

## Batteri Gram negativi aerobi facoltativi

**Batteri enterici.** I batteri enterici compongono un gruppo filogenetico abbastan-

za omogeneo afferente all'Ordine XIII *Enterobacteriales*, Classe III *Gammaproteobacteria*. Comprendono microrganismi a forma di bastoncello, Gram-negativi, catalasi-positivi, immobili o mobili per flagelli peritrichi, non sporigeni, anaerobi facoltativi, con richieste nutrizionali piuttosto semplici; fermentano gli zuccheri con produzione di una grande varietà di prodotti finali e sono in grado di ridurre il  $\text{NO}_3^-$  a  $\text{NO}_2^-$ . Una delle caratteristiche tassonomiche più importanti che permette di distinguere i diversi generi di batteri enterici è il tipo e la proporzione dei prodotti derivanti dalla fermentazione anaerobica del glucosio. Sono distinte due fermentazioni principali:

- **acido-mista** con produzione di acido acetico, acido lattico e acido succinico, oltre a etanolo,  $\text{CO}_2$  e  $\text{H}_2$ ;
- **2,3-butilenglicolica** con produzione di 2,3-butandiolo, etanolo,  $\text{CO}_2$  e  $\text{H}_2$  (vedi Capitolo 8).

Poiché i batteri enterici sono in genere strettamente correlati, la loro identificazione presenta spesso notevoli difficoltà. Nei laboratori clinici l'identificazione si basa frequentemente sull'analisi computerizzata di un elevato numero di test eseguiti utilizzando kit miniaturizzati di terreni diagnostici e sonde immunologiche e molecolari. Una separazione semplificata su basi fenotipiche dei generi più importanti è riportata in tabella 13.7. Di seguito sono descritti alcuni dei principali generi.

**Escherichia.** Il genere *Escherichia* comprende la specie *Escherichia coli* di cui il ceppo *E. coli* K12 è considerato un sistema modello sul quale sono stati eseguiti numerosi studi fisiologici, biochimici e genetici. *E. coli* riduce  $\text{NO}_3^-$  a  $\text{NO}_2^-$ , opera una fermentazione acido-mista, è positivo ai test del rosso metile e dell'indolo. A differenza dei batteri appartenenti ai generi *Shigella* e *Salmonella*, *E. coli* fermenta il lattosio. La maggior parte dei ceppi di *E. coli* è in grado di crescere in un ampio intervallo di temperatura, 15–48 °C, essendo 37–42 °C l'optimum. L'intervallo di pH che consente la crescita è 5,5–8,0, con alcuni ceppi che possono tollerare anche pH 2,0. *E. coli* e le altre specie del genere sono comunemente isolate dal

Tabella 13.7 Chiave di identificazione semplificata dei principali generi di batteri enterici.

Test diagnostico	Chiave di identificazione
1 MR <sup>+</sup> ; VP <sup>-</sup> (fermentanti acido-misti) MR <sup>-</sup> ; VP <sup>+</sup> (produttori di 2,3-butandiolo)	Proseguire con il test 2 Proseguire con il test 7
2 Ureasi <sup>+</sup> Ureasi <sup>-</sup>	<i>Proteus</i> Proseguire con il test 3
3 H <sub>2</sub> S (TSI) <sup>+</sup> H <sub>2</sub> S (TSI) <sup>-</sup>	Proseguire con il test 4 Proseguire con il test 6
4 KCN <sup>-</sup> KCN <sup>+</sup>	<i>Citrobacter</i> Proseguire con il test 5
5 Indolo <sup>+</sup> ; citrato <sup>-</sup> Indolo <sup>-</sup> ; citrato <sup>+</sup>	<i>Edwardsiella</i> <i>Salmonella</i>
6 Gas da glucosio <sup>+</sup> Gas da glucosio <sup>-</sup>	<i>Escherichia</i> <i>Shigella</i>
7 Immobili; ornitina <sup>-</sup> Mobili; ornitina <sup>+</sup>	<i>Klebsiella</i> Proseguire con il test 8
8 Idrolisi della gelatina <sup>+</sup> ; DNAsi <sup>+</sup> Idrolisi lenta della gelatina; DNAsi <sup>-</sup>	<i>Serratia</i> (pigmenti rossi) <i>Enterobacter</i>

MR, test al rosso metile (diminuzione del valore di pH al di sotto di 4,3 in seguito alla produzione di acidi organici); VP, test di Voges-Proskauer (acetoino prodotto dalla fermentazione di zuccheri); H<sub>2</sub>S, produzione di H<sub>2</sub>S da aminoacidi solforati o dalla riduzione di  $\text{SO}_4^{2-}$ ; KCN, crescita in presenza di KCN.

tratto gastrointestinale di uomini e animali. In generale, i ceppi di *E. coli* che colonizzano l'intestino sono multiclionali con fluttuazioni della predominanza nel corso del tempo. Oltre che su basi metaboliche, la capacità di colonizzare particolari siti dipende dalla sintesi di adesine e batteriocine. Alcuni ceppi di *E. coli* sono normali commensali del tratto intestinale, dove svolgono un ruolo nutrizionale sintetizzando la vitamina K e consumano ossigeno, rendendo il colon anossico. *E. coli* può essere secondariamente isolato da suolo e acqua come conseguenza di una contaminazione fecale. Normalmente è non patogeno ma alcuni ceppi possono determinare patologie gastroenteriche e infezioni delle vie urinarie.

**Salmonella.** I generi *Salmonella* ed *Escherichia* sono correlati con un'omologia DNA-DNA di circa il 50%. Tuttavia, contrariamente alla maggior parte dei ceppi di *Escherichia*, i membri del genere *Salmonella* sono usualmente patogeni sia degli esseri umani sia di altri animali a sangue caldo e sono responsabili di circa il 99% delle infezioni dell'uomo. In tabella 13.8 è riportata l'indicazione del tipo di ospite che può essere infettato da alcuni sierotipi di *S. enterica* subsp. *enterica*. Attualmente sono documentati circa 2500 sierotipi di *Salmonella*. La caratterizzazione immunologica dei sierotipi si basa su tre antigeni di superficie: l'**antigene O**, o antigene della parete cellulare (somatico), l'**antigene H**, o antigene flagellare, e l'**antigene Vi** (strato dei polisaccaridi superficiali), che si trova soprattutto nei sierotipi che causano la febbre tifoide. Vi è pochissima o nessuna correlazione tra il sierotipo di una *Salmonella* e i sintomi della malattia che questa induce. La tipizzazione antigenica permette, comunque, di individuare il ceppo specifico coinvolto in un'epidemia. Le infezioni (febbre tifoide e gastroenterite) da *Salmonella* sono correlate al consumo di alimenti di origine animale, quali carne pollame, uova e prodotti lattiero-caseari. L'incidenza delle intossicazioni alimentari da *Salmonella* ha generalmente un andamento stagionale, con un incremento nel periodo estivo. Negli ultimi decenni si è assistito a un aumento dei casi di infezioni diagnosticate, probabilmente come conseguenza della centralizzazione dell'agricoltura moderna e della diffusione di sierotipi antibiotico resistenti.

**Enterobacter.** È responsabile della fermentazione 2,3-butilenglicolica (vedi Capitolo 8). Specie del genere *Enterobacter* sono frequentemente isolate da acqua, reflui fognari, vegetali e suolo. Sono isolati anche dal tratto intestinale di animali a sangue caldo e in alcuni casi sono responsabili di infezioni delle vie urinarie dell'uomo.

Tabella 13.8 Tipo di ospite potenzialmente soggetto a infezione da sierotipi *Salmonella enterica* subsp. *enterica*.

Classificazione	Sierotipo	Ospite naturale	Ospite raro
Ospite specifico	<i>Typhi</i>	Uomo	Nessuno
	<i>Paratyphi A e C</i>	Uomo	Nessuno
	<i>Sendai</i>	Uomo	Nessuno
	<i>Abortusovis</i>	Ovini	Nessuno
	<i>Gallinarum</i>	Pollame	Nessuno
	<i>Typhisuis</i>	Suini	Nessuno
	<i>Abortusequi</i>	Equini	Nessuno
Ospite adattato	<i>Choleraesuis</i>	Suini	Uomo
	<i>Dublin</i>	Bovini	Uomo e ovini
Ospite non specifico	<i>Typhimurium</i>	Uomo, pollame, suini, bovini e roditori	Nessuno
	<i>Enteritidis</i>	Uomo, pollame e roditori	Suini e bovini

Fonte: adattata da *The Prokaryotes* (1999-2006) (<http://141.150.157.117:8080/prokPUB/index.htm>).

ganismo molto piccolo in grado di attaccare altri Gram-negativi moltiplicandosi all'interno del loro periplasma (la membrana non viene mai attraversata); l'ingresso nella cellula ospite avviene attraverso un foro ottenuto dall'azione combinata di enzimi litici escreti e dalla rotazione velocissima di *Bdellovibrio* con azione trapanante.

*Neisseria meningitidis* e *N. gonorrhoeae* (Ordine IV *Neisseriales*, Classe II *Betaproteobacteria*) sono portatori di malattie quali la meningite e la gonorrea (malattia trasmessa per contatto sessuale che nei maschi determina frequenti urinazioni con sensazione di bruciore e nelle femmine causa spesso sterilità). *Acinetobacter* (Ordine IX *Pseudomonadales*, Classe III *Gammaproteobacteria*) rappresenta un gruppo nutrizionalmente versatile quasi quanto gli *Pseudomonas*, molto comuni nel suolo e nelle acque. *Legionella* (Ordine VI *Legionellales*, Classe III *Gammaproteobacteria*) comprende batteri comunemente diffusi nelle acque dolci incapaci di utilizzare gli zuccheri come fonti di energia ma in grado di utilizzare aminoacidi; la loro scoperta avvenne nel 1976 in occasione di un convegno dell'American Legion durante il quale i partecipanti furono colpiti da una epidemia di forma letale di polmonite, l'agente causale fu descritto come *Legionella pneumophila*, la cui trasmissione avvenne per inalazione di batteri sospesi diffusi nell'ambiente da un impianto di condizionamento altamente inquinato.

#### ***Rickettsia* e *Wolbachia***

I generi *Rickettsia* e *Wolbachia*, ambedue Gram-negativi, sono compresi nell'Ordine II *Rickettsiales*, Classe I *Alphaproteobacteria*. *Rickettsia* è, come *Chlamidia* (vedi Phylum XVI *Clamidiaceae*), un parassita obbligato endocellulare che entra nella cellula ospite inducendo la fagocitosi. *Rickettsia* sfugge all'azione dei fagosomi degradandone la membrana per mezzo di lipasi. Questi microrganismi vivono liberi nel citoplasma o nel nucleo delle cellule eucariote; spesso hanno strette correlazioni con vettori artropodi attraverso i quali possono infettare i mammiferi. Possono causare malattie come febbre tifoide, febbre maculosa delle Montagne Rocciose e febbre Q.

*Wolbachia* è un simbionte intracellulare di invertebrati, in particolare di artropodi. Questi batteri possono infettare le cellule riproduttive e possono così essere trasmessi per eredità citoplasmatica per linea materna. *Wolbachia* influenza la riproduzione dell'ospite inducendo incompatibilità citoplasmatica, partenogenesi, morte dei maschi, femminizzazione degli individui geneticamente maschili e aumento della fertilità. Questi cambiamenti nella riproduzione indotti negli artropodi ospiti sembrano favorire la diffusione di *Wolbachia* come endosimbionte.

#### **Pseudomonadi**

I generi inclusi in questo gruppo presentano le seguenti caratteristiche generali: bastoncelli, dritti o leggermente curvi; Gram-negativi; catalasi-positivi; generalmente ossidasi-positivi; mobili per la presenza di flagelli polari, singoli o multipli; non sporigeni; chemiorganotrofi aerobi. Hanno metabolismo di tipo respiratorio, mai fermentativo, sebbene possano produrre aerobicamente minime quantità di acido da glucosio; metabolismo del glucosio prevalentemente attraverso la via Entner-Doudoroff (vedi Capitolo 8); sono in grado di usare composti organici a basso peso molecolare, raramente polimeri; alcuni sono chemiolitotrofi in quanto capaci di usare H<sub>2</sub> o CO come donatori di elettroni; alcuni usano anaerobicamente NO<sub>3</sub><sup>-</sup> come accettore di elettroni e alcuni possono utilizzare anaerobicamente arginina come fonte di energia. Di seguito sono descritti alcuni dei principali generi appartenenti al gruppo delle pseudomonadi.

***Pseudomonas*.** Il genere *Pseudomonas* è compreso nell'Ordine IX *Pseudomonadales*, Classe III *Gammaproteobacteria*. Il genere include specie, nella maggior parte dei

NO

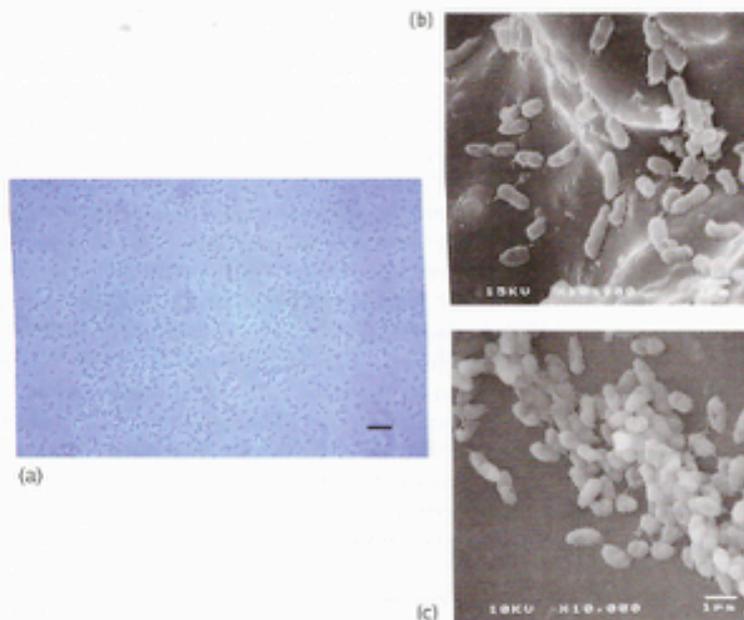
casi, produttrici di pigmenti fluorescenti solubili in acqua (**pseudomonarescenti**). Sono batteri ubiquitari, qualsiasi habitat (suolo, acqua, tessuti animali) con temperatura di 4-42 °C, pH 4,0-8,0 e contenente composti semplici o complessi può essere colonizzato da *Pseudomonas* (fig. 13.13). Il successo a diversi habitat deriva dalla capacità di utilizzare una vasta gamma di substrati organici (da 30 a 100) come fonti di carbonio e di energia, inclusi idrocarburi alifatici e aromatici, e dalla notevole versatilità genetica e metabolica (vedi capitolo 8). In natura specie del genere *Pseudomonas* esistono come saprofiti o parassiti.

Alcune specie sono patogene per l'uomo, gli animali e le piante. *P. aeruginosa* è spesso associato a infezioni delle vie urinarie e respiratorie dell'uomo. *P. aeruginosa* è tuttavia un parassita obbligato, ma sembra comportarsi soprattutto da opportunisto, infettando individui con difese immunitarie scarse. Pseudomonadi patogeni sono frequentemente isolati su piante non ospiti (in cui non si osservano i sintomi della malattia) da cui sono trasmessi alle piante ospiti per mezzo di insetti all'infezione. I sintomi della malattia variano in funzione del fitopatogeno e della pianta ospite e, generalmente, sono dovuti al rilascio da parte del batterio di tossine, enzimi litici, fattori di crescita e altre sostanze che danneggiano o danneggiano i tessuti della pianta. Fitopatogeni sono frequentemente isolati da fusti e foglie che mostrano lesioni clorotiche (*P. syringae*) o da "marciumi molli" in corrispondenza di fusti e germogli (*P. marginalis*). Alcune specie (ad esempio *P. fluorescens*) svolgono un ruolo importante nell'industria degli alimenti, dove sono in grado di causare il deterioramento di carne, pollame e pesce conservati in condizioni di refrigerazione. Specie del genere *Pseudomonas* sono state isolate da acque reflue e soluzioni saline ospedaliere, praticamente prive di nutrienti. Come conseguenza della particolare versatilità genetica e metabolica, pseudomonadi (ad esempio *P. putida*) sono impiegati come agenti di trasformazioni biotecnologiche ad esempio, il trattamento di rifiuti xenobiotici e dei corpi d'acqua inquinati con il petrolio e la protezione di piante di interesse agrario.

**Burkholderia.** A partire dal 1992 è stato definito il genere *Burkholderia* e in esso confluirono alcune specie del genere *Pseudomonas*. *Burkholderia*, afferente

NO

Figura 13.13  
*Pseudomonas* spp.  
(a) Fotografia al microscopio ottico; barra 10 µm. *Pseudomonas putida* in bioreattori su biofilm formati sulla superficie di sfere di vetro (b) e su cubi di poliuretano (c): fotografie al microscopio elettronico a scansione (gentilmente fornite dalla Dott.ssa Diana Di Gioia, Università di Bologna).



dine I *Burkholderiales*, Classe II *Betaproteobacteria*. Comprende batteri del suolo che si ritrovano prevalentemente associati alle radici delle piante o nelle zone circostanti (rizosfera). *B. cepacia* è causa di malattie nell'uomo, animali e piante, così come è un importante microrganismo nel promuovere lo sviluppo di piante e negli interventi di biorisanamento. A causa della sua elevata attività inibitoria nei confronti di funghi e nematodi, *B. cepacia* è un microrganismo che desta un notevole interesse per il controllo biologico di vegetali di interesse agrario.

**Xanthomonas.** È compreso nell'Ordine III *Xanthomonadales*, Classe III *Gamma-proteobacteria*. Come gli altri pseudomonadi sono anch'essi bastoncelli, che però in alcuni casi sono associati a coppia, o a formare corte catene. Le diverse sottospecie di *Xanthomonas campestris* sono fitopatogene di numerose mono- e dicotiledoni ma non di gimnosperme. Nella maggior parte dei casi, l'infezione inizia con macchie fogliari per poi diffondersi in maniera sistemica all'interno dell'apparato circolatorio della pianta. Lesioni necrotiche al fogliame, fusti e frutti, disseccamento e marciume dei tessuti sono le principali malattie causate da *X. campestris*, in seguito al rilascio di tossine ed enzimi extracellulari.

**Zymomonas.** È compreso nell'Ordine IV *Sphingomonadales*, Classe I *Alphaproteobacteria*. La forma delle cellule è bastoncellare ma di notevoli dimensioni. I batteri del genere *Zymomonas* (fig. 13.14) operano una vigorosa fermentazione degli zuccheri in etanolo. La fermentazione di glucosio o fruttosio ha luogo attraverso la via di Entner-Doudoroff e conduce alla sintesi di etanolo e CO<sub>2</sub> (vedi Capitolo 8). *Zymomonas* interviene nella fermentazione alcolica della linfa di diverse piante, tra cui palma e agave, di aree tropicali del Sud e Centro America, dell'Africa e dell'Asia. Può compiere inoltre la fermentazione alcolica del succo della canna da zucchero e del miele. *Zymomonas* è anche responsabile del deterioramento di bevande a base di frutta, come il sidro di mele e pere, ed è un componente della flora batterica che causa il deterioramento della birra. In natura è spesso associato con i batteri acetici, ai quali rende disponibile il substrato da ossidare, etanolo, in seguito alla fermentazione di glucosio e fruttosio.

#### Batteri acetici

I generi *Acetobacter*, *Acidomonas*, *Asaia*, *Gluconacetobacter*, *Gluconobacter* e *Kozakia* sono attualmente inclusi nel gruppo dei batteri acetici, Ordine I *Rhodospirillales*, Classe I *Alphaproteobacteria*. Essi sono bastoncelli, Gram-negativi; catalasi-positivi; mobili per la presenza di flagelli peritrichi (*Acetobacter*) o polari (*Gluconobacter*); non sporigeni; aerobi, con metabolismo strettamente respiratorio e ossidazione incompleta di alcoli e zuccheri che porta all'accumulo di acidi organici come prodotti finali (vedi Capitolo 8). Se il substrato è l'etanolo, il prodotto finale è l'acido acetico (con l'eccezione del genere *Asaia*), da cui il nome del gruppo. Dopo l'ossidazione dell'etanolo, l'acido acetico può essere ulteriormente ossidato a CO<sub>2</sub> e H<sub>2</sub>O (*Acetobacter*, *Acidomonas* e *Gluconacetobacter*). Come conseguenza del tipo di metabolismo, la maggior parte dei batteri acetici è in grado di tollerare valori di pH inferiori a 5,0. I batteri acetici sono frequentemente isolati da bevande come il sidro, il vino e la birra. Colture di batteri acetici (ad esempio *Acetobacter aceti*, *A. pasteurianus*) sono impiegate nella produzione industriale di aceto.

Oltre all'etanolo, questi microrganismi possono ossidare in modo incompleto altri substrati organici come alcoli superiori e zuccheri. I batteri acetici sono in grado di sintetizzare anche sorbosio da sorbitolo, il quale è poi usato industrialmente per la sintesi di acido ascorbico (vitamina C). Un'altra proprietà interessante di alcuni batteri acetici è rappresentata dalla loro capacità di sintetizzare cellulosa, la cui struttura non è molto differente da quella vegetale, tranne per

NO

Figura  
Zymomonas  
(barra)



il fatto di non essere in miscela con altri polimeri come l'emicellulosa, la lignina e la pectina. La sintesi di cellulosa avviene all'esterno della parete, rimanendo le cellule intrappolate nel polimero. È questo un meccanismo che può consentire a questi batteri aerobi di rimanere a contatto con le superficie delle matrici liquide dove crescono, così da avere un più facile accesso alle risorse di ossigeno. I generi *Acetobacter* e *Gluconobacter* hanno da sempre rappresentato i componenti più importanti del gruppo dei batteri acetici.

### Batteri Gram-negativi anaerobi

A questo gruppo appartengono i solforiduttori che sono compresi in questo phylum (*Proteobacteria*) e i batteri fermentanti che fanno parte del Phylum B XIII *Firmicutes*.

I **solforiduttori** rappresentano un gruppo di microrganismi anaerobi stretti conosciuti anche come **solforiduttori**, termine che è stato sostituito con quello attuale in seguito alla scoperta che alcuni ceppi sono in grado di ridurre diverse forme ossidate dello zolfo ma non il solfato; con il termine di "solforiduttori" si indica, quindi, qualsiasi organismo in grado di accoppiare l'ossidazione di una fonte energetica alla riduzione dello zolfo in uno qualunque dei suoi stati di ossidazione (vedi Capitolo 8). È nota una grande varietà di batteri solforiduttori, particolarmente numerosi in sedimenti contenenti solfati. Molto importanti dal punto di vista ecologico in quanto come i metanogeni sono membri terminali della catena anaerobica, utilizzando come donatori di elettroni prodotti finali delle fermentazioni di altri batteri come lattato, etanolo, propionato, butirato, formiato e acetato e ossidandoli completamente con formazione di CO<sub>2</sub> (utilizzano il ciclo TCA).

Ai batteri solforiduttori afferiscono i generi *Desulfovibrio*, *Desulfobacter*, *Desulfococcus* e *Desulfosarcina* dell'Ordine III *Desulfobacteriales*; il genere *Desulfuromonas* afferisce all'Ordine V *Desulfuromonadales*; questi Ordini afferiscono alla Classe IV *Deltaproteobacteria*. In natura producono grandi quantità di solfuri e ciò può determinare danni sia a strutture metalliche situate in zone anaerobiche (è il caso dei tubi) sia a piante che crescono in terreni (è il caso del riso).

### Phylum B XIII: *Firmicutes*

#### Batteri Gram-positivi sporigeni a basso GC

Sebbene esista una notevole eterogeneità genetica tra i batteri sporigeni, essi sono ecologicamente correlati poiché si ritrovano principalmente nel suolo. Persino le specie patogene per l'uomo o per gli animali sono, in primo luogo, organismi saprofiti il cui habitat è il suolo, che solo incidentalmente infettano un ospite. La formazione di endospore rappresenta un vantaggio selettivo per un microrganismo del suolo, dato che il suolo è un ambiente molto variabile in termini di livello di nutrienti, temperatura e attività dell'acqua. Una struttura resistente al calore e all'essiccamento e capace di rimanere dormiente per periodi molto lunghi offre delle considerevoli capacità di sopravvivenza in natura. I principali generi di sporigeni, che sono Gram-positivi con basso valore di GC, si dividono in due gruppi caratterizzati da metabolismo anaerobio (*Clostridium* e *Heliobacterium*) o aerobico (*Bacillus* e *Sporosarcina*).

***Clostridium* e *Heliobacterium*.** Questi due generi appartengono all'Ordine I *Clostridiales*, Classe I *Clostridia*. Membri del genere *Clostridium* sono bastoncini di dimensioni variabili, Gram-positivi, almeno nei primi stadi della crescita; catalasi-negativi; mobili per flagelli peritrichi o immobili; produttori di endospore ovali o sferiche che causano una distensione della cellula (fig. 13.15); generalmente chemiorganotrofi; anaerobi obbligati, sebbene la tolleranza all'ossigeno

NO

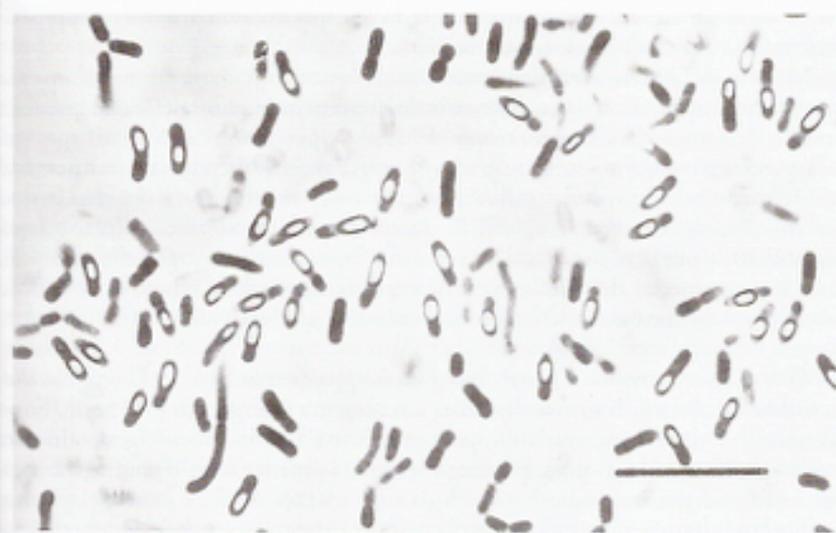


Figura 13.15  
*Clostridium* spp.  
I corpi refrattari sono le  
endospore (barra = 10  $\mu$ m).

sia varia tra le specie, essendo alcune in grado di crescere ma non di sporificare in presenza di aria alla tensione atmosferica. *Clostridium* include attualmente 73 specie.

I clostridi sono un gruppo di batteri ubiquitari, frequentemente isolati in suolo, sedimenti, materiale vegetale e tratto gastrointestinale dell'uomo e degli animali. Diverse vie biochimiche consentono ai clostridi di accumulare ATP per fosforilazione a livello del substrato, diversificando le specie dal punto di vista applicativo. I clostridi saccarolitici fermentano gli zuccheri, producendo acido butirrico come principale prodotto terminale (**fermentazione butirrica**, operata ad esempio da *C. butyricum*). Alcuni clostridi producono anche acetone e butanolo come prodotti terminali della **fermentazione butanolica** (ad esempio *C. acetobutylicum*), altri ancora producono prevalentemente acido acetico (**fermentazione omoacetica**, operata ad esempio da *C. aceticum*) (vedi Capitolo 8). La capacità di fissare azoto molecolare,  $N_2$ , è piuttosto diffusa nei clostridi. *C. pasteurianum* è probabilmente il principale responsabile della fissazione dell'azoto nella zona anaerobica del suolo. I clostridi proteolitici sono in grado di causare un'intensa degradazione della sostanza proteica e possono ricavare energia fermentando gli aminoacidi attraverso la reazione di Stickland (ad esempio *C. sporogenes*). Alcune specie fermentano aminoacidi singoli, mentre altre fermentano solo coppie di aminoacidi (vedi Capitolo 8). In questo caso, un aminoacido funge da donatore di elettroni e viene ossidato, mentre l'altro funge da accettore di elettroni e viene ridotto. Molti dei prodotti della fermentazione degli aminoacidi (ad esempio acido butirrico, acido acetico, solfuro d'idrogeno, mercaptano, cadaverina) operata dai clostridi sono composti che emanano cattivo odore, tipico della putrefazione.

In condizioni particolari, alcune specie del genere *Clostridium* sono in grado di provocare malattie nell'uomo, quali ad esempio il tetano da *C. tetani*, la gangrena gassosa da *C. perfringens* e il botulismo da *C. botulinum*. Sono riconosciute sette **neurotossine botuliniche** (BoNT, A-G). Le neurotossine si legano alle terminazioni nervose periferiche e colinergiche, causando un marcato blocco del rilascio di acetilcolina e risultando in manifestazioni quali la paralisi flaccida e la perdita della funzionalità di ghiandole autonome. Le tossine A, B, E e meno frequentemente C, D o F sono coinvolte in intossicazioni veicolate da alimenti contaminati. Pesci e altri animali acquatici, frutta e vegetali, più raramente carne e prodotti lattiero-caseari, possono essere contaminati da *C. botulinum*. La patologia può manifestarsi anche sottoforma di botulismo infantile (1-6 mesi di età),

Figura 13.16  
*Bacillus circulans* (barra 10  $\mu\text{m}$ ) (a). *Bacillus* spp. in cui si vedono le spore come corpi refrattari (barra 10  $\mu\text{m}$ ) (b).



(a)



(b)

quando la normale flora intestinale in grado di esplicare una attività di competizione non si è ancora stabilmente insediata.

Membri del genere *Heliobacterium* sono bastoncini, corti o lunghi, sovente con estremità appuntite; hanno parete cellulare estremamente sottile che favorisce una reazione negativa alla colorazione di Gram; tipici batteri striscianti; sporigeni; anaerobi stretti, fototrofi, in grado di crescere anche chemiotroficamente al buio fermentando il piruvato. Gli *Heliobacterium* si distinguono dagli altri batteri fototrofi anossigenici per la sintesi di un solo tipo di batterioclorofilla, *g* (vedi Capitolo 8), e per la mancanza di membrane fotosintetiche interne differenziate. Sono microrganismi del suolo, specialmente dei suoli delle risaie, dove la loro forte attività di fissazione di  $\text{N}_2$  è di beneficio alla produttività del riso.

**Bacillus e Sporosarcina.** Questi due generi appartengono all'Ordine I *Bacillales*, Classe III *Bacilli*. Il genere *Bacillus* attualmente comprende 40 specie. Sono bastoncini di dimensioni variabili, perlopiù dritti; Gram-positivi; generalmente catalasi-positivi, ossidasi-positivi o negativi; generalmente mobili per flagelli peritrichi e formanti un'endospora per cellula (fig. 13.16); aerobi o anaerobi facoltativi. Si tratta di un genere molto eterogeneo per quanto riguarda le caratteristiche fisiologiche, ecologiche e genetiche. L'ampiezza degli stili di vita è notevole, sono presenti specie in grado di: produrre enzimi extracellulari idrolitici che degradano polimeri complessi come polisaccaridi, acidi nucleici e lipidi; sintetizzare antibiotici come bacitracina, polimixina e circolina; operare la nitrificazione e denitrificazione; fissare l'azoto molecolare; produrre energia come chemiolitotrofi facoltativi; e crescere in condizioni ambientali estreme (vedi Capitolo 8). In tabella 13.9 è riportato un elenco dei tipi fisiologici. Anche il grado di **resistenza termica** dell'endospora varia notevolmente da specie a specie, essendo le spore di *B. stearothermophilus* più resistenti di quelle di *B. subtilis*, a loro volta più resistenti di quelle di *B. megaterium*. In generale, il grado di resistenza termica dell'endospora è, a sua volta, influenzato dalla temperatura di crescita.

*B. anthracis* e *B. cereus* sono due specie patogene per l'uomo. In seguito ai programmi di vaccinazione e alla modificazione dello stile di vita, l'antrace è oggi divenuta una malattia rara nei paesi industrializzati. Tuttavia, a causa della straordinaria stabilità delle spore e della virulenza in seguito a ingestione o inalazione, *B. anthracis* è comunque ancora sospettato di essere l'agente di eccezionali epidemie, come quella verificatasi nella zona degli Urali in Russia nel

Tabella 13.9 Caratteristiche fisiologiche e biochimiche di alcune specie del genere *Bacillus*.

Caratteristica	Specie
Termofili	<i>B. stearothermophilus</i> , <i>B. thermodenitrificans</i>
Termofili-acidofili	<i>B. coagulans</i> , <i>B. acidocaldarius</i>
Psicrofili	<i>B. psychrophilus</i> , <i>B. globisporus</i> , <i>B. insolitus</i>
Alcalofili	<i>B. alcalophilus</i>
Chemiolitotrofi facoltativi	<i>B. schlegelii</i>
Fissatori di $\text{N}_2$	<i>B. polymyxa</i> , <i>B. macerans</i> , <i>B. azotofixans</i>
Degradatori di alginati	<i>B. alginolyticus</i>
Degradatori di acidi aromatici e fenoli	<i>B. benzoovorans</i>
Degradatori di composti idrossiaromatici	<i>B. gordonae</i>
Riduttori di $\text{NO}_3^-$ a $\text{N}_2$	<i>B. azotoformans</i> , <i>B. licheniformis</i>
Patogeni di insetti	<i>B. thuringiensis</i> , <i>B. larvae</i> , <i>B. popilliae</i>
Patogeni dell'uomo e degli animali	<i>B. anthracis</i> , <i>B. cereus</i>

Fonte: adattata da *The Prokaryotes* (1999-2006) (<http://141.150.157.117/8080/prokPUB/index.htm>).

1979. *B. cereus* è considerato un agente di intossicazioni alimentari. Due tipi di sindrome possono essere causate: una, definita **sindrome ematica**, caratterizzata da nausea, vomito e crampi addominali con un breve periodo di incubazione (1-6 h); l'altra, definita **sindrome diarroica**, con un periodo di incubazione più lungo (8-16 h). La sindrome ematica è spesso associata al consumo di alimenti vegetali (ad esempio riso) cotti e lasciati per diverse ore a temperature piuttosto calde. La sindrome diarroica è spesso associata al consumo di carne cruda, vegetali e prodotti lattiero-caseari. Diverse specie di *Bacillus*, in particolare *B. popilliae* e *B. thuringiensis*, producono tossine letali per le larve degli insetti. Esistono biotipi di *B. thuringiensis* che sono specifici per lepidotteri come il baco da seta, il verme del cavolo, il bruco e la tarma. Altri uccidono i coleotteri come lo scarabeo della patata del Colorado. Preparazioni di *B. popilliae* e *B. thuringiensis* sono disponibili commercialmente come insetticidi biologici.

Il genere *Sporosarcina* comprende microrganismi non patogeni a forma di cocchi, sferici od ovoidali, che si dividono su due o tre piani perpendicolari formando tetradi o pacchetti di otto o più cellule. Sono Gram-positivi, catalasi-positivi, mobili per la presenza di uno o più flagelli casualmente distribuiti, sporigeni, chemiorganotrofi aerobi con metabolismo di tipo respiratorio. La specie *S. halophila* è moderatamente alofila e si trova in paludi e terreni salini. *S. ureae* è prevalentemente distribuito nei suoli fertili, ricchi di urea, o nei suoli frequentati da animali che periodicamente ricevono apporti di urina (fonte di urea) dove la maggior parte dei microrganismi è inibita da concentrazioni di urea pari al 2%. *S. ureae* decompone attivamente l'urea in CO<sub>2</sub> e NH<sub>3</sub>, e quindi, in terreni non tamponati, causa un drastico innalzamento del valore di pH. *S. ureae* tollera molto bene le condizioni alcaline e può crescere in terreni con valori di pH fino a 10-11. La sua attività è considerata ecologicamente molto importante, così da considerare *S. ureae* come uno dei principali degradatori di urea in natura.

### Micoplasmi

Questo gruppo batterico, compreso nella Classe II *Mollicutes*, è caratterizzato dalla mancanza di una parete cellulare ben definita che determina alcune delle caratteristiche di questo gruppo come: la sensibilità alla lisi osmotica, la resistenza alla penicillina e ad altri antibiotici che inibiscono la sintesi della parete, la struttura pleomorfica e la deformabilità che permette loro di passare attraverso filtri i cui pori trattengono i batteri dotati di parete. Le loro colonie, di solito piccole, hanno un aspetto che ricorda quello di un uovo fritto: il rilievo al centro della colonia è una massa di cellule parzialmente immerse nell'agar, mentre l'alone circostante è costituito da un sottile strato di crescita superficiale. Sebbene sprovvisti di parete, possiedono una grande quantità di polisaccaridi formanti una capsula che probabilmente svolge un ruolo strutturale, compensando parzialmente la mancanza di peptidoglicano. Tutti i mollicuti sono parassiti degli organismi eucarioti con un metabolismo fermentativo a eccezione di *Ureaplasma*, che ha metabolismo respiratorio e la cui crescita dipende dall'idrolisi dell'urea. Altri generi che formano il gruppo sono *Mycoplasma* e *Spiroplasma*.

### Batteri Gram-positivi non sporigeni a basso GC

Alcuni importanti generi sono inclusi in questo gruppo e afferiscono alla Classe III *Bacilli*. Nell'Ordine I *Bacillales* sono compresi *Staphylococcus* e *Listeria*.

*Staphylococcus* comprende microrganismi a forma di cocchi disposti singolarmente, a coppie, corte catene (3-4 cellule) o in gruppi di cellule a forma di grappolo (fig. 13.17); sono Gram-positivi, anaerobi facoltativi, chemiorganotrofi con metabolismo respiratorio e/o fermentativo. Sono largamente distribuiti in natura e a causa della loro adattabilità sono il gruppo di batteri più frequentemente isolati dalla pelle, dai tessuti epiteliali e dalla mucosa dell'uomo, animali e

NO

Figura  
Staph  
10 µm



uccelli. *S. epidermidis* e *S. hominis* (coagulasi-negativi) sono le specie più frequentemente isolate dall'epidermide dell'uomo. Sporadicamente, gli stafilococchi possono essere isolati da diverse altre fonti, quali suolo, acqua, piante, carne, pollame e prodotti lattiero-caseari. *S. carnosus* è usato, insieme a lattobacilli e pediococchi, come starter per la fermentazione di prodotti carnei insaccati. Durante la maturazione di tali prodotti, *S. carnosus* esplica varie importanti funzioni: riduzione di  $\text{NO}_3^-$  a  $\text{NO}_2^-$ , che si combina con la mioglobina per formare la nitrosomioglobina, responsabile della colorazione rossastra molto apprezzata nelle carni, e successiva riduzione del  $\text{NO}_2^-$  a  $\text{NH}_3$ , lieve diminuzione dei valori di pH e contributo alla genesi di composti (acidi grassi e aminoacidi) responsabili del sapore.

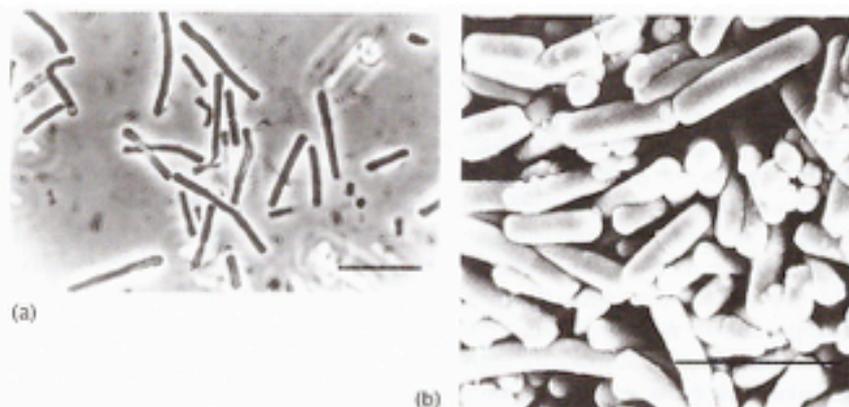
Le specie coagulasi-positive, come *S. aureus*, sono considerate temibili patogeni per l'uomo e gli animali. In tabella 13.10 sono riportate alcune caratteristiche fisiologiche e biochimiche che consentono la differenziazione delle specie e sottospecie coagulasi-positive. *S. aureus* è l'agente di diverse malattie come foruncolosi, osteomieliti, endocarditi acute, miocarditi, polmoniti, enterocoliti, prostatiti, meningiti, e la tossina stafilococcica è responsabile di intossicazioni alimentari. Essendo *S. aureus* molto sensibile ai trattamenti di risanamento alimentare, la presenza del batterio e della tossina sono un segnale di scarse condizioni igieniche nella preparazione degli alimenti. *S. aureus* è anche responsabile di mastiti cliniche o sub-cliniche negli animali che costituiscono un serio problema per l'industria lattiero-casearia.

Tabella 13.10 Differenziazione su basi fisiologiche biochimiche di alcune specie e sottospecie di stafilococchi coagulasi positivi.

Carattere	<i>S. aureus</i>	<i>S. aureus</i> subsp. <i>anaerobius</i>	<i>S. delphini</i>	<i>S. hyicus</i>	<i>S. intermedius</i>	<i>S. luteus</i>	<i>S. sciuri</i> subsp. <i>cornaticus</i>	<i>S. schleiferi</i>
Colonie pigmentate	+	-	-	-	-	-	±	-
Sviluppo in anaerobiosi	+	(+)	(+)	+	(+)	+	±	-
Coagulasi	+	+	+	±	+	+	-	-
Fattore di aggregazione	+	-	-	-	±	-	±	+
Termonucleasi	+	+	-	+	+	(+)	-	+
Emolisi	+	+	+	-	±	+	(+)	(+)
Fosfatasi alcalina	+	+	+	+	+	+	±	+
Ureasi	±	ND	+	±	+	+	-	-
β-Glucosidasi	+	-	ND	±	±	ND	+	-
β-Galattosidasi	-	-	ND	-	+	+	-	(+)
Arginina deidrolasi	+	ND	+	+	±	-	-	+
Produzione di acetoino	+	-	-	-	-	-	-	+
Riduzione dei nitrati	+	-	+	+	+	+	+	+
Produzione di acido da:								
D-trealosio	+	-	-	+	+	+	+	±
D-mannitolo	+	ND	(+)	-	±	±	+	-
D-mannosio	+	-	+	+	+	+	±	+
D-xilosio	-	-	-	-	-	+	+	-
maltosio	+	+	+	+	(+)	+	±	-
saccarosio	+	+	+	+	+	ND	+	-
N-acetilglucosamina	+	-	ND	+	+	ND	-	(+)

Simboli: +, ≥ 90% dei ceppi; -, ≤ 90% dei ceppi; ±, 11-89% dei ceppi positivi; (+), indica una reazione ritardata; ND, non determinato.  
Fonte: adattata da The Prokaryotes (1999-2006) (<http://141.150.157.117:8080/prokPUB/index.htm>).

Figura 13.19  
*Lactobacillus* spp. (a)  
Fotografia a contrasto di fase  
(barra 10  $\mu\text{m}$ ) e (b) al  
microscopio elettronico a  
scansione (barra 10  $\mu\text{m}$ ).



fettive (quasi tutte le specie con l'eccezione di *S. thermophilus*). *S. thermophilus* è usato come starter per la produzione di bevande lattiche fermentate, incluso lo yogurt, e per la produzione di diversi formaggi italiani e svizzeri. Gli **streptococchi piogeni** sono frequentemente isolati dalla pelle e dalle mucose dei tratti respiratori, gastrointestinale e urinario dell'uomo e degli animali. La presenza di streptococchi di origine fecale (ad esempio *S. bovis* e *S. equinus*) negli alimenti o nelle materie prime di origine animale è considerata un'indicazione di scarse condizioni igieniche nei processi di trasformazione degli alimenti.

*Lactobacillus* comprende bastoncini di dimensioni molto variabili, lunghi e sottili, corti o ricurvi che occorrono singolarmente o in catene, (fig. 13.19), Gram-positivi, generalmente catalasi-negativi, immobili, non sporigeni, chemioorganotrofi anaerobi aerotolleranti; hanno metabolismo di tipo fermentativo. Presentano esigenze nutritive molto complesse e crescono in diversi habitat dove sono presenti elevate quantità di carboidrati, prodotti di degradazione delle proteine, vitamine e una bassa tensione di ossigeno. In tabella 13.12 sono riportati i diversi habitat dai quali sono frequentemente isolate le principali specie di lattobacilli.

Il metabolismo dei carboidrati conduce alla sintesi di acido lattico attraverso la via glicolitica (**fermentazione omolattica**, a opera di omofermentanti obbligati) o di acido lattico,  $\text{CO}_2$  ed etanolo e/o acido acetico attraverso la via esoso-monofosfato (**fermentazione eterolattica**, a opera di eterofermentanti obbligati) (vedi Capitolo 8). Una terza categoria metabolica, **eterofermentanti facoltativi**, è in grado di fermentare gli zuccheri esosi attraverso la via glicolitica e gli zuccheri pentosi attraverso la seconda metà della via esoso-monofosfato. I batteri del genere *Lactobacillus* sono definiti acido-resistenti e l'elevata concentrazione di acido lattico che sono in grado di produrre causa una notevole diminuzione del valore di pH dell'ambiente in grado di inibire molti dei microrganismi competitori.

I lattobacilli sono dei normali commensali del tratto gastrointestinale dell'uomo e degli animali. Un'importante funzione del microbiota autoctono intestinale è quella di interferire con la colonizzazione del tratto intestinale da parte di microrganismi esogeni, inclusi i patogeni. La presenza di lattobacilli nel tratto intestinale come parte della popolazione autoctona o in seguito a somministrazione di preparazioni alimentari o farmaceutiche è stata associata a diverse proprietà probiotiche. I lattobacilli sono uno dei gruppi microbici di più largo uso nelle trasformazioni alimentari. Bevande lattiche, formaggi, prodotti lievitati da forno, prodotti carnei e vegetali fermentati e alimenti funzionali, arricchiti in microrganismi probiotici, sono ottenuti in seguito all'attività di lattobacilli autoctoni o utilizzando starter selezionati.

La versatilità del metabolismo dei carboidrati, la capacità di modificare il

Tabella 13.12 Habitat e specie del genere *Lactobacillus* più frequenti (revis. 2016).

Habitat	Specie
Cavità orale	<i>L. casei</i> , <i>L. rhamnosus</i>
Tratto gastrointestinale dell'uomo	<i>L. crispatus</i> , <i>L. gasseri</i> , <i>L. salivarius</i> , <i>L. ruminis</i> , <i>L. reuteri</i>
Tratto gastrointestinale di suini	<i>L. amylovorus</i> , <i>L. salivarius</i> , <i>L. reuteri</i>
Tratto gastrointestinale di bovini	<i>L. johnsonii</i> , <i>L. ruminis</i> , <i>L. reuteri</i>
Vagina	<i>L. acidophilus</i> , <i>L. fermentum</i>
Materiale di origine vegetale	<i>L. plantarum</i> , <i>L. brevis</i> , <i>L. fermentum</i>
Acque reflue	<i>L. fermentum</i> , <i>L. reuteri</i> , <i>L. brevis</i>
Concime organico	<i>L. curvatus</i> , <i>L. coryniformis</i>
Alimenti e bevande fermentate	
Crauti	<i>L. sakei</i> , <i>L. curvatus</i> , <i>L. plantarum</i> , <i>L. brevis</i>
Olive da tavola	<i>L. plantarum</i> , <i>L. brevis</i>
Prodotti lievitati da forno	<i>L. sanfranciscensis</i> , <i>L. pontis</i> , <i>L. plantarum</i>
Insilati	<i>L. plantarum</i> , <i>L. casei</i> , <i>L. brevis</i> , <i>L. buchneri</i>
Formaggi	<i>L. helveticus</i> , <i>L. delbrueckii subsp. bulgaricus</i> e <i>subsp. lactis</i> , <i>L. plantarum</i> , <i>L. casei</i>
Prodotti carnei insaccati	<i>L. plantarum</i> , <i>L. sakei</i> , <i>L. curvatus</i>
Bevande lattiche fermentate	<i>L. delbrueckii subsp. bulgaricus</i> , <i>L. acidophilus</i> , <i>L. kefir</i> , <i>L. kefirifaciens</i>
Vino	<i>L. plantarum</i> , <i>L. brevis</i>

valore di pH dell'ambiente, la capacità di degradare proteine in peptidi e aminoacidi e di operare le successive reazioni cataboliche a carico degli aminoacidi, la sintesi di sostanze polisaccaridiche extracellulari e la produzione di sostanze antimicrobiche (batteriocine,  $H_2O_2$  e peptidi), sono tra le più importanti proprietà fisiologiche e biochimiche dei lattobacilli che influenzano positivamente le caratteristiche organolettiche, di conservabilità e salutistiche di diversi alimenti. La sintesi di sostanze polisaccaridiche extracellulari in prodotti carnei e bevande come birra, vino, sidro e succhi di frutta costituisce una modificazione negativa delle caratteristiche fisiche operata da lattobacilli contaminanti.

Il genere *Oenococcus* è genotipicamente e fenotipicamente molto simile al genere *Lactobacillus*. La fermentazione è di tipo omolattico. *O. oeni* è considerata la più importante specie di batteri lattici nella produzione di vino. Essa assume un ruolo fondamentale nella fermentazione malolattica di alcuni vini, favorendo la conversione di acido L-malico in L(+)-acido lattico (vedi Capitolo 8) e, quindi, la disacidificazione biologica. Ceppi selezionati di *O. oeni* sono attualmente impiegati in forma di starter nelle produzioni industriali di vino.

#### Batteri Gram-negativi anaerobi

Possono essere suddivisi in due tipi fisiologici: i batteri Gram-negativi fermentanti, afferenti a questo phylum (*Firmicutes*), e i solforiduttori, afferenti al Phylum B XII *Proteobacteria*, che effettuano una respirazione anaerobica utilizzando come accettore finale di elettroni solfati o zolfo elementare (vedi Phylum *Proteobacteria*).

**Batteri fermentanti.** Questi batteri sono caratteristici del tratto digerente dell'uomo e degli animali e possono effettuare una grande quantità di fermentazioni: ricordiamo la **fermentazione degli aminoacidi** e la **fermentazione butirrica** tipiche anche dei clostridi, la **fermentazione omolattica** comune anche a un gruppo di lattobacilli e la **fermentazione propionica** comune anche ai propionibatteri

(vedi Capitolo 8). La fermentazione degli aminoacidi è spesso riportata come degradazione putrefattiva riguardante la decomposizione di materiale proteico come carne o uova con formazione di ammoniaca,  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{S}$  (da aminoacidi solforati) e altri composti volatili con odore poco piacevole. Tra i generi più caratteristici del gruppo ricordiamo quelli con cellule sferiche, come *Veillonella*, caratterizzate dalla produzione di fluorescenza rosa o rossa quando irradiate con luce ultravioletta (non si conosce il composto responsabile della fluorescenza). *Megasphaera* e *Acidaminococcus*, afferenti all'Ordine I *Clostridiales*.

#### Phylum B XIV: *Actinobacteria*

##### Batteri Gram-positivi ad alto GC

Nel Phylum *Actinobacteria* sono compresi l'Ordine I *Actinomycetales* e l'Ordine II *Bifidobacteriales*.

##### Ordine I: *Actinomycetales*

In questo ordine si possono distinguere diversi sottordini di cui quelli che comprendono i microrganismi più noti sono descritti di seguito.

**Sottordine V: *Actinomycineae*.** In questo sottordine è compreso il genere *Actinomyces*, caratterizzato da microrganismi che colonizzano la gola e la bocca dell'uomo e degli animali.

**Sottordine IX: *Micrococcinae*.** In questo sottordine sono compresi i generi *Micrococcus*, *Arthrobacter* e *Cellulomonas*. **Micrococcus** (fig. 13.20) comprende molti ceppi aerobi che spesso presentano colori vivaci dovuti alla grande quantità di carotenoidi prodotta; mancano spesso di acidi teicoici, unico caso tra i batteri Gram-positivi in cui è assente questo costituente della parete; sono presenti nell'aria e spesso causano contaminazioni alle piastre Petri esposte all'aria; sono abitanti dell'epidermide umana e animale ma si ritrovano anche in altri numerosissimi habitat. Alcuni micrococchi producono aerobicamente acidi organici da glicerolo e, a eccezione di *M. luteus*, anche da glucosio, riducono  $\text{NO}_3$  a  $\text{NO}_2$  e possiedono  $\beta$ -galattosidasi e arginina deidrolasi (a eccezione di *M. luteus*). Membri del genere *Micrococcus* sono frequentemente isolati da tessuti epiteliali dell'uomo e animale. *M. luteus* è una delle specie più ubiquitarie, isolata anche da alimenti e bevande quali prodotti lattiero-caseari, prodotti carnei fermentati e birra.

I micrococchi sono usati, insieme a lattobacilli, stafilococchi e pediococchi come starter per la fermentazione di prodotti carnei insaccati, con ripercussioni positive in termini di colore, aroma e sapore. *M. luteus* è responsabile della sintesi di composti che determinano un cattivo odore durante la sudorazione dell'uomo. In generale, i micrococchi non costituiscono un pericolo per la salute umana, con l'eccezione delle persone che presentano un sistema immunitario compromesso come i pazienti affetti da HIV, i quali possono essere soggetti a infezioni epiteliali da *M. luteus*. Una possibile applicazione dei micrococchi è nell'industria degli lubrificanti, in quanto sono tra i pochi batteri in grado di sintetizzare idrocarburi alifatici a lunga catena.

*Arthrobacter* rappresenta tra gli aerobi chemioeterotrofi una delle popolazioni più numerose del suolo con la funzione di agenti per la mineralizzazione della materia organica. La caratteristica distintiva di questo genere è legata ai cambiamenti di morfologia durante la crescita: nella fase stazionaria le cellule sono sferiche e ricordano i micrococchi, quando inizia la crescita si allungano formando bastoncini molti dei quali assumono la caratteristica forma a V. Ciò avviene in quanto durante la divisione solo lo strato più interno della parete partecipa alla formazione del setto, il cui ispessimento causa la rottura della parete esterna su

Figura 13.20  
*Micrococcus kristinae*  
(barra = 10  $\mu\text{m}$ ).



NO

lato della cellula mentre in quello opposto la parete esterna non rompendosi, tiene assieme le due cellule come una specie di cerniera. Il ritorno alla forma sferica avviene normalmente a seguito delle divisioni alla fine della fase esponenziale di crescita con accorciamento delle forme a bastoncino.

*Cellulomonas* comprende anaerobi facoltativi caratterizzati dalla capacità di utilizzare la cellulosa, morfologicamente simili ad *Arthrobacter*, anche se la morfogenesi bastoncino-cocco è assente.

**Sottordine X: *Corynebacterineae*.** In questo sottordine sono compresi i generi *Corynebacterium*, *Mycobacterium*, *Nocardia* e *Rhodococcus*. Questi generi sono caratterizzati da una parete cellulare in cui è presente come carboidrato principale un copolimero di arabinosio e galattosio (l'arabinogalattano), con esterificati i lipidi chiamati acidi micolici che contraddistinguono questo gruppo. La grande quantità di lipidi riduce la permeabilità delle pareti, per cui può risultare difficile colorarli, a meno che non si riscaldino le cellule fino a 100 °C (**colorazione per acidoresistenza**). La superficie delle cellule dei microrganismi di questo gruppo può essere così idrofobica da conferire un aspetto ceroso alle colonie e far sì che la crescita in liquido origini aggregati cellulari. La morfologia è variabile: *Corynebacterium* ha cellule a bastoncino pleomorfo tipicamente a forma di clava, *Mycobacterium* ha bastoncini più regolari, *Nocardia* sviluppa micelio sia aereo sia nel substrato senza comunque produrre spore e la disseminazione è ottenuta per frammentazione del micelio, e *Rhodococcus* ha morfologia variabile. Sono tutti aerobi a eccezione di *Corynebacterium*, che è un anaerobio facoltativo. I corinebatteri sono parassiti animali che possono essere trasmessi anche all'uomo (*Corynebacterium diphtheriae* causa la difterite); le nocardie e i rodococchi sono organismi del suolo.

Il genere *Mycobacterium* comprende microrganismi pleomorfici e durante la crescita le cellule bastoncellari possono formare ramificazioni o filamenti; sono Gram-positivi, sebbene non facilmente colorabili con questo metodo, catalasi-positivi, non sporigeni; sono chemiorganotrofi aerobi con metabolismo di tipo respiratorio; perlopiù sono acido-resistenti. Durante alcuni stadi del ciclo di crescita, possiedono la caratteristica di assumere un particolare colorante (Ziehl-Neelsen), detta acido-resistenza. Questa proprietà è dovuta alla presenza, sulla superficie delle cellule, di componenti lipidici particolari chiamati acidi micolici, presenti solo nel genere *Mycobacterium*. In base alla patogenicità sono distinti quattro gruppi: **patogeni obbligati** (*M. tuberculosis*, *M. bovis*); patogeni facoltativi (*M. leprae*, *M. paratuberculosis*), **patogeni potenziali** (*M. kansasii*, *M. marinum*), e **saprofiti** (*M. gordonae*, *M. nonchromogenicum*). *M. tuberculosis* è l'agente della tubercolosi nell'uomo. Biotipi saprofiti di *Mycobacterium* trovano applicazione nella biotrasformazione degli steroidi, in biotecnologia ambientale e negli interventi di biorisanamento.

**Sottordine XII: *Propionibacterineae*.** In questo sottordine sono compresi i **batteri propionici**. I propionibatteri comprendono il genere *Propionibacterium*, caratterizzato da bastoncelli, Gram-positivi, generalmente catalasi-positivi, immobili, non sporigeni, chemiorganotrofi anaerobi aerotolleranti, che producono elevate quantità di acido propionico e acido acetico. I batteri propionici sono tradizionalmente isolati da formaggi svizzeri (Emmenthal), dove contribuiscono alla caratteristica occhiatura e sapore, o da altri formaggi, dove possono occorrere come indesiderati contaminanti in grado di impartire sapore e colorazioni anomale. Occasionalmente, sono isolati da suolo, olive da tavola, succhi di frutta e insalati. Alcune **specie** definite **cutanee** sono frequentemente causa della formazione di acne, come *P. acnes*, che può diventare uno dei batteri maggiormente localizzati nelle ghiandole sebacee. I batteri propionici operano la fermentazione

Figura 13.21  
Morfologia del micelio aereo di *Streptomyces*.  
Le catene di spore formano spirali con ca. 10 volte (adattata da *The Prokaryotes* (1999-2006) <http://141.150.157.117:8080/prokPUB/index.htm>).



Figura 13.22  
(a) Giovane albero di *Alnus glutinosa*; (b) parte del sistema radicale con i noduli colorati in giallo-arancione contenenti *Frankia*.



propionica (vedi Capitolo 8), che può avere luogo a partire sia da zuccheri sia da acidi organici. La **fermentazione propionica** può aver luogo a partire dall'acido lattico, ad esempio accumulato durante la maturazione dei formaggi a opera di batteri lattici. In questo caso i prodotti terminali della fermentazione sono acido propionico, acido acetico e  $\text{CO}_2$ . Il rapporto molare tra acido propionico e acido acetico è frequentemente di 2:1, ma può anche essere di 5:1. È questa fermentazione dell'acido lattico, definita anche come **fermentazione secondaria**, che è importante per l'aroma (acido propionico) e l'alveolatura ( $\text{CO}_2$ ) dei formaggi svizzeri. Anche la liberazione di prolina, e forse di altri aminoacidi, a opera di *Propionibacterium*, sembra essere importante per l'aroma dei formaggi.

**Sottordine XIV: Streptomycineae.** In questo sottordine è compreso il genere *Streptomyces*, di cui fanno parte microrganismi Gram-positivi, catalasi-positivi, sporigeni (formano conidi), chemiorganotrofi aerobi con metabolismo di tipo respiratorio; sono non acido- e alcol-tolleranti e non contengono acidi micolici. Le esigenze nutrizionali sono molto semplici e possono essere coltivati facilmente in terreni colturali sintetici. La crescita è di tipo filamentoso con frequente assenza di setti trasversali durante la fase vegetativa. La crescita avviene alle estremità dei filamenti e spesso è accompagnata da ramificazioni, risultando in un micelio compatto e convoluto che successivamente forma la colonia (fig. 13.21).

Con l'invecchiamento della colonia si formano dei caratteristici filamenti aerei chiamati **sporofori**, che crescono al di sopra della superficie della colonia e danno origine alle spore. Le spore di *Streptomyces*, chiamate **conidi**, non sono in alcun modo correlate con le endospore di *Bacillus* e *Clostridium*, in quanto esse sono prodotte semplicemente a seguito della formazione di un setto trasverso negli sporofori multinucleati, a cui segue la separazione delle cellule individuali direttamente in spore. Sia il micelio sia le spore contengono acido  $\alpha$ -diaminopimelico. I conidi e gli sporofori sono spesso pigmentati e conferiscono alla colonia matura un colore caratteristico.

Al genere *Streptomyces* appartengono oltre 500 specie e diverse sottospecie. Sebbene possano essere isolati anche in habitat acquatici, *Streptomyces* sono abitanti del suolo. Il caratteristico odore di terra del suolo è dovuto alla produzione, da parte degli streptomiceti, di una serie di composti chiamati **geosmine**. Queste sostanze sono sesquiterpenoidi, composti ciclici insaturi che contengono carbonio, idrogeno e ossigeno (trans-1,10-dimetil-trans-9-decalolo). Suoli alcalini e neutri (pH 5-11,5) sono particolarmente favorevoli allo sviluppo di *Streptomyces*.

Una delle più importanti proprietà degli streptomiceti è la capacità di sintetizzare una vasta gamma di antibiotici. È stato dimostrato che gli streptomiceti producono più di 500 sostanze antibiotiche e più di 60 antibiotici hanno trovato applicazione in medicina, veterinaria e agricoltura. Aminoglicosidi, tetracicline, macrolidi e polieni sono alcune delle classi chimiche di antibiotici sintetizzati da *Streptomyces*. Un'altra importante caratteristica degli streptomiceti è quella di sintetizzare enzimi extracellulari idrolitici che sono in grado di degradare polimeri molto complessi. Gli streptomiceti sono tra i pochi batteri in grado di degradare la lignina, in aggiunta a cellulosa, pectina, chitina e amido.

Gli streptomiceti sono aerobi stretti capaci di utilizzare polimeri complessi presenti nel suolo e quindi molto importanti nel processo di mineralizzazione; molti ceppi hanno un grande valore economico in quanto capaci di produrre antibiotici.

**Sottordine XVI: Frankineae.** In questo sottordine è compreso il genere *Frankia*, che forma un micelio monostrato con rigonfiamenti terminali che originano lo sporangio. *Frankia* è un simbiote in radici di piante non leguminose, ad esempio ontano (*Alnus* spp.), dove determina la formazione di noduli (fig. 13.22) in cui avviene il processo di azotofissazione con modalità simili a quelle delle leguminose.

**Ordine II: Bifidobacteriales**

In questo ordine è compreso il genere *Bifidobacterium*, le cui specie sono isolate dall'uomo e dagli animali, insetti inclusi. La denominazione del genere deriva dalle prime osservazioni fatte all'inizio del secolo scorso di cellule della specie *B. bifidum* con morfologia a Y. Sono presenti in numero elevato nell'intestino dei lattanti. Il loro interesse nasce dal ruolo che essi svolgono a livello intestinale. Sono considerati microbiota benefico in grado di mantenere l'equilibrio microbico tipico dell'individuo sano e aventi molteplici altre prerogative che determinano il loro uso in prodotti medicinali da somministrarsi in caso di dismicrobismo intestinale dopo uso di antibiotici o per infezioni intestinali e come additivi in prodotti alimentari, in particolare latte e yogurt. Per queste caratteristiche vengono definiti **microrganismi probiotici**. Questo gruppo microbico presenta molte somiglianze con i batteri lattici, infatti per molti anni sono stati classificati come lattobacilli. La loro attività fermentativa segue comunque una via biochimica diversa sia da quella della fermentazione omolattica sia da quella eterolattica e porta alla formazione di tre molecole di acetato più due di lattato da due molecole di glucosio (vedi Capitolo 8). L'enzima peculiare dei bifidobatteri è il fruttosio-6-fosfato-fosfochetolasi. Dal punto di vista morfologico le cellule dei bifidobatteri sono tipicamente ramificate, rigonfie e irregolari, pur modificandosi notevolmente nei diversi terreni colturali (fig. 13.23).

#### Phylum B XVI: *Chlamydiae*

In questo phylum è compreso il genere *Chlamydia*, che, come *Rickettsia*, è un parassita obbligato endocellulare che entra nella cellula ospite inducendo la fagocitosi: è resistente all'azione degli enzimi del lisosoma e compie il ciclo vitale all'interno del fagosoma. Questo ciclo prevede come ultimo stadio la formazione di particolari spore, responsabili della trasmissione, caratterizzate dalla loro resistenza all'essiccamento e ad altri stress. A causa del loro parassitismo obbligato i microrganismi di questo genere sono stati considerati per lungo tempo una forma di vita intermedia tra i virus e i batteri, ma in realtà sono batteri a tutti gli effetti.

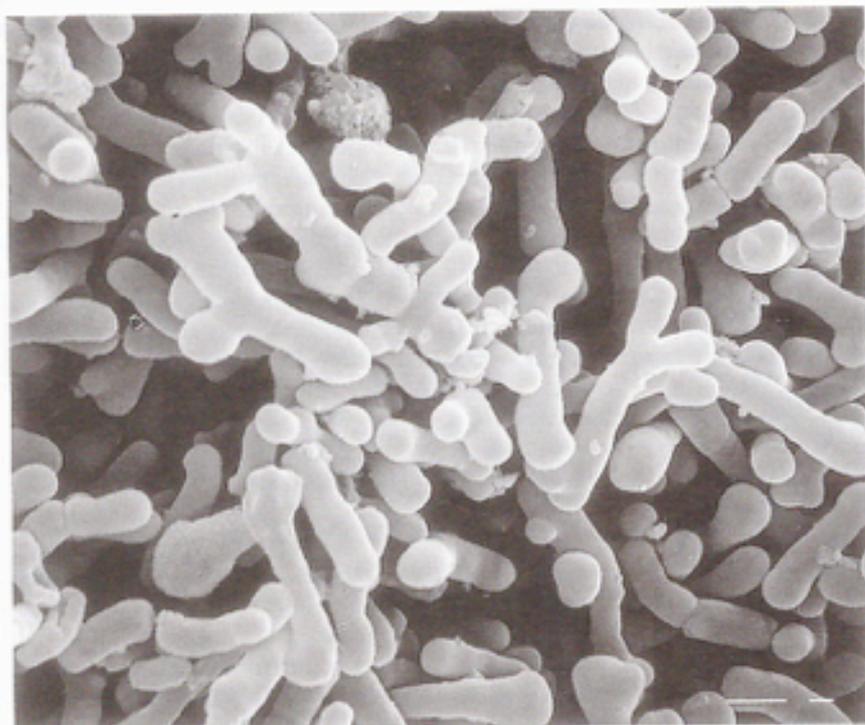


Figura 13.23  
Bifidobatteri.  
(a) *Bifidobacterium cotenuatum* (fotografia al microscopio ottico);  
(b) *Bifidobacterium animalis* 8000 X.



(a)

(b)