

ЛЕКЦІЯ № 3

Тема: Морфологія й ультраструктура бактеріальної клітини

План

1. Морфологія й розміри бактерій.
2. Ультраструктура бактеріальної клітини.
3. Хімічний склад бактеріальної клітини.

1. Морфологія бактерій

За формою виділяють наступні основні морфологічні групи мікроорганізмів.

1. Кулясті або коки (із грець. *kokos* – зерно, кісточка).
2. Паличкоподібні.
3. Звиті.
4. Ниткоподібні.

Коковидні бактерії (коки) за характером взаєморозташування після поділу підрозділяються на ряд варіантів.

1. **Мікрококи** (від лат. *micros* – малий) – клітини після поділу розходяться й лежать в одній площині. Входять до складу нормальної мікрофлори, перебувають у зовнішньому середовищі. Захворювань у людей не викликають (*Micrococcus albus*, *Micrococcus luteus*).

2. **Диплококи** (з лат. *diplos* – подвійний). Поділ цих мікроорганізмів відбувається в одній площині, утворюються пари клітин, які мають форму квасолі (*Neisseria meningitidis*) або вістря ланцета (*Diplococcus pneumoniae*). Представники сапрофітних мікроорганізмів – *Azotobacter chroococcum*. Серед диплококів багато патогенних мікроорганізмів – гонокок, менінгокок, пневмокок.

3. **Стрептококи** (із грець. *streptos* – ланцюжок, намисто). Поділ здійснюється в одній площині, клітини, що розмножуються, зберігають зв'язок (не розходяться), утворюючи ланцюжок. Це представники нормальної мікрофлори людини (*Streptococcus lactis*). Багато патогенних мікроорганізмів – збудники ангін, скарлатини, гнійних запальних процесів (*Streptococcus pyogenes*).

4. **Тетракоки** (з лат. *tetra* – чотири). Поділ відбувається у двох взаємоперпендикулярних площинах з утворенням тетрад (*Aerococcus*). Медичного значення не мають.

5. **Сарцини** (з лат. *sarcio* – зв'язую). Поділ відбувається в трьох взаємоперпендикулярних площинах, утворюючи тюки (пакети) з 8, 16 і більшої кількості клітин. Часто виявляють у повітрі, ґрунті (*Sarcina lutea*, *Sarcina flava*, *Sarcina ureae*).

6. **Стафілококи** (з лат. *staphyle* – гроно винограду). Діляться безладно в різних площинах, утворюючи скупчення, що нагадують гроно винограду. Викликають численні хвороби, насамперед гнійно-запальні (*Staphylococcus aureus*).

Паличкоподібні форми мікроорганізмів

Найбільш численною й різноманітною групою є бактерії циліндричної форми. Вони діляться на бактерії, бацили й клостридії.

1. **Бактерії** (із грець. *bacteria* – паличка) – палички, що не утворюють спори.
2. **Бацили** (з лат. *bacillus* – паличка) – аеробні спороутворювальні мікроби. Діаметр спор не перевищує діаметр мікробної клітини.
3. **Клостридії** (з лат. *clostridium* – веретеновидний) – анаеробні спороутворювальні мікроби. Діаметр спори більше перетину (діаметра) вегетативної клітини, у зв'язку із чим, клітина нагадує веретено або тенісну ракетку.

Необхідно мати на увазі, що термін «бактерія» часто використовують для позначення всіх мікробів – прокаріот. У більш вузькому (морфологічному) значенні бактерії – паличкоподібні форми прокаріот, що не мають спор.

За аналогією з коками, залежно від їхнього взаємного розташування, паличкоподібні мікроорганізми підрозділяють на наступні групи:

1. **Монобактерії** – під час поділу клітини розташовуються поодинокі (*Escherichia coli*, *Salmonella typhi*, *Pseudomonas sp.*).

2. **Монобацили** – також розташовані по одній, але містять спори (*Bacillus subtilis*, *Clostridium tetani*).

3. **Дуплобактерії** – розташовуються попарно (*Klebsiella pneumoniae*).

4. **Дуплобацили** – парне розташування бацил.

5. **Стрептобактерії** – аспорогенні палички, які розташовуються у вигляді ланцюжка (*Haemophilus ducrey*).

6. **Стрептобацили** – спороутворювальні мікроорганізми, клітини розташовані у вигляді ланцюжка (*Bacillus anthracis*).

Звивисті (спіралеподібні) форми мікроорганізмів. До них відносять вібріони, спірили й спірохети, які відрізняються не тільки діаметром клітин, але й кількістю і характером завитків.

1. **Вібріони** й кампілобактерії (із грец. *vibrio* – згинаюся) – мають один вигин, можуть бути у формі коми, короткого завитка (*Vibrio cholerae* – холерний вібріон).

2. **Спірили** (із гр. *speira* – вигин, згин, спіраль) – мають 3–5 великих завитків, що надають їм форму штопора (*Spirillum minor*). До цієї групи належать кампілобактерії й гелікобактерії.

3. **Спірохети** (із гр. *speira* – завиток, *haite* – грива, волосся) – мають різну кількість завитків, аксостиль – сукупність фібрил, специфічний для різних представників характер руху й особливості будови (особливо кінцевих ділянок). З великої кількості спірохет найбільше медичне значення мають представники трьох родів – *Borrelia* (*Borrelia recurrentis* – викликає поворотний тиф), *Treponema* (*Treponema pallidum* – сифіліс), *Leptospira* (*Leptospira interrogans* – лептоспіроз).

Нитчасті форми

Це переважно водні паличкоподібні одноклітинні й багатоклітинні організми, нитки яких утворені безліччю клітин, поєднаних за допомогою слизу, чохлаїв, плазмодесм. Нитки трихомних бактерій можуть вільно плавати в товщі води (ціанобактерії) або бути прикріпленими до субстрату (*Thiothrix nivea*).

Крім описаних форм, які переважають серед бактерій, відомі клітини інших типів: клітини з виростами (простеки); булавоподібної форми; веретеноподібні; ланцетоподібні; розгалужені й нерозгалужені нитчасті форми; у формі зірки, червоподібні й інші. Вони беруть участь у процесах біодеструкції різних речовин.

Розміри мікроорганізмів

Вищі протисти мають розміри близько 100 мкм (межа видимості ока – 70-80 мкм). Дріжджі – мають розміри в межах 10 мкм, а більшість бактерій має розміри 0,5-3 мкм. Деякі бактерії мають відмінності за шириною і довжиною. Так довжина клітини спірохет може досягати 500 мкм, при поперечному перерізі 5 мкм. Найдрібніші прокаріоти – *мікоплазми* мають діаметр 0,1-0,15 мкм, що можна порівняти з вірусами.

2. Ультроструктура бактеріальної клітини

У будові бактеріальної клітини розрізняють 3 основні частини: поверхневі структури, клітинна оболонка й цитоплазма.

Обов'язковими органоїдами є: ядерний апарат, цитоплазма, цитоплазматична мембрана.

Необов'язковими (другорядними) структурними елементами є: клітинна стінка, капсула, спори, пілі, джгутики.

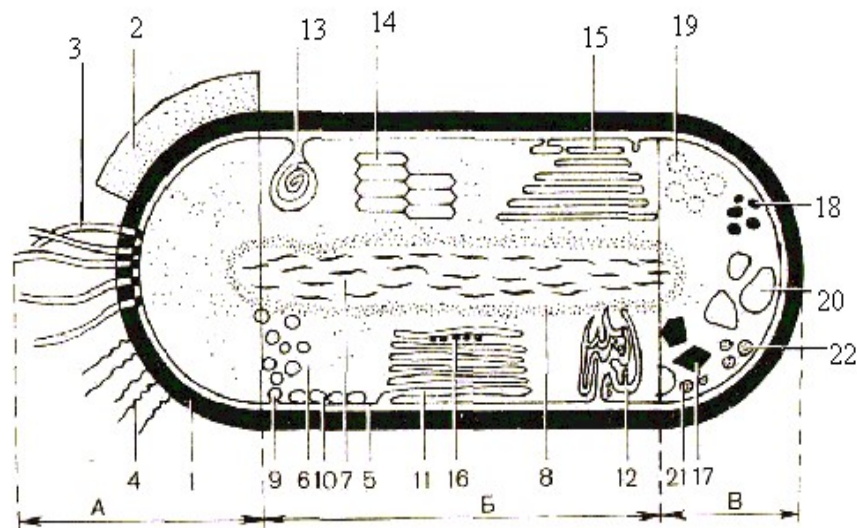


Рис. 1. Схематична будова прокариотної клітини:

А – поверхневі структури: 1 – клітинна стінка; 2 – капсула, або слизовий шар; 3 – джгутики; 4 – фімбрії;

Б – цитоплазматичні структури: 5 – цитоплазматична мембрана; 6 – цитоплазма; 7 – нуклеоїд; 8 – рибосоми; 9 – хроматофори; 10 – везикули; 11 – пластинчасті тилакоїди; 12 – трубчасті тилакоїди; 13 – мезосома; 14 – аеросоми; 15 – ламелярні структури; 16 – карбоксисоми;

В – запасні речовини: 17 – поліфосфати; 18 – полісахариди; 19 – полі-β-оксимасляна кислота; 20 – включення сірки; 21, 22 – жирові краплі (Г. Шлегель, 1972).

Поверхневі структури. До них відносять капсулу, слизові чохла, джгутики, мікроворсинки. Наявність або відсутність їх є постійною ознакою, яка враховується при ідентифікації.

Капсула – слизисте утворення, що оточує клітину, пов'язана із клітинною стінкою аморфна будова, що й має (> 0,2мкм – макрокапсула, <0,2 мкм – мікрокапсула).

До складу капсули входять в основному полісахариди, у р. *Bacillus* – поліпептид.

Функції:

1. захист від механічних ушкоджень;
2. резерв запасних речовин;
3. захист від дії антибіотиків, фагів.

Якщо слизиста речовина легко відділяється від клітинної стінки, то говорять про слизові шари.

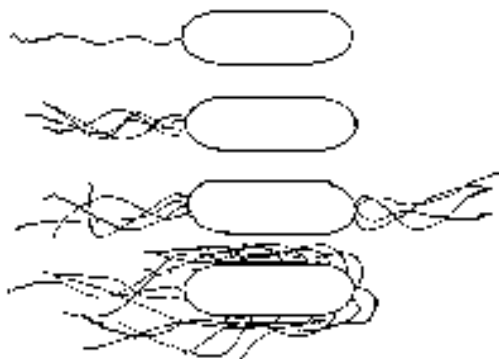
Слизові чохла. Мають тонку структуру. Часто складаються з декількох шарів з різною будовою. Склад: цукру – 36%, білки – 27%, ліпіди – 5%, фосфор – 0,5%.

Функції:

1. захист від механічних ушкоджень;
2. захист від висихання;
3. осмотичний бар'єр;
4. бар'єр від фагів;
5. джерело запасних речовин.

Джгутики забезпечують рухливість бактерій. Це довгі ниткоподібні структури діаметром 12–13 нм і довжиною 6–80 мкм. Джгутики утворені білковими структурами, які спірально або подовжньо укладаються навколо порожньої серцевини у вигляді циліндра. Білок джгутиків – **флагелін** – здатний скорочуватися, чим він відрізняється від інших білків бактеріальної клітини. Джгутики прикріплюються до базального тільця, яке розташоване в оболонці бактеріальної клітини. Утворення джгутиків кодується генами і є постійною ознакою певного виду. Тому рухливість ураховується при ідентифікації. За кількістю й розміщенням джгутиків бактерії діляться на групи:

- монотрихи – один джгутик, розташовується на полюсі клітини (*холерний вібріон*);
- лофотрихи – пучок джгутиків перебуває на одному кінці клітини (*синегнійна паличка, хелікобактерії*);
- амфітрихи – один або пучок джгутиків розміщується на двох полюсах клітини (*спірили*);
- перитрихи – джгутики розміщуються по всій поверхні клітини (*протей, сальмонели, ешерихії, клостридії*).



Різне розташування джгутиків у бактерій
(зверху вниз: монотрих, лофотрих, амфітрих, перитрих)

Рухливість бактерій визначають за допомогою **мікроскопічного** методу – фазово-контрастна або темнопільна мікроскопія «розчавленої» або «висячої» краплі; або **бактеріологічного** методу – посів уколком у стовпчик напіврідкого агару: для рухливих бактерій характерний дифузійний ріст, середовище стає мутним, а нерухливі бактерії ростуть тільки по ходу уколу, середовище залишається прозорим. Монотрихи – най«швидкохідні» серед бактерій.

Мікрворсинки. До поверхневих структур прокариотної клітини належать ворсинки. Вони в 10 разів коротші джгутиків і на рухливість бактерій не впливають. Розрізняють два типи мікрворсинок: 1) фімбрії, або війки; 2) кон'югативні, або донорські (статеві *F-пілі*).

Фімбрії (англ. *fimbria* – бахрама) – короткі тонкі волоски, розміром 0,3–4 мкм, від 10 шт. до декількох тисяч. Вони є чинником патогенності. За допомогою їх бактерії прикріплюються до чутливих клітин (адгезія), де потім розмножуються (колонізація).

F-пілі (англ. *pile* – волосок) – довгі тонкі ниткоподібні структури. На одній клітці їх може бути 1–2. Вони є апаратом для кон'югації в бактерій. F-пілі забезпечують контакт між клітиною-донором і клітиною-реципієнтом, а також передачу спадкової інформації, що міститься в **плазмідах**.

Мікрворсинки – це білкові структури, однак білки джгутиків, фімбрій і пілей різні за складом і властивостями.

Клітинна оболонка. Складається із *клітинної стінки* та *цитоплазматичної мембрани*.

Клітинна стінка. Клітинна стінка є обов'язковим структурним елементом бактеріальної клітини. Виключення становлять мікоплазми й *L-форми* бактерій. Володіючи високим ступенем еластичності й пружності, клітинна стінка витримує внутрішньоклітинний тиск. Клітинна стінка слугує механічним бар'єром між протоплазмою й зовнішнім середовищем, надає клітинам певну форму, визначає здатність утримання або вимивання барвників, дає можливість клітині існувати в гіпотонічних розчинах.

Клітинна стінка становить 5–50% сухих речовин клітини, має два шари: внутрішній (ригідний) і поверхневий (пластичний). *Ригідний* складається з пептидоглікану, а *пластичний* – з ліпополісахаридопротейного комплексу.

Функції:

1. механічний бар'єр між протопластом і зовнішнім середовищем;
2. надає клітині певну форму;
3. захищає клітину від надлишку води (осмотична рівновага);
4. бере участь у процесах росту й поділі клітини;
5. є чинником патогенності;
6. визначає антигенну структуру бактерій (у грамнегативних бактерій – *ліпополісахарид*, у грампозитивних – *тейхоеві кислоти*).

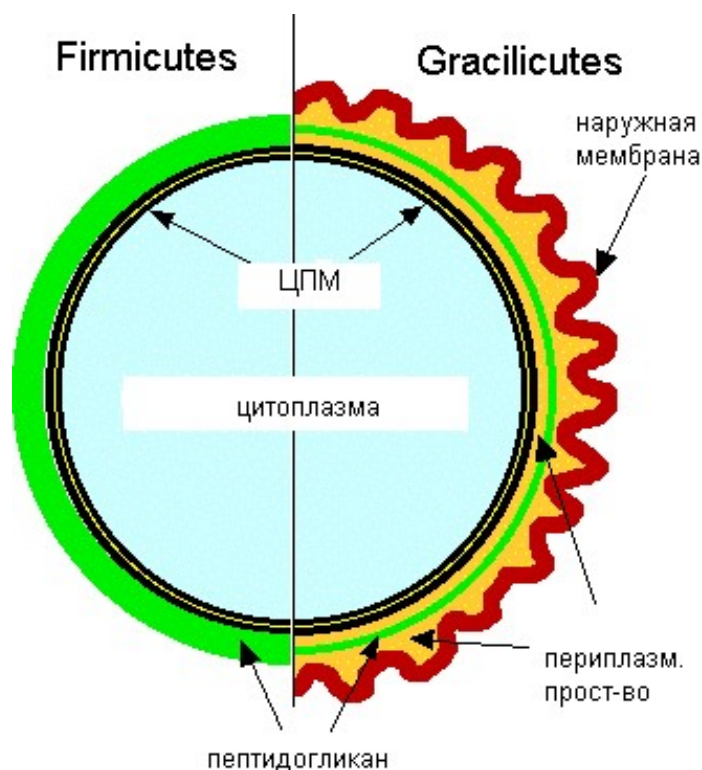
Клітинна стінка в різних видів відрізняється за будовою. Це важлива діагностична ознака: залежно від будови клітинної стінки прокариоти діляться на дві великі групи – **грампозитивні** та **грамнегативні** бактерії.

У грампозитивних бактерій більше виражений *ригідний шар*, він складається з **пептидоглікана**, який є тільки в прокариот. Пептидоглікан має структуру молекулярної сітки. У клітинній стінці його може бути 5-6 шарів.

Пептидоглікан становить 80–90 % сухої речовини клітинної стінки. Це складний дволанцюговий полімер, який складається з N-Ацетилглюкозоаміна й N-Ацетилмурамової кислоти. Вони зв'язані β -1, 4-глікозидними зв'язками. До складу клітинної стінки входять *тейхоеві кислоти* – полімер на основі рибіту (5-атомного спирту) і гліцерину. Залишки спиртів з'єднані фосфодіефірними зв'язками, а гідроксильні групи заміщені D-Аланіном. Тейхоеві кислоти є головними поверхневими агентами грампозитивних бактерій. Також до складу мембрани входять полісахариди (2%), білки, ліпіди. Білки визначають антигенні властивості і є факторами патогенності. Клітинна стінка більшості грампозитивних бактерій не містить ліпідів, але деякі мають їх багато (у збудника туберкульозу – 40%). Ці ліпіди токсичні для макроорганізму.

У *грамнегативних бактерій* виражені *пластичний і ригідний шар*. Ригідний шар тонкий, до його складу практично не входить пептидоглікан (3-5%). Немає й тейхоевих кислот. До складу пластичного шару входять ліпополісахарид, ліпопротеїди, білки, які мозаїчно зплітаються між собою.

Ліпополісахарид (ендотоксин) запускає синтез близько 20 сполук, що проявляють хвороботворний вплив на макроорганізм, будучи для нього чужорідним. Він викликає ознаки загальної інтоксикації: підвищення температури, зниження артеріального тиску, загальну слабкість, головний біль.



Поверхнева мембрана входить до складу клітинної стінки грамнегативних бактерій. Вона має, як і будь-яка біологічна мембрана, два шари фосфоліпідів. У зовнішньому шарі частина фосфоліпідів замінена молекулами ліпополісахариду й білків (їх більш 10). Білки є рецепторами для фагів, коліцинів, донорських мікророслин.

Поверхнева (зовнішня) мембрана клітинної стінки грамнегативних бактерій є бар'єром, через який не можуть проникати великі макромолекули речовин, а це є одним з механізмів стійкості грамнегативних бактерій до дії різних хімічних речовин, ферментів і антибіотиків.

На зовнішній поверхні клітинної стінки є:

1. специфічні рецептори для фагів;
2. антигени (у *грампозитивних* бактерій – тейхоеві кислоти, у *грамнегативних* – ліпополісахарид);
3. макромолекули, що забезпечують міжклітинну взаємодію при кон'югації й при взаємодії із клітинами тканин вищих організмів.

Клітинна стінка *грамнегативних* (грацилікотних) значно розширює коло функцій, тому що здійснює роль додаткового клітинного бар'єра, має додаткові специфічні й

неспецифічні канали (дифузійні пори), перешкоджає проникненню до клітини токсичних речовин. Патогенних бактерій більше серед грамнегативних бактерій.

Структурну диференціацію клітинної стінки грамнегативних бактерій слід розглядати як більш високий щабель еволюційного розвитку прокариот.

Грампозитивні й грамнегативні бактерії мають більше 20 відмінностей. Основні відмінності наведені в таблиці.

Таблиця 1

Відмінні ознаки грампозитивних і грамнегативних бактерій

Грамнегативні бактерії	Грампозитивні бактерії
Клітинна стінка чітко ділиться на два шари.	Клітинна стінка має однорідну структуру.
Зафарбовуються за методом Грама в малиновий колір.	Зафарбовуються за методом Грама у фіолетовий колір
Клітинна стінка тонше, має більш складну будову.	Клітинна стінка товстіше, має більш просту будову
Уміст пептидоглікана 3-5% маси клітинної стінки.	Уміст пептидоглікана до 90 % маси клітинної стінки.
Малочутливі до йоду, пеніциліну, лізоциму.	Чутливі до йоду, пеніциліну (мішенню є пептидоглікан).
Клітинна стінка містить ліпополісахарид (ендотоксин).	Не містять ліпополісахарид. Більшість мікроорганізмів утворюють екзотоксин.
Не містять тейхоевих кислот.	Містять тейхоеві кислоти.

При фарбуванні по Граму грампозитивні бактерії забарвлюються в синій або фіолетовий колір, а грамнегативні – червоний або рожевий.

- Більшість коків грампозитивні;
- р. *Pseudomonas* – грамнегативні палички;
- р. *Bacillus*, р. *Clostridium* – грампозитивні;
- міксобактерії, флексобактерії (ковзні) – грамнегативні, клітинна стінка дуже тонка, відсутні зшивки в пептидоглікановому шарі;
- метанутворюючі, галофіли, ацедофільно-термофільні бактерії – грампозитивні, стінка товста 500 нм, клітинна стінка тільки з білка або полісахариду;
- мікоплазми – паразити – клітинної стінки немає.

Мікобактерії – належать до *фірмакутних бактерій*, у яких муреїн замість ацетилмурамової кислоти містить N-Гліколілмурамову кислоту. *Характерним компонентом оболонки мікобактерій є міколові кислоти.*

Міколові кислоти надають клітинній поверхні гідрофобності і кислотостійкості, здатність до використання гідрофобних субстратів (парафінів нафти), тобто визначають механізм важливого адаптаційного процесу.

L-Форми бактерій

Клітинну стінку бактерії можуть втрачати під дією антибіотиків або лізоциму. При обробці *грампозитивних* бактерій ферментами, що руйнують пептидоглікан, виникають структури повністю позбавлені клітинної стінки – **протопласти**. Обробка *грамнегативних* бактерій лізоцимом руйнує тільки шар пептидоглікану, не руйнуючи повністю зовнішньої мембрани; такі структури називають **сферопластами**. Протопласти й сферопласти мають сферичну форму (ця властивість пов'язана з осмотичним тиском і характерна для всіх безклітинних форм бактерій), їх інакше називаються **L-формами** бактерій, оскільки вперше були виявлені в інституті ім. Лістера (L – перша буква назви

інституту).

L-форми набувають здатності довгостроково перебувати в організмі хазяїна, підтримуючи повільне протікання інфекційного процесу. Втрата клітинної стінки робить *L-форми* нечутливими до антибіотиків, антитіл і різним хіміопрепаратам

Цитоплазматична мембрана (ЦПМ) – покриває цитоплазму. Вона напівпроникна і є осмотичним бар'єром. На ній виявлені системи, що беруть участь у синтезі різних речовин, у тому числі ферментів і токсинів. Через ЦПМ здійснюється транспорт речовин у клітину й із клітини. Внаслідок інвагінації (вп'ячування) мембрани утворюються **мезосоми**, які виконують функцію мітохондрій, беруть участь у синтезі мембрани, поділі клітини й спороутворенні.

У грамнегативних бактерій між клітинною стінкою й цитоплазматичною мембраною є *периплазматичний простір*. Периплазматичний простір відіграє роль резервуара гідролітичних ферментів, які розщеплюють макромолекули, що надходять до клітини, на більш дрібні фрагменти й у такий спосіб полегшують транспорт цих речовин усередину клітини.

Склад – білково-ліпідний комплекс:

1. білки – 50-75%;
2. ліпіди – 5-45% (фосфоліпіди) – похідні гліцерину;
3. вуглеводи – цукри.

Функції:

1. роль осмотичного бар'єра;
2. транспорт речовин до клітини;
3. синтез, азотфіксація, хемосинтез;
4. мембрана – один з компонентів апарата генерування електричних потенціалів,
5. у мембрані розташовані ферментні комплекси.

Цитоплазма – складна колоїдна система, що містить *нуклеоїд, плазмід, рибосоми, інші включення*.

Фракція цитоплазми, яка має гомогенну консистенцію і містить макромолекули розчинних РНК, ферментних білків, продуктів і субстратів метаболізму, дістала назву **цитозоля**.

Нуклеоїд. Відмінність прокаріот від еукаріот у відсутності ядра. ДНК представлена у вигляді *нуклеоїду*. У них немає ядерної мембрани. ДНК у бактеріальній клітині займає центральну частину.

Уся генетична інформація прокаріот утримується в одній молекулі кільцевої ДНК, яка називається бактеріальною хромосоною. Довжина молекули в розгорнутому виді більше 1 мм, тобто в 1000 більше довжини клітини.

Це суперупорядкована компактна структура, прикріплена в одній ділянці до ЦПМ або *мезосоми*. З цієї ділянки починається реплікація. Часта дія рН, температури, металів, іонізуючого випромінювання викликає утворення великої кількості копій хромосом, які, після усунення дії фактора, зникають.

ДНК прокаріот має таку саму структуру як і в еукаріот. Компліментарність А+Т и Ц+Г. ДНК несе безліч негативних зарядів, тому, що є безліч іонізованих гідроксильних груп у фосфатних залишках. Вони нейтралізуються в еукаріот білками-гістонами (основні). У прокаріот (майже в усіх) гістонів немає, а є поліаміни (спермін і спермідин), а також іони Mg^{2+} .

ДНК–реплікація. Цей процес завжди передуює поділу клітини. Ділянка прикріплення до ЦПМ є точкою початку реплікації. Поділ клітини – рівновелике бінарне поперечне – призводить до утворення двох однакових дочірніх клітин.

Нуклеоїд – основний носій інформації про властивості клітини й основний фактор передачі.

Плазмід. Існують у цитоплазмі в сотні разів коротші ДНК – позахромосомні фактори спадковості – *плазмід* (1958 р. Жакоб, Вольман). Вони передають додаткові властивості, пов'язані з розмноженням, стійкістю до антибіотиків, хворобочинністю, редукцією ксенобіотиків тощо. *Плазмід* передаються під час кон'югації й поділу бактеріальної клітини.

Рибосоми – округлі рибонуклеопротеїнові тільця діаметром 15-20 нм, вільно розміщені в цитоплазмі бактерій і складаються з 40% з білка й на 60% із РНК. У бактеріальній клітині 5000 – 50000 рибосом. Кількість рибосом залежить від інтенсивності синтезу (у *E. coli* – 150000). Співвідношення РНК/білок у рибосомах *E. coli* 2:1, у інших може бути зрушене в бік білка.

Рибосоми прокариот мають константу седиментації 70 S, від чого дістали назву 70 S-частинок. Вони складаються з 2 суб'єдиниць: малої 30S і великої 50S. 30S суб'єдиниця складається з 1 молекули 16S РНК і переважно з 1 молекули кожного з білків 21 виду. Велика 50S суб'єдиниця – містить 2 молекули РНК (23S + 5S) та по одній копії білків 34 видів. Більшість рибосомальних білків виконують структурну функцію. Під час синтезу білка рибосоми набувають форми агрегатів, які мають назву *полірибосоми* (полісоми).

Внутрішньоцитоплазматичні включення

У цитоплазмі прокариот різних видів є також включення, відособлені білковою мембраною, що функціонують як структури. До них належать *тилакоїди*, *хлоросоми*, *фікобілісоми*, *аеросоми*, *магнітосоми* й *карбокисоми*.

До включень, у яких відсутня мембрана, належать ті, які є місцем запасання живильних речовин і концентрування продуктів метаболізму. За консистенцією вони бувають рідкі, щільні й газоподібні.

1. Включення, що функціонують як структури

Тилакоїди. Мембранні фотосинтезуючі структури, що містять хлорофіл і каротиноїди, за допомогою яких здійснюється фотосинтез. Складаються з білків і ліпідів.

Хлоросоми – внутрішньоплазматичні включення, що беруть участь у процесах фотосинтезу зелених бактерій. Мають форму пухирців 100–150x25–70 нм, оточені одношаровою щільною білковою мембраною товщиною 2–3 нм. Містять *бактеріохлорофіли*.

Фікобілісоми – характерні для ціанобактерій. Мають напівсферичну форму й розташовуються правильними рядами на зовнішній поверхні фотосинтетичної мембрани. Містять *фікобіліпротеїни* – водорозчинні пігменти білкової природи.

У пурпурових сіркобактерій фотосинтезуючі пігменти – *бактеріохлорофіл*.

Карбокисоми. Деякі бактерії (фототрофні й хемолітотрофні еубактерії) мають структури у вигляді багатокутника – *карбокисоми*. Вони оточені одношаровою мембраною білкової природи й містять рибулозодифосфаткарбоксілазу – фермент, що бере участь у процесі фіксації CO₂ у відновному пентозофосфатному циклі.

Включення, що мають пристосувальне значення – аеросоми й магнітосоми.

Аеросоми. Клітини ряду водних бактерій містять наповнені газом структури – *газові вакуолі* (ціанобактерії, пурпурні, галобактерії, кластридії й ін.). Виконують функцію регуляторів «плавучості» цих бактерій, завдяки чому вони можуть займати в товщі води більш вигідне положення щодо освітлення, вмісту кисню й живильних речовин.

Магнітосоми – виявлені в клітинах бактерій, яким властивий магнітотаксис, тобто здатність переміщатися уздовж ліній магнітного поля. Являють собою частинки Fe_3O_4 , оточені мембраною. Мають різну форму й різне розміщення в клітинах.

2. Включення, що виконують роль запасних речовин

До включень, що виконують роль запасних речовин, належать полісахариди, ліпіди, поліпептиди, поліфосфати й ін. Їхня присутність у клітині пов'язане з фізичними й хімічними умовами середовища й вони не є постійною ознакою мікроорганізмів. Багато включень складаються із сполук, які служать для мікроорганізмів джерелом енергії й вуглецю.

1. *Включення полісахаридної природи:* глікоген, крохмаль або гранульоза. Слугують для мікроорганізмів джерелом енергії й вуглецю.

2. *Ліпіди:* гранули й крапельки жиру (полімер β -оксимаєляної кислоти). Нагромадження ліпідів відбувається в середовищі, що містить надлишок вуглецю й з низьким змістом азоту.

3. *Поліфосфати* – волютин (метахроматинові гранули), складаються з поліфосфатів і служать внутрішньоклітинним резервом фосфору. Використовується клітиною як джерело фосфору й енергії. Волютин утворюється в клітині при культивуванні на середовищах багатих гліцерином або вуглеводами. Нагромаджується в клітинах оцтовокислих, молочнокислих, азот фіксуєуючих та ін. видів бактерій.

4. *Включення поліпептидної природи* (у ціанобактерій), містять аспарагінову кислоту й аргінін – джерело азоту при його дефіциті в середовищі.

3. Включення, що належать до продуктів клітинного метаболізму

Кристалоподібні включення білкової природи – ромбовидної, кубічної й ін. форми.

Для багатьох сіркобактерій характерне відкладання в клітинах *молекулярної сірки* як продукту клітинного обміну (у вигляді напіврідких крапельок). Для *аеробних* тіонових бактерій, що окиснюють сірководень, сірка є джерелом енергії, а для *анаеробних* фотосинтезуючих сіркобактерій вона є донором електронів.

Спори

Спороутворення – спосіб збереження певних видів бактерій у несприятливих умовах середовища. У бактерій існує два типи спор: *ендоспора* й *екзоспора*. Під *ендоспорою* розуміють спочиваєую форму бактеріальної клітини, що дозволяє їй зберігати свою спадкоємну інформацію в несприятливих умовах зовнішнього середовища. Ендоспору частіше називають просто спорою.

Ендоспори утворюються в цитоплазмі, являють собою клітини з низькою метаболічною активністю й високою стійкістю (*резистентністю*) до висушування, дії хімічних факторів, високої температури й інших несприятливих факторів навколишнього середовища.

Функція спори полягає в захисті бактерій від несприятливих фізико-хімічних факторів зовнішнього середовища (несприятлива температура, рН тощо). Активний

спорогенез бактеріальної культури починається також при виснаженні поживного середовища.

Спори – тільки сферичної або еліптичної форми, стійкі до впливу несприятливих факторів. Вони переломлюють світло й чітко видимі у світловому мікроскопі. Характеризуючи принцип будови спори, можна сказати, що вона являє собою ДНК, оточену багат шаровою оболонкою – *кортексом*, який складається з пептидоглікану певної структури.

Спори утворюються бактеріями при знаходженні поза людським організмом, у тому числі при культивуванні на штучних живильних середовищах. Висока стійкість спор (у деяких видів вони можуть зберігатися сторіччями) обумовлена, насамперед, їх високою термостійкістю. Ця властивість забезпечується особливою хімічною будовою спори:

1) спора практично позбавлена вільної води. Усі молекули води в її складі перебувають у хімічно зв'язаному стані;

2) хімічний склад спори, на відміну від вегетативної бактеріальної клітини, відрізняється високим умістом кальцію;

3) до складу спори входить *дипіколінова* кислота. Цього з'єднання немає у вегетативній бактеріальній клітці. *Кальцієві солі дипіколінової кислоти* (піридин-2, 6-дикарбонова кислота), а також комплекс катіонів Mg, Mn, K, що входять до складу оболонок спори, надають їм високої термостійкості;

4) білок, що входить до складу спори, відрізняється за своєю будовою від білка вегетативної бактеріальної клітини. Особливий амінокислотний склад білків спор також обумовлює їх стійкість до високої температури.

5) пептидоглікан, що входить до складу кортексу спори, також відрізняється за своїм хімічним складом від пептидоглікану клітинної стінки вегетативної бактеріальної клітини, що, у свою чергу, обумовлює його стійкість до високої температури.

При світловій мікроскопії часто використовують метод виявлення спор за *Ожешком*. Для контрастного виявлення спор використовують метод фарбування *по Цілю-Нильсену* або його модифікації.

Спори утворюють бактерії родів *Bacillus*, *Clostridium*, *Desulfotomaculum*, окремі коки й спірили. Як правило, утворюється тільки одна спора. Однак у *Clostridium* виявлено 2–3 спори.

Розташування й розміри спор у різних мікроорганізмів відрізняється, що має диференційно-діагностичне (таксономічне) значення.

Розташування спор: *центральне*; *субтермінальне* (ближче до одного з кінців клітини); *термінальне*.

Діаметр спори рівний або більше діаметра клітини. У бацил (бактерій, що належать до роду *Bacillus*) спори не перевищує діаметр бактеріальної клітини (бацилярний тип спороутворення). У клостридіїв (бактерій, що належать до роду *Clostridium*) діаметр спори більше діаметра бактеріальної клітини (клостридіальний тип), термінальне розміщення спор – спори містяться на кінцях паличок (плектридіальне спороутворення).

Основні фази «життєвого циклу» спори – *споруляція* (включає підготовчу стадію, стадію *проспори*, утворення оболонки, дозрівання й спокою) і *проростання*, що закінчується утворенням вегетативної форми. Процес спороутворення генетично обумовлений. Спора виходить у зовнішнє середовище при розриві клітинної стінки. Спочатку набрякає, а потім розривається й з'являється ростова трубка, яка подовжується й починає ділитися.

У процесі **утворення спори** виділяють п'ять стадій.

1. На першій стадії навколо нуклеоїда утворюється ущільнена ділянка цитоплазми, формуючи так звану *спорогенну зону*.

2. На другій стадії відбувається ізолювання спорогенної зони від іншої частини цитоплазми, що супроводжується появою перегородки внаслідок інвагінації цитоплазматичної мембрани, у результаті чого утворюється **проспора**.

3. На третій стадії формується **кортекс**.

4. На четвертій стадії з'являється зовнішня оболонка, що містить *дипіколінову кислоту*.

5. І, нарешті, на п'ятій стадії вегетативна частина клітини відмирає.

Процес **проростання спори** також здійснюється в п'ять стадій.

1. Спочатку відбувається набрякання спори, викликане збільшенням у її складі кількості вільної води.

2. Це уможливує активацію в спорі ферментативних процесів.

3. Ферменти руйнують щільні оболонки спори.

4. Зі спори виходить ростова трубка, на основі якої формується протопласт вегетативної бактеріальної клітини.

5. І на останній стадії проростання спори в новоутвореній бактеріальній клітині синтезується клітинна стінка.

На відміну від ендоспори **екзоспора** слугує не для збереження генетичного матеріалу бактеріальної клітини при несприятливих умовах зовнішнього середовища, а для розмноження. За допомогою екзоспор розмножуються, наприклад, ґрунтові актиноміцети – стрептоміцети. Внаслідок цього екзоспори відрізняються за своїми властивостями від просто спор (тобто ендоспор):

1) у порівнянні з ендоспорою екзоспора менш стійка в зовнішньому середовищі;

2) екзоспора, як виявляється з її назви, утворюється не всередині, а поза бактеріальною клітиною. Одна бактеріальна клітина утворює не одну, а багато екзоспор.

Цисти – спочиваючі клітини – не є спорами (*Azotobacter*, *міксобактерії*, *спірохети*).

Форми бактерій, що не культивуються

У багатьох видів грам негативних бактерій, що не утворюють спор, існує особливий пристосувальний стан – **форми, що не культивуються**. Вони мають низьку метаболічну активність й активно не розмножуються, тобто не утворюють колоній на щільних живильних, середовищах при посівах не виявляються. Мають високу стійкість і можуть зберігати життєздатність протягом декількох років. Не виявляються класичними бактеріологічними методами, виявляються тільки за допомогою генетичних методів (методом *полімеразної ланцюгової реакції* – ПЦР).

3. Хімічний склад бактеріальної клітини

Клітина – універсальна одиниця живої матерії. За хімічним складом істотних відмінностей прокаріотичних і еукаріотичних клітин немає.

Хімічні елементи, що входять до складу живої матерії, можна розділити на три основні групи.

1. *Біогенні* хімічні елементи (С, О, N, H). На їхню долю припадає 95% сухого залишку, у т.ч. 50%- С, 20%- О, 15%- N, 10%- H).

2. *Макроелементи* – P, S, Cl, K, Mg, Ca, Na. Їхня частка складає близько 5 %.

3. *Мікроелементи* – Fe, Cu, I, Co, Mo та ін. становлять 0,1 %, однак вони мають важливе значення в обмінних процесах.

Хімічні елементи входять до складу різних речовин – води, білків, ліпідів, нейтральних жирів, вуглеводів, нуклеїнових кислот. Синтез сполук контролюється генами. Багато речовин бактеріальна клітина може одержувати ззовні – з навколишнього середовища або організму хазяїна.

Вода становить від 70 до 90 % біомаси. Уміст води більше в капсульних бактерій, найменше – у спорах.

Білки зустрічаються у всіх структурних елементах клітини. Білки можуть бути більш прості (протеїни) і складні (протеїди), у чистому вигляді або в комплексі з ліпідами, цукрами. Виділяють *структурні* (структуроутворюючі) і *функціональні* (регуляторні) білки, до останніх належать ферменти.

Білки входять до складу **пептидоглікану** – біополімеру, що становить основу бактеріальної клітинної стінки

Із з'єднань білків з небілковими компонентами найбільше значення мають *ліпопротеїди*, *глікопротеїди* й *нуклеопротеїди*.

Ліпіди (головним чином фосфоліпіди) містяться в цитоплазматичній мембрані (ліпідний бішар), а також у зовнішній мембрані грам негативних бактерій. Є мікроорганізми, що містять велику кількість ліпідів (до 40% сухого залишку) – мікобактерії. До складу ліпідів входять різні *жирні кислоти*, досить специфічні для різних груп мікроорганізмів. Їхнє визначення має в ряді випадків діагностичне значення, наприклад у анаеробів, мікобактерій.

Тейхоєві кислоти зустрічаються в клітинних стінках грам позитивних бактерій. Являють собою водорозчинні лінійні полімери, що містять залишки гліцерину або риболу, зв'язані фосфодієфірними зв'язками. З тейхоєвими кислотами зв'язані головні поверхневі антигени деяких грампозитивних бактерій.

Вуглеводи зустрічаються частіше у вигляді *полісахаридів*, які можуть бути екзо- і ендоклітинними. Серед екзоклітинних полісахаридів виділяють каркасні (входять до складу капсул), та істинно екзополісахариди (виділяються у зовнішнє середовище).

Ліпополісахарид (ЛПС) – один з основних компонентів клітинної стінки грам негативних бактерій, це з'єднання ліпиду з полісахаридом. Синоніми ЛПС – **ендотоксин**.

Нуклеїнові кислоти – ДНК і РНК. *Рибонуклеїнові кислоти* (РНК) перебувають головним чином у рибосомах (р-РНК – 80–85 %), т(транспортні)-РНК – 10 %, м(матричні)-РНК – 1-2%, головним чином в одно ланцюговій формі. ДНК (дезоксирибонуклеїнова кислота) може перебувати в ядерному апараті (хромосомна ДНК) або в цитоплазмі в спеціалізованих структурах – плазмідах – плазмідна (позахромосомна) ДНК. Мікроорганізми відрізняються за структурою нуклеїнових кислот, умістом *азотистих основ*. Генетичний код складається всього із чотирьох букв (основ) – А (аденін), Т (тимін), Г (гуанін) і Ц (цитозин). Найбільше часто для характеристики мікроорганізмів використовують як таксономічну ознаку відсоткове співвідношення Г/Ц, яке суттєво відрізняється в різних груп мікроорганізмів.