορεί να περιέχει εκατοντάδες μέτρα μυκορριζικών υφών. Τα εκτεταμένα αυτά δίκτυα μυκήτων βελτιώνουν την πρόσληψη μεταλλικών στοιχείων και φωσφορικών αλάτων από το φυτό, ενώ παράλληλα παρέχουν στον μικροβιακό εταίρο ένα προστατευμένο περιβάλλον και πρόσβαση σε φωτοσυνθετικά παραγόμενη ενέργεια με τη μορφή σακχάρων.

Θα εξετάσουμε τις συμβιώσεις μεταξύ ζωικών ξενιστών και μικροοργανισμών της γαστρεντερικής οδού στο επόμενο κεφάλαιο· αξίζει, παρ' όλα αυτά, να αναφερθούμε εδώ σε μια ιδιαίτερα ενδιαφέρουσα αλληλεπίδραση, η οποία αφορά μια συμβιωτική σχέση μεταξύ ενός ζώου και ενός μη γαστρεντερικού μικροοργανισμού. Πολλοί θαλάσσιοι οργανισμοί είναι *βιοφωταυγείς*, δηλαδή εκπέμπουν φως. Η ικανότητα του βραχύουρου καλαμαριού της Χαβάης να εκπέμπει φως οφείλεται εξ ολοκλήρου σε έναν βακτηριακό συμβιώτη, το *Vibrio fischeri*, το οποίο διαθέτει λουσιφεράση, ένα ένζυμο παραγωγής φωτός. Το καλαμάρι καταφέρνει να επιλέξει τον συγκεκριμένο συμβιώτη από το περιβάλλον σε πολύ πρώιμο στάδιο της ανάπτυξής του και του επιτρέπει να πολλαπλασιαστεί μέσα σε ένα ειδικό φωτογόνο όργανο – αυτό του δίνει τη δυνατότητα να φωσφορίζει στο σκοτάδι [8]. Θεωρείται ότι η βιοφωταύγεια έχει πολλά οφέλη για τους οργανισμούς που ζουν στους ωκεανούς· στην προκειμένη περίπτωση, έχει προταθεί ότι το καλαμάρι καμουφλάρεται για να προστατευτεί από τους θηρευτές στα ρηχά νερά, αντικαθιστώντας το φυσικό φως που δεσμεύεται από το σώμα του με βιοφωταύγεια!

Συμβιώσεις διαμορφώνονται και μεταξύ των μικροοργανισμών. Ένα εξόχως εντυπωσιακό παράδειγμα είναι οι *λειχήνες*, που ουσιαστικά αποτελούν αλληλεπιδράσεις μεταξύ δύο ή περισσότερων μυκητιακών εταίρων και ενός ή περισσότερων χλωροφυκών ή κυανοβακτηρίων. Οι φωτοσυνθετικοί εταίροι (φύκη ή κυανοβακτήρια) χρησιμοποιούν την ενέργεια του φωτός για να συνθέσουν υδατάνθρακες, τους οποίους αξιοποιεί με τη σειρά του ο μυκητιακός εταίρος ως πηγή ενέργειας. Παράλληλα, το μυκητιακό δίκτυο νημάτων (υφές) συμβάλλει στην αγκυροβόληση των φωτοσυνθετικών κυττάρων και στην προστασία τους από την αποξήρανση. Ο συνεταιρισμός αυτός είναι εξαιρετικά πετυχημένος, δεδομένου ότι οι λειχήνες είναι «πρωτοπόροι» στο να εποίκίζουν άγονες επιφάνειες, από βράχους μέχρι φλοιούς δέντρων. Μολονότι αποτελούνται από μικροοργανισμούς, οι λειχήνες εκλαμβάνονται ως μακροσκοπικές δομές που συχνά έχουν έντονα χρώματα και αρκετά σύνθετη οργάνωση. Να πούμε, τέλος, ότι γενικά η σχέση σε έναν λειχήνα είναι σαφώς συμβιωτική· ωστόσο, η ακριβής ισορροπία οφέλους μεταξύ των εταίρων που συμμετέχουν σε αυτήν ενδέχεται να ποικίλλει ευρέως μεταξύ των 20.000 ειδών λειχήνων που έχουν περιγραφεί!

Ανακύκλωση θρεπτικών συστατικών

Σχεδόν κάθε οργανικό μόριο (με βάση τον άνθρακα) το οποίο παράγεται από έναν οργανισμό μπορεί, κάτω από συγκεκριμένες περιβαλλοντικές συνθήκες, να αξιοποιηθεί από έναν άλλο οργανισμό της μικροβιακής κοινότητας. Ως εκ τούτου, η ανακύκλωση του άνθρακα είναι πολύ αποτελεσματική – γεγονός που τείνει να περιορίζει τη συσσώρευση στη Γη μορίων που έχουν ως βάση τον άνθρακα. Παρ' όλα αυτά, μαζικές συσσωρεύσεις έχουν συμβεί στη διάρκεια του γεωλογικού χρόνου, και συμβαίνουν και σήμερα: Οι *τυρφώνες*, επί παραδείγματι, αντιπροσωπεύουν μια συσσώρευση οργανικής ύλης όταν οι συνθήκες του εδάφους είναι πολύ υγρές και όξινες ώστε να μπορεί να γίνει φυσιολογική διάσπαση από τους μικροοργανισμούς. Ένα πιο προφανές παράδειγμα: Τα ορυκτά καύσιμα, όπως το πετρέλαιο και το κάρβουνο, είναι προϊόντα μη διασπασμένου άνθρακα, ο οποίος εναποτέθηκε στη βαθιά υποεπιφάνεια και στη συνέχεια εκτέθηκε στις τεράστιες θερμοκρασίες και πιέσεις που προέκυψαν λόγω των γεωλογικών ανακατατάξεων πριν από εκατοντάδες εκατομμύρια χρόνια.

Η μικροβιακή δραστηριότητα δεν είναι ζωτικής σημασίας μόνο για την οικονομία του άνθρακα στον πλανήτη, αλλά και για την οικονομία των περισσότερων από τα σημαντικότερα στοιχεία που απαντούν στα έμβια όντα. Φέρ' ειπείν, το ατμοσφαιρικό άζωτο μετατρέπεται σε διαλυτές μορφές αζώτου (νιτρικά άλατα, αμμωνία) από αζωτοδεσμευτικά βακτήρια στα ριζικά φυμάτια πολλών φυτών, και από άλλους αζωτοδεσμευτικούς μικροοργανισμούς ελεύθερης διαβίωσης. Δεδομένου ότι τα ζώα και τα φυτά δεν είναι σε θέση να χρησιμοποιούν το αέριο άζωτο, η δραστηριότητα αυτή τους παρέχει, σε αξιοποιήσιμη μορφή, το άζωτο που χρειάζονται για να συνθέσουν τις πρωτεΐνες και τα νουκλεϊκά οξέα τους. Αντιστρόφως, η οξειδωση της αμμωνίας από τα Bacteria και τα Archaea οδηγεί στον σχηματισμό αέριου αζώτου· έτσι διαμορφώνεται ένας περίπλοκος κύκλος νιτροποίησης και απονιτροποίησης.

Πόσα μικροβιώματα υπάρχουν;

Στο υπόλοιπο του βιβλίου θα εστιάσουμε σταδιακά στους μικροβιώτες της ζωικής και της ανθρώπινης γαστρεντερικής οδού· σε τούτο το κεφάλαιο, παρ' όλα αυτά, ασχοληθήκαμε με το οικογενικό μικροβίωμα – και αυτό για ορισμένους καλούς λόγους. Κατ' αρχάς, οι μικροοργανισμοί είναι εξαιρετικά πολυάριθμοι και απαντούν σε όλα σχεδόν τα περιβάλλοντα στην επιφάνεια του πλανήτη. Είναι ικανοί να εξαπλωθούν σχεδόν οπουδήποτε μέσω της ατμόσφαιρας, του νερού και του ανέμου, αλλά και μέσω βιολογικών φορέων, εκκρίσεων και υγρών. Δεν γνωρίζουν όρια και, ως εκ τούτου, ο όρος «μικροβίωμα» αφορά ολόκληρο τον πλανήτη. Το έδαφος πάνω στο οποίο περπατάμε, ο αέρας που μας περιβάλλει και τον οποίο αναπνέουμε, το φαγητό που τρώμε και οι επιφάνειες που αγγίζουμε βρίθουν πάσης φύσεως μικροοργανισμών και των спорίων

τους. Αν και συχνά αναφερόμαστε στο «γαστρεντερικό μικροβίωμα» ή το «δερματικό μικροβίωμα» (πράγμα που κάνουμε και στο ανά χείρας βιβλίο), θα πρέπει πάντα να θυμόμαστε ότι αυτά συνιστούν μονάχα ένα τμήμα του οικογενικού μικροβιώματος. Κάποιοι μικροοργανισμοί της ανθρώπινης γαστρεντερικής οδού, συμπεριλαμβανομένων ορισμένων παθογόνων, μπορούν να επιβιώσουν και να πολλαπλασιαστούν σε διαφορετικά είδη ξενιστών, ή ακόμα και έξω από τη γαστρεντερική οδό. Άλλοι παρουσιάζουν εξειδίκευση ως προς τον ξενιστή τους· και αυτοί όμως χρειάζεται να μεταδοθούν μεταξύ ατόμων, ιδίως μεταξύ γονέων και απογόνων. Σε πιο θεμελιώδες επίπεδο, δεν θα πρέπει να ξεχνάμε ότι οι μικροοργανισμοί της γαστρεντερικής οδού προήλθαν εξελικτικά από τον αρχέγονο μικροβιακό κόσμο που υπήρχε πολύ πριν από την εμφάνιση των πολυκύτταρων μορφών ζωής και την ανάπτυξη των πεπτικών οδών.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

1. Whitman WB et al. (1998). Prokaryotes: the unseen majority. *PNAS* 95:6578–6583.
2. Woese CR, Fox CE. (1977). Phylogenetic structure of prokaryotic domain – primary kingdoms. *PNAS* 74:5088–5090.
3. Cavanaugh CM et al. (1981). Prokaryotic cells in the hydrothermal vent worm *Riftia pachyptila* Jones – a possible chemoautotrophic symbiont. *Science* 213:340–342.
4. Martin W et al. (2008). Hydrothermal vents and the origin of life. *Nat Rev Microbiol* 6:805–814.
5. Fu F-X et al. (2007). Effects of increased temperature and CO₂ on photosynthesis, growth and elemental ratios in *Synechococcus* and *Prochlorococcus* (Cyanobacteria). *J Phycol* 43:485–498.
6. Sugawara M, Sadowsky MJ. (2011). Legume-microbe symbioses. Στο: Rosenberg E, Gophna U (eds) *Beneficial microorganisms in multicellular life forms*. Springer, Berlin, σελ. 73–88.
7. Minz D, Ofek M. (2011). Rhizosphere microorganisms. Στο: Rosenberg E, Gophna U (eds) *Beneficial microorganisms in multicellular life forms*. Springer, Berlin, σελ. 105–121.
8. Nyholm SV, McFall-Ngai M. (2004). The winnowing: establishing the squid-vibrio symbiosis. *Nat Rev Microbiol* 2:632–642.

2

Το μικροβίωμα: Αναγκαίοι συμβιώτες ή ανεπιθύμητοι επισκέπτες;

Σχεδόν όλα τα ζώα (με εξαίρεση τα παράσιτα που διαβιούν μέσα στους ιστούς ή στις πεπτικές οδούς του ξενιστή τους) έχουν μια πεπτική οδό η οποία, σχεδόν ανεξαιρέτως, αποτελείται από έναν ανοιχτό σωλήνα, τα περιεχόμενα του οποίου ρέουν από το ένα άκρο (στόμα) στο άλλο (έδρα). Εφόσον τα ζώα προσλαμβάνουν την τροφή τους από το περιβάλλον, έπεται ότι συγχρόνως προσλαμβάνουν και όλους τους μικροοργανισμούς που σχετίζονται με αυτήν, καθώς και τους μικροοργανισμούς του άμεσου περιβάλλοντός τους. Αυτό συνεπάγεται ότι, ενώ η γαστρεντερική οδός ενός αναπτυσσόμενου εμβρύου στη μήτρα είναι συνήθως ελεύθερη μικροοργανισμών, η γαστρεντερική οδός ενός ενήλικα αποκλείεται να παραμείνει αποστειρωμένη. Αναπόφευκτα, θα εποικιστεί από μικροοργανισμούς, οι οποίοι θα είναι σε θέση να επωφεληθούν από τις άμεσα διαθέσιμες πηγές ενέργειας που απαντούν σε αυτήν.

Υπ' αυτό το πρίσμα, είναι αξιοσημείωτο το γεγονός ότι κάθε ζωικό είδος φαίνεται να έχει μια χαρακτηριστική, αν και συνήθως εξαιρετικά ποικιλόμορφη, συλλογή μικροοργανισμών στη γαστρεντερική του οδό [1]. Πράγματι, είναι πολύ σύνηθες συγκεκριμένα μικροβιακά είδη να σχετίζονται σχεδόν αποκλειστικά με συγκεκριμένα ζωικά είδη-ξενιστές. Αυτό υποδηλώνει ότι οι γαστρεντερικοί μικροβιώτες έχουν εξελιχθεί (συχνά σχηματίζοντας νέα είδη) μέσω της προσαρμογής τους σε έναν συγκεκριμένο ξενιστή. Στην πραγματικότητα, ορισμένοι μικροοργανισμοί της γαστρεντερικής οδού μοιάζει σαν να «ανήκουν» στον ξενιστή τους (για αυτούς τους «μόνιμους κατοίκους» έχει χρησιμοποιηθεί ο όρος *αυτόχθονες μικροοργανισμοί*) [2]. Αντιλαμβανόμεστε, λοιπόν, ότι το γαστρεντερικό μικροβίωμα του εκάστοτε ξενιστή δεν αποτελεί απλώς μια περιστασιακή συλλογή οργανισμών που έτυχε να εισέλθουν στη γαστρεντερική οδό μέσω της προσλαμβανόμενης τροφής, αλλά ένα συγκεκριμένο σύνολο οργανισμών που έχουν προσαρμοστεί αφενός στον ξενιστή τους, αφετέρου ο ένας στον άλλο. Άλλοι οργανισμοί εισέρχονται διαρκώς στη γαστρεντερική οδό ενός ζώου καθ' όλη τη διάρκεια ζωής του, όμως οι περισσότεροι από αυτούς απλώς διέρχονται χωρίς να πολλαπλασιαστούν ή να φτάσουν σε σημαντικούς αριθμούς (αυτοί ονομάζονται *αλλόχθονες* ή, πιο απλά, *παροδικά* είδη) [3]. Από τους πολυάριθμους τύπους αλληλεπιδράσεων που δημιουργούνται μεταξύ του ξενιστή και των μικροοργανισμών της γαστρεντερικής οδού, οι

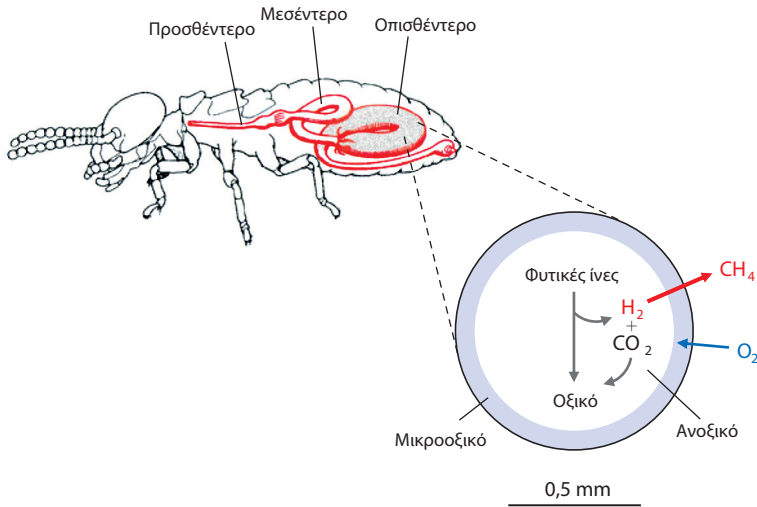
συμβιωτικές σχέσεις είναι εκείνες που στηρίζουν τις μεγαλύτερες και διατροφικά σημαντικότερες μικροβιακές κοινότητες. Παρακάτω θα εξετάσουμε εν συντομία δύο από τα καλύτερα μελετημένα παραδείγματα συμβίωσης μεταξύ ζώων-ξενιστών και γαστρεντερικών μικροοργανισμών.

Τερμίτες

Δεν θα πρέπει να μας εκπλήσει το γεγονός ότι οι πεπτικές οδοί των εντόμων εποικίζονται από μικροοργανισμούς. Συχνά μάλιστα, οι αλληλεπιδράσεις που δημιουργούνται μεταξύ των εντόμων και των μικροβιωτών τους παρουσιάζουν ιδιαίτερο ενδιαφέρον, είναι δε αρκετά σύνθετες. Πολλοί τερμίτες (εξελικτικοί συγγενείς των κατσαρίδων) χαρακτηρίζονται από μια αξιοσημείωτη ικανότητα να πέπτουν το ξύλο, γι' αυτό και στις τροπικές χώρες αποτελούν σοβαρή απειλή για τα ξύλινα κτήρια και έπιπλα. Τα εν λόγω έντομα κάνουν κάτι που είναι ασυνήθιστο μεταξύ των ζώων: Παράγουν τις δικές τους *κυτταρινάσες*, ένζυμα τα οποία συμβάλλουν στη διάσπαση της κυτταρίνης, που μαζί με τη λιγνίνη αποτελεί το κύριο συστατικό του ξύλου. Απ' ό,τι φαίνεται, όμως, οι κυτταρινάσες τους δεν είναι αρκούντως ενεργές ώστε να τους επιτρέπουν να επιβιώσουν με μια διατροφή βασισμένη στο ξύλο.

Στους «κατώτερους τερμίτες», η διάσπαση θραυσμάτων ξύλου απαιτεί τη συμπληρωματική δραστηριότητα συμβιωτικών μικροοργανισμών, συγκεκριμένα των μαστιγοφόρων πρωτίστων (συνήθως αποκαλούνται απλώς *μαστιγωτά*) που εντοπίζονται στο οπισθεντέρο τους – χωρίς αυτά οι τερμίτες θα λιμοκτονούσαν [4]. Τα μαστιγωτά συνεισφέρουν πρόσθετες κυτταρινάσες που βοηθούν να διασπαστούν τα θραύσματα ξύλου (ουσιαστικά η *λιγνινοκυτταρίνη*) μέσα στα πεπτικά τους *κενοτόπια* (διαμερίσματα στο εσωτερικό του κυττάρου, γεμάτα με υγρό, που θα μπορούσαν να θεωρηθούν ανάλογα του στομάχου). Η *ζύμωση* των σακχάρων που προέρχονται από τη διάσπαση της κυτταρίνης γίνεται στη γαστρεντερική οδό του εντόμου σε συνθήκες χαμηλού οξυγόνου και παράγει κυρίως οξικό οξύ (οξικό)¹ (Εικ. 2.1). Στη συνέχεια, το έντομο απορροφά το οξικό και το χρησιμοποιεί ως πηγή ενέργειας, αποκτώντας έτσι, εμμέσως, πρόσβαση στις θερμίδες που προέρχονται από την κυτταρίνη του ξύλου. Σημειωτέον, τα ίδια τα μαστιγωτά συνδέονται με μέλη των Bacteria και των μεθανιογόνων Archaea, που είτε βρίσκονται στην κυτταρική τους επιφάνεια είτε υφίστανται στο εσωτερικό τους ως *ενδοσυμβιώτες*. Ένα άλλο πρόβλημα που ενέχει η διατροφή η οποία βασίζεται κυρίως στο ξύλο είναι η πολύ χαμηλή περιεκτικότητα του ξύλου σε άζωτο. Οι γαστρεντερικοί μικροοργανισμοί συμβάλλουν στην ανακύκλωση του αζώτου από τις πρωτεΐνες και τα

1 Τα οξέα διασπώνται άμεσα απελευθερώνοντας ένα ιόν υδρογόνου (H⁺). Όταν το οξικό οξύ απελευθερώνει H⁺, μετατρέπεται σε οξικό ανιόν (A⁻). Οι διασπώμενες και οι μη διασπώμενες μορφές συνυπάρχουν – οι αναλογίες τους εξαρτώνται από το εκάστοτε pH. Για λόγους απλούστευσης, σε όλο το βιβλίο θα αναφερόμαστε γενικά στα ανιόντα (μυρμηκικό, οξικό, γαλακτικό κ.λπ.).



ΕΙΚΟΝΑ 2.1 Για να μπορούν να αξιοποιούν τη λιγνινοκυτταρίνη (ξύλο), οι τερμίτες βασίζονται στη συμβίωσή τους με γαστρεντερικούς μικροοργανισμούς. Ο τερμίτης εξασφαλίζει ενέργεια απορροφώντας το οξικό που παράγεται από τη ζύμωση της κυτταρίνης, ενώ ένα μέρος του άνθρακα αντιδρά με το υδρογόνο (H_2) και αποβάλλεται ως μεθάνιο (CH_4). Ένα μέρος του οξυγόνου (O_2) διαχέεται από το αίμα, όμως το οπισθέντερο περιέχει ελάχιστο ή καθόλου οξυγόνο (είναι *μικροοξικό* ή *ανοξικό*). Από Brune 2016 [5].

νουκλεϊκά οξέα του εντόμου μέσω του ουρικού οξέος· ωστόσο, πιο κρίσιμο ρόλο διαδραματίζουν οι βακτηριακοί συμβιώτες, οι οποίοι δεσμεύουν και ανάγουν το ατμοσφαιρικό άζωτο, αντισταθμίζοντας έτσι την περιορισμένη πρόσληψη αζώτου μέσω της τροφής [6]. Παράλληλα, τα *Spirochaetes*, η πιο άφθονη ομάδα βακτηρίων στη γαστρεντερική οδό των τερμιτών, μετατρέπουν ένα μεγάλο μέρος του υδρογόνου, που απελευθερώνεται κατά τη διάσπαση της κυτταρίνης, σε οξικό [μέσω της διεργασίας της αναγωγικής οξικογένεσης (βλ. Κεφ. 4)], ενισχύοντας έτσι την παροχή οξικού στον ξενιστή. Μια εναλλακτική πορεία για το υδρογόνο είναι να μετατραπεί σε αέριο μεθάνιο από τα μεθανιογόνα *Archaea*· θεωρείται, εντούτοις, ότι η πιο κεντρική θέση των *οξικογόνων Bacteria* μέσα στη γαστρεντερική οδό των τερμιτών ευνοεί τον σχηματισμό οξικού σε πολλά είδη.

Οι «άνωτεροι τερμίτες» (στους οποίους ανήκουν και τα πιο γνωστά σε εμάς είδη που φτιάχνουν τερμιτοφωλιές) απώλεσαν, όπως φαίνεται, τα μαστιγωτά τους σε κάποιο στάδιο κατά τη διάρκεια της εξέλιξής τους. Περιέχουν, ωστόσο, στη γαστρεντερική τους οδό πολλούς βακτηριακούς συμβιώτες, μεταξύ των οποίων *Spirochaetes* αλλά και *Fibrobacteres*, μια ομάδα σημαντική για τη διάσπαση της κυτταρίνης στον προστόμαχο. Κατά πάσα πιθανότητα, η διάσπαση της λιγνινοκυτταρίνης του ξύλου στους συγκεκριμένους τερμίτες επιτυγχάνεται χάρη στη δράση αυτών των συμβιωτικών *Bacteria*,

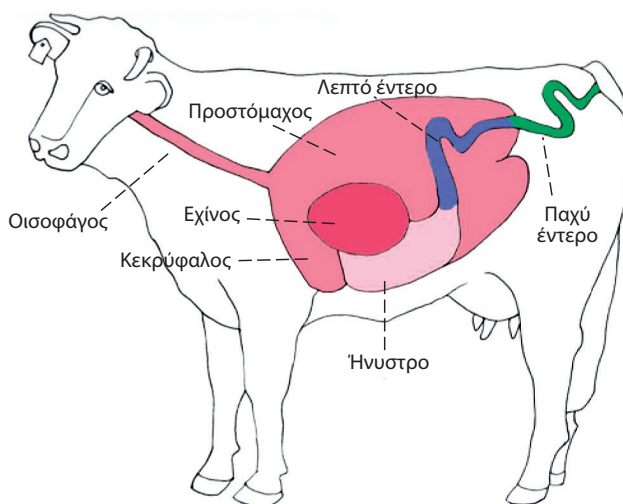
τα οποία συμπληρώνουν τη δράση των κυτταρινασών των τερμιτών, και όχι χάρη στη δράση μαστιγιοφόρων πρωτίστως.

Φυτοφάγα θηλαστικά

Η δράση του γαστρεντερικού μικροβιώματος των τερμιτών παρουσιάζει πολλές αναλογίες με την αναερόβια διάσπαση της λιγνινοκυτταρίνης από τους συμβιωτικούς μικροοργανισμούς στη γαστρεντερική οδό των μηρυκαστικών. Μάλιστα, ο Robert Hungate, στην πρωτοποριακή έρευνά του για τη μικροβιακή συμβίωση στη γαστρεντερική οδό των ζώων, επέλεξε να μελετήσει πρώτα τη γαστρεντερική οδό των τερμιτών, μαζί με τον προστόμαχο [7]. Τα θηλαστικά, σε αντίθεση με τους τερμίτες, δεν παράγουν δικές τους κυτταρινάσες και ως εκ τούτου, για τη διάσπαση της κυτταρίνης και των φυτικών ινών που περιέχονται στην τροφή τους, βασίζονται εξ ολοκλήρου στους μικροοργανισμούς της γαστρεντερικής τους οδού. Ως επακόλουθο, σε όλα τα φυτοφάγα θηλαστικά που ειδικεύονται στην κατανάλωση τροφών αποτελούμενων κυρίως από αγρωστώδη και άλλες ινώδεις φυτικές ουσίες, η γαστρεντερική οδός έχει εξελιχθεί με τέτοιο τρόπο ώστε να ευνοείται η ζύμωση από τους μικροβιακούς συμβιώτες. Υπάρχουν δύο βασικά πρότυπα ζύμωσης, η *προγαστρική* και η *οπισθεντερική* (δηλαδή μεταγαστρική) [8].

Στους *προγαστρικούς ζυμώτες*, στους οποίους συγκαταλέγονται μηρυκαστικά όπως τα βοοειδή, τα πρόβατα, οι κατσίκες, τα ελάφια, οι αντιλόπες, οι καμήλες και τα λάμα, η τροφή περνά κατευθείαν από το στόμα, μέσω του οισοφάγου, σε μια ομάδα μεγάλων θαλάμων ζύμωσης. Εκεί υποβάλλεται σε εκτεταμένη ζύμωση από την τοπική μικροβιακή κοινότητα, σε ουδέτερο pH (ούτε όξινο ούτε βασικό, κοντά στο 7).² Παραδοσιακά λέγεται ότι οι αγελάδες έχουν τέσσερις *στόμαχους*, αλλά αυτό είναι ελαφρώς παραπλανητικό. Στην πραγματικότητα, διαθέτουν ένα ενιαίο, εξαιρετικά περίπλοκο, όργανο το οποίο αποτελείται από τέσσερις αλληλοσυνδεδεμένους θαλάμους. Οι πρώτοι δύο, που στην ανατομία ορίζονται ως *προστόμαχος* και *κεκρύφαλος* (αλλά συνήθως χάρη συντομίας αναφέρονται απλώς ως *προστόμαχος*), αποτελούν τις κύριες θέσεις ζύμωσης και καταλαμβάνουν τον μεγαλύτερο όγκο (Εικ. 2.2). Από εκεί, ο *βλωμός* ή *πεπτικός χυλός* (με άλλα λόγια, η τροφή που βρίσκεται στο στάδιο της πέψης) εισέρχεται σε έναν μικρότερο θάλαμο, τον λεγόμενο *εχίνο*, όπου γίνεται ταχεία απορρόφηση του νερού και των όξινων προϊόντων της μικροβιακής ζύμωσης από την κυκλοφορία του αίματος. Απορρόφηση όμως γίνεται και στα τοιχώματα του προστόμαχου – εξ ου και οι καμήλες και τα λάμα (ενίοτε αναφέρονται και ως *ψευδομηρυκαστικά*), που δεν έχουν εχίνο, αντεπεξέρχονται επαρκώς με τρεις μόνο θαλάμους.

2 Το pH είναι ένας αριθμός που εκφράζει την οξύτητα ή την αλκαλικότητα του περιβάλλοντος, σε μια κλίμακα από το 0 (το πλέον όξινο) έως το 14 (το πλέον αλκαλικό ή βασικό). Το pH 7 ορίζεται ως ουδέτερο. Η τιμή του pH καθορίζεται από τη συγκέντρωση των ιόντων υδρογόνου· συγκεκριμένα, το pH ορίζεται ως ο αρνητικός λογάριθμος της συγκέντρωσης των ιόντων υδρογόνου (π.χ. μια συγκέντρωση H^+ ίση με 10^{-5} M αντιστοιχεί σε τιμή pH 5).



ΕΙΚΟΝΑ 2.2 Η γαστρεντερική οδός των μηρυκαστικών.

Στη συνέχεια, ο βλωμός εισέρχεται σε έναν όξινο θάλαμο, το *ήνυστρο*, το οποίο είναι περίπου αντίστοιχο με τον ανθρώπινο στομάχο. Αυτό που συμβαίνει εδώ αποτελεί μοναδικό χαρακτηριστικό του προγαστρικού τύπου ζύμωσης. Μαζί με τον βλωμό που εξέρχεται από τον εχίνο (ή από τον προστόμαχο, στην περίπτωση των καμήλων) εισρέει στο ήνυστρο και ένας τεράστιος αριθμός μικροβιακών κυττάρων. Πρόκειται, προφανώς, για τα μικροβιακά κύτταρα που στον προστόμαχο είναι υπεύθυνα για τη ζύμωση των διερχομένων φυτικών συστατικών και τα οποία, εδώ, στο όξινο ήνυστρο, υποβάλλονται τα ίδια σε πέψη. Αυτό προϋποθέτει ότι το μηρυκαστικό έχει παραγάγει μια ειδικά προσαρμοσμένη *λυσοζύμη*, ένα ένζυμο που ευθύνεται για τη διάρρηξη των κυτταρικών τοιχωμάτων των βακτηρίων. Παρότι άλλες λυσοζύμες των θηλαστικών, όπως η λυσοζύμη του ανθρώπινου σιέλου, λειτουργούν σε σχετικά ουδέτερο pH, οι λυσοζύμες που εκκρίνονται στο ήνυστρο των βοοειδών έχουν εξελιχθεί έτσι ώστε να λειτουργούν σε όξινο pH, αλλά και να είναι ανθεκτικές στην πεψίνη, ένα πεπτικό ένζυμο το οποίο διασπά τις πρωτεΐνες του στομάχου [9]. Το τεράστιο πλεονέκτημα που προσδίδει η εν λόγω λυσοζύμη στα μηρυκαστικά είναι ότι τους εξασφαλίζει μια πολύ αναγκαία πηγή αζώτου: Μολονότι οι φυτικές ουσίες που καταναλώνονται μέσω της τροφής περιέχουν κάποιες ποσότητες πρωτεΐνης, το μικροβίωμα του προστόμαχου περιλαμβάνει πολλά είδη που διασπούν τούτη τη διατροφική πρωτεΐνη, αξιοποιώντας την ως πηγή αζώτου για τον δικό τους μεταβολισμό και την αύξησή τους. Ουσιαστικά, «κλέβουν» από το ζωο-ξενιστή την παροχή του διατροφικού αζώτου. Έτσι, το μηρυκαστικό επανακτά τούτο το άζωτο απλώς αφομοιώνοντας τους δικούς του μικροοργανισμούς στο ήνυστρο! Θα μπορούσε κανείς να ισχυριστεί ότι πρόκειται για μια περιέργη

ΠΙΝΑΚΑΣ 2.1 Ικανότητα ζύμωσης στη γαστρεντερική οδό διαφόρων θηλαστικών (βάσει των [8], [10]).

Ικανότητα ζύμωσης (ως % ολόκληρου του πεπτικού σωλήνα)				
Ζώο	Μεγάλη κοιλία	Τυφλό	Κόλον και ορθό	Σύνολο
Πρόβατο	71	8	4	83
Βοοειδή	64	5	5-8	75
Καπιμπάρα	–	71	9	80
Άλογο	–	15	54	69
Αρουραίος	–	32	29	61
Κουνέλι	–	43	8	51
Γουρούνι	–	15	33	48
Άνθρωπος	–	–	17	17
Γάτα	–	–	16	16
Σκύλος	–	1	13	14

μορφή συμβίωσης, κατά την οποία ο ένας εταίρος καταστρέφεται, αφού πρώτα καταβάλει το μερίδιο της συνεισφοράς του· οι μικροβιώτες της μεγάλης κοιλίας, βέβαια, συνεχίζουν να ευδοκιμούν και να αναπαράγονται σε ένα εξαιρετικά σταθερό, πλούσιο σε θρεπτικά συστατικά, περιβάλλον μέσα στον ξενιστή.

Ο συνολικός όγκος αυτών των θαλάμων ζύμωσης είναι εξαιρετικά μεγάλοι. Σε μια ενήλικη αγελάδα, ενδέχεται ο κεκρύφαλος, ο προστόμαχος και ο εχίνος να καταλαμβάνουν συνολικά πενήντα λίτρα, όγκος που αντιστοιχεί στο ένα έκτο του συνολικού όγκου του σώματος του ζώου ή στα τρία τέταρτα της κοιλιακής του χώρας [10] (Πίνακας 2.1). Αυτό σημαίνει ότι το ζώο κάνει μια τεράστια επένδυση για να αποκομίσει ενέργεια και θρεπτικές ουσίες από τη μικροβιακή δραστηριότητα.

Στα ζώα συναντάμε πολλές ακόμα ενδιαφέρουσες περιπτώσεις προγαστρικής ζύμωσης. Λόγου χάρη, μια ομάδα φυλλοφάγων πιθήκων της υποοικογένειας των *Colobinae* παράγουν, όπως και τα μηρυκαστικά, μια οξεάντοχη λυσοζύμη που τους επιτρέπει να αφομοιώνουν τους γαστρεντερικούς τους μικροοργανισμούς. Άλλα παραδείγματα μη μηρυκαστικών προγαστρικών ζυμωτών είναι τα καγκουρό και οι ιπποπόταμοι. Ακόμα ένα παράδειγμα, πιο απροσδόκητο, είναι το *Opisthocomus hoazin* της Νότιας Αμερικής, ένα είδος πουλιού στο οποίο η μικροβιακή ζύμωση της φυτικής ύλης γίνεται στον πρόλοβο, απελευθερώνοντας δύσοσμα πτητικά οξέα που προσδίδουν στο πουλί μια δυσάρεστη μυρωδιά.

Οι *οπισθεντερικοί ζυμώτες* αντιπροσωπεύουν μια πιο ποικιλόμορφη ομάδα ζώων με ευρύτερο φάσμα διατροφικών συνηθειών. Σε αυτούς συγκαταλέγονται, ωστόσο, πολλά μεγάλα φυτοφάγα ζώα τα οποία (όπως τα βοοειδή και τα πρόβατα) περνούν μεγάλο

μέρος του χρόνου τους βόσκοντας, π.χ. τα άλογα, οι ζέβρες, οι ελέφαντες και οι καπιμπάρα. Στα ζώα αυτά, η μικροβιακή ζύμωση γίνεται στο ευμέγεθες τυφλό ή/και στο κόλον (τμήματα του παχέος εντέρου), αφότου ο βλωμός διέλθει από τον όξινο στόμαχο και το λεπτό έντερο. Στα άλογα, εκτιμάται ότι σχεδόν το 70% του συνολικού όγκου του εντέρου είναι αφιερωμένο στη μικροβιακή ζύμωση φυτικών ουσιών – ποσοστό ελάχιστα μικρότερο από το 75% που παρατηρείται στα βοοειδή [10].

Το φάσμα των διατροφικών συνηθειών που συναντά κανείς στα διαφορετικά είδη θηλαστικών αντικατοπτρίζεται στην ανατομία του γαστρεντερικού τους συστήματος – και σε μεγάλο βαθμό καθορίζεται από αυτήν. Τα φυτοφάγα ζώα που τρέφονται επιλεκτικά με πιο εύπεπτα είδη φυτικής ύλης, όπως τα κουνέλια, παρουσιάζουν σημαντική ικανότητα οπισθεντερικής ζύμωσης, αν και ελαφρώς κατώτερη από εκείνη των βοσκητικών φυτοφάγων. Παρ' όλα αυτά, ακόμα και τα παμφάγα ζώα, όπως οι χοίροι, τα ποντίκια και οι αρουραίοι, αφιερώνουν περίπου το 50%-60% του όγκου της γαστρεντερικής τους οδού σε ζυμώσεις που γίνονται στο τυφλό και το κόλον. Πολλοί οπισθεντερικοί ζυμώτες (μεταξύ των οποίων τα κουνέλια και τα τρωκτικά) μεγιστοποιούν την ενέργεια που αντλούν από την τροφή τρώγοντας τα ίδια τους τα κόπρανα, με αποτέλεσμα ο βλωμός να διέρχεται και δεύτερη φορά μέσω του οπισθέντερου (η συνήθεια αυτή είναι γνωστή ως *κοπροφαγία*). Μόνον στα σαρκοφάγα, όπως οι σκύλοι και οι γάτες, το παχύ έντερο αντιπροσωπεύει ένα σχετικά μικρό κλάσμα (λιγότερο από 20%) του όγκου της γαστρεντερικής οδού. Στον άνθρωπο, άραγε, τι κλάσμα αντιπροσωπεύει; Η απάντηση –17%– ενδεχομένως να εκπλήσσει ορισμένους, δεδομένου ότι ανήκουμε στα σαρκοφάγα θηλαστικά. Ωστόσο, πιθανώς αυτό να συνάδει με τον τρόπο ζωής που εικάζουμε ότι ακολουθούσαν οι κυνηγοί-τροφοσυλλέκτες για το μεγαλύτερο μέρος της ανθρώπινης ιστορίας και προϊστορίας.

Θα εξετάσουμε αναλυτικότερα τις λειτουργίες του μικροβιώματος του προστόμαχου στο Κεφάλαιο 4 και του ανθρώπινου μικροβιώματος από το Κεφάλαιο 5 κι έπειτα.

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

1. Ley RE et al. (2008). Evolution of mammals and their gut microbes. *Science* 320:1647–1651.
2. Nava GM, Stappenbeck TS. (2011). Diversity of the autochthonous colonic microbiota. *Gut Microbes* 2:99–104.
3. Maldonado-Gomez MX et al. (2016). Stable engraftment of *Bifidobacterium longum* AH1206 in the human gut depends on individualised features of the resident microbiome. *Cell Host Microbe* 20:515–526.
4. Brune A, Carsten D. (2016). The gut microbiota of termites: digesting the diversity in the light of ecology and evolution. *Annu Rev Microbiol* 69:145–166.
5. Brune A. (2011). Microbial symbioses in the digestive tract of lower termites. Στο: Rosenberg E, Gophna U (eds) *Beneficial microorganisms in multicellular life forms*. Springer, Berlin, σελ. 3–25.

6. Hongoh Y et al. (2008). Genome of an endosymbiont coupling N₂ fixation to cellulolysis within protist cells in the termite gut. *Science* 322:1108–1109.
7. Hungate RE. (1966). The rumen and its microbes. Academic, New York.
8. Van Soest PJ. (1994). Nutritional ecology of the ruminant, 2nd edn. Comstock Publishing Associates, Cornell University Press, Ithaca and London.
9. Irwin DM. (1995). Evolution of the bovine lysozyme gene family: changes in gene expression and reversion of function. *J Mol Evol* 41:299.
10. Parra R. (1978). Comparison of foregut and hindgut fermentation in herbivores. Στο: Montgomery GG (ed) The ecology of arboreal folivores. Smithsonian Institution Press, Washington DC, σελ. 205.