

# **Biologia dei microrganismi**

**terza edizione**

**a cura di**  
**Gianni Dehò e Enrica Galli**

**con la collaborazione di**  
**Maria Lina Bernardini**  
**Luciano Paolozzi**  
**Anna Maria Puglia**  
**Anna Maria Sanangelantoni**



CASA EDITRICE AMBROSIANA

# Biologia dei microrganismi

a cura di Gianni Dehò e Enrica Galli

con la collaborazione di

**Maria Lina Bernardini, Luciano Paolozzi,  
Anna Maria Puglia, Anna Maria Sanangelantoni**

testi di

Pietro Alifano, Loredana Baccigalupi, Marco Bazzicalupo,  
Maria Lina Bernardini, Gianni Dehò, Enrica Galli,  
Giorgio Gribaudo, Paolo Landini, Giovanna Lucchini, Alessio Mengoni,  
Luciano Paolozzi, Alessandra Polissi, Anna Maria Puglia, Paola Quatrini,  
Ezio Ricca, Anna Maria Sanangelantoni, Margherita Sosio,  
Stefania Stefani, Davide Zannoni



CASA EDITRICE AMBROSIANA

# Autori

## **Pietro Alifano**

Dipartimento di Scienze e Tecnologie Biologiche ed Ambientali, Università del Salento

## **Loredana Baccigalupi**

Dipartimento di Biologia, Università degli Studi di Napoli Federico II

## **Marco Bazzicalupo**

Dipartimento di Biologia, Università degli Studi di Firenze

## **Maria Lina Bernardini**

Dipartimento di Biologia e Biotecnologie "C. Darwin", Sapienza Università di Roma

## **Gianni Dehò**

Università degli Studi di Milano

## **Enrica Galli**

Università degli Studi di Milano

## **Giorgio Gribaudo**

Dipartimento di Scienze della Vita e Biologia dei Sistemi, Università degli Studi di Torino

## **Paolo Landini**

Dipartimento di Bioscienze, Università degli Studi di Milano

## **Giovanna Lucchini**

Università degli Studi Milano Bicocca

## **Alessio Mengoni**

Dipartimento di Biologia, Università degli Studi di Firenze

## **Luciano Paolozzi**

Università di Roma "Tor Vergata"

## **Alessandra Polissi**

Dipartimento di Scienze Farmacologiche e Biomolecolari, Università degli Studi di Milano

## **Anna Maria Puglia**

Dipartimento di Scienze e Tecnologie Biologiche, Chimiche e Farmaceutiche, Università degli Studi di Palermo

## **Paola Quatrini**

Dipartimento di Scienze e Tecnologie Biologiche, Chimiche e Farmaceutiche, Università degli Studi di Palermo

## **Ezio Ricca**

Dipartimento di Biologia, Università degli Studi di Napoli Federico II

## **Anna Maria Sanangelantoni**

Dipartimento di Scienze Chimiche, della Vita e della Sostenibilità Ambientale, Università degli Studi di Parma

## **Margherita Sosio**

Microbiology Director - Naicons, Milano

## **Stefania Stefani**

Dipartimento di Scienze Biomediche e Biotecnologiche, Università degli Studi di Catania

## **Davide Zannoni**

Dipartimento di Farmacia e Biotecnologie (FaBiT), Alma Mater Studiorum, Università di Bologna

# STRUMENTI DI LETTURA

I contenuti del volume sono suddivisi in **quattro Parti**:

## PARTE A

**Struttura e funzioni delle cellule procariote**

## PARTE B

**Crescita microbica e metabolismo**

## PARTE C

**Genetica batterica e biologia molecolare**

## PARTE D

**Interazioni tra microrganismi e con altri organismi**



## SOMMARIO DEI CONTENUTI

All'inizio di ciascun capitolo è riportato il sommario dei contenuti per fornire una visione d'insieme degli argomenti trattati nei paragrafi e nelle schede. I contenuti sono identificati dai seguenti simboli:

- ◆ Paragrafo
- Scheda di approfondimento
- Esercitazione di laboratorio TestTube

## 3

## NUTRIZIONE E CRESCITA MICROBICA

### PRINCIPI DI NUTRIZIONE MICROBICA

◆ 3.1 **COMPOSIZIONE ELEMENTARE DELLE CELLULE**  
I sei elementi che costituiscono le macromolecole biologiche

◆ 3.2 **CATEGORIE NUTRIZIONALI**  
Fattori di crescita: prototrofia e autotrofia

◆ 3.3 **ASSIMILAZIONE DEI NUTRIENTI: TRASPORTO DI MOLECOLE DALL'AMBIENTE**  
Trasporto passivo  
Trasporto attivo primario e secondario  
Trasporto con traslocazione di gruppo  
Idrolisi extracellulare di macromolecole e trasporto dei prodotti di degradazione

◆ 3.4 **TERRENI DI CULTURA**  
Terreni minimi e complessi  
Terreni solidi  
Uso dei terreni solidi per l'isolamento di colture pure  
Terreni arricchiti, selettivi e differenziali

### CRESCITA DELLE POPOLAZIONI MICROBICHE

◆ 3.5 **COME SI DETERMINA LA CONCENTRAZIONE DI MICRORGANISMI IN UNA CULTURA**  
Determinazione della biomassa: peso secco  
Misurazione della torbidità di una coltura  
Conta totale  
Conta vitale  
TestTube Conta totale  
TestTube Conta vitale  
TestTube Diluzioni seriali

◆ 3.6 **ANALISI DELLA CRESCITA MICROBICA**  
Descrizione matematica della crescita  
Rappresentazione grafica della crescita batterica  
Analisi della curva di crescita di una popolazione microbica  
Crescita diauxica  
Crescita continua

● Scheda 3.1 Descrizione matematica della crescita esponenziale  
■ TestTube Curva di crescita

◆ 3.7 **FATTORI CHE INFLUENZANO LA CRESCITA MICROBICA**  
Temperatura  
pH  
Disponibilità di acqua  
Disponibilità di ossigeno  
Colture microbiche aerobiche e anaerobiche  
Microrganismi "non (ancora) coltivabili"

### CONTROLLO E INIBIZIONE DELLA CRESCITA MICROBICA

◆ 3.8 **METODI FISICI**  
Calore  
Radiazioni  
Filtrazione

◆ 3.9 **METODI CHIMICI**

### ANTIBIOTICI

◆ 3.10 **ANTIBIOTICI**  
Effetti degli antibiotici sul microorganismo  
Saggi di sensibilità agli antibiotici  
Spettro d'azione, tolleranza intrinseca e resistenza acquisita  
Meccanismi d'azione dei principali antibiotici  
● Scheda 3.2 Il metabolismo secondario: ruolo fisiologico e interesse applicativo  
● Scheda 3.3 Antibiotici: uso clinico e conseguenze ecologiche  
■ TestTube Antibiogramma  
■ TestTube MIC, minima concentrazione inibente

## SCHEDE DI APPROFONDIMENTO

Ciascun capitolo è arricchito dalla presenza di Schede di approfondimento, fruibili anche separatamente dal testo.

Un codice colore permette di identificare il tema trattato:

- le schede viola propongono temi di **approfondimento generale**
- le schede verdi riguardano argomenti di **tassonomia**
- le schede rosse affrontano aspetti relativi agli **antibiotici**

### SCHEDA 2.2 ■ ANTIBIOTICI CHE AGISCONO SULLE MEMBRANE

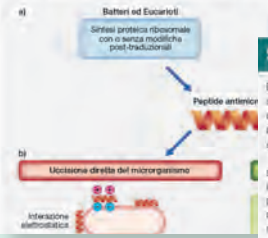
1/4

La membrana plasmatica è sede di numerosi processi biologici essenziali per la cellula e costituisce un potenziale bersaglio su cui possono agire molecole che la danneggiano o ne riducono le funzioni. Tuttavia l'organizzazione e la composizione molecolare di questa struttura è molto simile nei batteri e negli eucarioti, il che limita il numero di farmaci capaci di agire in modo differenziale sulle cellule batteriche senza danneggiare le cellule dell'ospite eucariote. Conoscendo sono note alcune classi di composti antimicrobici, tipicamente molecole emfatizzate di natura peptidica, lipopeptidica o polifenolica, che agiscono con una certa specificità sulle membrane dei batteri o

anche di funghi. Per un'introduzione generale sugli antibiotici si rimanda al [paragrafo 1.10](#).

#### Peptidi antimicrobici

La produzione di peptidi antimicrobici rappresenta un meccanismo di difesa diffuso in tutti gli organismi viventi con esempi riscontrabili nei batteri ma anche nelle piante e negli animali, dagli invertebrati ai vertebrati. Nel periodo compreso tra il 1920 e il 1950 sono stati identificati vari peptidi presenti nelle secrezioni, nel sangue e nei tessuti lesati attivi contro



### SCHEDA 5.1 ■ I BATTERI LATTICI

1/2

#### Dal punto di vista filogenetico i batteri lattici (LAB, lacto-acidobacteria)

sono batteri Gram positivi asporigeni con DNA a basso contenuto in G+C. In questo gruppo piuttosto vasto, che raggruppa i procari capaci di produrre acido lattico per fermentazione, sono inclusi i batteri dei generi *Streptococcus*, *Lactococcus*, *Lactobacillus*, *Lactosphaera* ed *Enterococcus*. I batteri lattici sono caratterizzati da cellule a forma di cocco o bastoncello e un metabolismo obbligatoriamente fermentativo. Producono i composti ad alta energia solo per fosforilazione a livello del substrato perché non possiedono importanti componenti della catena di trasporto respiratorio come i citocromi; tuttavia, pur avendo un metabolismo tipicamente anaerobico, sono aerotolleranti. Infatti, contrariamente agli anaerobi obbligati, riescono a impedire, con meccanismi diversi, che le specie reattive dell'ossigeno come perossidi di idrogeno o radicali vari danneggino la cellula. [► per 1.7.4](#)

Illustrano ora le caratteristiche di alcuni generi di batteri lattici.

#### *Streptococcus*

Nel genere *Streptococcus* troviamo ceppi emolitanti per lo più molto utili all'uomo, ma in alcuni casi patogeni per uomo e animali. Alcune specie sono capaci di produrre emolitine (streptolisina O o S) in grado di lacerare i globuli rossi, infatti, seminati su piastrina di agar sangue, questi ceppi producono un tipico alone verde alla base del globulo rosso (genotipi di tipo β). Altri ceppi, invece, non producono emolitina ma causano l'opacizzazione del fondo dell'ampolla, producendo un alone verdastro (genotipi di tipo α) ([► per 1.7.5](#)).

Un secondo schema di classificazione è basato sulle diverse proprietà antigeniche delle cellule dovute a particolari carbohydrate presenti sulla superficie del batterio.

La classificazione attuale, dovuta a Rebecca Lancefield, descrive numerose gruppi immunologici (da A a O).

Tra i batteri del genere *Streptococcus* vi sono:

- ***Streptococcus thermophilus***: a dispetto del nome, è un batterio mesofilo (temperatura ottimale di crescita 35-42 °C), resiste però ai trattamenti di pastorizzazione. Si trova nel latte e nelle culture naturali per la produzione di vari tipi di formaggio fermentato, prosciutto, salame.

### SCHEDA 14.5 ■ GRANDI VIRUS A DNA NUCLEOCITOPLAσμICO UN NUOVO ENIGMA O UNA TAPPA VERSO...

I virus appartenenti al gruppo denominato grandi virus a DNA nucleocitoplasmatico (NCLDV, nucleocytoplasmic large DNA virus) sono piuttosto comuni in natura e comprendono diverse famiglie virali, tra cui i *Poxvirus*, gli *Herpesvirus*, i *Mimivirus*, i *Pandoravirus* e i *Phycodnavirus*. Questi virus hanno caratteristiche comuni, tra cui una struttura del virione simile, caratterizzata da uno strato lipidico interno al capside proteico, un'elevata omologia di sequenza della DNA polimerasi e la presenza, nel virione, di mRNA virali, inclusi quelli per la codifica di DNA polimerasi.

Nel gruppo NCLDV, uno dei virus di dimensioni maggiori fin qui scoperti è il **Mimivirus**: così chiamato per la sua apparente somiglianza a un batterio (*mimicking microbes*). Nel 1992, a seguito di una piccola epidemia di polmonite in Inghilterra, da amebe raccolte dall'impianto di condizionamento di un ospedale di Bradford venne isolato un nuovo patogeno in grado di infettare occasionalmente l'uomo. Inizialmente si pensò di aver isolato un piccolo cocco Gram positivo e soltanto con analisi al microscopio elettronico si comprese la natura virale del nuovo agente patogeno.

Il **Mimivirus** ([► per 1.7.6](#)) è un virus di circa 0,75 μm di diametro: ha un capside a simmetria icosaedrica con un diametro di 0,5 μm contenente

1,9 e 2,5 Mpb), con un gene per la sintesi di un enzima di restrizione di tipo MspI. A parte i giganti presenta caratteristiche peculiari: è atipico, i suoi vacuoli di fagocitosi materiale virale contengono un poro localizzato ad apice del virione stesso. La duplicazione del DNA e la sintesi dei nuovi virioni avviene in modo simultaneo e, dopo 10-15 ore dall'infezione, avviene la lisi della cellula e il rilascio delle nuove particelle virali. Altre caratteristiche particolari riguardano la loro morfologia, con il virione racchiuso da un involucro a tre strati con un poro a un'estremità, e la scoperta che la maggior parte delle particelle virali presentano caratteristiche esclusive, mai riscontrate in precedenza.

Più recentemente, nel 2014, un nuovo virus gigante (circa 1,5 μm di lunghezza e genoma di 0,6 Mpb) è stato isolato da campioni biologici provenienti dal permafrost Siberiano da almeno 30 000 anni, associato ai sedimenti del Pleistocene. Questo nuovo virus gigante, denominato **Phycodnavirus siberi-**

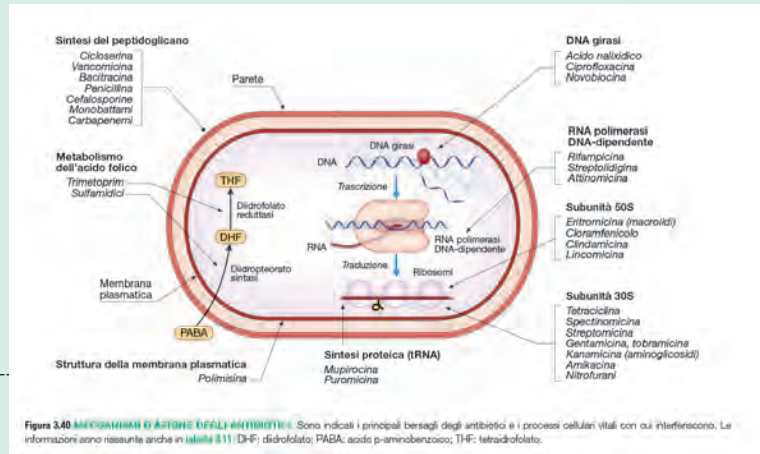


Figura 3.40 **MICROBICIDI E ANTIBIOTICI LOCALI ANTIBIOTICI**. Sono indicati i principali bersagli degli antibiotici e i processi cellulari vitali con cui interferiscono. Le informazioni sono riassunte anche in [tabella 3.11](#). DHF: diidrofolato; PABA: acido p-aminobenzoico; THF: tetraidrofolato.

## APPARATO ICONOGRAFICO

L'apparato iconografico è stato ampiamente rinnovato, uniformato e aggiornato alle più recenti scoperte della ricerca microbiologica.

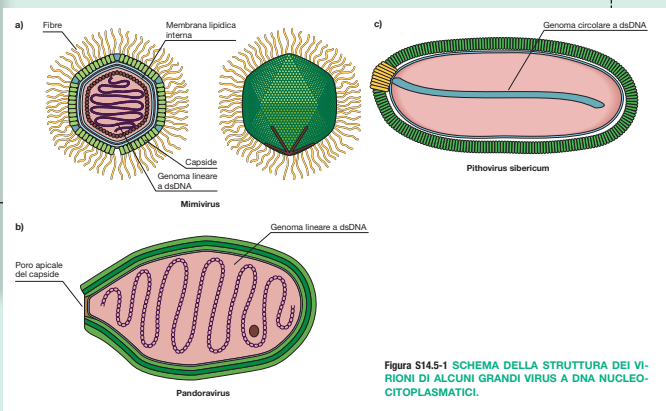


Figura S145-1 SCHEMA DELLA STRUTTURA DEI VIRIONI DI ALCUNI GRANDI VIRUS A DNA NUCLEOCITOPLAσμICO.

| Tabella 3.11 PRINCIPALI ANTIBIOTICI/MIKROBICIDI IN BASE AL BERSAGLIO    |                       |  |   |
|---|-----------------------|--|---|
| Bersaglio   | Classe                | Antibiotico                            | Mecanismi d'azione  |
| <b>Membrana plasmatica</b>  |                       |  |   |
|   | Lipopeptidi           | Daptomicina                            | Causano la formazione di pori con perdita di ioni potassio e rapida morte cellulare <a href="#">► Scheda 2.2</a>  |
|   | Batteriocine          | Batterioleive<br>Nisina (antibiotico)  | Agiscono contro recettori localizzati sulla membrana <a href="#">► Scheda 2.2</a>   |
| <b>Membrana plasmatica e membrana esterna dei batteri Gram negativi</b> |                       |  |   |
|   | Polimicine            | Polimixina                             | Interagiscono con i fosfolipidi della membrana aumentando la permeabilità cellulare e alterando l'integrità osmotica <a href="#">► Scheda 2.2</a>         |
| <b>Membrana plasmatica di procari ad eucarioti (funghi e parassiti)</b> |                       |  |   |
|   | Peptidi antimicrobici | Piccoli peptidi anionici efo-catoriici | Interagiscono con componenti della membrana formando pori che destabilizzano la membrana e alterano il metabolismo cellulare <a href="#">► Scheda 2.2</a> |
| <b>Membrana plasmatica delle cellule eucariote (mitocondri)</b>         |                       |  |   |
|   | Polieni               | Anfotericina B                         | Formano complessi con gli steroli di membrana, in particolare l'ergosterolo, aumentando la permeabilità cellulare e la perdita di ioni potassio           |

## TABELLE

La grafica delle tabelle è stata migliorata e resa di più facile lettura.

# MATERIALI ONLINE

Il materiale online illustrato in queste pagine è disponibile sul sito <http://online.universita.zanichelli.it/deho-3ed> cui potrai accedere seguendo le istruzioni riportate nella pagina di apertura del libro.

## SCHEDE WEB

Il volume è arricchito da numerose Schede Web, richiamate nel testo e nell'indice generale.


Caratterizzate dallo stesso codice colore delle Schede di approfondimento riportate sul libro cartaceo, forniscono ulteriori dettagli su alcuni argomenti trattati nel volume.

di processi biologici fondamentali (► **Scheda Web 14.1 - Alla ricerca delle leggi "complementari" della fisica: la nascita del gruppo del fago e della biologia molecolare**) e strumenti di numerose applicazioni biotecnologiche (► **Scheda Web 14.2 - Applicazioni dell'uso dei batteriofagi**).

|   |   |     |
|---|---|-----|
| <b>Scheda Web 12.7</b><br>La resistenza al mercurio e l'attivazione del promotore <i>merT</i> | Altri sistemi che modulano l'espressione genica: i ribointerruttori sRNA; piccoli RNA con funzione regolatrice            | 379 |
| <b>Scheda Web 12.8</b><br>Sviluppo della competenza e trasformazione.                         | ► <b>Scheda 12.2</b> La regolazione post-trascrizionale nei procarioti  | 380 |
|   | <b>12.4 MODELLI DI REGOLAZIONE GLOBALE</b>  | 381 |
|   | Risposta a stress da calore (heat shock)  | 382 |
|   | Regolazione del regulone $\sigma^H$ in <i>Escherichia coli</i>  | 382 |
|   | Sistema SOS di <i>Escherichia coli</i>  | 383 |
|   | Risposta alla carenza di aminoacidi   | 384 |
|   | ► <b>Scheda 12.3</b> La riattivazione $\lambda$ delle particelle latenti e la scoperta del sistema SOS                    | 384 |
|   | <b>12.5 CONTROLLO SPAZIO-TEMPORALE DELL'ESPRESSIONE GENICA: LA SPORULAZIONE, UN MODELLO DI DIFFERENZIAMENTO CELLULARE</b> | 384 |
|   | Geni della sporulazione   | 387 |
|   | Fosforescenza   | 387 |
|   | Cascata dei fattori $\sigma$ e regolazione spazio-temporale   | 388 |
|   | <b>13 Divisione cellulare e differenziamento</b><br>Luciano Paolozzi  | 391 |
| <b>Scheda Web 13.1</b><br>La complessa regolazione delle proteine di divisione                | <b>13.1 DIVISIONE DELLE CELLULE PROCARIOTE</b>  | 391 |
| <b>Scheda Web 13.2</b><br>L'occlusione del nucleotide e le proteine antigliottina             | Ciclo di crescita del batterio modello <i>Escherichia coli</i>  | 392 |
|   | Costruzione dell'apparato di citochinesi  | 393 |
|   | Dinamica e controllo della formazione dell'anello Z in <i>Escherichia coli</i>  | 397 |
|   | Ripartizione del DNA durante la citochinesi   | 398 |
|   | Ripartizione dei plasmidi   | 401 |
|   | Altri sistemi di divisione  | 402 |

## 200 TEST A RISPOSTA MULTIPLA

Per aiutare lo studente nella preparazione all'esame, sono disponibili oltre 200 test a risposta multipla sulla piattaforma ZTE, il sistema di somministrazione di test interattivi (raggiungibile anche dal sito [zte.universita.zanichelli.it](http://zte.universita.zanichelli.it))



Gianni Dehò (a cura di), Enrica Galli (a cura di)

**Biologia dei microrganismi**

Allenamento

---

Scelta multipla

849983

DIFFICOLTÀ

Scegli la risposta che ritieni corretta, poi fai clic su Conferma.

Con il termine streptococchi si indicano

- batteri filamentosi
- batteri tondeggianti allungati
- batteri tondeggianti raggruppati in catenelle
- batteri tondeggianti raggruppati in masserelle irregolari
- batteri tondeggianti raggruppati in coppie



## TESTTUBE-LAB, LABORATORIO DI MICROBIOLOGIA SIMULATO

Per avvicinare lo studente all'applicazione pratica dei concetti appresi, è stato ideato testtube-Lab, un Laboratorio di Microbiologia simulato.

Al suo interno sono presenti numerose esercitazioni di laboratorio, ciascuna accuratamente descritta e suddivisa in più fasi interattive (dalla scelta dei materiali da utilizzare all'esecuzione dei singoli passaggi per concludere l'esercitazione).

Le singole esercitazioni sono richiamate nel testo e nei sommari di inizio capitolo.

testtube  
Microbiologia

Home Lab LOGIN

Lab

Testtube-Lab è un ambiente di laboratorio simulato. Lo svolgimento dell'esercitazione ripropone le procedure applicate nella realtà: presentazione del protocollo, elenco dei materiali e degli strumenti, svolgimento delle attività. La simulazione è interattiva, per procedere occorre risolvere i quesiti proposti. Testtube-lab è un supporto didattico che aiuta lo studente ad avvicinarsi alle esercitazioni di laboratorio; può essere utile per apprendere le metodiche e misurarsi con gli aspetti operativi, per testare il proprio livello di apprendimento, per rivedere esercitazioni già svolte in laboratorio. Le esercitazioni sono state ideate e realizzate da Andrea Milani, Francesco Renzi e Letizia Tagliabue.

Tutti gli argomenti Microbiologia generale Biologia molecolare Microbiologia molecolare

001 - Preparazione di una soluzione fisiologica  
Un esempio di esercitazione per verificare le potenzialità del laboratorio simulato Testtube Lab. Un'esercitazione semplice che avvicina lo studente alle procedure di laboratorio: scelta dei materiali, dosaggio, sterilizzazione in autoclave.

002 - Diluizioni seriali  
Dato un campione biologico, si

007 - Osservazione di batteri al microscopio ottico a contrasto di fase.  
I microrganismi sono tro

008 - Curva di crescita con aggiunta di antibiotico  
La curva di crescita di un ceppo batterico con aggiunta di antibiotico consente di determinare l'effetto dello stesso su quel particolare microrganismo.

011 - Identificazione di una specie batterica mediante amplificazione per PCR del gene 16S  
Si allestisce una PCR con primer appositi su una piccola coltura cellulare per identificare la specie batterica in essa contenuta.

012 - Preparazione di cellule competenti per elettroporazione

### Preparazione e fissazione del preparato 1/2



Deposizione della colonia sul vetrino.

#### Quadro 1/2

Deposita una goccia di acqua distillata (utilizzando il contagocce) su un vetrino copri oggetto. Preleva sterilmente con l'ansa parte di una colonia batterica ben isolata. Risospendi la colonia nella goccia d'acqua sino ad ottenere un leggero intorbidimento.

Perché è necessario risospendere i batteri in acqua?

### 008 - Colorazione delle spore

1 Descrizione 2 Materiali 3 Procedura 4 Risultati

Alcuni batteri Gram positivi, definiti sporigeni, producono all'interno delle loro cellule delle strutture molto resistenti a vari agenti esterni come il calore, l'assenza di acqua, radiazioni, sostanze acide ecc. Queste strutture prendono il nome di spore. Le normali colorazioni come quella di Gram non colorano le spore che restano incolori visibili all'interno delle cellule colorate di cristal violetto. Un metodo per colorare le spore è quello che prevede l'utilizzo di una soluzione di verde malachite, un colorante che riesce a penetrare all'interno della spora solo ad alta temperatura.

**Obiettivo**  
Determinare se il batterio in esame è uno sporigeno.

**Durata reale dell'esercitazione**  
60 minuti circa.

**Materiali richiesti**  
Verde malachite  
Piastra con colonie

**Materiali aggiuntivi**  
Soluzione di safranina  
Olio per immersione

**Strumenti**  
Microscopio ottico con obiettivo a immersione  
Ansa sterile monouso  
Vetrini portaoggetti  
Becco bunsen  
Vaschetta per colorazione  
Contagocce  
Spruzzetta con acqua distillata  
Bacchette di vetro  
Pinza di legno

1<sup>a</sup> fase. Descrizione:  
A. Leggere attentamente le informazioni di questa pagina e dei protocolli collegati.  
B. Annotarsi i materiali richiesti  
C. Annotarsi le attività da svolgere e la loro sequenza.

# Prefazione alla III edizione

La terza edizione di questo libro nasce dall'esigenza di apportare ulteriori miglioramenti nella presentazione degli argomenti e i necessari aggiornamenti al testo originario. In particolare, Genetica microbica e Biologia molecolare, precedentemente affrontate in tre capitoli distinti, sono state riunite in un unico capitolo, il Capitolo 9, al fine di rendere più omogenea la trattazione e facilitare il compito degli studenti. Analogamente vengono trattati in unico capitolo, il Capitolo 14, i virus dei procarioti e i virus degli eucarioti. È stato inoltre condotto un accurato lavoro di aggiornamento sui testi e sulle figure ed è stata notevolmente ampliata e aggiornata la parte relativa agli antibiotici, anche con l'inserimento di nuove schede di approfondimento.

Un sentito ringraziamento va alla preziosa collaborazione dei numerosi Colleghi che, con le loro specifiche competenze, hanno reso possibile la realizzazione di questa nuova edizione. Ci auguriamo che il manuale possa incontrare un rinnovato interesse da parte dei Colleghi docenti di discipline microbiologiche e degli studenti.

*Gianni Dehò  
Enrica Galli*

# Prefazione alla I edizione

Nata come scienza circa un secolo e mezzo fa, la Microbiologia (Biologia dei microrganismi) ha conosciuto negli ultimi sessant'anni una spettacolare evoluzione che ha contribuito in modo determinante a sviluppare l'attuale visione globale del mondo vivente e la comprensione, specialmente a livello molecolare, di processi biologici fondamentali. Utilizzando microrganismi come principale modello di studio, sono state poste le basi di importanti discipline biologiche, quali la biochimica, la biologia molecolare e la genetica molecolare; è stata decifrata la natura di DNA, RNA e proteine e sono state sviluppate le tecnologie che stanno alla base dell'ingegneria genetica e delle biotecnologie molecolari. Tappa finale di questo percorso che ha attraversato quasi tutto il XX secolo e che ha aperto nuovi orizzonti alla ricerca biologica è stato il sequenziamento del DNA e lo sviluppo degli approcci genomici allo studio dei sistemi biologici.



La Microbiologia ha quindi via via assunto un ruolo sempre più rilevante tra le discipline biologiche, sia come disciplina specialistica, sia per la visione globale e unificante che riesce a fornire del mondo vivente.

Questo libro tratta fundamentalmente di microrganismi procarioti (batteri e archei), pur facendo continui richiami al mondo eucariote, e in particolare ai microrganismi eucarioti, per quanto riguarda le differenze nella struttura e nelle funzioni a livello cellulare, l'evoluzione molecolare e i rapporti filogenetici fra i tre gruppi di microrganismi. Il testo è stato pensato in particolare per gli studenti dei corsi di Laurea triennali e magistrali in Scienze Biologiche e Biotecnologie, avendo come riferimento gli insegnamenti di Microbiologia generale, Microbiologia cellulare e Microbiologia molecolare, ma la parte più generale del libro può essere utilizzabile anche da studenti di altri corsi di laurea scientifici.

Per venire incontro alle diverse esigenze didattiche, il testo è suddiviso in quattro parti di cui le prime due (Struttura e funzione della cellula procariote e Crescita microbica e metabolismo) rappresentano la parte di base della Microbiologia, mentre le altre due parti (Genetica batterica e biologia molecolare e Interazioni tra microrganismi e con altri organismi) affrontano aspetti propri della microbiologia molecolare e cellulare. Questo tipo di organizzazione vuole offrire al docente e allo studente la possibilità di conoscere il mondo dei microrganismi a livello strutturale e funzionale da un lato e cellulare-molecolare dall'altro. In questo modo il docente può scegliere gli argomenti più adatti agli insegnamenti della laurea triennale o magistrale, seguendo percorsi diversi a seconda del tipo e del livello di insegnamento.

Il testo si caratterizza inoltre anche per altri aspetti:

- il livello di aggiornamento e approfondimento dei vari aspetti della microbiologia al passo con i più recenti risultati delle ricerche microbiologiche, con un ampio materiale iconografico;
- la trattazione di argomenti più specifici in apposite schede di approfondimento. Per alleggerire il testo, alcune di queste schede sono disponibili in una sezione on line sul sito dedicato al libro che in futuro potrà essere aggiornata e ampliata.

La stesura del testo si è avvalsa del prezioso contributo di numerosi docenti di discipline microbiologiche, che hanno messo a disposizione la propria competenza nella trattazione dei vari aspetti della Microbiologia. A loro va un sentito ringraziamento per la proficua collaborazione.

Ai Colleghi docenti che sceglieranno di adottare questo testo e suggerirlo agli studenti come strumento di studio, chiediamo di farci avere commenti e suggerimenti che saranno utili in una futura revisione.

*Gianni Dehò  
Enrica Galli*

# Sommario

## **Parte A** Struttura e funzioni delle cellule procariote

- Capitolo 1 **Alla scoperta del mondo microbico**
- Capitolo 2 **Struttura e funzioni delle cellule procariote**

## **Parte B** Crescita microbica e metabolismo

- Capitolo 3 **Nutrizione e crescita microbica**
- Capitolo 4 **Metabolismo microbico**
- Capitolo 5 **Energia dalle trasformazioni chimiche: chemiotrofia**
- Capitolo 6 **Energia dalla luce: i procarioti fototrofi**
- Capitolo 7 **Assimilazione e biosintesi**

## **Parte C** Genetica batterica e biologia molecolare

- Capitolo 8 **Genoma dei procarioti**
- Capitolo 9 **Trasmissione dell'informazione genetica**
- Capitolo 10 **Plasticità del genoma batterico: trasferimento genico orizzontale**
- Capitolo 11 **Trascrizione e traduzione**
- Capitolo 12 **Regolazione dell'espressione genica**
- Capitolo 13 **Divisione cellulare e differenziamento**
- Capitolo 14 **Eredità infettiva: i virus**
- Capitolo 15 **Analisi globale delle cellule microbiche**
- Capitolo 16 **Tassonomia, sistematica, filogenesi, evoluzione**

## **Parte D** Interazioni tra microrganismi e con altri organismi

- Capitolo 17 **Interazioni tra batteri: strategie di cooperazione e competizione**
- Capitolo 18 **Interazioni con gli animali: il microbiota**
- Capitolo 19 **Interazioni con gli organismi animali: la patogenesi**
- Capitolo 20 **Meccanismi di difesa dell'ospite: immunità innata**
- Capitolo 21 **Meccanismi di difesa dell'ospite: immunità adattativa**
- Capitolo 22 **Interazioni dei microrganismi con gli organismi vegetali**

# Indice

## Parte A

### Struttura e funzioni delle cellule procariote

A cura di Anna Maria Puglia

|          |  |    |
|----------|--|----|
| <b>1</b> | <b>Alla scoperta del mondo microbico</b>   | 3  |
|          | <i>Gianni Dehò e Enrica Galli</i>  |    |
| 1.1      | <b>IL MONDO DEI MICRORGANISMI</b>  | 3  |
|          | Cellula, organismo vivente, microrganismo  | 3  |
|          | Unità e diversità del mondo vivente  | 5  |
|          | Procarioti-eucarioti, <i>Bacteria-Archaea</i>                                    | 5  |
|          | Organismi modello e diversità microbica  | 5  |
| 1.2      | <b>COME SI COSTRUISCE UNA CELLULA</b>  | 7  |
|          | Materia-energia-informazione   | 7  |
|          | Dalle molecole semplici alle strutture sopramolecolari                           | 7  |
|          | Accrescimento e divisione  | 9  |
| 1.3      | <b>DALLA MICROBIOLOGIA INCONSAPEVOLE ALLA SCOPERTA DEI MICRORGANISMI</b>         | 9  |
|          | Confutazione della teoria della generazione spontanea                            | 10 |
|          | Sviluppo delle tecniche di base per lo studio dei microrganismi                  | 12 |
| 1.4      | <b>DISTRIBUZIONE DEI MICRORGANISMI NELL'AMBIENTE</b>                             | 13 |
|          | Microrganismi come agenti di malattie e come produttori di farmaci antibatterici | 14 |
| 1.5      | <b>MICRORGANISMI E TRASFORMAZIONE DELLA SOSTANZA ORGANICA</b>                    | 15 |
| 1.6      | <b>SVILUPPO DELLA MICROBIOLOGIA COME SCIENZA DI BASE E APPLICATA</b>             | 16 |
|          | ● Scheda 1.1 Alcuni eventi fondativi della microbiologia come scienza            | 17 |
| 1.7      | <b>AREE SPECIALISTICHE DELLA MICROBIOLOGIA</b>                                   | 18 |
| <b>2</b> | <b>Struttura e funzioni delle cellule procariote</b>                             | 19 |
|          | <i>A cura di Anna Maria Puglia</i>   |    |
|          | <b>LA CELLULA</b>  |    |
| 2.1      | <b>LA CELLULA PROCARIOTA</b>   | 20 |
|          | <i>Paola Quatrini</i>  |    |
|          | Differenze e similitudini tra cellula procariota e cellula eucariota             | 20 |
|          | Differenze e similitudini tra batteri e archei                                   | 21 |
|          | Morfologia, dimensioni e organizzazione delle cellule procariote                 | 21 |
|          | Morfogenesi delle cellule batteriche   | 22 |
|          | <b>MEMBRANE E PARETI</b>   |    |
| 2.2      | <b>RIVESTIMENTO DELLE CELLULE PROCARIOTE</b>                                     | 23 |
|          | <i>Alessandra Polissi</i>  |    |


**Scheda Web 2.1**

 Biosintesi degli antibiotici  
 Margherita Sosio

|            |   |    |
|------------|---|----|
|            | Membrana plasmatica   | 24 |
|            | Funzioni della membrana plasmatica  | 28 |
|            | ● <b>Scheda 2.1</b> La colorazione di Gram  | 24 |
|            | ● <b>Scheda 2.2</b> Antibiotici che agiscono sulle membrane<br>Stefania Stefani e Margherita Sosio                | 29 |
| <b>2.3</b> | <b>PARETE BATTERICA</b>   | 33 |
|            | Paola Quatrini  |    |
|            | Sacculo di mureina  | 33 |
|            | Peptidoglicano  | 33 |
|            | Biosintesi del peptidoglicano e accrescimento della parete mureinica  | 35 |
|            | Biogenesi della parete mureinica  | 39 |
|            | Parete dei batteri Gram positivi  | 39 |
|            | ● <b>Scheda 2.3</b> I batteri Gram positivi (monodermi)<br>Anna Maria Sanangelantoni                              | 40 |
|            | ● <b>Scheda 2.4</b> Antibiotici inibitori della sintesi del peptidoglicano<br>Stefania Stefani e Margherita Sosio | 42 |
| <b>2.4</b> | <b>PARETE DEI BATTERI GRAM NEGATIVI</b>   | 50 |
|            | Alessandra Polissi  |    |
|            | Periplasma  | 50 |
|            | Membrana esterna: struttura, composizione e funzioni  | 51 |
|            | Biogenesi della membrana esterna  | 52 |
|            | Trasporto delle proteine integrali della membrana esterna   | 53 |
|            | Trasporto delle lipoproteine  | 53 |
|            | Trasporto del lipopolisaccaride   | 54 |
|            | ● <b>Scheda 2.5</b> I micoplasm: batteri Gram positivi senza parete<br>Anna Maria Sanangelantoni                  | 55 |
|            | ● <b>Scheda 2.6</b> Le clamidie: batteri Gram negativi senza parete mureinica<br>Anna Maria Sanangelantoni        | 56 |
| <b>2.5</b> | <b>ALTRI TIPI DI PARETE NEI BACTERIA</b>  | 56 |
|            | Paola Quatrini  |    |
|            | ● <b>Scheda 2.7</b> I micobatteri<br>Anna Maria Sanangelantoni  | 57 |
|            | ● <b>Scheda 2.8</b> La colorazione di Ziehl-Neelsen   | 58 |
|            | ● <b>Scheda 2.9</b> Monodermi e didermi<br>Alessandra Polissi   | 59 |
| <b>2.6</b> | <b>PARETE CELLULARE NEGLI ARCHAEA</b>   | 58 |
|            | Anna Maria Sanangelantoni   |    |
| <b>2.7</b> | <b>CAPSULA E ALTRI RIVESTIMENTI ESTERNI</b>   | 60 |
|            | Anna Maria Puglia   |    |
|            | Strato S  | 60 |
|            | Capsule e polisaccaridi extracellulari  | 61 |

---

 **BIOGENESI DEI RIVESTIMENTI BATTERICI E SECREZIONE DI MACROMOLECOLE**

Alessandra Polissi

|            |  |    |
|------------|--|----|
| <b>2.8</b> | <b>SISTEMA DI SECREZIONE SEC E SUE DIRAMAZIONI SEC-DIPENDENTI</b>  | 63 |
|            | Indirizzamento delle proteine alla membrana interna                | 64 |
|            | Indirizzamento delle proteine all'ambiente extracellulare          | 65 |
| <b>2.9</b> | <b>SISTEMI DI SECREZIONE INDIPENDENTI DA SEC</b>                   | 67 |
|            | Trasporto attraverso la membrana plasmatica di proteine ripiegate: |    |
|            | il sistema Tat   | 68 |
|            | Trasportatori ABC  | 69 |
|            | Sistema di secrezione di tipo III                                  | 70 |
|            | Sistema di secrezione di tipo IV                                   | 72 |
|            | Sistema di secrezione di tipo VI                                   | 73 |
|            | ● <b>Scheda 2.10</b> Le vescicole extracellulari                   | 75 |

---

 **APPENDICI ESTERNE**

Anna Maria Puglia

|             |                         |    |
|-------------|-------------------------|----|
| <b>2.10</b> | <b>FLAGELLI</b>         | 76 |
|             | Struttura del flagello  | 77 |
|             | Movimento dei flagelli  | 77 |
|             | Chemiotassi             | 78 |
|             | Biosintesi del flagello | 80 |

|             |   |    |
|-------------|---|----|
|             | Endoflagelli delle spirochete   | 80 |
|             | Flagelli degli <i>Archaea</i>   | 81 |
| <b>2.11</b> | <b>PILI (FIMBRIE)</b>   | 82 |
| <hr/>       |   |    |
|             | <b>PROTOPLASTO</b>  |    |
|             | <i>Paola Quatrini e Anna Maria Puglia</i>   |    |
| <b>2.12</b> | <b>CITOPLASMA</b>   | 84 |
|             | Ribosomi  | 84 |
|             | Nucleoide   | 85 |
| <b>2.13</b> | <b>CORPI DI INCLUSIONE</b>  | 85 |
|             | Granuli di riserva  | 85 |
|             | Microcompartimenti cellulari  | 86 |
|             | Magnetosomi   | 87 |
|             | Vescicole gassose   | 87 |
| <hr/>       |   |    |
|             | <b>DIFFERENZIAMENTO CELLULARE NEI BATTERI</b>   |    |
|             | <i>Ezio Ricca</i>   |    |
| <b>2.14</b> | <b>ENDOSPORE BATTERICHE</b>   | 88 |
|             | Sporulazione  | 89 |
|             | Struttura della spora   | 92 |
|             | ● Scheda 2.11 La colorazione delle spore  | 89 |
|             | ● Scheda 2.12 Insetticidi e tossine entomopatogene di <i>Bacillus thuringiensis</i><br><i>Anna Maria Sanangelantoni ed Ezio Ricca</i> | 93 |
|             | ● Scheda 2.13 Differenziamento e sviluppo batterico<br><i>Anna Maria Puglia</i>   | 95 |


## Parte B

# CRESCITA MICROBICA E METABOLISMO

*A cura di Anna Maria Sanangelantoni*

|            |   |     |
|------------|---|-----|
| <b>3</b>   | <b>Nutrizione e crescita microbica</b>  | 99  |
|            | <i>Ezio Ricca e Loredana Baccigalupi</i>  |     |
| <hr/>      |   |     |
|            | <b>PRINCIPI DI NUTRIZIONE MICROBICA</b>   | 100 |
| <b>3.1</b> | <b>COMPOSIZIONE ELEMENTARE DELLE CELLULE</b>                                      | 100 |
|            | I sei elementi che costituiscono le macromolecole biologiche                      | 100 |
| <b>3.2</b> | <b>CATEGORIE NUTRIZIONALI</b>   | 104 |
|            | Fattori di crescita: prototrofia e auxotrofia                                     | 104 |
| <b>3.3</b> | <b>ASSIMILAZIONE DEI NUTRIENTI: TRASPORTO DI MOLECOLE DALL'AMBIENTE</b>           | 105 |
|            | Trasporto passivo   | 105 |
|            | Trasporto attivo primario e secondario  | 106 |
|            | Trasporto con traslocazione di gruppo   | 107 |
|            | Idrolisi extracellulare di macromolecole e trasporto dei prodotti di degradazione | 108 |
| <b>3.4</b> | <b>TERRENI DI COLTURA</b>   | 109 |
|            | Terreni minimi e complessi  | 109 |
|            | Terreni solidi  | 109 |
|            | Uso dei terreni solidi per l'isolamento di colture pure                           | 110 |
|            | Terreni arricchiti, selettivi e differenziali                                     | 112 |
| <hr/>      |   |     |
|            | <b>CRESCITA DELLE POPOLAZIONI MICROBICHE</b>                                      |     |
| <b>3.5</b> | <b>COME SI DETERMINA LA CONCENTRAZIONE DI MICRORGANISMI IN UNA COLTURA</b>        | 114 |
|            | Determinazione della biomassa: peso secco   | 114 |
|            | Misurazione della torbidità di una coltura  | 114 |
|            | Conta totale  | 115 |
|            | Conta vitale  | 115 |
| <b>3.6</b> | <b>ANALISI DELLA CRESCITA MICROBICA</b>   | 116 |
|            | Descrizione matematica della crescita   | 116 |
|            | Rappresentazione grafica della crescita batterica                                 | 118 |



|   |  |     |
|---|--|-----|
|   | Analisi della curva di crescita di una popolazione microbica                             | 118 |
|   | Crescita diauxica  | 120 |
|   | Crescita continua: il chemostato   | 121 |
|   | ● <b>Scheda 3.1</b> Descrizione matematica della crescita esponenziale                   | 119 |
|  <b>TestTube</b>       |  |     |
| ■ Curva di crescita   |  |     |
|   | <b>3.7 FATTORI CHE INFLUENZANO LA CRESCITA MICROBICA</b>                                 | 122 |
|   | Temperatura  | 122 |
|   | pH   | 123 |
|   | Disponibilità di acqua   | 124 |
|   | Disponibilità di ossigeno  | 125 |
|   | Culture microbiche aerobie e anaerobie   | 127 |
|   | Microorganismi “non (ancora) coltivabili”  | 127 |
| <hr/>   |  |     |
|   | <b>CONTROLLO E INIBIZIONE DELLA CRESCITA MICROBICA</b>                                   |     |
|   | <b>3.8 METODI FISICI</b>   | 129 |
|   | Calore   | 129 |
|   | Radiazioni   | 131 |
|   | Filtrazione  | 131 |
|   | <b>3.9 METODI CHIMICI</b>  | 133 |
| <hr/>   |  |     |
|   | <b>ANTIBIOTICI</b>   |     |
|   | <b>3.10 ANTIBIOTICI</b>  | 134 |
|   | <i>Stefania Stefani e Margherita Sosio</i>   |     |
|   | Effetti degli antibiotici sul microorganismo   | 134 |
|   | Saggi di sensibilità agli antibiotici  | 138 |
|   | Spettro d'azione, tolleranza intrinseca e resistenza acquisita                           | 139 |
|   | Meccanismi d'azione dei principali antibiotici   | 139 |
|   | ● <b>Scheda 3.2</b> Il metabolismo secondario: ruolo fisiologico e interesse applicativo | 135 |
|   | <i>Margherita Sosio</i>  |     |
|   | ● <b>Scheda 3.3</b> Antibiotici: uso clinico e conseguenze ecologiche                    | 136 |
|   | <i>Margherita Sosio</i>  |     |
|  <b>Scheda Web 3.1</b> | <b>3.10 ANTIBIOTICI</b>  | 134 |
|  <b>Scheda Web 3.2</b> |  |     |
| ■ Vie biosintetiche dei metaboliti secondari  |  |     |
| <i>Margherita Sosio</i>   |  |     |
| ■ Alla ricerca di nuove molecole bioattive da microrganismi   |  |     |
| <i>Margherita Sosio</i>   |  |     |
|  <b>TestTube</b>      |  |     |
| ■ Antibiogramma   |  |     |
| ■ MIC, minima concentrazione inibente   |  |     |
|   | <b>4 Metabolismo microbico</b>   | 142 |
|   | <i>Anna Maria Sanangelantoni</i>   |     |
|   | <b>4.1 PRINCIPALI FORME DI ENERGIA UTILE NELLE REAZIONI BIOLOGICHE</b>                   | 143 |
|   | Energia libera e potenziali di ossidoriduzione   | 143 |
|   | <b>4.2 REAZIONI DI OSSIDORIDUZIONE BIOLOGICA</b>   | 145 |
|   | Potenziali di riduzione  | 145 |
|   | Torre degli elettroni  | 147 |
|   | Trasportatori di elettroni   | 148 |
|   | ● <b>Scheda 4.1</b> Lo stato di ossidazione di un elemento                               | 146 |
|   | ● <b>Scheda 4.2</b> Pirofosfato e polifosfati per la produzione di ATP                   | 147 |
|   | <b>4.3 ATP E ALTRI COMPOSTI AD ALTA ENERGIA</b>  | 151 |
|   | <b>4.4 SINTESI DI ATP</b>  | 151 |
|   | Fosforilazione a livello del substrato   | 151 |
|   | Fosforilazione a livello di membrana   | 152 |
|   | ● <b>Scheda 4.3</b> Energia libera di Gibbs e calcolo del potenziale elettrico           | 153 |
|   | <b>4.5 ATP SINTASI E SINTESI DI ATP A LIVELLO DI MEMBRANA</b>                            | 155 |
|   | <b>5 Energia dalle trasformazioni chimiche: chemiotrofia</b>                             | 156 |
|   | <i>Anna Maria Sanangelantoni</i>   |     |
| <hr/>   |  |     |
|   | <b>ENERGIA DALLA DEGRADAZIONE DI SOSTANZE ORGANICHE: I BATTERI CHEMIORGANOTROFI</b>      |     |
|   | <b>5.1 METABOLISMO FERMENTATIVO</b>  | 158 |
|   | Degradazione del glucosio ad acido piruvico  | 158 |
|   | Fermentazione lattica  | 162 |
|   | Fermentazione alcolica (lieviti e batteri)   | 166 |

|            |  |     |
|------------|--|-----|
|            | Fermentazione acido mista e 2,3-butandiolica degli enterobatteri                   | 168 |
|            | Fermentazione propionica   | 171 |
|            | Fermentazione butirrica e aceton-butanolica dei clostridi<br>e altre fermentazioni | 173 |
|            | ● Scheda 5.1 I batteri lattici   | 161 |
|            | ● Scheda 5.2 I bifidobatteri   | 164 |
|            | ● Scheda 5.3 <i>Zymomonas</i> e la fermentazione alcolica                          | 167 |
|            | ● Scheda 5.4 I batteri enterici  | 169 |
|            | ● Scheda 5.5 I clostridi   | 175 |
|            | ● Scheda 5.6 La fermentazione acetica: un'ossidazione incompleta                   | 177 |
| <b>5.2</b> | <b>METABOLISMO RESPIRATORIO</b>  | 176 |
|            | Respirazione aerobia dei batteri chemioeterotrofi                                  | 176 |
|            | Respirazione anaerobia dei batteri chemioeterotrofi                                | 180 |
|            | ● Scheda 5.7 Metanogenesi e acetogenesi  | 186 |
| <b>5.3</b> | <b>DIVERSITÀ DELLE FONTI ORGANICHE DI ENERGIA</b>                                  | 189 |
|            | Catabolismo dei carboidrati  | 189 |
|            | Catabolismo dei lipidi   | 192 |
|            | Catabolismo di proteine e aminoacidi   | 192 |
|            | Energia da composti organici a un atomo di carbonio: metilotrofia                  | 193 |
|            | Catabolismo degli idrocarburi e dei composti xenobiotici                           | 196 |
|            | ● Scheda 5.8 I batteri metofili  | 198 |
|            | ● Scheda 5.9 <i>Pseudomonadaceae</i> e <i>Pseudomonas</i>                          | 198 |

### ENERGIA DA REAZIONI DI OSSIDAZIONE DI COMPOSTI INORGANICI RIDOTTI

|            |   |     |
|------------|---|-----|
| <b>5.4</b> | <b>MICROORGANISMI CHEMIOLITOTROFI</b>   | 200 |
|            | <i> Davide Zannoni e Anna Maria Sanangelantoni</i>                                      |     |
|            | Ossidazione dell'idrogeno molecolare: batteri H <sub>2</sub> -ossidanti                 | 200 |
|            | Ossidazione dei composti ridotti dello zolfo: batteri zolfo-ossidanti<br>o solfobatteri | 201 |
|            | Ossidazione del ferro (Fe <sup>2+</sup> ): batteri ferro-ossidanti                      | 203 |
|            | Ossidazione dell'azoto: batteri nitrificanti  | 204 |
|            | Ossidazione anaerobia dell'azoto: batteri "anammox"                                     | 205 |

## **6** Energia dalla luce: i procarioti fototrofi 207

*Davide Zannoni e Anna Maria Sanangelantoni*

|            |  |     |
|------------|--|-----|
| <b>6.1</b> | <b>LUCE E VITA SULLA TERRA</b>   | 207 |
| <b>6.2</b> | <b>DIVERSITÀ METABOLICA DEGLI ORGANISMI FOTOTROFI</b>  | 207 |
| <b>6.3</b> | <b>DIVERSITÀ DEI SISTEMI FOTOSINTETICI</b>   | 208 |
| <b>6.4</b> | <b>PIGMENTI FOTOSINTETICI E MEMBRANE FOTOSINTETICHE</b>  | 209 |
| <b>6.5</b> | <b>FOTOTROFIA BASATA SU CLOROFILLA E BATTERIOCLOROFILLA:<br/>POMPE PROTONICHE "SECONDARIE"</b> | 212 |
| <b>6.6</b> | <b>FOTOSINTESI ANOSSIGENICA</b>  | 214 |
|            | Ciclo fotosintetico "secondario", fotofosforilazione e sintesi di NADH                         | 214 |
| <b>6.7</b> | <b>CIANOBATTERI E FOTOSINTESI OSSIGENICA</b>   | 214 |
|            | Flusso di elettroni nella fotosintesi ossigenica   | 216 |
|            | Sintesi di ATP (flusso ciclico e non ciclico)  | 216 |
| <b>6.8</b> | <b>BATTERI FOTOSINTETICI</b>   | 217 |
|            | Phylum <i>Cyanobacteria</i> (cianobatteri)   | 218 |
|            | Phylum <i>Proteobacteria</i>   | 223 |
|            | "Clade" dei batteri aerobi che contengono batterioclorofille                                   | 224 |
|            | Phylum <i>Chlorobi</i> (batteri verdi sulfurei)  | 224 |
|            | Phylum <i>Chloroflexi</i> (batteri verdi non sulfurei)   | 225 |
|            | Phylum <i>Firmicutes</i>   | 225 |
| <b>6.9</b> | <b>FOTOTROFIA BASATA SULLA BATTERIORODOPSINA: POMPE PROTONICHE<br/>"PRIMARIE"</b>              | 226 |
|            | Fototrofia negli <i>Archaea</i>  | 226 |
|            | Rodopsine nei procarioti   | 226 |



#### Scheda Web 6.1

Genetica della fotosintesi anossigenica e risposta all'ossigeno e alla luce

|            |  |     |
|------------|--|-----|
| <b>7</b>   | <b>Assimilazione e biosintesi</b>                              | 228 |
|            | <i>Anna Maria Sanangelantoni e Davide Zannoni</i>              |     |
| <b>7.1</b> | <b>COME I PROCARIOTI SI PROCURANO IL CARBONIO: ETEROTROFIA</b> | 229 |
|            | Gluconeogenesi   | 229 |
| <b>7.2</b> | <b>COME I PROCARIOTI SI PROCURANO IL CARBONIO: AUTOTROFIA</b>  | 229 |
|            | Ciclo di Calvin  | 229 |
|            | Ciclo riduttivo del TCA e ciclo dell'idrossipropionato         | 232 |
| <b>7.3</b> | <b>ASSIMILAZIONE DELL'AZOTO</b>                                | 234 |
|            | Assimilazione dell'ammoniaca                                   | 234 |
|            | Assimilazione del nitrato                                      | 235 |
|            | Fissazione dell'azoto  | 236 |
|            | ● Scheda 7.1 L'azotofissazione                                 | 238 |
| <b>7.4</b> | <b>ASSIMILAZIONE DI ZOLFO E FOSFORO</b>                        | 239 |
|            | Zolfo  | 239 |
|            | Fosforo  | 240 |
| <b>7.5</b> | <b>STRATEGIE DELLE VIE BIOSINTETICHE</b>                       | 240 |
|            | Biosintesi degli aminoacidi e dei nucleotidi                   | 240 |
|            | Sintesi dei lipidi   | 241 |
|            | Biosintesi delle sostanze di riserva del carbonio              | 243 |
|            | ● Scheda 7.2 Sulfamidici e analoghi dell'acido folico          | 242 |
|            | <i>Margherita Sosio</i>  |     |

## Parte C

## GENETICA BATTERICA E BIOLOGIA MOLECOLARE

A cura di Luciano Paolozzi e Gianni Dehò

|            |  |     |
|------------|--|-----|
| <b>8</b>   | <b>Genoma dei procarioti</b>   | 247 |
|            | <i>Luciano Paolozzi</i>  |     |
| <b>8.1</b> | <b>NUCLEOIDE</b>   | 248 |
|            | Struttura fisica del nucleotide  | 248 |
|            | Architettura del cromosoma batterico   | 251 |
|            | ● Scheda 8.1 Lo stato topologico del DNA   | 252 |
|            | ● Scheda 8.2 Il genoma di <i>Borrelia burgdorferi</i>  | 255 |
|            | ● Scheda 8.3 Il repertorio del pool genico, uno specchio che riflette la fisiologia batterica                    | 258 |
| <b>8.2</b> | <b>ELEMENTI GENETICI ACCESSORI</b>   | 261 |
|            | Plasmidi   | 261 |
|            | Elementi genetici trasponibili: sequenze IS e trasposoni   | 266 |
|            | Elementi virali  | 271 |
|            | Integroni  | 271 |
|            | Retroelementi procarioti   | 272 |
|            | Ruolo degli elementi genetici accessori nell'evoluzione batterica  | 272 |
|            | ● Scheda 8.4 La scoperta dei plasmidi che conferiscono resistenza ad antibiotici                                 | 262 |
|            | ● Scheda 8.5 Metodi per identificare i plasmidi  | 263 |
|            | ● Scheda 8.6 Architetture diverse dei genomi dei procarioti  | 265 |
|            | ● Scheda 8.7 Esempi di plasmidi modello  | 269 |
|            | ● Scheda 8.8 Un esperimento di trasposizione   | 270 |
| <b>8.3</b> | <b>MAPPE GENETICHE DEI PROCARIOTI</b>  | 273 |
|            | ● Scheda 8.9 La diversificazione dei genomi di <i>Escherichia coli</i> : ruolo degli elementi genetici accessori | 274 |
| <b>8.4</b> | <b>GENOMA DEGLI ARCHAEA</b>  | 274 |

|          |  |     |
|----------|--|-----|
| <b>9</b> | <b>Trasmissione dell'informazione genetica</b> | 276 |
|          | <i>Luciano Paolozzi</i>                        |     |

### REPLICAZIONE DEL DNA

|            |                                    |     |
|------------|------------------------------------|-----|
| <b>9.1</b> | <b>PROTEINE DELLA REPLICAZIONE</b> | 279 |
|            | ● Scheda 9.1 Le DNA polimerasi     | 282 |



#### Scheda Web 8.1

La membrana nucleare del batterio *Gemmata obscuriglobus* e l'origine del nucleo degli eucarioti



#### Scheda Web 9.1

Pol I, l'enzima Eureka e le altre DNA polimerasi



|  |      |  |     |
|--|------|--|-----|
|  <b>Scheda Web 9.2</b> .....          | 9.2  | <b>INIZIO DELLA REPLICAZIONE</b>   | 279 |
| Altre proteine necessarie per la replicazione  |      |  |     |
|  <b>Scheda Web 9.3</b>                |      | Origine di replicazione di <i>Escherichia coli</i>   | 279 |
| Il primosoma nei batteri   |      |  |     |
|  <b>Scheda Web 9.4</b>                | 9.3  | Inizio della replicazione a <i>oriC</i>  | 284 |
| L'inizio della replicazione di batteri con più cromosomi   |      |  |     |
|  <b>Scheda Web 9.5</b>                | 9.4  | Meccanismi di controllo dell'inizio della replicazione   | 284 |
| L'assemblaggio ciclico della primasi e DNA polimerasi III sul <i>lagging strand</i> e sintesi dei frammenti di Okazaki |      |  |     |
|  <b>Scheda Web 9.6</b>                | 9.5  | ● <b>Scheda 9.2</b> La regolazione dell'inizio della replicazione nei batteri  | 283 |
| La replicazione dei cromosomi lineari  |      |  |     |
|  <b>Scheda Web 9.7</b>                |      | <b>9.3 INNESCO DELLA SINTESI E ALLUNGAMENTO DEL DNA</b>  | 285 |
| La replicazione degli elementi extracromosomali e il suo controllo   |      |  |     |
|  <b>Scheda Web 9.8</b>                | 9.4  | <b>9.4 TERMINAZIONE E RISOLUZIONE (SEPARAZIONE) DEI NUOVI CROMOSOMI</b>  | 286 |
| Modelli e meccanica della ricombinazione omologa   |      |  |     |
|  <b>Scheda Web 9.9</b>                | 9.5  | <b>9.5 REPLICAZIONE NEGLI ARCHAEA</b>  | 287 |
| L'evoluzione dei modelli di ricombinazione: dalla "scelta della copia" alla "rottura a doppia elica"                   |      |  |     |
|  <b>Scheda Web 9.10</b>               |      | ● <b>Scheda 9.3</b> Antibiotici inibitori della replicazione del DNA<br><i>Stefania Stefani e Margherita Sosio</i>                                       | 288 |
| Integrazione di $\lambda$  |      |  |     |
|  <b>Scheda Web 9.11</b>               |      | <b>RICOMBINAZIONE</b>  |     |
| Meccanismi di trasposizione nei procarioti   |      |  |     |
|  <b>Scheda Web 9.12</b>               | 9.6  | <b>9.6 RICOMBINAZIONE GENERALE OD OMOLOGA</b>  | 289 |
| Agenti mutageni  |      |  |     |
|  <b>Scheda Web 9.13</b>              | 9.7  | <b>9.7 RICOMBINAZIONE NEGLI ARCHAEA</b>  | 291 |
| Meccanismi di riparazione dei danni al DNA   |      |  |     |
|  <b>Scheda Web 9.14</b>             | 9.8  | <b>9.8 RICOMBINAZIONE NON OMOLOGA</b>  | 291 |
| Selezione indiretta di mutazioni adattative  |      |  |     |
|  |      | Ricombinazione sito-specifica  | 292 |
|  |      | Trasposizione  | 295 |
|  |      | ● <b>Scheda 9.4</b> Inversione geneticamente programmata di segmenti genomici: un meccanismo regolativo dell'espressione genica a livello di popolazioni | 294 |
|  |      | <b>INTEGRITÀ DELL'INFORMAZIONE GENETICA E GENERAZIONE DI MUTAZIONI</b>   |     |
|  | 9.9  | <b>9.9 MUTANTI BATTERICI</b>   | 298 |
|  | 9.10 | <b>9.10 NATURA DELLE MUTAZIONI ED EVENTI CHE NE PROVOCANO L'INSORGENZA</b>   | 300 |
|  |      | Errori di replicazione e mutazioni dirette   | 300 |
|  |      | Mutazioni che derivano da lesioni al DNA   | 303 |
|  | 9.11 | <b>9.11 MECCANISMI DI RIPARAZIONE CHE MANTENGONO L'INTEGRITÀ DELL'INFORMAZIONE GENETICA</b>  | 303 |
|  |      | Correzione degli errori di copiatura da parte della DNA polimerasi   | 304 |
|  |      | Rettifica di misappaiamenti ( <i>mismatch repair</i> , MMR)  | 304 |
|  |      | Riparazione dei danni del DNA  | 304 |
|  | 9.12 | <b>9.12 FREQUENZA DELLE MUTAZIONI SPONTANEE</b>  | 305 |
|  |      | Controllo della fedeltà nella trasmissione dell'informazione genetica  | 305 |
|  |      | Ipermuzione  | 307 |
|  |      | ● <b>Scheda 9.5</b> Strategie di sopravvivenza al danno del DNA in <i>Deinococcus radiodurans</i>  | 306 |
|  | 9.13 | <b>9.13 MUTAZIONE, SELEZIONE E ADATTAMENTO BATTERICO</b>   | 308 |
|  |      | Test di fluttuazione di Luria e Delbrück (1943)  | 309 |
|  |      | ● <b>Scheda 9.6</b> I batteri e la sconfitta della roccaforte del lamarckismo  | 308 |
|  | 9.14 | <b>9.14 MUTAZIONI "POST-ADATTATIVE"</b>  | 311 |

## 10 Plasticità del genoma batterico: trasferimento genico orizzontale

Luciano Paolozzi

|  |      |  |     |
|--|------|--|-----|
|  <b>Scheda Web 10.1</b> ..... | 10.1 | <b>MECCANISMI DEL TRASFERIMENTO GENICO ORIZZONTALE (TGO)</b>                           | 314 |
| La traslocazione del DNA nei processi coniugativi  |      |  |     |
|  | 10.2 | <b>CONIUGAZIONE</b>  | 315 |
|  |      | Plasmide coniugativo F   | 319 |
|  |      | Trasferimento di marcatori cromosomali mediante coniugazione ed F-duzione              | 322 |
|  |      | Plasmidi coniugativi in altri batteri Gram negativi e nei Gram positivi                | 323 |
|  |      | ● <b>Scheda 10.1</b> La scoperta della coniugazione e della ricombinazione nei batteri | 316 |
|  | 10.3 | <b>TRASFORMAZIONE BATTERICA</b>  | 325 |
|  |      | Natura del DNA trasformante  | 326 |
|  |      | Competenza e apparati di trasformazione  | 326 |
|  |      | Destino del DNA trasformante   | 326 |
|  |      | Meccanismi e condizioni per la traslocazione del DNA trasformante                      | 326 |

|             |  |     |
|-------------|--|-----|
|             | Significato biologico della competenza   | 328 |
|             | Competenza artificiale   | 328 |
|             | ● <b>Scheda 10.2</b> La scoperta della trasformazione: un esempio del carattere imprevedibile del percorso scientifico | 329 |
|             | ● <b>Scheda 10.3</b> La competenza: uno stato fisiologico regolato e transiente delle cellule batteriche               | 330 |
| <b>10.4</b> | <b>TRASDUZIONE</b>   | 331 |
|             | Trasduzione generalizzata  | 332 |
|             | Trasduzione specializzata  | 333 |
| <b>10.5</b> | <b>TRASFERIMENTO GENICO ORIZZONTALE IN NATURA</b>  | 334 |
|             | Coniugazione   | 334 |
|             | Trasformazione   | 334 |
|             | Trasduzione  | 335 |
|             | Barriere contro il trasferimento genico orizzontale  | 335 |
|             | Integrazione di DNA estraneo nel genoma batterico  | 335 |
|             | Selezione naturale e destino dei geni trasferiti orizzontalmente   | 336 |
|             | Ruolo del trasferimento genico orizzontale nell'evoluzione   | 337 |

## **11** **Trascrizione e traduzione** 338

*Luciano Paolozzi e Marco Bazzicalupo*

|             |   |     |
|-------------|---|-----|
| <b>11.1</b> | <b>TRASCRIZIONE NEI BATTERI</b>   | 339 |
|             | Fasi della trascrizione   | 340 |
|             | RNA polimerasi batterica  | 344 |
|             | Segnali sul DNA che regolano l'inizio della trascrizione  | 347 |
|             | ● <b>Scheda 11.1</b> Associazione dei fattori $\sigma$ alternativi con l'RNA polimerasi nelle risposte adattative | 347 |
| <b>11.2</b> | <b>TRASCRIZIONE NEGLI ARCHAEA</b>   | 349 |
|             | RNA polimerasi e apparato di trascrizione   | 349 |
|             | Regolatori della trascrizione   | 349 |
|             | ● <b>Scheda 11.2</b> Antibiotici inibitori della trascrizione   | 350 |
|             | <i>Stefania Stefani e Margherita Sosio</i>  |     |
| <b>11.3</b> | <b>TRADUZIONE NEI BATTERI</b>   | 351 |
|             | Inizio della traduzione   | 351 |
|             | Fase di elongazione   | 354 |
|             | Terminazione della traduzione   | 354 |
| <b>11.4</b> | <b>TRADUZIONE IN ARCHAEA ED EUCARIOTI</b>   | 354 |
|             | ● <b>Scheda 11.3</b> Antibiotici inibitori della sintesi proteica   | 355 |
|             | <i>Stefania Stefani e Margherita Sosio</i>  |     |

## **12** **Regolazione dell'espressione genica** 360







*Luciano Paolozzi*

|             |  |     |
|-------------|--|-----|
| <b>12.1</b> | <b>ASPETTI GENERALI DELLA REGOLAZIONE GENICA</b>   | 361 |
|             | Come i batteri "sentono" l'ambiente  | 361 |
|             | Sistemi di regolazione delle funzioni cellulari e livelli di regolazione   | 362 |
|             | Elementi del controllo dell'espressione genica   | 363 |
| <b>12.2</b> | <b>MODELLI DI REGOLAZIONE IN SISTEMI CATABOLICI</b>  | 363 |
|             | Operone <i>lac</i> per l'utilizzazione del lattosio. Modello classico di regolazione negativa e controllo positivo di cAMP-CRP | 364 |
|             | Regulone maltosio: esempio di regolazione positiva   | 367 |
|             | Operone arabinosio: regolazione positiva e negativa con una sola proteina (e l'aiuto di CRP)                                   | 368 |
|             | Utilizzazione del galattosio: un regulone complesso  | 369 |
|             | ● <b>Scheda 12.1</b> Il trasporto del lattosio nella cellula: il segnale intracellulare della presenza del lattosio            | 366 |
| <b>12.3</b> | <b>MODELLI DI REGOLAZIONE IN SISTEMI ANABOLICI: REGOLAZIONE DELLA BIOSINTESI DEGLI AMINOACIDI</b>                              | 372 |
|             | Regolazione feedback dell'attività enzimatica  | 372 |
|             | Regolazione della trascrizione di operoni  | 374 |
|             | Regolazione trascrizionale dell'operone <i>trp</i>   | 375 |



### **Scheda Web 12.1**

Storia di una teoria scientifica: l'operone *lac*, il "sistema modello" di regolazione genica

|   |   |     |
|---|---|-----|
|  <b>Scheda Web 12.2</b>          | Altri sistemi che modulano l'espressione genica: i ribointerruttori   | 379 |
| La resistenza al mercurio e l'attivazione del promotore <i>merT</i>   | sRNA: piccoli RNA con funzione regolatrice  | 380 |
|  <b>Scheda Web 12.3</b>          | ● <b>Scheda 12.2</b> La regolazione post-trascrizionale nei procarioti  | 381 |
| Sviluppo della competenza e trasformazione  | <b>12.4 MODELLI DI REGOLAZIONE GLOBALE</b>  | 382 |
|   | Risposta a stress da calore ( <i>heat shock</i> )   | 382 |
|   | Regolazione del regulone $\sigma^H$ in <i>Escherichia coli</i>  | 383 |
|   | Sistema SOS di <i>Escherichia coli</i>  | 384 |
|   | Risposta alla carenza di aminoacidi   | 384 |
|   | ● <b>Scheda 12.3</b> La riattivazione <i>W</i> delle particelle fagiche e la scoperta del sistema SOS                     | 384 |
|   | <b>12.5 CONTROLLO SPAZIO-TEMPORALE DELL'ESPRESSIONE GENICA: LA SPORULAZIONE, UN MODELLO DI DIFFERENZIAMENTO CELLULARE</b> | 387 |
|   | Geni della sporulazione   | 387 |
|   | Fosforelé   | 388 |
|   | Cascata dei fattori $\sigma$ e regolazione spazio-temporale   | 388 |
|   |   |     |
| <b>13</b>   | <b>Divisione cellulare e differenziamento</b>   | 391 |
|   | <i>Luciano Paolozzi</i>   |     |
|  <b>Scheda Web 13.1</b>          | <b>13.1 DIVISIONE DELLE CELLULE PROCARIOTE</b>  | 391 |
| La complessa regolazione delle proteine di divisione  | Ciclo di crescita del batterio modello <i>Escherichia coli</i>  | 392 |
|  <b>Scheda Web 13.2</b>          | Costruzione dell'apparato di citochinesi  | 393 |
| L'occlusione del nucleoide e le proteine antighigliottina   | Dinamica e controllo della formazione dell'anello Z in <i>Escherichia coli</i>  | 397 |
|   | Ripartizione del DNA durante la citochinesi   | 398 |
|   | Ripartizione dei plasmidi   | 401 |
|   | Altri sistemi di divisione  | 402 |
|   | ● <b>Scheda 13.1</b> L'anello Z dei plastidi e l'origine degli eucarioti  | 400 |
|  <b>Scheda Web 13.3</b>         | <b>13.2 DIFFERENZIAMENTO NEI PROCARIOTI</b>   | 403 |
| Le proteine del citoscheletro batterico nei processi di divisione e differenziamento                              | Polarità cellulare, compartimentalizzazione delle proteine e differenziamento nei procarioti                              | 403 |
|   | Differenziamento come risposta adattativa   | 406 |
|   | <b>13.3 DIFFERENZIAMENTO DI CAULOBACTER CRESCENTUS</b>  | 406 |
|   | Ciclo vitale di <i>Caulobacter crescentus</i>   | 407 |
|   |   |     |
|   |   |     |
| <b>14</b>   | <b>Eredità infettiva: i virus</b>   | 412 |
|   | <b>COSA SONO I VIRUS</b>  |     |
|   | <i>Giorgio Gribaudo</i>   |     |
| <b>14.1</b>   | <b>STRUTTURA E ORGANIZZAZIONE DEI VIRIONI</b>   | 413 |
|   | Diversità dei genomi virali   | 413 |
|   | Capside   | 415 |
|   | Involucro pericapsidico ( <i>envelope</i> )   | 418 |
|   | ● <b>Scheda 14.1</b> La scoperta dei virus  | 414 |
| <b>14.2</b>   | <b>CLASSIFICAZIONE DEI VIRUS</b>  | 419 |
|   | Sistema classico (ICTV)   | 419 |
|   | Sistema secondo Baltimore   | 419 |
| <b>14.3</b>   | <b>CICLO REPLICATIVO DEI VIRUS</b>  | 420 |
|   | Riconoscimento e adsorbimento   | 420 |
|   | Penetrazione  | 421 |
|   | Decapsidazione ( <i>uncoating</i> )   | 422 |
|   | Espressione genica e replicazione del genoma virale   | 423 |
|   | Assemblaggio  | 425 |
|   | Maturazione   | 425 |
|   | Liberazione dei virioni   | 425 |
|   |   |     |
|  <b>Scheda Web 14.1</b>        | <b>BATTERIOFAGI, VIRUS DEI PROCARIOTI</b>   |     |
| Alla ricerca delle leggi "complementari" della fisica: la nascita del gruppo del fago e della biologia molecolare | <i>Luciano Paolozzi e Gianni Dehò</i>   |     |
|  <b>Scheda Web 14.2</b>        | <b>14.4 STRUTTURA, ORGANIZZAZIONE E STUDIO DEI BATTERIOFAGI</b>   | 426 |
| Applicazioni dell'uso dei batteriofagi  | Involucro proteico di alcuni fagi modello   | 426 |
|   | Genomi dei batteriofagi   | 427 |

|  |  |     |
|--|--|-----|
|  | Diversità dei batteriofagi e modelli di studio   | 428 |
|  | Titolazione dei batteriofagi mediante il metodo delle placche  | 428 |
|  <b>Scheda Web 14.3</b> | <b>14.5</b> <b>RIPRODUZIONE DEI BATTERIOFAGI</b>   | 429 |
|  | Calcolo dei batteri infettati e molteplicità di infezioni  | 430 |
|  <b>Scheda Web 14.4</b> | <b>14.6</b> <b>ANALISI GENETICA DEI FAGI</b>   | 436 |
|  | L'adsorbimento del fago alla cellula ospite  | 436 |
|  <b>Scheda Web 14.5</b> | <b>14.7</b> <b>ALCUNI ESEMPI DI BATTERIOFAGI UTILIZZATI COME MODELLO DI STUDIO</b>   | 437 |
|  | Ciclo litico e ciclo lisogeno del batteriofago $\lambda$ : la scelta tra due destini alternativi   | 437 |
|  <b>Scheda Web 14.6</b> | Fagi della serie T   | 439 |
|  | Lisare o non lisare? Un problema aperto tra caso, genetica ed epigenetica  | 440 |
|  <b>Scheda Web 14.7</b> | Fagi a ssDNA filamentosi e isometrici  | 442 |
|  | Il profago-plasmide lineare del batteriofago N15   | 446 |
|  <b>Scheda Web 14.8</b> | <b>14.8</b> <b>DIFESE BATTERICHE CONTRO L'INFEZIONE DEI BATTERIOFAGI</b>   | 446 |
|  | Il batteriofago-trasposone Mu  | 446 |
|  <b>Scheda Web 14.9</b> | <ul style="list-style-type: none"> <li>● <b>Scheda 14.2</b> Modificazione e restrizione del DNA: il riconoscimento del "self" dal "non-self"</li> <li>● <b>Scheda 14.3</b> CRISPR-Cas: un sistema adattativo di resistenza ai fagi guidato da piccoli RNA</li> </ul> | 447 |
|  | Sistemi di antirestrizione, una lotta senza fine   | 448 |
| <b>VIRUS DEGLI EUCARIOTI</b>   |  |     |
| <i>Giorgio Gribaudo</i>  |  |     |
| <b>14.9</b>  | <b>VIRUS DEGLI ANIMALI</b>   | 452 |
|  | Modalità di studio dei virus animali   | 452 |
|  | Modelli di infezione   | 454 |
|  | Risposta dell'ospite all'infezione   | 457 |
|  | Modelli di virus animali   | 459 |
|  | ● <b>Scheda 14.4</b> Il virus Ebola e le caratteristiche di una recente epidemia   | 470 |
| <b>14.10</b>   | <b>VIRUS DEI VEGETALI</b>  | 475 |
|  | Virus del mosaico del tabacco (TMV)  | 475 |
|  | Virus di <i>Chlorella</i>  | 475 |
|  | ● <b>Scheda 14.5</b> Grandi virus a DNA nucleocitoplasmatici (NCLDV): un nuovo enigma o una tappa verso nuove conoscenze?  | 476 |
| <b>14.11</b>   | <b>AGENTI SUB-VIRALI E PRIONI</b>  | 477 |
|  | Viroidi  | 477 |
|  | Virus satelliti e virusoidi  | 478 |
|  | Elementi genetici mobili   | 478 |
|  | Prioni   | 478 |
| <b>14.12</b>   | <b>FARMACI ANTIVIRALI</b>  | 478 |
|  | Inibizione dell'adsorbimento e della penetrazione del virus  | 479 |
|  | Inibizione della replicazione del genoma virale  | 479 |
|  | Inibizione dell'assemblaggio virale e della maturazione  | 480 |
| <b>15</b>  | <b>Analisi globale delle cellule microbiche</b>  | 481 |
|  | <i>Marco Bazzicalupo e Alessio Mengoni</i>   |     |
| <b>15.1</b>  | <b>GENOMICA</b>  | 482 |
|  | Sequenziamento di genomi procarioti  | 482 |
|  | Annotazione  | 483 |
|  | ● <b>Scheda 15.1</b> Il pangenoma  | 483 |
| <b>15.2</b>  | <b>METAGENOMICA</b>  | 484 |
| <b>15.3</b>  | <b>GENOMICA FUNZIONALE</b>   | 487 |
|  | Trascrittomica   | 487 |
|  | Proteomica   | 488 |
|  | ● <b>Scheda 15.2</b> Ibridazione su microgriglie a DNA   | 488 |
|  | ● <b>Scheda 15.3</b> L'esempio di <i>Caulobacter crescentus</i>  | 490 |
| <b>15.4</b>  | <b>METABOLOMICA E SCREENING AD ALTA PROCESSIVITÀ DI FENOTIPI</b>   | 490 |
| <b>15.5</b>  | <b>VERSO LA BIOLOGIA DEI SISTEMI</b>   | 491 |

|             |  |     |
|-------------|--|-----|
| <b>16</b>   | <b>Tassonomia, sistematica, filogenesi, evoluzione</b>                 | 492 |
|             | <i>Anna Maria Sanangelantoni, Giovanna Lucchini, Marco Bazzicalupo</i> |     |
| <b>16.1</b> | <b>TASSONOMIA</b>  | 493 |
|             | Sistemi di classificazione   | 493 |
|             | ● Scheda 16.1 Storia della Terra                                       | 493 |
|             | ● Scheda 16.2 Storia della classificazione dei batteri                 | 496 |
| <b>16.2</b> | <b>EVOLUZIONE</b>  | 495 |
| <b>16.3</b> | <b>FILOGENESI MOLECOLARE DEI MICRORGANISMI</b>                         | 497 |
|             | Metodi molecolari  | 498 |
|             | Sequenze usate nella filogenesi molecolare                             | 504 |
|             | TGO  | 509 |
| <b>16.4</b> | <b>GRUPPI TASSONOMICI</b>  | 512 |
|             | <i>Bacteria</i>  | 512 |
|             | <i>Archaea</i>   | 512 |
|             | Microorganismi eucarioti   | 518 |

 **Scheda Web 16.1**  
Costruire un albero

## Parte D

## INTERAZIONI TRA MICRORGANISMI E CON ALTRI ORGANISMI

*A cura di Maria Lina Bernardini*

|             |   |     |
|-------------|---|-----|
| <b>17</b>   | <b>Interazioni tra batteri: strategie di cooperazione e competizione</b>  | 535 |
|             | <i>Paolo Landini</i>  |     |
| <b>17.1</b> | <b>COMUNICAZIONE INTERCELLULARE: IL "QUORUM SENSING"</b>  | 536 |
|             | Quorum sensing nei batteri Gram negativi  | 538 |
|             | Ruolo del quorum sensing nell'interazione batteri-organismi eucarioti   | 542 |
|             | Quorum sensing in batteri Gram positivi   | 543 |
|             | Quorum sensing e sua relazione con la produzione di agenti antimicrobici  | 545 |
|             | Altre molecole con funzione di autoinduttori  | 546 |
|             | ● Scheda 17.1 Esempi di meccanismi di quorum sensing regolati da omoserin-lattoni: <i>Vibrio fischeri</i> e <i>Pseudomonas aeruginosa</i> | 537 |
|             | ● Scheda 17.2 Quorum sensing: una dimostrazione del valore intrinseco della ricerca di base   | 538 |
| <b>17.2</b> | <b>ASSOCIAZIONI MICROBICHE: I BIOFILM</b>   | 546 |
|             | Definizione generale  | 546 |
|             | Formazione del biofilm e sua architettura   | 547 |
|             | Macromolecole e strutture cellulari batteriche coinvolte nella formazione del biofilm   | 548 |
|             | Meccanismi di regolazione genica legati al biofilm  | 550 |
|             | Biofilm microbico nella prospettiva ecologica e nel contesto delle malattie infettive   | 552 |
|             | ● Scheda 17.3 Di-GMP ciclico e suo ruolo nella produzione della cellulosa e nella formazione del biofilm                                  | 551 |
| <b>17.3</b> | <b>ANTIBIOTICI NELL'INTERAZIONE TRA MICRORGANISMI</b>   | 554 |
| <b>18</b>   | <b>Interazioni con gli animali: il microbiota</b>   | 557 |
|             | <i>Maria Lina Bernardini</i>  |     |
| <b>18.1</b> | <b>INTRODUZIONE ALLA MICROFLORA ENDOGENA: GLI ESSERI UMANI NON SONO MICROBIOLOGICAMENTE STERILI</b>                                       | 558 |
| <b>18.2</b> | <b>MICROBIOTA DELLA PELLE E DEL NASO</b>  | 559 |
| <b>18.3</b> | <b>MICROBIOTA DELLA CAVITÀ ORALE E DELL'OROFARINGE</b>  | 559 |
|             | ● Scheda 18.1 La placca dentale   | 561 |
| <b>18.4</b> | <b>MICROBIOTA DELLE VIE RESPIRATORIE</b>  | 560 |
| <b>18.5</b> | <b>MICROBIOTA DELLE VIE UROGENITALI</b>   | 562 |

|             |  |     |
|-------------|--|-----|
| <b>18.6</b> | <b>MICROBIOTA DEL TRATTO GASTROINTESTINALE</b>   | 563 |
|             | Il colon: un incubatore microbico naturale   | 564 |
|             | ● Scheda 18.2 I patobionti, una nuova categoria di microrganismi   | 566 |
| <b>18.7</b> | <b>“MICROBIOMA”: UN CONCETTO INNOVATIVO CHE SVELA ALCUNE DELLE FUNZIONI DEL MICROBIOTA</b>   | 565 |
|             | ● Scheda 18.3 Il rapporto tra la flora batterica e l'obesità   | 567 |
|             | ● Scheda 18.4 La microflora e il sistema immunitario: il ruolo negativo dell'igiene eccessiva, ovvero una revisione critica del concetto di igiene | 568 |
| <b>18.8</b> | <b>BATTERI “BENEFICI” DEL COLON: INTRODUZIONE AI PROBIOTICI</b>  | 566 |
| <b>18.9</b> | <b>SIMBIOSI MUTUALISTICHE FRA BATTERI E INSETTI</b>  | 569 |

## **19** Interazioni con gli organismi animali: la patogenesi

Maria Lina Bernardini

|             |  |     |
|-------------|--|-----|
| <b>19.1</b> | <b>PATOGENICITÀ E VIRULENZA BATTERICA: DUE CONCETTI DA DEFINIRE</b>            | 572 |
| <b>19.2</b> | <b>BATTERI PATOGENI, POSTULATI DI KOCH E MISURA DELLA VIRULENZA</b>            | 574 |
|             | ● Scheda 19.1 <i>Helicobacter pylori</i> e l'epitelio gastrico                 | 575 |
| <b>19.3</b> | <b>IMPORTANZA DEL DNA ALIENO: DAI COMMENSALI AI PATOGENI</b>                   | 576 |
|             | ● Scheda 19.2 Le forme patogene di <i>Escherichia coli</i>                     | 578 |
| <b>19.4</b> | <b>FENOTIPO DEI BATTERI PATOGENI: FATTORI DI VIRULENZA</b>                     | 580 |
| <b>19.5</b> | <b>FATTORI DI ADESIONE: MEDIATORI DI MOLTI FENOTIPI DI VIRULENZA</b>           | 582 |
| <b>19.6</b> | <b>INVASIVITÀ, EFFETTORI BATTERICI E INVASINE</b>                              | 584 |
|             | Meccanismi molecolari dell'invasività batterica: trigger e zipper              | 585 |
| <b>19.7</b> | <b>STILI DI VITA DEI BATTERI INVASIVI</b>                                      | 586 |
| <b>19.8</b> | <b>REGOLAZIONE GENICA: ARMA SEGRETA DEI BATTERI PATOGENI</b>                   | 589 |
|             | ● Scheda 19.3 Come <i>Salmonella</i> divenne un batterio patogeno              | 592 |
|             | ● Scheda 19.4: Eventi regolativi nella virulenza di <i>Salmonella enterica</i> | 593 |
| <b>19.9</b> | <b>TOSSINE: “FRECCE” MOLECOLARI DEI BATTERI PATOGENI</b>                       | 589 |
|             | Tossine che agiscono dall'esterno della cellula                                | 591 |
|             | Tossine solubili con bersagli intracellulari                                   | 596 |
|             | Neurotossine   | 598 |

## **20** Meccanismi di difesa dell'ospite: immunità innata

Maria Lina Bernardini

|             |   |     |
|-------------|---|-----|
| <b>20.1</b> | <b>DIFESE FISICHE CONTRO I PATOGENI</b>   | 602 |
|             | ● Scheda 20.1: Le cellule M dell'intestino: il “tallone di Achille” dell'epitelio intestinale | 605 |
| <b>20.2</b> | <b>IMMUNITÀ INNATA: UN SISTEMA DI DIFESA ANCESTRALE</b>                                       | 606 |
|             | PAMP, <i>Pathogen-Associated Molecular Patterns</i> - Strutture batteriche                    | 608 |
|             | PRR, <i>Pattern Recognition Receptors</i>   | 609 |
|             | PRR di membrana: i recettori <i>Toll-like</i>   | 611 |
|             | PRR citosolici: le proteine NLR   | 613 |
|             | ● Scheda 20.2: Toll vs Imd: le armi molecolari di <i>Drosophila melanogaster</i>              | 609 |
|             | ● Scheda 20.3: L'apoptosi o morte cellulare programmata: un suicidio cellulare                | 610 |
|             | ● Scheda 20.4: Le malattie infiammatorie dell'intestino e le proteine NLR                     | 615 |
| <b>20.3</b> | <b>CELLULE DEL SISTEMA IMMUNITARIO: LA POPOLAZIONE ETEROGENEA DEI LEUCOCITI</b>               | 615 |
| <b>20.4</b> | <b>NEUTROFILI, UNA POPOLAZIONE CELLULARE SULLA PRIMA LINEA DI DIFESA</b>                      | 617 |
| <b>20.5</b> | <b>MACROFAGI (FAGOCITI MONONUCLEATI)</b>  | 620 |
| <b>20.6</b> | <b>CELLULE NATURAL KILLER</b>   | 620 |

|              |   |     |
|--------------|---|-----|
| <b>20.7</b>  | <b>SISTEMA DEL COMPLEMENTO</b>  | 621 |
| <b>20.8</b>  | <b>CITOCCHINE</b>   | 624 |
|              | ● <b>Scheda 20.5: Shock settico e reazioni di Schwartzman</b>                                     | 625 |
| <b>20.9</b>  | <b>CHEMOCHINE</b>   | 626 |
| <b>20.10</b> | <b>PROCESSO DI “EVASIONE IMMUNE” DEI BATTERI PATOGENI</b>   | 626 |
|              | Difese “strutturali” dei microrganismi  | 626 |
|              | Evasione dalla difesa delle barriere della cellula ospite   | 626 |
|              | “Camuffamento”, strategia per diminuire il riconoscimento da parte del sistema immunitario innato | 627 |
|              | Cambiamento delle strutture di superficie per imbrogliare il sistema immunitario dell’ospite      | 628 |
|              | Fagosoma: strategia di difesa   | 629 |

## **21** Meccanismi di difesa dell’ospite: immunità adattativa 631

*Maria Lina Bernardini*

|              |  |     |
|--------------|--|-----|
| <b>21.1</b>  | <b>EFFETTORI DELL’IMMUNITÀ ADATTATIVA: GLI ANTICORPI</b>             | 632 |
| <b>21.2</b>  | <b>TIPOLOGIA DEGLI ANTICORPI E LORO RUOLO</b>                        | 634 |
| <b>21.3</b>  | <b>SELEZIONE E SVILUPPO DEGLI ANTICORPI</b>                          | 636 |
|              | Organizzazione dei loci genici delle immunoglobuline                 | 637 |
|              | ● <b>Scheda 21.1</b> Il sistema immunitario delle mucose             | 637 |
| <b>21.4</b>  | <b>MECCANISMI MOLECOLARI DELLA DIVERSITÀ IMMUNITARIA</b>             | 638 |
|              | Ricombinazione somatica  | 638 |
|              | Altri meccanismi della variabilità anticorpale                       | 639 |
| <b>21.5</b>  | <b>LINFOCITI T E RICONOSCIMENTO DEGLI ANTIGENI</b>                   | 641 |
| <b>21.6</b>  | <b>ORGANIZZAZIONE DEI LOCI GENICI DEL TcR</b>                        | 642 |
| <b>21.7</b>  | <b>SELEZIONE DEI LINFOCITI T</b>                                     | 642 |
| <b>21.8</b>  | <b>MOLECOLE DEL COMPLESSO MAGGIORE DI ISTOCOMPATIBILITÀ (MHC)</b>    | 643 |
|              | MHC di classe I  | 644 |
|              | MHC di classe I e presentazione degli antigeni                       | 645 |
|              | MHC di classe II   | 645 |
| <b>21.9</b>  | <b>CELLULE PRESENTANTI L’ANTIGENE (APC): CELLULE DENDRITICHE</b>     | 647 |
|              | ● <b>Scheda 21.2</b> Le cellule dendritiche e la mucosa intestinale  | 651 |
| <b>21.10</b> | <b>LINFOCITI T EFFETTORI: LINFOCITI T HELPER E CITOTOSSICI (CTL)</b> | 650 |
| <b>21.11</b> | <b>LINFOCITI T HELPER E POLARIZZAZIONE DELLA RISPOSTA</b>            | 653 |

## **22** Interazioni dei microrganismi con gli organismi vegetali 654

*Pietro Alifano*

|             |  |     |
|-------------|--|-----|
| <b>22.1</b> | <b>RIZOSFERA E FILLOSFERA</b>  | 654 |
|             | Modificazione della rizosfera da parte di batteri e funghi   | 655 |
|             | Micorrize  | 656 |
|             | Batteri azotofissatori endosimbionti   | 658 |
|             | Rizobi e leguminose  | 658 |
|             | ● <b>Scheda 22.1</b> Altri tipi di micorrize   | 657 |
| <b>22.2</b> | <b>CICLO DELL’AZOTO NEL SUOLO E NELLA RIZOSFERA: NITRIFICAZIONE E DENITRIFICAZIONE</b>                     | 662 |
| <b>22.3</b> | <b>RICONOSCIMENTO DEI BATTERI PATOGENI E MECCANISMI DI DIFESA DELLE PIANTE</b>                             | 664 |
|             | Immunità innata primaria: sistema MAMP-PRR nelle piante  | 664 |
|             | Immunità innata secondaria: geni di resistenza (R) delle piante e di avirulenza ( <i>avr</i> ) dei batteri | 665 |
|             | Resistenza sistemica acquisita (SAR) e resistenza sistemica indotta (ISR)                                  | 666 |

|             |  |     |
|-------------|--|-----|
| <b>22.4</b> | <b>AGROBACTERIUM E INDUZIONE DI TUMORI NELLE PIANTE</b>  | 668 |
|             | Il genere <i>Agrobacterium</i> e le patologie tumorali vegetali indotte dalle specie virulente       | 668 |
|             | Processo di trasformazione tumorale: il plasmide Ti, il T-DNA e le interazioni batterio-pianta       | 668 |
| <b>22.5</b> | <b>UTILIZZO DEI MICRORGANISMI DELLA RIZOSFERA E DEI LORO PRODOTTI NELLE NUOVE TECNOLOGIE AGRARIE</b> | 669 |
|             | <b>Crediti fotografici</b>   | 673 |
|             | <b>Indice analitico</b>  | 674 |



**PARTE A**

**Struttura e funzioni  
delle cellule procariote**

# 2

# STRUTTURA E FUNZIONI DELLE CELLULE PROCARIOTE

## LA CELLULA

### 2.1 LA CELLULA PROCARIOTA

Differenze e similitudini tra cellula procariota e cellula eucariota  
Differenze e similitudini tra batteri e archei  
Morfologia, dimensioni e organizzazione delle cellule procariote  
Morfogenesi delle cellule batteriche

## MEMBRANE E PARETI

### 2.2 RIVESTIMENTO DELLE CELLULE PROCARIOTE

Membrana plasmatica  
Funzioni della membrana plasmatica

Scheda 2.1 La colorazione di Gram

Scheda 2.2 Antibiotici che agiscono sulle membrane

### 2.3 PARETE BATTERICA

Sacculo di mureina  
Peptidoglicano  
Biosintesi del peptidoglicano e accrescimento della parete mureinica  
Biogenesi della parete mureinica  
Parete dei batteri Gram positivi

Scheda 2.3 I batteri Gram positivi (monodermi)

Scheda 2.4 Antibiotici inibitori della sintesi del peptidoglicano

### 2.4 PARETE DEI BATTERI GRAM NEGATIVI

Periplasma  
Membrana esterna: struttura, composizione e funzioni  
Biogenesi della membrana esterna  
Trasporto delle proteine integrali della membrana esterna  
Trasporto delle lipoproteine  
Trasporto del lipopolisaccaride

Scheda 2.5 I micoplasmi: batteri Gram positivi senza parete

Scheda 2.6 Le clamidie: batteri Gram negativi senza parete mureinica

### 2.5 ALTRI TIPI DI PARETE NEI BACTERIA

Scheda 2.7 I micobatteri

Scheda 2.8 La colorazione di Ziehl-Neelsen

Scheda 2.9 Monodermi e didermi

### 2.6 PARETE CELLULARE NEGLI ARCHAEA

### 2.7 CAPSULA E ALTRI RIVESTIMENTI ESTERNI

Strato S

Capsule e polisaccaridi extracellulari

## BIOGENESI DEI RIVESTIMENTI BATTERICI E SECREZIONE DI MACROMOLECOLE

### 2.8 SISTEMA DI SECREZIONE SEC E SUE DIRAMAZIONI SEC-DIPENDENTI

Indirizzamento delle proteine alla membrana interna  
Indirizzamento delle proteine all'ambiente extracellulare

### 2.9 SISTEMI DI SECREZIONE INDIPENDENTI DA SEC

Trasporto attraverso la membrana plasmatica di proteine ripiegate: il sistema Tat  
Trasportatori ABC  
Sistema di secrezione di tipo III  
Sistema di secrezione di tipo IV  
Sistema di secrezione di tipo VI

Scheda 2.10 Le vescicole extracellulari

## APPENDICI ESTERNE

### 2.10 FLAGELLI

Struttura del flagello  
Movimento dei flagelli  
Chemiotassi  
Biosintesi del flagello  
Endoflagelli delle spirochete  
Flagelli degli *Archaea*

### 2.11 PILI (FIMBRIE)

## PROTOPLASTO

### 2.12 CITOPLASMA

Ribosomi  
Nucleoide

### 2.13 CORPI DI INCLUSIONE

Granuli di riserva  
Microcompartimenti cellulari  
Magnetosomi  
Vescicole gassose

## DIFFERENZIAMENTO CELLULARE NEI BATTERI

### 2.14 ENDOSPORE BATTERICHE

Sporulazione  
Struttura della spora

Scheda 2.11 La colorazione delle spore

Scheda 2.12 Insetticidi e tossine entomopatogene di *Bacillus thuringiensis*

Scheda 2.13 Differenziamento e sviluppo batterico

## LA CELLULA

Nonostante la loro grande diversità, tutti gli organismi viventi sono costituiti da cellule, strutture unitarie di cui riconosciamo due tipi fondamentali: la cellula eucariota e la cellula procariota (fig. 2.1). Questo testo tratta principalmente di microrganismi procarioti e in questo capitolo saranno descritte le strutture e le funzioni delle cellule procariote.

### 2.1 La cellula procariota

#### 2.1.1 Differenze e similitudini tra cellula procariota e cellula eucariota

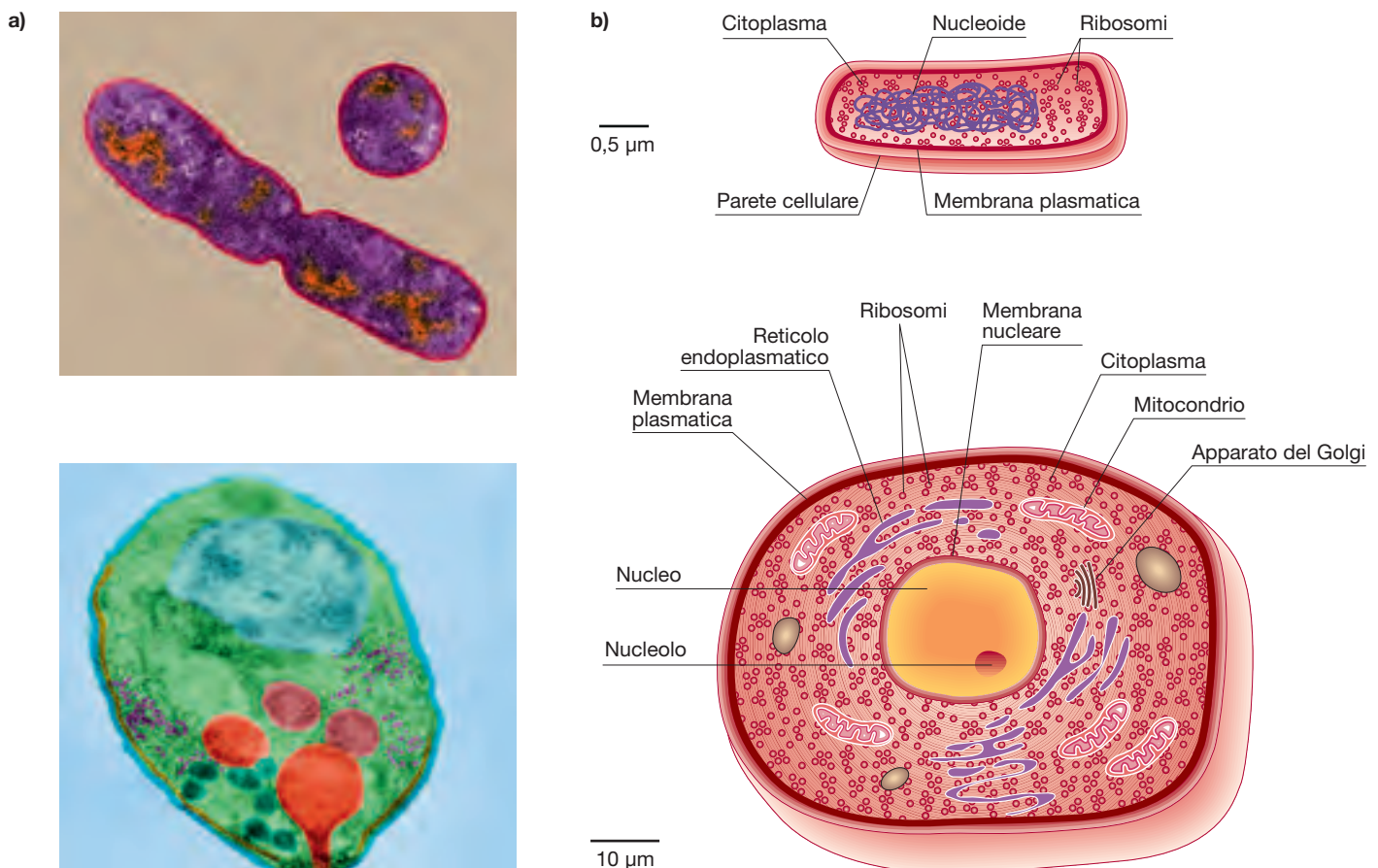
La caratteristica primaria che distingue le cellule eucariote (dal greco *eu* = bene e *karyon* = nocciolo) da quelle procariote (*pro* = prima) è costituita dal nucleo. Mentre nella cellula eucariota i cromosomi sono contenuti in un nucleo delimitato da una membrana nucleare, nella cellula procariota la membrana nucleare è assente e il materiale genetico, costituito generalmente da un cromosoma, è a diretto contatto con il citoplasma e forma una struttura chiamata nucleotide. Inoltre le cellule eucariote presentano organelli cellulari delimitati da membrane

(mitocondri, reticolo endoplasmatico, complesso di Golgi, lisosomi e, nei vegetali, plastidi), assenti nelle cellule procariote. Oltre ad essere strutturalmente più complesse, le cellule eucariote hanno anche dimensioni maggiori di quelle procariote.

I due tipi cellulari presentano anche molte caratteristiche comuni, cui corrispondono funzioni comuni e indispensabili. Tutte le cellule sono dotate, ad esempio, di una membrana plasmatica che separa il contenuto citoplasmatico dall'esterno e regola il trasporto di nutrienti e sostanze di rifiuto. La composizione del citoplasma è simile tra i due tipi di cellule, così come entrambi contengono i ribosomi, benché diversi per dimensione e composizione, necessari per svolgere la sintesi proteica.

Come vedremo più avanti, le funzioni svolte nella cellula eucariota da mitocondri e cloroplasti (respirazione e fotosintesi), nella cellula procariota sono localizzate a livello della membrana plasmatica (► par. 2.2.2).

La divisione cellulare nei procarioti avviene in genere per **scissione binaria**. Durante questo processo il DNA viene replicato e ciascuna cellula figlia ne riceve una copia. La divisione cellulare negli eucarioti avviene per **mitosi**, un processo so-



**Figura 2.1 CELLULA PROCARIOTA E CELLULA EUCARIOTA.** (a) Immagini rielaborate di microscopia elettronica a trasmissione di una cellula procariota (*in alto*) (batterio) e di una cellula eucariota (*in basso*) (lievito) e (b) rispettiva rappresentazione schematica.

Tabella 2.1 CARATTERISTICHE CHE DIFFERENZIANO BATTERI, ARCHEI ED EUCARIOTI.

| Caratteristica <sup>a</sup>  | Bacteria                       | Archaea                   | Eukarya                        | Capitolo  |
|--|--------------------------------|---------------------------|--------------------------------|-----------|
| Dimensione di una cellula tipo (ordine di grandezza, $\mu\text{m}$ )   | 1-2                            | 1-2                       | 10-20                          | ► cap. 2  |
| Membrana nucleare  | – <sup>b</sup>                 | –                         | +                              | ► cap. 2  |
| DNA cromosomico circolare  | + <sup>c</sup>                 | +                         | –                              | ► cap. 8  |
| Operoni policistronici   | +                              | +                         | –                              | ► cap. 11 |
| RNA polimerasi: tipi diversi<br>sensibile a rifampicina  | 1<br>+                         | > 1<br>–                  | 3<br>–                         | ► cap. 11 |
| Mureina nella parete cellulare   | +                              | –                         | –                              | ► cap. 2  |
| Sensibilità ad antibiotici $\beta$ -lattamici  | +                              | –                         | –                              | ► cap. 2  |
| Lipidi di membrana: chiralità del glicerolo<br>legame catena alifatica-glicerolo<br>tipo di catena alifatica | D<br>Etere<br>Lineare insatura | L<br>Etere<br>Isoprenoide | D<br>Etere<br>Lineare insatura | ► cap. 2  |
| Ribosomi: tipo<br>sensibili alla tossina difterica<br>sensibili a cloramfenicolo, streptomina, kanamicina    | 70S<br>–<br>+                  | 70S<br>+<br>–             | 80S<br>+<br>–                  | ► cap. 11 |
| tRNA di inizio traduzione  | fMet                           | Met                       | Met                            | ► cap. 11 |
| Chemiolitotrofia<br>con produzione di metano<br>con ossidazione di ammonio                                   | +<br>–<br>+                    | +<br>+<br>–               | –<br>–<br>–                    | ► cap. 5  |
| Respirazione: con ossigeno come accettore di elettroni<br>con altri accettori di elettroni                   | +<br>+                         | +<br>+                    | +<br>–                         | ► cap. 5  |
| Fissazione di azoto elementare   | +                              | +                         | –                              | ► cap. 7  |
| Fotosintesi: senza produzione di $\text{O}_2$<br>con produzione di $\text{O}_2$                              | +<br>+                         | +<br>–                    | –<br>+                         | ► cap. 6  |
| Capacità di crescere: a $T > 80^\circ\text{C}$<br>a $T > 100^\circ\text{C}$                                  | +<br>–                         | +<br>+                    | –<br>–                         | ► cap. 3  |

<sup>a</sup> + indica presenza della caratteristica in una parte o nella totalità dei componenti del raggruppamento; – indica che di norma la caratteristica è assente.

<sup>b</sup> Nel phylum *Planctomycetes* più generi hanno il nucleotide avvolto da una o più membrane.

<sup>c</sup> Diversi generi hanno un cromosoma lineare o possono avere più di un cromosoma.

stanzialmente analogo anche se meccanicisticamente più complesso. Un'altra importante differenza è che nei procarioti non sono note modalità di riproduzione sessuale con alternanza di fasi aploidi e diploidi e, conseguentemente, non sono presenti processi di **zigosi** e **meiosi**. Tuttavia anche nei procarioti sono presenti fenomeni sessuali, non legati però alla riproduzione (► cap. 10).

I microrganismi, tipicamente organismi unicellulari, possono essere sia eucarioti (alghe, funghi, protozoi) sia procarioti (batteri e archei) (fig. 1.18).

### 2.1.2 Differenze e similitudini tra batteri e archei

I procarioti, a differenza degli eucarioti, non costituiscono un gruppo filogeneticamente omogeneo (fig. 1.3; ► cap. 16). Al suo interno, infatti, si identificano due distinti domini, *Bacteria* ed *Archaea*. Nonostante le numerose similitudini tra batteri e archei sia di tipo morfologico-strutturale che metabolico, esistono importanti differenze genetiche, funzionali e strutturali che distinguono profondamente questi due gruppi. In **tabella 2.1** sono riassunte alcune tra le più importanti caratteristiche che differenziano batteri, archei ed eucarioti e che avremo modo di approfondire in diverse occasioni in questo testo. Anticipiamo qui che analisi filogenetiche condotte confron-

tando le sequenze degli RNA ribosomali o quelle dei fattori di allungamento della sintesi proteica o di altre proteine che sono utilizzate come “orologi molecolari” per misurare i tempi evolutivi, suggeriscono che gli *Archaea* siano evolutivamente più vicini agli *Eukarya* che ai *Bacteria*.

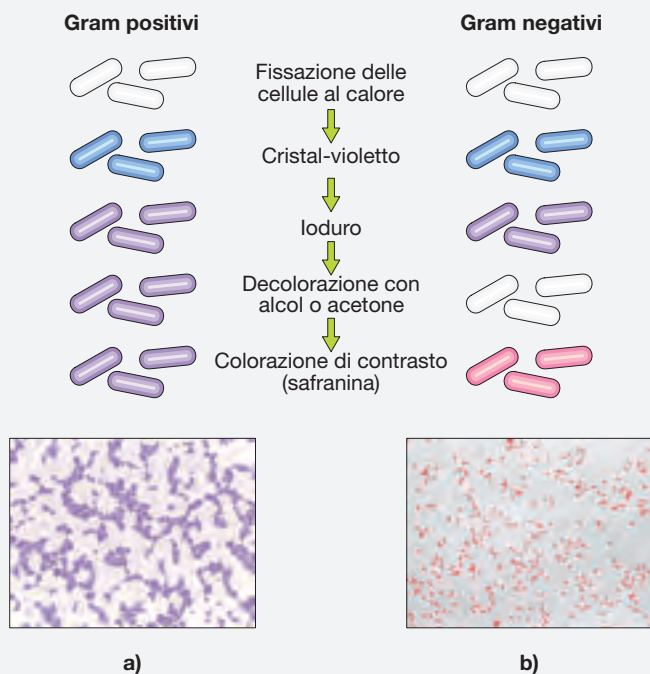
In questo capitolo descriveremo le più importanti differenze strutturali che si riscontrano tra gli organismi di questi due domini a livello degli strati superficiali e delle appendici esterne (membrana plasmatica, parete cellulare e flagelli).

### 2.1.3 Morfologia, dimensioni e organizzazione delle cellule procariote

I batteri sono invisibili a occhio nudo e hanno generalmente dimensioni lineari (lunghezza o diametro) nell'ordine del **micrometro** ( $\mu\text{m}$ , **micron**). A parte alcune eccezioni, la tipica dimensione dei batteri va da 0,2 a 2  $\mu\text{m}$ . Questo fa sì che il rapporto superficie/volume delle cellule procariote sia in genere molto più elevato di quello delle cellule eucariote (dimensioni lineari tipiche nell'ordine delle decine di  $\mu\text{m}$ ), con ovvie conseguenze sulla velocità con cui avvengono gli scambi molecolari tra cellula e ambiente, il trasporto di nutrienti, la crescita, la divisione cellulare e, di conseguenza, anche l'evoluzione.

## SCHEDA 2.1 ■ LA COLORAZIONE DI GRAM

La colorazione di Gram, il più comune metodo di colorazione usato in microbiologia per l'osservazione di microrganismi al microscopio ottico, prende il suo nome dal medico danese **Hans Christian Gram**, che la mise a punto nel 1884. Essa permette di distinguere i batteri in due gruppi, Gram positivi e Gram negativi, in base alla diversa risposta al procedimento che consiste in una colorazione con cristalvioletto (cloruro di esametil-pararosanilina) e mordenzatura con ioduro di potassio, seguite da decolorazione con etanolo. Il cristalvioletto interagisce con lo ioduro in soluzione acquosa formando un complesso insolubile che precipita nel citoplasma della cellula. I batteri che dopo il lavaggio con alcol trattengono il complesso cristalvioletto-ioduro appaiono blu-viola al microscopio e vengono detti Gram positivi. In altri batteri, invece, detti Gram negativi, i ripetuti lavaggi con etanolo rimuovono il precipitato dalle cellule che così si decolorano. Per visualizzare al microscopio i batteri Gram negativi dopo la decolorazione con etanolo si ricorre a una successiva colorazione (detta di contrasto) con safranina (o altro colorante appropriato come carbol fucsina). Questa non altera la colorazione blu dei batteri Gram positivi e colora di rosso-rosa i Gram negativi (fig. S2.1-1).



La risposta alla colorazione di Gram ha acquisito un'importante significato tassonomico quando si osservò che molto frequentemente essa correleva con la struttura della parete batterica. Infatti i batteri che tipicamente si colorano con la procedura di Gram si distinguono dalla maggioranza degli altri gruppi batterici in quanto posseggono uno spesso strato di peptidoglicano e sono privi di membrana esterna. Questi costituiscono il **gruppo filogenetico dei batteri Gram positivi** (► Scheda 2.3), distinto dagli altri phyla batterici che costituiscono complessivamente il gruppo dei Gram negativi. Da notare che la designazione tassonomica trascende l'effettivo risultato della colorazione. Infatti sono classificati come Gram positivi anche batteri che risultano negativi alla colorazione di Gram ma che sono filogeneticamente correlati agli altri membri del phylum; tra questi, ad esempio, i batteri privi di parete appartenenti al genere *Mycoplasma* (► Scheda 2.5), con strato di peptidoglicano molto sottile appartenenti al genere *Butyrivibrio* o i batteri fototrofi del genere *Hellobacterium*. D'altra parte alcuni batteri Gram negativi (ossia che non appartengono al phylum dei Gram positivi) possono risultare positivi alla colorazione; questo può essere dovuto a particolari strutture del loro rivestimento (ad esempio uno spesso strato polisaccaridico all'esterno della cellula), a fasi di differenziamento (alcune cisti di *Azospirillum*), o anche a condizioni ambientali che possono interferire con l'esito della colorazione. Solo negli anni '80 del secolo scorso è stato chiarito che la risposta alla colorazione di Gram dipende sostanzialmente dallo spessore della **parete di mureina** e non da specifiche reazioni con componenti molecolari della parete come ritenuto in passato. Infatti la spessa parete di mureina dei Gram positivi riesce a trattenere il complesso cristalvioletto-ioduro precipitato nel citoplasma. Nei Gram negativi, al contrario, la membrana esterna è distrutta dall'etanolo e il sottile strato di mureina non è sufficiente per trattenere il precipitato colorato.

I procarioti appartenenti al dominio degli *Archaea* mancano del peptidoglicano e presentano una tale diversità nella struttura della loro parete da rendere inutilizzabile la colorazione di Gram come strumento di identificazione tassonomica.

**Figura S2.1-1 COLORAZIONE DI GRAM.** Procedimento della colorazione di Gram e immagini al microscopio ottico di batteri Gram positivi (a) e Gram negativi (b) dopo colorazione.

cellulare Gram positiva o negativa e risposta positiva o negativa alla colorazione di Gram non è assoluta ed esistono notevoli eccezioni. Oggi si preferisce indicare i batteri Gram negativi e Gram positivi rispettivamente con **didermi** (dotati di due membrane) e **monodermi** (dotati di una sola membrana) (► Scheda 2.9). Gli *Archaea* possiedono sistemi di rivestimento con struttura e composizione diverse da quelle dei *Bacteria*; essi saranno discussi nel ► paragrafo 2.6.

### 2.2.1 Membrana plasmatica

La membrana plasmatica delimita il contenuto cellulare in uno spazio definito e **separa** la cellula dal "resto del mondo"; essa è quindi fondamentale per conferire alla cellula la sua individualità e per regolamentare gli scambi tra cellula e ambiente esterno. Le cellule infatti interagiscono in modo complesso e selettivo con l'ambiente che le circonda, ivi incluso un ambiente costituito da altre cellule, come nel caso di or-

## SCHEDA 2.3 ■ I BATTERI GRAM POSITIVI (MONODERMI)

1/2

Sulla base delle sequenze dell'rRNA 16S (e perciò in una classificazione di tipo filogenetico; ► **par. 16.3.2**) i batteri **Gram positivi** sono raggruppati in due phyla: il phylum dei *Firmicutes* o con basso contenuto G+C nel loro DNA (**Low GC**,  $\leq 60\%$  in moli) e il phylum degli *Actinobacteria* o con alto contenuto G+C (**High GC**,  $\geq 70\%$ ).

Anche se non tutti i batteri raggruppati nel phylum Gram positivi danno risposta positiva alla specifica colorazione, la suddivisione su basi filo-

genetiche dei batteri Gram positivi rispecchia abbastanza fedelmente le suddivisioni classiche basate sulle caratteristiche cellulari e sulla capacità di formare spore ed endospore o di accrescersi in forma miceliare. In **tabella S2.3-1** è riportata la suddivisione in phyla sulla base delle sequenze dell'rRNA 16S. In **figura S2.3-1** è illustrato in forma di chiave dicotomica come sono raggruppati i diversi batteri Gram positivi, sulla base di caratteristiche morfologiche e fisiologiche.

**Tabella S2.3-1 SUDDIVISIONE DEI BATTERI GRAM POSITIVI IN PHyla SULLA BASE DELLE SEQUENZE DELL'RRNA 16S.**

| Classe                       | Ordine                                      | Famiglia   |
|------------------------------|---|--|
| <b>Phylum Firmicutes</b>     |   |  |
| <i>Bacillus</i>              | <i>Bacillales</i><br><i>Lactobacillales</i> | <i>Alicyclobacillaceae</i> , <i>Bacillaceae</i> , <i>Listeriaceae</i> ,<br><i>Paenibacillaceae</i> , <i>Pasteuriaceae</i> , <i>Planococcaceae</i> ,<br><i>Sporolactobacillaceae</i> , <i>Staphylococcaceae</i> ,<br><i>Thermoactinomycetaceae</i><br><i>Aerococcaceae</i> , <i>Carnobacteriaceae</i> , <i>Enterococcaceae</i> ,<br><i>Lactobacillaceae</i> , <i>Leuconostocaceae</i> , <i>Streptococcaceae</i> |
| <i>Clostridia</i>            | <i>Clostridiales</i>                        | <i>Caldicoprobacteraceae</i> , <i>Catabacteriaceae</i> , <i>Clostridiaceae</i> ,<br><i>Eubacteriaceae</i> , <i>Gracilibacteraceae</i> , <i>Heliobacteriaceae</i> ,<br><i>Lachnospiraceae</i> , <i>Oscillospiraceae</i> , <i>Peptococcaceae</i> ,<br><i>Peptostreptococcaceae</i> , <i>Ruminococcaceae</i> ,<br><i>Syntrophomonadaceae</i> , <i>Veillonellaceae</i>   |
|                              | <i>Halanaerobiales</i>                      | <i>Halanaerobiaceae</i> , <i>Halobacteroidaceae</i>  |
|                              | <i>Natranaerobiales</i>                     | <i>Natranaerobiaceae</i>   |
|                              | <i>Thermoanaerobacterales</i>               | <i>Thermoanaerobacteraceae</i> , <i>Thermodesulfobiaceae</i>   |
| <i>Erysipelotrichi</i>       | <i>Erysipelotrichales</i>                   | <i>Erysipelotrichaceae</i>   |
| <i>Thermolithobacteria</i>   | <i>Thermolithobacteriales</i>               | <i>Thermolithobacteriaceae</i>   |
| <b>Phylum Actinobacteria</b> |   |  |
| <i>Actinobacteria</i>        | sottoclassi                                 | Numerose famiglie per ogni ordine  |
|                              | <i>Acidimicrobidae</i>                      | <i>Acidimicrobiales</i>  |
|                              | <i>Actinobacteridae</i>                     | <i>Actinomycetales</i><br><i>Bifidobacteriales</i><br><i>Nitriliruptorales</i><br><i>Actinobacteridae</i> non classificati   |
|                              | <i>Coriobacteridae</i>                      | <i>Coriobacteriales</i>  |
|                              | <i>Rubrobacteridae</i>                      | <i>Rubrobacterales</i><br><i>Solirubrobacterales</i><br><i>Thermoleophilales</i>   |
|                              | <i>Actinobacteria</i> non classificati      |  |
| <b>Phylum Tenericutes</b>    |   |  |
| <i>Mollicutes</i>            | <i>Acholeplasmatales</i>                    | <i>Acholeplasmataceae</i>  |
|                              | <i>Anaeroplasmatales</i>                    | <i>Anaeroplasmataceae</i>  |
|                              | <i>Entomoplasmatales</i>                    | <i>Entomoplasmataceae</i><br><i>Spiroplasmataceae</i>  |
|                              | <i>Haloplasmatales</i>                      | <i>Haloplasmataceae</i>  |
|                              | <i>Mycoplasmatales</i>                      | <i>Mycoplasmataceae</i>  |

## SCHEDA 2.3 ■ I BATTERI GRAM POSITIVI (MONODERMI)

2/2

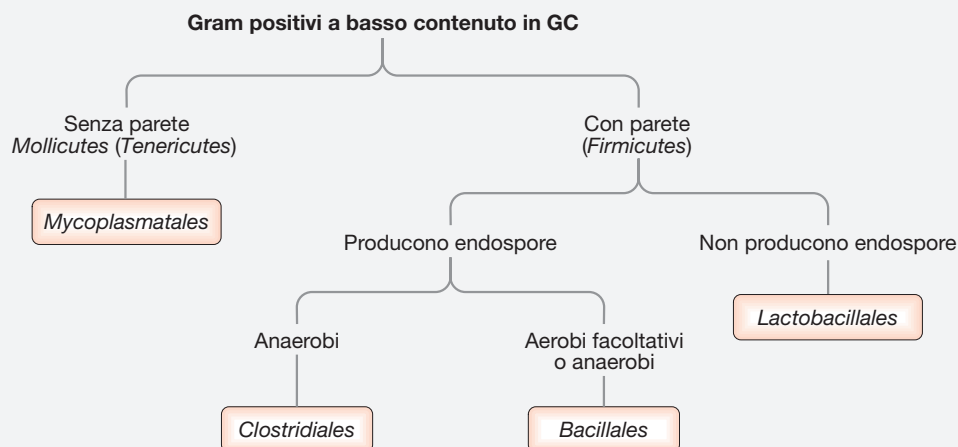
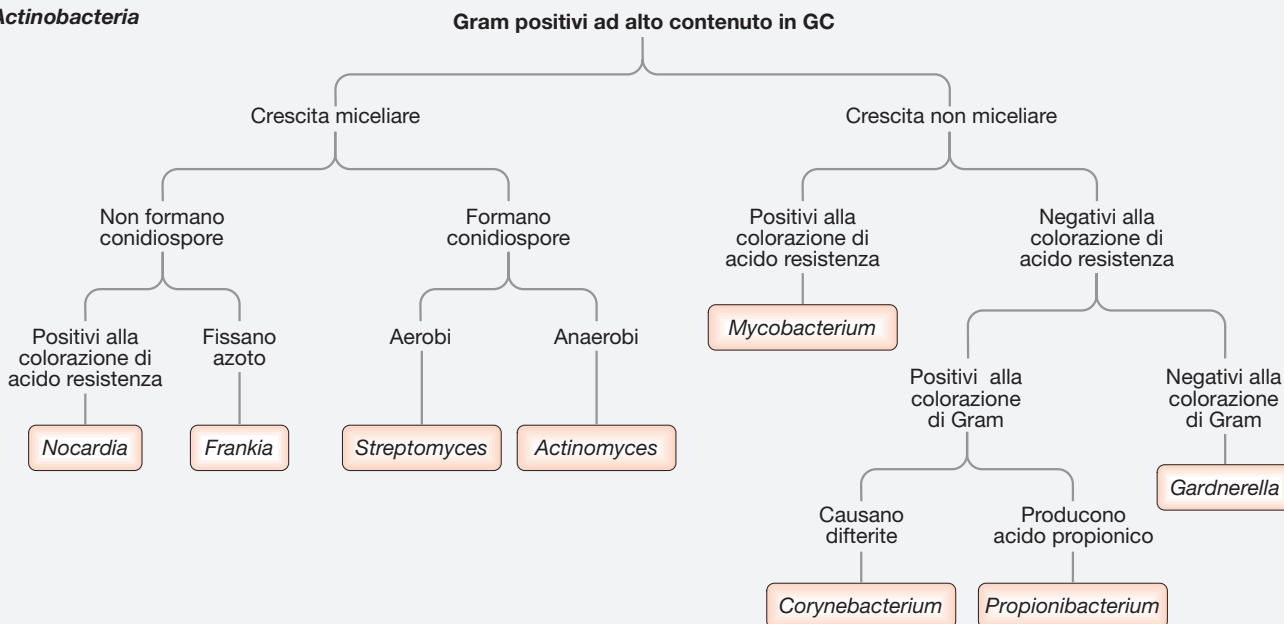
**Firmicutes****Actinobacteria**

Figura S2.3-1 SCHEMA TASSONOMICO DEI PRINCIPALI GENERI DI BATTERI GRAM POSITIVI.

tidoglicano. Gli acidi lipoteicoici sono costituiti da catene di poli-glicerol-fosfato legate a un residuo glicolipidico tramite il quale sono ancorati alla membrana plasmatica (fig. 2.24a). Gli acidi teicoici costituiscono dal 30 al 60% della parete cellulare e sono ritenuti essenziali per il normale funzionamento della cellula. Gli acidi teicuronici, infine, sono polimeri privi di fosforo contenenti *N*-acetil-galattosamina e acido *D*-glucuronico in egual proporzioni (fig. 2.24c).

Questa complessa matrice polianionica, costituita da peptidoglicano, acidi teicoici e teicuronici:

- definisce le caratteristiche chimico-fisiche dell'involucro (porosità, elasticità, resistenza alla tensione);
- controlla il movimento degli ioni (in particolare l'assunzione di cationi metallici) e di altre molecole, antibiotici inclusi;
- regola il movimento e l'attività di proteine periplasmatiche (ad esempio autolisine e adesine) ed extracellulari;
- media l'adesione delle proteine di parete, il riconoscimento da parte di batteriofagi e le molteplici interazioni con l'ambiente esterno, inclusa la risposta immunitaria.

## SCHEDA 11.2 ■ ANTIBIOTICI INIBITORI DELLA TRASCRIZIONE

1/2

Nonostante le notevoli differenze strutturali tra le RNA polimerasi di batteri ed eucarioti, sono note poche classi di molecole capaci di inibire selettivamente la trascrizione nei batteri (Fig. S11.2-1b). Le più note, utilizzate nella pratica clinica, sono le ansamicine e le lipiarmicine, entrambe con attività battericida.

Le **ansamicine**, isolate per la prima volta nel 1957 dall'attinomice *Amycolatopsis mediterranei*, sono così chiamate per la presenza di una catena alifatica che forma una sorta di ansa attorno a un residuo aromatico (naftalene o naftochinone) cui si lega con le due estremità. Appartengono alla famiglia delle ansamicine le **rifamicine**, con gli antibiotici commerciali **rifampicina** e **rifaximina**, derivati semisintetici della rifamicina B con migliori proprietà farmacologiche. Fin dal loro primo impiego clinico, sul finire degli anni '50, le rifamicine si sono dimostrate di grande rilevanza terapeutica come antibiotici ad ampio spettro nella cura di infezioni batteriche da Gram positivi e Gram negativi. Grazie alla loro natura lipofila, le rifamicine sono particolarmente indicate nel trattamento di infezioni sostenute da micobatteri e sono tuttora gli antibiotici di prima linea usati per il trattamento della tubercolosi.

Il bersaglio molecolare della rifampicina è la subunità  $\beta$  dell'RNA polimerasi; legandosi in un sito adiacente al sito attivo dell'enzima, l'antibiotico blocca per effetto sterico l'allungamento della catena di RNA nascente dopo la polimerizzazione dei primi 2-3 nucleotidi. Inoltre, è stato osservato che il legame della rifampicina determina anche cambiamenti conformazionali di tipo allosterico che indeboliscono il legame dell'RNAP con il fattore  $\sigma^{70}$ , limitando ulteriormente l'attività dell'enzima. Studi cristallografici hanno mostrato che l'interazione dell'antibiotico con l'enzima coinvolge 15 aminoacidi; la mutazione di

uno solo di questi può essere sufficiente per rendere il batterio resistente alla rifampicina.

La **lipiarmicina**, nota anche come fidaxomicina o difimicina, è un diglicoside macrociclico. Fu isolata per la prima volta nel 1975 da *Actinoplanes deccanensis* come miscela di due congeneri A e B, e successivamente identificata anche in altri attinomyceti (*Catellatospora* sp., *Dactylosporangium aurantiacum*, *Micromonospora echinospora*). La fidaxomicina è stata approvata nel 2011 per il trattamento di infezioni da *Clostridium difficile*. Il farmaco, attivo contro batteri Gram positivi, non viene assorbito nel circolo sanguigno, per cui è biodisponibile in particolare nel tratto gastrointestinale. Per questo non è adatto per trattamenti a livello sistemico, ma viene usato per curare infezioni causate da squilibri nella flora intestinale.

La lipiarmicina interagisce sia con la subunità  $\sigma^{70}$  sia con la struttura a tenaglia della subunità  $\beta'$  dell'oloenzima RNA polimerasi (fig. 11.3). Questo dominio mobile funge da punto di attacco del fattore  $\sigma$ . Il legame della subunità  $\sigma$  all'RNA polimerasi determina un cambiamento conformazionale dell'enzima che porta alla denaturazione del DNA stampo e alla transizione da complesso binario chiuso a complesso aperto. Questo antibiotico, legandosi all'interfaccia tra la subunità  $\beta'$  e il fattore  $\sigma^{70}$ , impedisce allostericamente il cambiamento conformazionale bloccando il complesso binario nella conformazione chiusa.

Sono noti anche altri inibitori della RNA polimerasi. La **streptolidigina**, antibiotico composto da un acido tetramico di derivazione polichetidica prodotto da *Streptomyces griseoflavus*, inibisce in particolare la pirofosforolisi e l'elongazione della catena di RNA. Mostra una leggera resistenza incrociata con la rifampicina. La **mixopironina**, antibiotico composto da un  $\alpha$ -pirene di derivazione polichetidica prodotto dal mixo-

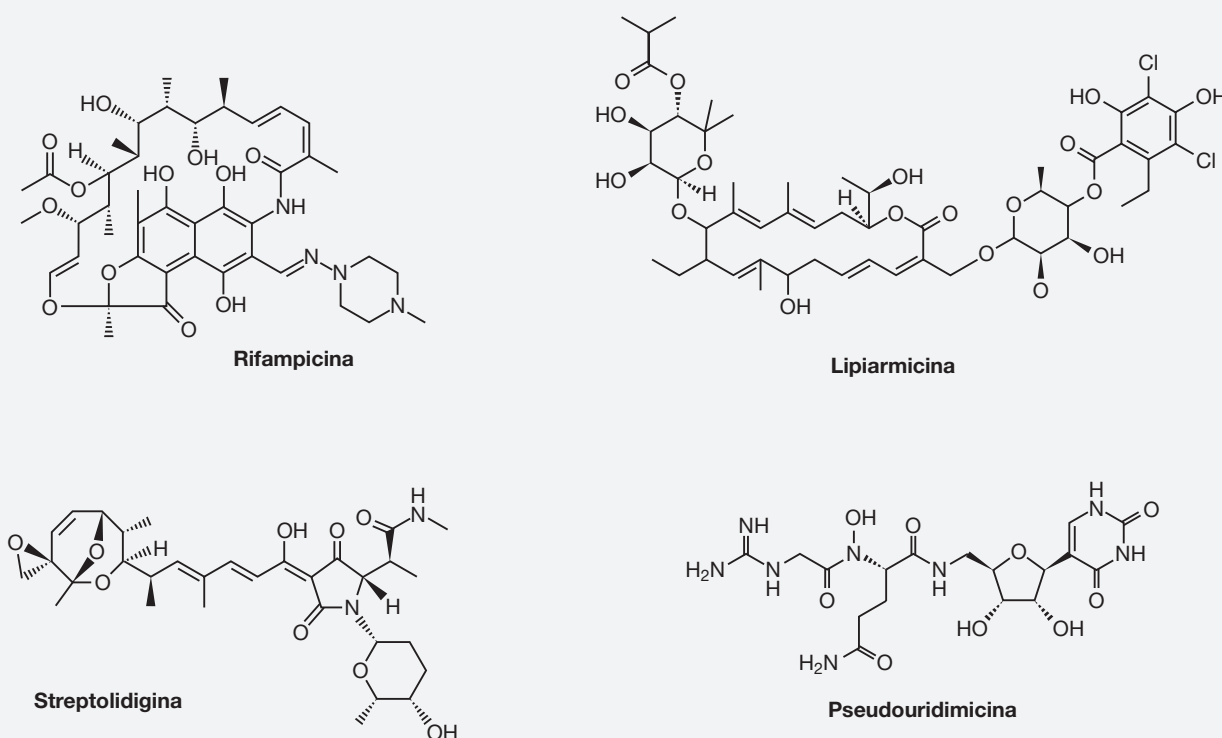


Figura S11.2-1 ALCUNI ANTIBIOTICI INIBITORI DELLA TRASCRIZIONE.



## SCHEDA 11.2 ■ ANTIBIOTICI INIBITORI DELLA TRASCRIZIONE

2/2

batterio *Myxococcus fulvus*, inibisce l'inizio della trascrizione impedendo, come la lipiarmicina ma legandosi a un sito diverso, la transizione da complesso binario chiuso a complesso aperto. La **pseudouridimicina** è un inibitore analogo di nucleosidi (*nucleoside analogue inhibitor*, NAI; ► par. 14.12.2). Questo analogo strutturale dell'UTP compete con il ribonucleoside trifosfato per il legame al sito attivo dell'enzima bloccando l'elongazione del trascritto.

Le profonde differenze strutturali tra RNAP batterica e quelle degli archei ed eucarioti sono evidenziate dal fatto che queste ultime sono insen-

sibili agli antibiotici qui presentati. Al contrario, un noto inibitore specifico per la RNA polimerasi II degli eucarioti è il peptide ciclico  $\alpha$ -amanitina, una tossina fungina.

Come visto per la rifampicina, anche per gli altri antibiotici la **resistenza** è dovuta principalmente a mutazioni nei geni che codificano per le subunità dell'RNA polimerasi. Queste mutazioni possono modificare i residui di contatto dell'enzima con l'antibiotico o residui fiancheggiati, che influiscono sulla conformazione del sito di legame e sull'affinità del legame con l'inibitore.

## 11.3 Traduzione nei batteri

La sintesi proteica, ossia la traduzione della sequenza di nucleotidi dell'mRNA in sequenza di aminoacidi nella proteina, avviene ad opera dei ribosomi. I ribosomi dei batteri sono particelle di dimensioni 70S (il coefficiente di sedimentazione S è un parametro relativo alla velocità di sedimentazione in un mezzo fluido di una particella sottoposta a forza centrifuga ed è funzione della massa e della geometria della particella stessa) composti da RNA e proteine. I ribosomi 70S sono formati dall'unione di due subunità: la subunità 30S, costituita da 21 proteine e dall'RNA ribosomiale 16S, e la subunità 50S, costituita da 31 proteine e dagli RNA ribosomali 23S e 5S (fig. 11.11). Gli *Archaea* hanno ribosomi simili a quelli batterici mentre più marcate sono le differenze strutturali dei ribosomi eucarioti, riassunte in figura 11.11a.

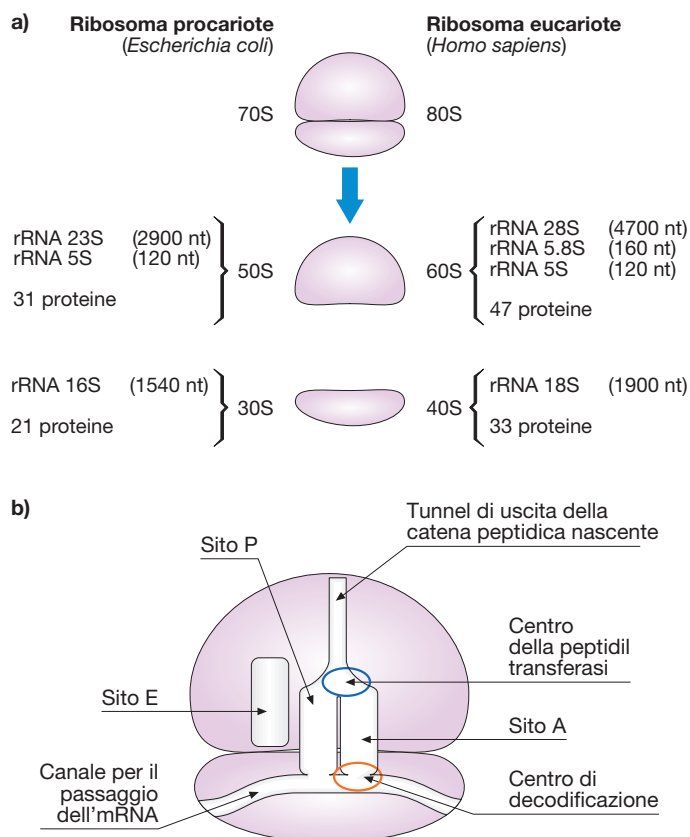
Nei procarioti, dove trascrizione e traduzione avvengono nello stesso comparto cellulare, i due processi si svolgono in modo accoppiato: mentre la RNA polimerasi sta sintetizzando l'mRNA, questo è riconosciuto dai ribosomi che iniziano la traduzione. Questo accoppiamento è molto importante in alcuni aspetti della regolazione dell'espressione genica, come vedremo in seguito. Negli eucarioti, invece, trascrizione e traduzione avvengono in compartimenti separati (rispettivamente nucleo e citoplasma).

Ricordiamo che la relazione tra sequenza di basi nel DNA o nell'RNA e sequenza di aminoacidi nelle proteine è definita da un insieme di "regole" (il cosiddetto **codice genetico**) che stabiliscono la corrispondenza univoca tra una tripletta di basi (detta **codone**) e un particolare aminoacido. Questa corrispondenza è assicurata da un "adattatore", il **tRNA**, che da una parte contiene l'**anticodone** (una tripletta complementare al codone) e dall'altra lega (grazie all'azione degli enzimi aminoacil-tRNA sintetasi) un aminoacido specifico per quel tRNA. Il codice genetico è universale (ossia è sostanzialmente invariato attraverso l'intero albero genetico); questa è una delle evidenze più stringenti circa l'unitarietà del mondo vivente.

Un modello generale che riassume il processo della traduzione nei batteri è riportato in figura 11.12 e qui brevemente illustrato.

### 11.3.1 Inizio della traduzione

L'avvio di un ciclo di traduzione di un messaggero è un processo complesso che richiede l'interazione iniziale di tre elementi: l'mRNA a livello della regione di inizio traduzione (TIR, *translation initiation region*); la subunità 30S del ribosoma (che in questa fase è dissociato dalla subunità 50S) e il



**Figura 11.11 RIBOSOMI PROCARIOTI ED EUCARIOTI.** (a) Composizione dei ribosomi 70S e 80S. (b) Struttura di un ribosoma batterico.

# Biologia dei microrganismi

terza edizione

a cura di  
Gianni Dehò e Enrica Galli

## Risorse online

- Schede di approfondimento
- Tabelle tassonomiche
- Laboratorio simulato di Microbiologia
- Test di autovalutazione
- Ebook

nella sezione dedicata  
a questo libro al sito  
[my.zanichelli.it](http://my.zanichelli.it)  
previa registrazione

Maggiori informazioni  
nelle pagine interne

La terza edizione di *Biologia dei microrganismi* è stata ampiamente aggiornata e migliorata nell'articolazione – con particolare attenzione ai capitoli sulla cellula e le sue strutture e a quelli di genetica – ma conserva intatta quell'impostazione generale che ha determinato il successo delle precedenti edizioni, assai apprezzate nei Corsi di Studio di area biologica.

L'opera accompagna gli studenti ad affrontare in modo completo i programmi di studio degli insegnamenti di Microbiologia generale, e anche i corsi più specialistici di Microbiologia cellulare e Microbiologia molecolare.

La trattazione si concentra principalmente sui microrganismi procarioti (batteri e archei). Tuttavia, in questa nuova edizione aumenta lo spazio dedicato ai virus, così come si rafforzano i richiami alle cellule e ai microrganismi eucarioti per quanto riguarda le differenze nella struttura e nelle funzioni (livello cellulare e rapporti filogenetici). I capitoli dedicati alla genetica dei microrganismi sono stati riorganizzati attraverso numerose schede di approfondimento su temi particolari, disponibili online sul sito del libro.

Il testo è diviso in quattro parti: le prime due, *Struttura e funzioni delle cellule procariote* e *Crescita microbica e metabolismo*, costituiscono le basi della Microbiologia, mentre *Genetica batterica e biologia molecolare* e *Interazioni tra microrganismi e con altri organismi* affrontano aspetti propri della Microbiologia molecolare e cellulare.

Le risorse online sono costituite da: 40 schede, un laboratorio simulato di Microbiologia generale con 16 esercitazioni, centinaia di test di autovalutazione. Il testo è inoltre disponibile in formato elettronico.

DEHO\*BIOLOGIA MICRORGANISMI 3ED(CEA  
ISBN 978-88-08-18623-2



9 788808 186232  
0 1 2 3 4 5 6 7 8 (64R)

Al pubblico € 79,00 •••

In caso di variazione Iva o cambiamento prezzo  
consultare il sito o il catalogo dell'editore

[www.zanichelli.it](http://www.zanichelli.it)