



Л. С. ЯСТРЕМСЬКА, І. М. МАЛИНОВСЬКА

# ЗАГАЛЬНА МІКРОБІОЛОГІЯ І ВІРУСОЛОГІЯ

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ  
Національний авіаційний університет

Л. С. Ястремська, І. М. Малиновська

# ЗАГАЛЬНА МІКРОБІОЛОГІЯ І ВІРУСОЛОГІЯ

Навчальний посібник

Київ 2017

УДК 579+578(075.8)  
ББК Е40я7+У30я7  
Я856

Рецензенти:

*В. П. Пати́ка* – д-р біол.наук, проф., академік НААН (Інститут мікробіології і вірусології НАН України);

*О. Ю. Драч* – канд. біол. наук, доц. (Національний науковий центр «Інститут землеробства НААН України»);

*І. В. Матвеева* – канд. техн. наук (Національний авіаційний університет)

*Затверджено методично-редакційною радою Національного авіаційного університету (протокол № 8/13 від 19.12.2013 р.).*

**Ястремська Л. С.**

Я856 Загальна мікробіологія і вірусологія : навч. посібник / Л. С. Ястремська, І. М. Малиновська. – К. : НАУ, 2017. – 232 с.

ISBN 978-966-932-049-0

Викладено структурно-морфологічні особливості клітин мікроорганізмів, їх систематику, метаболізм, питання екології; показано різноманітність світу мікроорганізмів як частини біосфери та їх роль у мікробіологічних процесах у біотехнології.

Для студентів напрямку 6.051401 «Біотехнологія».

**УДК 579+578(075.8)**  
**ББК Е40я7+У30я7**

ISBN 978-966-932-049-0

© Ястремська Л. С.,  
Малиновська І. М., 2017  
© НАУ, 2017

## ЗМІСТ

---

|   |           |
|---|-----------|
| СПИСОК СКОРОЧЕНЬ.....   | 6         |
| ВСТУП.....  | 7         |
| <b>Розділ 1. ІСТОРІЯ МІКРОБІОЛОГІЇ.<br/>ЇЇ МІСЦЕ І РОЛЬ В СУЧАСНІЙ БІОТЕХНОЛОГІЇ.....</b>             | <b>9</b>  |
| 1.1. Мікробіологія як наука.....  | 9         |
| 1.2. Становлення та розвиток мікробіології.....   | 10        |
| 1.3. Роль мікробіології в сучасній біотехнології.....   | 12        |
| <b>Розділ 2. СТРУКТУРНО-МОРФОЛОГІЧНА ОРГАНІЗАЦІЯ<br/>ПРОКАРІОТІВ.....</b>                             | <b>14</b> |
| 2.1. Розміри та морфологія клітин.....  | 14        |
| 2.2. Розмноження прокаріотів.....   | 16        |
| 2.3. Будова клітин прокаріотів.....   | 17        |
| 2.3.1. Поверхневі структури клітини.....  | 17        |
| 2.3.2. Форми спокою клітин прокаріотів.....   | 25        |
| 2.3.3. Внутрішньоклітинні структури.....  | 28        |
| 2.4. Хімічний склад клітин прокаріотів.....   | 32        |
| 2.5. Фізико-хімічні властивості бактеріальної клітини.....  | 36        |
| <b>Розділ 3. СИСТЕМАТИКА МІКРООРГАНІЗМІВ.....</b>   | <b>39</b> |
| 3.1. Критерії визначення мікроорганізмів.....   | 39        |
| 3.2. Сучасна класифікація мікроорганізмів.....  | 41        |
| 3.3. Гіпотези про походження життя та виникнення прокаріотів<br>та еукаріотів.....                    | 46        |
| 3.4. Система класифікації «Визначника бактерій Бергі».....  | 48        |
| 3.5. Характеристика основних груп прокаріот за дев'ятьма<br>виданням «Визначника бактерій Бергі»..... | 49        |
| <b>Розділ 4. ГРИБИ.....</b>   | <b>66</b> |
| 4.1. Морфологія і фізіологія клітини грибів.....  | 66        |
| 4.2. Способи розмноження грибів.....  | 67        |
| 4.3. Екологічні групи грибів та їх практичне значення.....  | 71        |
| 4.4. Систематика грибів.....  | 72        |
| 4.5. Характеристика дріжджів.....   | 74        |
| <b>Розділ 5. НЕКЛІТИННІ ФОРМИ ОРГАНІЗАЦІЇ: ВІРУСИ.....</b>  | <b>77</b> |
| 5.1. Історія відкриття вірусів.....   | 77        |
| 5.2. Морфологія та будова вірусів.....  | 78        |
| 5.3. Етапи взаємодії вірусу і клітини.....  | 82        |
| 5.4. Класифікація вірусів.....  | 85        |
| 5.5. Загальні методи вивчення вірусів.....  | 89        |

|   |     |
|---|-----|
| <b>Розділ 6. РІСТ І ЖИВЛЕННЯ МІКРООРГАНІЗМІВ</b> .....            | 91  |
| 6.1. Вплив на мікроорганізми зовнішніх факторів.....              | 91  |
| 6.1.1. Дія фізичних факторів.....                                 | 91  |
| 6.1.2. Дія хімічних факторів.....                                 | 95  |
| 6.2. Адаптивні реакції мікроорганізмів на стресорні фактори.....  | 98  |
| 6.3. Різноманітність типів живлення мікроорганізмів.....          | 100 |
| 6.4. Поживні середовища для вирощування мікроорганізмів.....      | 103 |
| 6.5. Елективні методи культивування.....                          | 107 |
| 6.6. Фізіологія росту.....  | 110 |
| 6.7. Ріст бактерій за періодичного та безперервного режимів.....  | 115 |
| <b>Розділ 7. ОСНОВНІ ЕТАПИ МЕТАБОЛІЗМУ МІКРООРГАНІЗМІВ</b> .....  | 123 |
| 7.1. Проникнення речовин до клітини.....                          | 123 |
| 7.2. Енергетичні процеси у мікроорганізмів.....                   | 125 |
| 7.3. Роль ферментів у метаболізмі.....                            | 129 |
| 7.4. Основні метаболічні шляхи вуглеводного обміну.....           | 131 |
| <b>Розділ 8. АЕРОБНЕ ДИХАННЯ</b> .....                            | 138 |
| 8.1. Цикл трикарбонних кислот.....                                | 138 |
| 8.2. Анаплеротичні реакції ЦТК.....                               | 139 |
| 8.3. Дихальний ланцюг.....  | 140 |
| 8.4. Споживання високомолекулярних сполук.....                    | 143 |
| 8.5. Неповне окиснення.....                                       | 147 |
| <b>Розділ 9. АНАЕРОБНЕ ДИХАННЯ</b> .....                          | 151 |
| 9.1. Анаеробне нітратне дихання.....                              | 152 |
| 9.2. Анаеробне сульфатне дихання.....                             | 153 |
| 9.3. Анаеробне карбонатне дихання.....                            | 155 |
| <b>Розділ 10. БРОДІННЯ</b> .....                                  | 158 |
| 10.1. Процеси бродіння.....                                       | 158 |
| 10.2. Молочнокисле бродіння.....                                  | 158 |
| 10.3. Спиртове бродіння.....                                      | 161 |
| 10.4. Маслянокисле бродіння.....                                  | 163 |
| <b>Розділ 11. ФОТОСИНТЕЗ</b> .....                                | 166 |
| 11.1. Фототрофні бактерії та будова фотосинтетичного апарату..... | 166 |
| 11.2. Фотофізичні процеси як основа фотосинтезу.....              | 169 |
| <b>Розділ 12. БІОСИНТЕТИЧНІ ПРОЦЕСИ У МІКРООРГАНІЗМІВ</b> ....    | 172 |
| 12.1. Асиміляція CO <sub>2</sub> автотрофами і гетеротрофами..... | 172 |
| 12.2. Біосинтез амінокислот.....                                  | 175 |
| 12.3. Біосинтез нуклеотидів.....                                  | 178 |
| 12.4. Біосинтез ліпідів.....                                      | 180 |
| 12.5. Біосинтез вуглеводів.....                                   | 182 |

|  |     |
|--|-----|
| <b>Розділ 13. РЕГУЛЯЦІЯ МЕТАБОЛІЗМУ<br/>У МІКРООРГАНІЗМІВ</b> .....                          | 184 |
| 13.1. Механізми регуляції синтезу ферментів .....  | 184 |
| 13.1.1. Індукція та репресія синтезу ферментів .....   | 186 |
| 13.2. Механізми регуляції активності ферментів.....  | 188 |
| 13.2.1. Алостерична регуляція.....   | 189 |
| <b>Розділ 14. ГЕНЕТИКА БАКТЕРІЙ</b> .....  | 192 |
| 14.1. Характеристика генетичного апарату бактерій.<br>Генетичні карти .....                  | 192 |
| 14.2. Фенотипова і генотипова мінливість прокаріотів.....                                    | 193 |
| 14.3. Генетичні рекомбінації у бактерій: трансформація,<br>кон'югація, трансдукція.....      | 196 |
| 14.4. Використання на практиці досягнень генетики мікроорганізмів.....                       | 200 |
| <b>Розділ 15. МІКРООРГАНІЗМИ ЯК КОМПОНЕНТИ<br/>ЕКОСИСТЕМ</b> .....                           | 202 |
| 15.1. Екологія мікроорганізмів (основні поняття).....  | 202 |
| 15.1.1. Водні екосистеми.....  | 203 |
| 15.1.2. Ґрунтові екосистеми.....   | 205 |
| 15.1.3. Мікрофлора повітря.....  | 206 |
| 15.1.4. Санітарно-мікробіологічна оцінка мікрофлори об'єктів<br>зовнішнього середовища ..... | 207 |
| 15.2. Взаємовідносини мікроорганізмів в природі.....   | 209 |
| 15.3. Участь мікроорганізмів у кругообігу основних біогенних<br>елементів у природі.....     | 211 |
| <b>Розділ 16. ШЛЯХИ ВИКОРИСТАННЯ МІКРООРГАНІЗМІВ<br/>У БІОТЕХНОЛОГІЇ</b> .....               | 219 |
| 16.1. Перспективи розвитку мікробних технологій.....   | 219 |
| 16.2. Біологічні об'єкти і методи біотехнології.....   | 220 |
| 16.3. Біосинтез мікроорганізмами практично важливих<br>метаболітів.....                      | 221 |
| СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ.....   | 226 |
| <i>ДОДАТОК</i> .....   | 228 |

## СПИСОК СКОРОЧЕНЬ

---

|                        |  |
|------------------------|--|
| АДФ                    | – аденозиндифосфат                               |
| АТФ                    | – аденозинтрифосфат                              |
| ГЦ                     | – гуанін,цитозин                                 |
| ГТФ                    | – гуанозинтрифосфат                              |
| ДНК                    | – дезоксирибонуклеїнова кислота                  |
| ЕПС                    | – екзополісахариди                               |
| ЕР                     | – ендоплазматичний ретикулум                     |
| КоА                    | – коензим А                                      |
| КДФГ                   | – 2-кето-3-дезоксиглюконат                       |
| ЛПС                    | – ліпополісахариди                               |
| НАД <sup>+</sup>       | – нікотинамідаденіндинуклеотид окиснений         |
| НАДН + Н <sup>+</sup>  | – нікотинамідаденіндинуклеотид відновлений       |
| НАДФ <sup>+</sup>      | – нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат окиснений   |
| НАДФН + Н <sup>+</sup> | – нікотинамідаденіндинуклеотидфосфат відновлений |
| ОВП                    | – окисно-відновний потенціал                     |
| ПАР                    | – поверхнево-активні речовини                    |
| ПЛР                    | – полімеразна ланцюгова реакція                  |
| ПХХ                    | – піролохінолінхінон                             |
| РНК                    | – рибонуклеїнова кислота                         |
| УДФ                    | – уридиндифосфат                                 |
| УЗ                     | – ультразвук                                     |
| УТФ                    | – уридинтрифосфат                                |
| УФ                     | – ультрафіолет                                   |
| ФАД                    | – флавінаденіндинуклеотид окиснений              |
| ФАДН <sub>2</sub>      | – флавінаденіндинуклеотид відновлений            |
| ФМН                    | – флавінмононуклеотид окиснений                  |
| ФМНН <sub>2</sub>      | – флавінмононуклеотид відновлений                |
| ФЕП                    | – фосфоенолпіруват                               |
| Ф <sub>n</sub>         | – фосфат неорганічний                            |
| ЦТК                    | – цикл трикарбонних кислот                       |
| ЦТФ                    | – цитидинтрифосфат                               |
| ЦПМ                    | – цитоплазматична мембрана                       |



## ВСТУП

---

У навчальному посібнику «Загальна мікробіологія і вірусологія» систематизовано теоретичні знання за основними напрямками розвитку сучасної мікробіології та вірусології, подано практичну основу сукупності знань та вмій, що формує здатність у майбутніх фахівців вирішувати професійні завдання в галузі біотехнології з її пріоритетних напрямів – промислової, фармацевтичної, екологічної біотехнологій та біоенергетики. У ній сконцентровано пізнавальний досвід минулих поколінь з дослідження біологічних, проблем, які чинять суттєвий вплив на формування сучасної біотехнології.

Мета навчального посібника «Загальна мікробіологія і вірусологія» – викласти сучасні відомості про світ мікроорганізмів, з використанням великого ілюстраційного матеріалу, що дозволить студентам швидше опанувати сутність наведених понять.

Курс «Загальна мікробіологія і вірусологія» належить до основних біологічних дисциплін і є важливим для підготовки спеціалістів-біотехнологів, оскільки без пізнання величезної різноманітності мікроорганізмів, їх фізіолого-біохімічних та генетичних особливостей не можливо збагнути всього багатства форм життя, його виникнення та розвитку.

Глобальна роль мікроорганізмів у підтриманні життя на Землі визначається колосальною біохімічною роботою, яку виконує світ мікроорганізмів. Ці невидимі істоти мінералізують органічні рештки і забезпечують рівновагу біогенних елементів, передусім карбону й нітрогену.

Практичне використання мікроорганізмів людиною надзвичайно велике. Це зокрема одержання різних продуктів бродіння, вітамінів,



амінокислот, ферментів, гормонів тощо. Удосконалення методів генетичної та клітинної інженерії відкриває нові перспективи для застосування мікроорганізмів у біотехнологічних процесах. Водночас мікроорганізми залишаються небезпечними збудниками захворювань людини, тварин, рослин.

Мікроорганізми – дуже зручні об'єкти для досліджень: швидко ростуть, мають здатність адаптуватися до умов середовища, у них виявлені ферментні системи, яких немає у рослин і тварин. Ці та деякі інші властивості зробили їх улюбленими об'єктами біохіміків, генетиків, молекулярних біологів, екологів, інших фахівців-біологів.

Прогресування знань з мікробіології робить необхідним постійне поновлення посібників і підручників для студентів.

У пропонованому навчальному посібнику висвітлено основні питання сучасної мікробіології і вірусології за програмою підготовки студентів біотехнологічних спеціальностей. Основну увагу приділено бактеріям, хоча не залишилися поза увагою й еукаріотичні мікроорганізми – представники грибів, що знайшли широке застосування у мікробіологічних виробництвах. Наведено також сучасні відомості про систематику прокариот, які ґрунтуються на аналізі послідовностей гена, що кодує синтез 16S рРНК, методах генної інженерії, морфології і цитології прокариот, які базуються на останніх наукових дослідженнях.

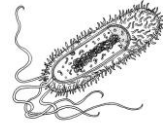
Виклад матеріалу починається зі стислого історичного нарису про відкриття мікроорганізмів і становлення мікробіології. Розглянуто місце мікроорганізмів у системі живого світу, сучасні відомості про походження життя та виникнення прокариотів та еукаріотів, їх хімічний склад, живлення, методи культивування та вплив факторів середовища. Досить повно описано різноманітність прокариотичних організмів. Подано наукові підходи щодо виділення накопичувальних і чистих культур та їх культивування в періодичній і безперервній культурах. Висвітлено різноманітність і особливості енергетичного та конструктивного обмінів, можливі шляхи їх використання у практичних цілях. Приділено увагу генетиці мікроорганізмів – мутаціям та їх виникненню, способам передавання генетичної інформації, механізмам рекомбінації, розглянуто взаємовідносини між мікро- і макроорганізмами.

Навчальний посібник дає змогу не тільки здобути основні знання про світ мікроорганізмів, але й оцінити значущість дослідження мікроорганізмів для розвитку ряду галузей сучасної біології, біотехнології, показує величезні перспективи їх подальшого вивчення для сучасної науки і виробництва.

## Розділ 1

# ІСТОРІЯ МІКРОБІОЛОГІЇ. ЇЇ МІСЦЕ І РОЛЬ У СУЧАСНІЙ БІОТЕХНОЛОГІЇ

---



### 1.1. Мікробіологія як наука

Мікробіологія – наука про мікроорганізми (від грец. *micros* – малий, *bios* – життя, *logos* – наука). Вона вивчає живі організми, невидимі неозброєним людським оком, розмірами меншими за 1,0 мм. Об'єктами мікробіології є прокариотичні організми – бактерії і археї, а також еукаріоти – найпростіші, мікроскопічні водорості, нижчі гриби.

Роль мікробіології визначається значущістю мікроорганізмів у природних процесах і в людській діяльності:

- мікроорганізми беруть участь у глобальному кругообігу елементів, при цьому деякі процеси були б неможливі без них, наприклад, фіксація молекулярного азоту, денітрифікація або мінералізація складних органічних речовин;

- на діяльності мікроорганізмів ґрунтуються необхідні людині виробництва (хлібопечення, пивоваріння, виноробство, вироблення молочнокислих продуктів, а також різних індивідуальних хімічних речовин, антибіотиків, гормонів, ферментів та ін.);

- мікроорганізми використовуються для очищення навколишнього середовища від різноманітних природних і синтезованих людиною забруднювачів;

- багато мікроорганізмів є збудниками захворювань людини, тварин, рослин, спричиняють псування продуктів харчування і різних промислових матеріалів;

- мікробні угруповання слугують модельними системами для вивчення закономірностей росту біологічних об'єктів в інших дисциплінах, наприклад, генній інженерії.

Мікробіологія підрозділяється на загальну, спеціальну (окремих груп мікроорганізмів) і медичну.

Самостійною галуззю мікробіологічної науки є вірусологія.

## 1.2. Становлення та розвиток мікробіології

У 1661 р. голландський торговець сукном Антоній ван Левенгук уперше описав мікроскопічні істоти, які спостерігав у мікроскопі власного виготовлення, описав їх і зробив висновок про те, що вони всюдишні. З цієї події почався період розвитку мікробіології, який умовно можна назвати *описовим*.

*Фізіологічний етап* розвитку мікробіології розпочався приблизно із середини ХІХ ст. і пов'язаний з іменами французького хіміка-кристалографа Луї Пастера і німецького сільського лікаря Роберта Коха. Ці вчені поклали початок експериментальної мікробіології і суттєво збагатили її методологічний арсенал.

Л. Пастер довів, що причиною хімічних змін субстратів є мікроорганізми, і спростував теорію самозародження життя. Дослідження природи бродіння стало продовженням роботи щодо з'ясування причини прокисання вина. Л. Пастер показав, що кожний тип бродіння має головний кінцевий продукт і викликається певними мікроорганізмами. Ці дослідження привели до відкриття невідомого раніше виду метаболізму – анаеробного способу життя. Роботи з вивчення збудників «хвороб» пива і вина дозволили Л. Пастеру запропонувати спосіб теплового оброблення цих продуктів, що запобігає їх псуванню, який отримав назву «пастеризація». Вони ж навели вченого на думку про те, що мікроорганізми, можливо, є збудниками інфекційних хвороб людини. Мікробну природу багатьох захворювань людини одночасно досліджували інститути Л. Пастера (в Парижі) і Р.Коха (в Берліні).

Роберт Кох, почавши з доказу бактеріальної етіології сибірської виразки, виділив у чисту культуру збудників багатьох захворювань (серед них *Mycobacterium tuberculosis*, або «паличка Коха»). Р. Кох остаточно сформулював тріаду, що отримала його ім'я, для доказу мікробної етіології захворювання: 1) мікроорганізм має бути в біологічному матеріалі, отриманому від хворого; 2) виділений у чисту культуру, мікроорганізм повинен викликати одну й ту саму хворобу; 3) збудник при експериментально викликаному повторному захворюванні потрібно знову виділити в чисту культуру, і дві ці чисті культури мають бути ідентичними. У лабораторії Р. Коха було розроблено методологію виділення чистих культур мікроорганізмів з використанням твердих середовищ на основі спочатку желатину, а потім агару. Знаменита чашка Петрі і бактеріальні порцелянові фільтри Шамберлана також були введені у практику співробітниками інституту Р. Коха.

Визнання величезної ролі мікроорганізмів у біологічно важливого кругообігу елементів на Землі пов'язано з іменами С. М. Виноградського і М. Бейєрінка. С. М. Виноградському належить відкриття хемолітавтотрофії у сірчаних і нітрифікувальних бактерій. С. М. Виноградський і М. Бейєрінк незалежно один від одного показали, що фіксувати молекулярний азот повітря здатні тільки мікроорганізми, і виділили вільноіснуючі та симбіотичні азотофіксатори. С. М. Виноградським розроблений також метод накопичувальних культур мікроорганізмів.

На зламі XIX і XX ст. Д. І. Івановський відкрив вірус тютюнової мозаїки, тим самим виявивши особливу групу біологічних об'єктів, які не мають клітинної будови, – віруси.

Розвитку вітчизняної мікробіології у XX ст. присвятили свою діяльність багато вчених, які працювали за різними напрямками:

А. М. Белозерський і О. С. Спирін зробили великий внесок у гено-систематику мікроорганізмів; М. Н. Мойсель з колегами детально вивчив клітинні структури та їх функції у мікроорганізмах; В. М. Шапошников створив теорію фізіологічної двофазності бродіння, що дозволило управляти процесами одержання важливих продуктів у мікробіологічних виробництвах. Фізіологію і біохімію багатьох фототрофних і хемолітотрофних мікроорганізмів детально вивчала Е. М. Кондратієва та її колеги. І. І. Мечников створив фагоцитарну теорію імунітету, у 1909 р. йому (разом з П. Ерліхом) було присуджено Нобелівську премію. М. Ф. Гамалея, Д. К. Заболотний зробили внесок у розвиток медичної мікробіології, імунології. Д. К. Заболотний – засновник епідеміології, створив вчення про природні осередки чуми, з'ясував роль диких гризунів як переносників чумної палички в природі, у 1929 р. заснував Інститут мікробіології в Україні, який донині носить його ім'я. Вивченням біохімії процесу азотфіксації займалися О. О. Імшенецький, В. Л. Кретович, В. О. Яковлев. Екологічний напрям висвітлено у працях В. Л. Омелянського, який розробив схеми кругообігу речовин у природі, вивчав життєдіяльність мікроорганізмів, що беруть участь у глобальних циклах азоту (нітрифікаторів і азотфіксаторів), сірки (гнильних, сульфатредукуючих і тіонових бактерій) і заліза (залізобактерій). Методи прижиттєвого спостереження за мікроорганізмами впроваджені в мікробіологічну практику: капіляри Перфілієва, скельця обростання Россі-Холодного, ґрунтова камера і метод пророщування ґрунтового пилу за Холодним широко використовуються і дотепер.

Мікробні угруповання, а також їх роль у різних природних і штучних середовищах вивчаються М. В. Івановим і Г. О. Заварзіним з колегами. У галузі керованого культивування мікроорганізмів М. Д. Єрусалимським розроблено теорію росту і розвитку мікроорганізмів; І. Л. Работною зроблено вагомий внесок у вивчення окисно-відновних реакцій. Основи керованого культивування грибів і водоростей закладено Є. Є. Успенським і С. І. Кузнецовим.

Мікробіологічний шлях одержання амінокислот запропоновано М. О. Красильниковим, вітаміну В<sub>12</sub> за допомогою метаногенних мікроорганізмів – В. М. Букіним і В. Я. Биховським. Процес мікробіологічної трансформації стероїдів і впровадження його у виробництво було здійснено Г. К. Скрябіним з колегами.

### **1.3. Роль мікробіології в сучасній біотехнології**

Як вагоме досягнення у ХХ ст. слід відзначити створення та бурхливий розвиток нової галузі – **біотехнології**, тобто промисловості, що ґрунтується переважно на використанні біологічної діяльності мікроорганізмів. Сама мікробіологія як наука розділилась на ряд напрямів.

**Загальна мікробіологія** вивчає непатогенні мікроорганізми, їх розповсюдження, систематику, метаболізм, екологію тощо. Тому в загальній мікробіології виділяють такі напрями.

**Промислова мікробіологія** (частина загальної науки біотехнології) досліджує мікроорганізми та їх метаболічні процеси, у результаті яких утворюються корисні продукти. Вона об'єднує фундаментальну науку (створення нових генно-інженерних штамів високої продуктивності) і промислове вирощування мікроорганізмів з метою синтезу антибіотиків для медицини і ветеринарії, ферментів, спиртів, органічних кислот, амінокислот, вітамінів, гормонів тощо. Частиною промислової мікробіології можна вважати харчову мікробіологію, яка виробляє продукти харчування: молочнокислі, алкогольні, квашені продукти, хліб тощо.

**Сільськогосподарська мікробіологія** має на меті вирішення проблем, пов'язаних з підвищенням родючості ґрунтів і врожайності сільськогосподарських культур. Останнім часом активно розвивається галузь цієї науки – створення трансгенних рослин.

**Екологічна мікробіологія**, з огляду на стрімкий розвиток, поєднала у собі багато проблем, які раніше вирішували *водна мікробіологія* і *геологічна мікробіологія*.

**Космічна мікробіологія** вирішує завдання пошуку життя на інших планетах, проблеми можливого забруднення космосу земними мікроорганізмами (спорами), вивчає розвиток мікроорганізмів на космічних кораблях і привнесення «космічних прибульців-мікробів» на Землю.

**Спеціальна мікробіологія** вивчає окремі групи мікроорганізмів. Наприклад, **мікологія** – вивчає гриби, **альгологія** – водорості.

**Медична мікробіологія** вивчає патогенні мікроорганізми, які викликають хвороби людини:

– **санітарна мікробіологія** є частиною медичної мікробіології, що вивчає мікрофлору навколишнього середовища (вода, повітря, ґрунт), харчові продукти та здійснює їх санітарний контроль;

– **ветеринарна мікробіологія** вирішує проблеми епідеміології та здоров'я сільськогосподарських і диких тварин.

**Вірусологія** – наука про віруси, неклітинні форми життя. Вона вивчає віруси, їх класифікацію, вірусні інфекції.

Світ мікроорганізмів в усьому його розмаїтті ще далеко не пізнаний. Методи молекулярної біології (наприклад, ампліфікація, розділення, сиквенсування генів) дозволяють вивчати це різноманіття мікроорганізмів.

Багато досліджень проводяться на межі мікробіології та інших дисциплін (наприклад, молекулярної біології, генної інженерії).

Основними *методами* мікробіологічних досліджень є:

- мікроскопія (світлова, люмінесцентна, електронна, лазерна);
- виділення чистих культур і контрольоване культивування;
- аналітичні методи (фізіолого-біохімічні, генетичні, молекулярно-біологічні тощо).

### ***Контрольні запитання та завдання***

1. Яке місце займає мікробіологія в системі біологічних дисциплін?
2. Наведіть групи організмів, що належать до об'єктів мікробіології.
3. Яка роль мікроорганізмів у природі та діяльності людини?
4. Назвіть найбільш важливі відкриття в історії мікробіології.
5. За якими основними напрямками розвивається мікробіологія?
6. Які сучасні методи дослідження використовує мікробіологія?

## Розділ 2

### СТРУКТУРНО-МОРФОЛОГІЧНА ОРГАНІЗАЦІЯ ПРОКАРІОТІВ



#### 2.1. Розміри та морфологія клітин

Розміри клітин бактерій та їх структур вимірюються в мікрометрах (мкм) і нанометрах (нм). Бактерії невидимі для неозброєного ока людини (роздільна здатність людського ока становить 70–80 мкм). Для вивчення прокаріотичної клітини і її структур використовують світлові та електронні мікроскопи. Роздільна здатність світлового мікроскопа дорівнює 0,2 мкм, діапазон роздільної здатності кращих електронних мікроскопів – 0,15–0,3 нм. Таким чином, сучасні оптичні прилади підвищують роздільну здатність людського ока в 250–500 тис. разів. Мікроорганізми мають широкий діапазон розмірів. Лінійні розміри бактерій складають у середньому 0,5–3,0 мкм, розміри одноклітинних зелених водоростей і клітин дріжджів – десятки мікрометрів, довжина нитчастих форм мікроорганізмів може досягати до 1мм.

**Морфологія.** Мікроорганізми за формою поділяються на групи: сферичні або кокоподібні (від грец. *kokkos* – зерно), циліндричні (паличкоподібні), звивисті (спіральні) та нитчасті.

*Сферичні бактерії, або коки,* мають округлу форму. Залежно від розташування клітин після ділення їх поділяють на типи (рис. 2.1, а):

– *мікрококи* – діляться в одній площині і їх клітини розташовуються поодинокі;

– *диплококи* (від грец. *diplos* – подвійний) – діляться в одній площині і їх клітини розташовуються попарно;

– *стрептококи* (від грец. *streptos* – ланцюг) – діляться в одній площині, між їх клітинами зберігається зв'язок і вони розташовуються у вигляді ланцюжків;

– *тетракоки* (від грец. *tetra* – чотири) – діляться в двох взаємно перпендикулярних площинах і їх клітини утворюють тетради;

– *сарцини* (від лат. *sarcina* – зв'язка, тук) – клітини діляться в трьох взаємно перпендикулярних площинах і розташовуються у вигляді пакетів з 8, 16, 32, 64 клітин;

– *стафілококи* (від грец. *staphyle* – виноградна грона) – діляться в декількох площинах і їх клітини розташовуються у вигляді виноградної грони.

## ДІЛЕННЯ КЛІТИН

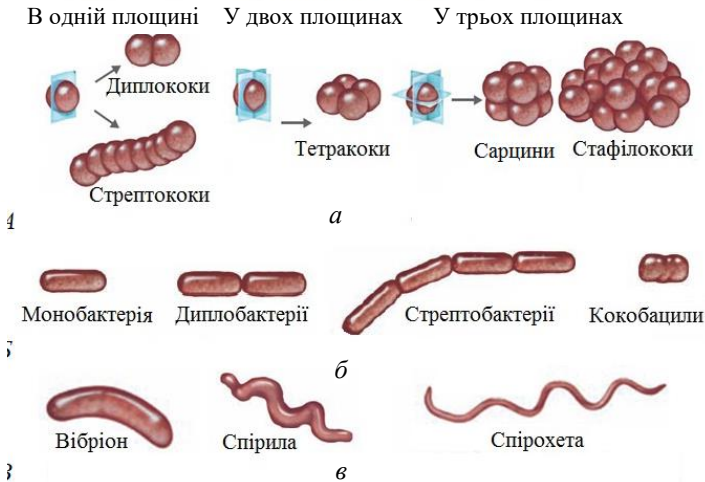


Рис. 2.1. Різні типи клітин: а – кокоподібні; б – паличкоподібні; в – звивисті (за Tortora G.J., 2012)

*Паличкоподібні* (циліндричні) форми бактерій (від лат. *bacillum*) розрізняються за довжиною, поперечним діаметром, формою кінців клітин і характером їх розташування. Циліндрична форма характерна для більшості бактерій. Вони діляться тільки в одній площині – перпендикулярно до осі циліндра. Клітини при цьому можуть розташовуватися поодинокі (монобактерії), утворювати пари (диплобактерії), або ланцюжки (стрептобактерії) (рис. 2.1, б).

*Звивисті* (спіральні) клітини можуть мати різну кількість завитків. Залежно від форми і кількості завитків розрізняють три типи клітин: *вібріони* (від грец. *vibrio* – звиваюся, згинаюся) мають один завиток, який не перевищує чверті спіралі (зігнуті клітини на кшталт коми). *Спірили* (від грец. *speira* – спіраль) мають 3–5 великих завитків, *спірохети* – велику кількість дрібних завитків (рис. 2.1, в).

*Нитчасті* форми бактерій – це паличкоподібні клітини, які сполучаються в довгі ланцюжки, з'єднуються слизом, чохлами, плазмодесмами (містками) чи загальною оболонкою. Нитки трахомних бактерій можуть бути вільноплаваючими або прикріпленими до субстрату (рис. 2.2).



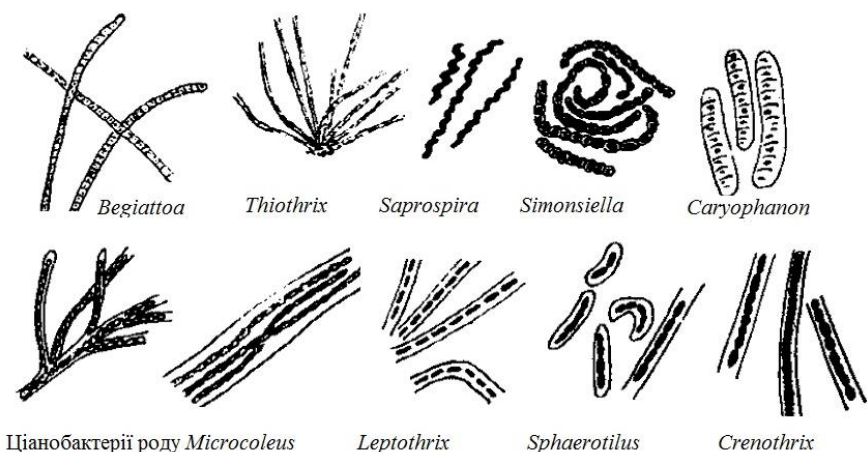


Рис. 2.2. Різні форми нитчастих бактерій (за О.І. Нетрусовим, 2006 )

Більшість бактерій одноклітинні, але є форми, що складаються з багатьох клітин. Прикладом багатоклітинних прокаріотів з функціональною диференціацією є азотфіксуючі ціанобактерії.

Форма клітин більшості бактерій є стійкою видовою ознакою. Проте існують бактерії, що володіють морфологічною мінливістю (*плеоморфізмом*), і залежно від умов культивування набувають вигляду або паличок, або коків. Цикл розвитку у деяких видів бактерій також зумовлює зміну форми клітин.

## 2.2. Розмноження прокаріотів

Найчастіше бактерії розмножуються *бінарним поділом* – з однієї клітини утворюється дві, кожна з яких знову ділиться. Процесу поділу завжди передують подвоєння (реплікація) ДНК. Існують два типи поділу: перетяжкою (рис. 2.3) і за допомогою поперечної перегородки (рис. 2.4).



Рис. 2.3. Поділ клітини перетяжкою

*Поділ перетяжкою* супроводжується звуженням клітини в місці її поділу, і в цьому процесі беруть участь усі шари клітинних оболонок. Інвагінація оболонок з обох боків усередину клітини дедалі більше звужує її і, нарешті, ділить на дві частини. Поділ перетяжкою характерний для грамне-

гативних бактерій. Поділ з утворенням поперечної перегородки притаманний грампозитивним бактеріям. Проте у деяких групах бактерій спостерігається зміна способів поділу (тіонові, міко- та артробактерії).

Період від поділу до поділу бактеріальної клітини називають *клітинним циклом* (онтогенез бактерій).

Бактерії можуть розмножуватись також *брунькуванням*, яке є різновидом бінарного поділу. Цей спосіб поділу притаманний бактеріям родів *Norphomicrobium*, *Rhodomicrobium*, *Nitrobacter*, які мають диморфні та поліморфні клітинні цикли.

Бактерії характеризуються високою швидкістю розмноження. Наприклад, кишечна паличка ділиться кожні 20–30 хв, тобто, за добу з однієї клітини може утворитися  $472 \cdot 10^{19}$  клітин ( $2^{72}$ , 72 покоління). Якщо припустити, що один мільярд сухих клітин має масу 1 г, то  $472 \cdot 10^{19}$  клітин матимуть масу 4720 т за умов запобігання загибелі клітин.

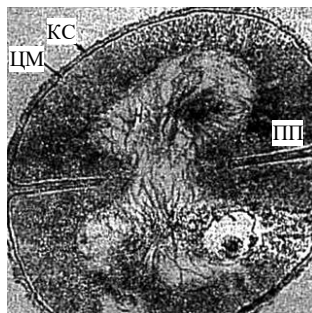


Рис. 2.4. Поділ клітини поперечною перегородкою: ЦМ – цитоплазматична мембрана; КС – клітинна стінка; ПП – поперечна перегородка

### 2.3. Будова клітин прокаріотів

Усі мікроорганізми залежно від будови клітини поділяють на еукаріотів та прокаріотів. До еукаріотичних мікроорганізмів належать водорості, гриби та найпростіші, до прокаріотичних – бактерії, археї. Прокаріотична клітина має цитоплазму, яка оточена цитоплазматичною мембраною (ЦПМ). Цитоплазма і ЦПМ складають протопласт, ззовні від нього розташовані поверхневі структури. До них належать *клітинна стінка*, *капсула*, *чохол*, *слизовий шар*, *джгутіки*, *ворсинки* та ін. Схематичне зображення будови прокаріотичної клітини показано на рис. 2.5.

#### 2.3.1. Поверхневі структури клітини

*Клітинна стінка* – важливий і обов'язковий структурний елемент клітин більшості бактерій. На частку клітинної стінки припадає від 5 до 50 % сухих речовин клітини. До складу клітинної стінки входять специфічні полімерні комплекси, які не містяться в

інших структурах. Хімічний склад і будова клітинної стінки постійні для певного виду і є важливою діагностичною ознакою. Залежно від будови клітинної стінки прокаріоти забарвлюються по-різному і діляться на дві групи: грампозитивні і грамнегативні.



Рис. 2.5. Будова прокаріотичної клітини

Спосіб забарвлення був запропонований у 1884 р. датським ученим Х. Грамом, який займався фарбуванням тканин. Клітинні стінки грампозитивних і грамнегативних бактерій розрізняються як за хімічним складом, так і за ультраструктурою. Структуру клітинних стінок грампозитивних і грамнегативних бактерій схематично зображено на рис. 2.6.

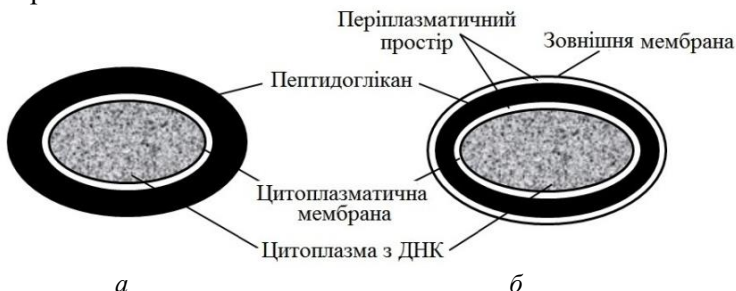


Рис. 2.6. Модель будови клітинної стінки грампозитивних (а) і грамнегативних (б) бактерій

Клітинна стінка *грампозитивних бактерій* щільно прилягає до ЦПМ. Під електронним мікроскопом вона виглядає як гомогенний електронно-щільний шар, товщина якого коливається від 20 до 80 нм.

Основну масу речовини (40–90 %) клітинної стінки у грампозитивних бактерій становить пептидоглікан (муреїн) – це гетерополімер, що складається із залишків N-ацетилглюкозаміну (N-АГ) і N-ацетилмурамової кислоти (N-АМ), з'єднаних між собою  $\beta$ -1,4-глікозидними зв'язками. У грампозитивних бактерій виявлено понад 100 різних хімічних типів пептидоглікану.

До складу клітинних стінок грампозитивних бактерій входять *тейхоеві* кислоти. Це полімери, побудовані на основі рибітолу або гліцерину, з'єднаних між собою фосфодіефірними зв'язками. Тейхоеві кислоти визначають поверхневий заряд клітини. Цукрові компоненти тейхоевих кислот входять до складу рецепторів для деяких бактеріофагів і визначають можливість адсорбції фага на клітинній поверхні. У складі клітинної стінки грампозитивних бактерій у невеликих кількостях також знайдені полісахариди, білки і ліпіди (рис. 2.7, а).

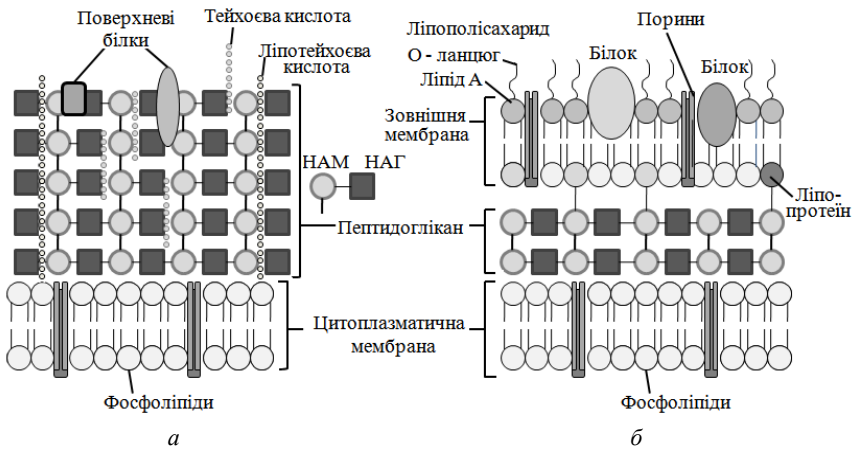


Рис. 2.7. Схема хімічного складу клітинної стінки:

а – грампозитивних бактерій; б – грамнегативних бактерій

Клітинна стінка *грамнегативних бактерій* багатoshарова. Внутрішній електронно-щільний шар (2–3 нм) складається з пептидоглікану. Ззовні до нього прилягає зовнішня мембрана товщиною 8–10 нм. Від ЦПМ шар пептидоглікану відділений *периплазмою* (рис. 2.7, б). Грамнегативні бактерії містять пептидоглікану значно менше (1–10 %) ніж у грампозитивні. У більшості видів він утворює одно- або двошарову структуру з досить рідкими поперечними зв'язками між ланцюгами. Зовнішня мембрана складається з фосфоліпідів, білків і ліпопротеїнів.

Специфічним компонентом зовнішньої мембрани є *ліпополісахарид* (ЛПС), що становить близько 30–40 % її поверхні і локалізований у зовнішньому шарі. Зовнішню мембрану наскрізь пронизують *білки-пори*, які формують гідрофільні пори, через які здійснюється неспецифічна дифузія молекул.

***Незвичайні клітинні стінки прокаріотів.*** Деякі кокові бактерії у процесі переміщення по твердому субстрату здатні змінювати форму клітин, що свідчить про еластичність їх клітинної стінки, і перед усім її пептидогліканового шару. Найбільш вірогідне пояснення гнучкості клітинної стінки цих бактерій – надзвичайно слабка зшитість її пептидогліканового компонента.

*Археї.* Клітинна стінка архей за структурою та хімічним складом різко відрізняється від описаних вище типів. Клітинні стінки метанутворювальних архей містять пептидоглікан особливої хімічної будови (*псевдомуреїн*). Клітинна стінка інших представників цієї групи може складатися з кислого гетерополісахариду або тільки з білка. Археї з клітинною стінкою білкової природи не забарвлюються за Грамом, інші типи археобактеріальної клітинної стінки зумовлюють грампозитивну реакцію.

*Прокаріоти без клітинної стінки.* *Протопласти* – клітини, позбавлені клітинної стінки. Одержують їх з грампозитивних бактерій за допомогою літичних ферментів: лізоциму, ендопептидаз, амідаз, глікозидаз та ін. Незалежно від форми вихідних клітин протопласти завжди набувають сферичної форми. Протопласти здійснюють основні процеси життєдіяльності: дихання, синтез білків, нуклеїнових кислот, спороутворення. Протопласти не здатні ресинтезувати клітинну стінку, рідко діляться, не адсорбують фагів, оскільки рецептори фагів локалізовані у клітинній стінці.

*Сферопласти* – бактеріальні клітини, частково позбавлені клітинної стінки. Їх виявляють у старих культурах, в умовах незбалансованого росту. Найлегше їх виявляють під впливом пеніциліну, який запобігає синтезу пептидоглікану, порушуючи процес формування поперечних зв'язків між пептидними ланцюжками муреїну. Сферопласти відрізняються від протопластів тим, що адсорбують фаги, оскільки частково зберігають клітинну стінку, розмножуються, легко реверсують у вихідну клітинну форму через усунення факторів, що спричинили їх утворення. Загальними властивостями протопластів та сферопластів є великі розміри, відсутність мезосом, надзвичайна чутливість до зміни осмотичного тиску.

*L-форми бактерій* утворюються при антибактеріальній терапії в умовах порушення біосинтезу пептидоглікану і повністю або частково позбавлені його. У *L-форм* бактерій порушується функція розмноження зі збереженням функції росту, у результаті чого значно збільшуються розміри клітин, які перетворюються в гігантські (до 50 мкм) кулясті, ниткоподібні, вакуолізовані форми. *L-форми* мають метаболічну активність, здатність до поділу. Вони ростуть у вигляді характерних колоній – врастають у середовище зі злегка пігментованим центром і нижнім мереживним краєм. *L-форми* хвороботворних бактерій патогенні. Вони зберігають здатність продукувати токсини, синтез яких здійснюється в цитоплазмі або в цитоплазматичній мембрані. Захворювання, зумовлені реверсією *L-форм*, характеризуються тривалістю течії, меншою смертністю, більшою інвалідністю. *L-форми* мають пристосувальне значення для клітини як спосіб переживання бактеріями несприятливих умов.

*Функції клітинної стінки прокаріотів:*

- підтримання зовнішньої форми клітини;
- захист від впливів навколишнього середовища;
- збереження сталості осмотичного тиску;
- транспортування речовин та іонів;
- перешкодження проникненню токсичних речовин та антибіотиків;
- ізолювання вмісту клітини від гідролітичних ферментів;
- передавання інформації за допомогою специфічних рецепторів й антигенів;
- забезпечення міжклітинних взаємодій при кон'югації, а також між патогенними бактеріями і тканинами вищих організмів.

***Капсули, слизові шари і чохла.*** Зовні клітинна стінка прокаріотів часто оточена слизовою речовиною, яка залежно від структурних особливостей утворює капсули, слизові шари або чохла. Всі вони є результатом біосинтезу клітиною органічних полімерів.

*Капсула* – це слизове утворення, що обволікає клітину, зберігає зв'язок з клітинною стінкою і має аморфну будову. Якщо товщина утворення менша за 0,2 мкм – це мікрокапсула, якщо більша за 0,2 мкм – макрокапсула. Наявність капсули залежить від штаму мікроорганізму та умов його культивування. Основні хімічні компоненти більшості капсул прокаріотів – гомо- або гетерополісахариди. Бактерії, що утворюють капсулу, можуть легко

в результаті мутації перетворюватися на безкапсульні форми.

*Чохли* мають декілька шарів різної будови. Чохли бактерій, метаболізм яких пов'язаний з окисненням відновлених сполук металів, часто інкрустовані їх оксидами. Чохли мають складний хімічний склад. Функції чохла і капсул: захищають клітину від механічних пошкоджень, висихання, створюють додатковий осмотичний бар'єр, перешкоджають проникненню фагів. Іноді можуть бути джерелом запасних поживних речовин. За допомогою полісахаридів здійснюється зв'язок між сусідніми клітинами в колонії, а також прикріплення клітин до різних поверхонь і субстратів. Здатність певних бактерій синтезувати позаклітинні полімери знаходить практичне застосування в медицині (як замітник плазми крові), у фармацевтиці, у харчовій і хімічній промисловості.

*Джгутики* – це поверхневі структури прокаріотів, що визначають здатність клітини до руху в рідкому середовищі. Їх кількість, розміри, розміщення є ознаками, постійними для певного виду. Джгутики можуть розміщуватися полярно біля полюсів клітини – це моно- і біполярне розміщення, якщо уздовж бічної поверхні – латеральне розміщення. Залежно від кількості джгутиків і їх локалізації на поверхні клітини розрізняють: *монотрихи* – мають один джгутик; *лофотрихи* – мають на одному або на обох полюсах клітини пучок джгутиків; *амфітрихи* – мають по джгутику на обох полюсах клітини; *перитрихи* – велика кількість джгутиків, розміщених по всій поверхні клітини (рис. 2.8).

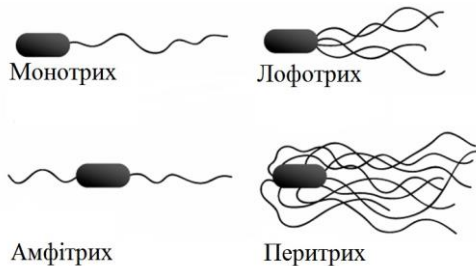


Рис. 2.8. Типи джгутикування бактерій

Товщина джгутика – 10–20 нм, довжина – від 3 до 15 мкм. Джгутик обертається проти годинникової стрілки з частотою 40–60 об/с. Клітина обертається в протилежному напрямку зі значно меншою швидкістю – близько 12–14 об/хв. Швидкість поступального руху

клітини для різних видів бактерій становить 16–100 мкм/с. Рух джгутика забезпечується енергією трансмембранного електрохімічного потенціалу.

Джгутик складається з трьох частин: спіральної нитки, «гака» поблизу поверхні клітини і базального тіла (рис. 2.9).

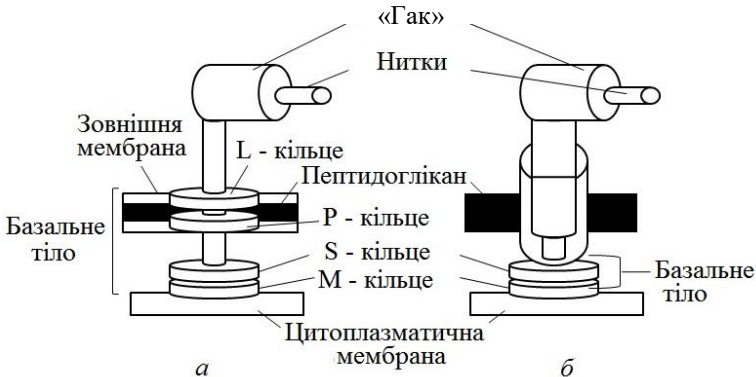


Рис. 2.9. Будова джгутика грамнегативних (а) та грампозитивних (б) бактерій

Нитки джгутиків складаються зі специфічного білка *флагеліну*, крук – з білка, що відрізняється від флагеліну і слугує для забезпечення гнучкого з'єднання нитки з базальним тілом. Базальне тіло містить 9–12 різних білків. Базальне тіло закріплює джгутик у плазматичній мембрані і клітинній стінці. Воно складається з центрального стрижня і кілець. Кільця *P* і *L* локалізовані в пептидоглікановому шарі і зовнішній мембрані. *M*-кільце – у ЦПМ, *S*-кільце – у періплазматичному просторі грамнегативних або в пептидоглікановому мішку грампозитивних бактерій.

Припускають, що обертання джгутика визначається обертанням *M*-кільця. Інші кільця базального тіла нерухомі і призначені для кріплення стрижня.

*O*- і *H*-антигени. Клітини, що мають велику рухливість, поширюються по всій поверхні агару у вигляді тонкого сірого нальоту (*H*-форма, Nauch-наліт). Деякі штами нальоту не утворюють (*O*-форма, ohne Nauch-без нальоту). Ці штами нерухомі, вони позбавлені джгутиків. Звідси термінологія, використовувана в бактеріальній серодіагностиці: антигени поверхні або тіла клітини (сома-



тичні) називають *O-антигенами*, а антигени джгутиків – *H-антигенами*.

Рух спірохет виникає внаслідок обертання аксіальних фібрил в периплазмі між пептидоглікановим шаром і зовнішньою мембраною клітинної стінки. Кількість фібрил коливається від 2 до 100. Один кінець кожної фібрили прикріплений поблизу полюса клітини, другий – вільний. За хімічним складом аксіальні фібрили близькі до бактеріальних джгутиків.

*Ковзання.* Здатність до ковзання виявлено у різних групах прокариотів, як одноклітинних, так і багатоклітинних (міксобактерії, флексібактерії, спірохети, ціанобактерії). Припускається, що ковзання забезпечується обертанням особливих мікрофібрил, розміщених у клітинній стінці. Обертання мікрофібрил приводить до появи на поверхні клітини «рухливої хвилі», тобто рухливих мікроскопічних опуклостей клітинної стінки, які дозволяють клітині відштовхуватися від твердих або в'язких поверхонь. Швидкість цього типу руху невелика: 2–11 мкм/с. Загальним для всіх ковзних організмів є здатність до виділення слизу. Напрямок обертання білкових фібрил є видоспецифічною ознакою.

*Таксис бактерій.* Рухливі бактерії активно переміщуються в напрямку, що визначається зовнішніми факторами.

*Хемотаксис* – рух відносно джерела хімічної речовини. Для кожного організму всі хімічні речовини поділені на дві групи: які викликають таксис (ефектори) та інертні. Серед ефекторів виділяють: *атрактанти* (речовини, що приваблюють бактерії) і *репеленти* (речовини, що відлякують бактерії). Атрактантами можуть бути цукри, амінокислоти, вітаміни, нуклеотиди, кисень для аеробів; репелентами – спирти, феноли, кисень для анаеробів, неорганічні іони та ін.

*Фототаксис* – рух до джерела світла або від нього, властивий фототрофним бактеріям.

*Магнітотаксис* – здатність переміщуватись по силових лініях магнітного поля Землі або магніту. У клітинах таких бактерій знайдено частинки – магнітосоми, заповнені магнетитом ( $Fe_3O_4$ ), які виконують функцію магнітної стрілки. У північній півкулі такі бактерії переміщуються у напрямку північного полюса Землі, у південному – в напрямку південного.

*Віскозитаксис* – здатність реагувати на зміну в'язкості розчину і переміщуватися в напрямку її збільшення або зменшення.

**Ворсинки.** Ворсинки або фімбрії, пілі. Їх кількість на клітину варіює від декількох одиниць до декількох тисяч. Ці структури не впливають на рух бактерій і виявлені у рухливих і нерухомих формах. Ворсинки побудовано з одного виду білка – *піліну* – і являють собою прямі білкові циліндри, що відходять від поверхні клітини. Вони тонші від джгутиків (діаметр 5–10 нм, довжина 0,2–2,0 мкм), розміщені перитрихально або полярно. Описано ворсинки загального типу і статеві. Ворсинки *загального типу* надають поверхні клітин бактерій гідрофобності, забезпечують їх прикріплення до клітин рослин, грибів і неорганічних частинок, беруть участь у транспортуванні метаболітів. Через ворсинки в клітину можуть проникати віруси.

*Статеві ворсинки, або F-пілі* беруть участь у статевому процесі бактерій. *F-пілі* необхідні клітині-донору для забезпечення контакту між нею і реципієнтом, вони формують кон'югаційний тунель, по якому переносяться молекули ДНК. Ворсинки є небов'язковою клітинною структурою.

### **2.3.2. Форми спокою клітин прокариотів**

**Ендоспори** бактерій – особливий тип сплячих клітин, здебільшого грампозитивних бактерій. Ендоспори формуються ендогенно, тобто всередині материнської клітини, яка називається *спорангієм*. Бактеріальна ендоспора відрізняється від вегетативної клітини підвищеною резистентністю до нагрівання, дії ультрафіолетових променів, антибіотиків та інших факторів. Спори деяких бактерій витримують кип'ятіння протягом двох годин і тривалий час зберігаються в навколишньому середовищі.

Найбільш ґрунтовно процес спороутворення вивчений щодо представників родів *Bacillus* і *Clostridium*.

Спороутворення у бактерій (споруляція) спостерігається у разі виснаження поживного субстрату, нестачі джерел вуглецю, азоту, фосфору, зміні рН та ін. Процес спороутворення можна поділити на три етапи (рис. 2.10).

*Етап I* – підготовчий: припиняються ростові процеси, завершується реплікація ДНК і змінюється метаболізм, а саме: розпадається значна частина білків материнської клітини, утворюється специфічна для спор речовина – *дипіколінова кислота*, яка не міститься у вегетативних клітинах.

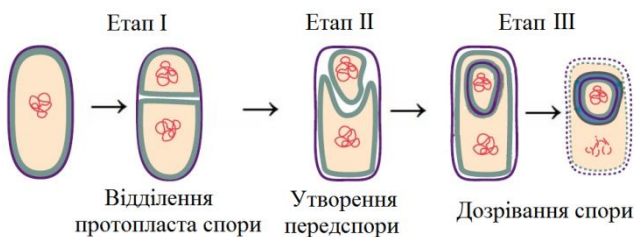


Рис. 2.10. Схема процесу спороутворення

*Етап II* – формування спори – починається з особливого нерівного розділення клітини (рис. 2.10). Цитоплазматична мембрана вегетативної клітини інвагує від периферії до центру і відокремлює частину протопласту материнської клітини, яка містить один нуклеоїд з ділянкою ущільненої цитоплазми – *передспори* або *протоспори*. Передспора розміщена всередині материнської клітини і відокремлена від неї двома мембранами; кожна з яких бере участь у синтезі стінки спори. Мембрана протопласта спори синтезує ззовні від себе стінку зародкової клітини (зародка). Мембрана, яка походить від материнської цитоплазматичної мембрани, синтезує *кортекс*, що складається з багатошарового мурену, більш кислого, ніж муреїн клітинної стінки материнської клітини. Крім кортексу і стінки зародка, синтезується ще й зовнішня оболонка спори, яка містить поліпептиди. Ендоспора більшості видів спороутворювальних бактерій має ще один додатковий зовнішній шар – *екзоспориум*, до складу якого входять білки, ліпіди, вуглеводи.

*Етап III* – дозрівання спори. У міру формування багатошарових покривів передспора перетворюється на *спору* (рис. 2.11).

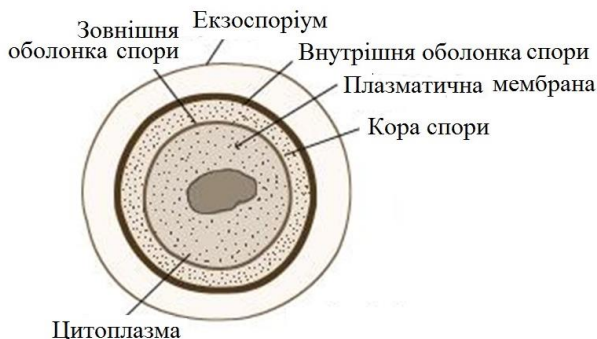


Рис. 2.11. Схема будови зрілої спори

Спори різних видів бактерій розрізняються за формою (круглі, овальні гладенькі, хвилясті, остеподібні та ін.), розміром, розміщенням у клітині – бацилярним, кластридальним, плектридальним (рис. 2.12).

*Бацилярне* розміщення – спора локалізується в клітині центрально, ексцентрално чи термінально, при цьому клітина не змінює своєї форми. Такі клітини називають *бацилами (Bacillus)*.



Рис. 2.12. Розміщення спор у клітині

*Кластридальне* розміщення – при формуванні спори клітина змінює свою форму, набуваючи вигляду човника чи веретена. Такі клітини називають *кластридіями (Clostridium*, від грец. *closter* – веретено).

*Плектридальне* розміщення – спора локалізується термінально, у місці її розташування клітина розширюється і набуває форми ракетки.

Спори звільняються унаслідок лізису спорангію. Потрапляючи у сприятливі умови, спори проростають у вегетативні клітини. Проростання спор починається з поглинання води та гідратації структур спор, що супроводжується активацією ферментів і збільшенням інтенсивності дихання. Літичні ферменти руйнують багатопшарові покриви спор, в середовище виділяються дипіколінат кальцію, амінокислоти і пептиди. Спора при цьому втрачає до 25–30 % сухої маси.

Іншими формами спокою бактерій є цисти, екзоспори, мікстоспори, акінети. Усі ці форми також призначені для виживання бактерій у несприятливих умовах.

**Екзоспори**, на відміну від ендоспор, формуються ззовні і виникають шляхом брунькування материнської клітини. Вони подібні за своїми властивостями до ендоспор бацил. Утворення екзоспори характерне для метанокиснювальних бактерій роду *Methylosinus* та фототрофних пурпурових бактерій *Rhodomicrobium vannielii*. Екзоспори не містять дипіколінової кислоти.

**Цисти** – наявні у різних групах бактерій. Це кулясті товстостінні клітини, формування яких характерне для бактерій родів *Azotobacter*, *Bdellovibrio*, *Methylococcus*, спірохет. У цисту перетворюється вся вегетативна клітина.

**Мікроспори** утворюються також з усієї клітини. Формування мікроспор характерне для бактерій роду *Mухососсис*.

**Акінети** – спори деяких ціанобактерій. Вони більші від вегетативних клітин, мають довгасту або сферичну форму, гранульований вміст і товсту оболонку. Акінети іноді проростають невдовзі після їх утворення або лише після перенесення в свіже поживне середовище.

Цисти і акінети більш стійкі до нагрівання, висушування, різних фізичних впливів, ніж вегетативні клітини.

### 2.3.3. Внутрішньоклітинні структури

**Мембранні структури клітини.** Уміст клітини відокремлюється від клітинної стінки ЦПМ. Це обов'язковий структурний елемент будь-якої клітини, порушення цілісності якого призводить до втрати життєздатності. Частка ЦПМ у сухій речовини клітини становить 8–15 %. У більшості прокаріотичних клітин ЦПМ – єдина мембрана. У клітинах фототрофних і деяких хемотрофних прокаріотів мембранні структури містяться також у цитоплазмі (внутрішні цитоплазматичні мембрани).

За структурою ЦПМ бактерій є типовою біологічною мембраною, що складається з подвійного шару ліпідів і білків (рис. 2.13). Гідрофобні «кінці» молекул фосфоліпідів і тригліцеридів направлені всередину, а гідрофільні «голівки» – назовні. У подвійний шар ліпідів вбудовані білкові молекули, які за розміщенням поділяються на периферійні, інтегральні та поверхневі.

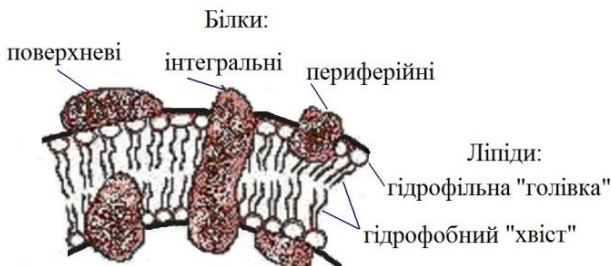


Рис. 2.13. Модель будови цитоплазматичної мембрани

*Мембранні білки* – це, як правило, ферменти. За амінокислотним складом мембранні білки не відрізняються від інших клітинних білків.

Головна *функція ліпідів* – підтримання механічної стабільності мембрани і надання їй гідрофобних властивостей. За «біологічних» температур мембранні ліпіди перебувають у рідинно-кристалічному стані, що зумовлює високу еластичність мембран: вони легко зливаються одна з одною, розтягуються і стискаються. Зі зниженням температури вони переходять у квазікристалічний стан.

У деяких бактеріальних мембранах у значних кількостях виявлено *вуглеводи*.

*Функції ЦПМ прокариотів*: бар'єрна або *роз'єднувальна*; *ферментативна* (у ЦПМ локалізовані ферменти); *енергетична* (у ЦПМ розміщені переносники ланцюга електронного транспорту); *інтегрувальна* (об'єднує клітину в єдине ціле); *транспортна* (здійснюється з використанням різних механізмів мембранного транспорту).

*Мезосоми* – локальні вип'ячування ЦПМ, розрізняються розмірами, формою, локалізацією в клітині.

*Цитоплазма* – це вміст клітини, оточений цитоплазматичною мембраною. Фракція цитоплазми, яка має гомогенну консистенцію і містить набір розчинних рибонуклеїнових кислот (РНК), ферментних білків, продуктів і субстратів метаболічних реакцій, отримала назву *цитозоля*. Інша частина цитоплазми містить структурні елементи: рибосоми, внутрішньоцитоплазматичні вклучення, нуклеоїд і мембранні структури.

*Рибосоми* – місце синтезу білка – рибонуклеопротеїнові частинки розміром 15–20 нм. Їх кількість у клітині залежить від інтенсивності процесів білкового синтезу і коливається від 5 000 до 90 000. Загальна маса рибосом може становити приблизно 1/4 клітинної маси. Рибосоми бактерій під час ультрацентрифугування осідають зі швидкістю 70 одиниць Сведберга (S), їх називають 70S-рибосомами. Цитоплазматичні рибосоми еукаріотів більші – 80S.

Рибосоми прокариотів побудовані з двох субодиниць: 30S і 50S. 30S-частинки містять одну молекулу 16S-рРНК і 21 молекулу білка. 50S-субодиниця складається з двох молекул рРНК (23S і 5S). У її склад входять 32 різні білки, однієї копії. Схему будови рибосоми показано на рис. 2.14.

*Внутрішньоцитоплазматичні вклучення* поділяються на активно функціонуючі структури та продукти клітинного метаболізму, які не виділяються назовні, а відкладаються всередині клітини.

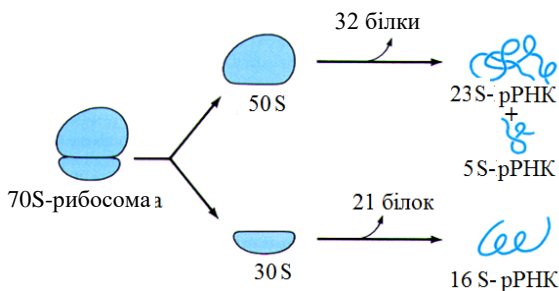


Рис. 2.14. Схема будови бактеріальної рибосоми

До першої групи включень належать фікобілісоми, газові вакуолі (аеросоми), хлоросоми, карбоксосоми, магнітосоми. До другої групи включень (продуктів клітинного метаболізму) належать запасні речовини – поліфосфати, полісахариди, ліпіди, сірка.

*Фотосинтетичні мембрани (тілакоїди)* – характерні для більшості фотосинтезуючих бактерій. *Хлоросоми* зелених бактерій і *фікобілісоми* ціанобактерій містять фотосинтезуючі пігменти.

*Карбоксосоми* – містять ключовий фермент фіксації  $\text{CO}_2$  у циклі Кальвіна – рибулозодіфосфаткарбоксилазу.

*Газові вакуолі (аеросоми)* – характерні для водних бактерій, мешканців мулів, окремих ґрунтових бактерій, є регуляторами плавучості.

*Магнітосоми* – виявлені в клітинах бактерій, що володіють магнітотаксисом, містять частинки  $\text{Fe}_3\text{O}_4$ .

Запасними речовинами прокаріотів є *полісахариди* (глікоген, крохмаль і гранульоза), *ліпіди*, *поліпептиди*, *поліфосфати* (волютін), *відкладення сірки*.

Включення карбонату кальцію виявлено в клітинах деяких сіркових бактерій. Припускають, що вони виконують функцію нейтралізаторів рН середовища, з'єднуючись із сірчаною кислотою, що утворюється у процесі окиснення внутрішньоклітинної сірки. Усі запасні речовини мають вигляд високомолекулярних полімерних молекул, у ряді випадків відмежованих від цитоплазми білковою мембраною, тобто перебувають у неактивному стані. Це важливо, оскільки у протилежному випадку зосередження в цитоплазмі великої кількості молекул осмотично активних речовин впливало б на клітину негативно.

Кристалоподібні включення *Bacillus thuringiensis* називають параспоральними, оскільки вони розміщуються в клітині поруч зі спорами. Ці включення білкової природи високотоксичні для комах. Кристалоподібні включення нетоксичні для хребетних тварин і рослин, це зумовило їх широке застосування в сільському господарстві для боротьби з комахами – шкідниками рослин.

**Генетичний апарат.** У прокаріотів ДНК – нуклеоїд – являє собою компактне утворення, що займає центральну ділянку у цитоплазмі і не відокремлений від неї мембраною. Генетична інформація прокаріотів міститься в одній молекулі ДНК, що має форму ковалентно замкненого кільця, і отримала назву *бактеріальної хромосоми*. Довжина молекули в розгорнутому вигляді може становити більше ніж 1 мм. Хромосоми прокаріотів являють собою високоупорядковану структуру, що має константу седиментації

1 300–2 000S для вільної та 3 200–7 000S для зв'язаної з мембраною форми. Частина ДНК у цій структурі являє собою систему з 20–100 незалежно суперспіралізованих петель. У забезпеченні суперспіралізованої організації хромосом беруть участь молекули РНК.

Згідно з існуючими уявленнями суперспіралізовані петлі відповідають неактивним ділянкам ДНК і містяться в центрі нуклеоїда. Поза його периферією розміщуються деспіралізовані ділянки, на яких синтезується інформаційна РНК (іРНК), при цьому, оскільки у бактерій процеси транскрипції і трансляції відбуваються одночасно, одна і та сама молекула іРНК може бути одночасно пов'язана з ДНК і рибосомами.

Хромосоми більшості прокаріотів мають молекулярну масу близько  $10^9$  Да. Часто в експоненційно зростаючій культурі кількість нуклеоїдів на клітину може становити 3, 4, 8 і більше. Нерідко в клітинах унаслідок дії на них певних факторів (температури, рН середовища, іонізувального випромінювання, солей важких металів, деяких антибіотиків та ін.) утворюється безліч копій хромосоми. У прокаріот молярна частка гуаніну і цитозину (ГЦ) у ДНК коливається в дуже широких межах: від 23 до 75 %.

Реплікація молекули ДНК відбувається за напівконсервативним механізмом. Вона починається в точці прикріплення кільцевої хромосоми до ЦПМ, у якій локалізовано ферментативний апарат, відповідальний за реплікацію. Реплікація здійснюється в двох протилежних напрямках. Дочірні хромосоми залишаються прикріпленими до мембрани.



Крім хромосоми, у клітинах бактерій часто містяться *плазмиди* – також замкнені в кільце ДНК, здатні до незалежної від хромосоми реплікації. Вони містять додаткові гени, потрібні бактеріям лише в специфічних умовах. У них кодуються гени, що визначають стійкість до антибіотиків, руйнування специфічних речовин, необхідні піф-гени для азотфіксації і т. ін.

У ДНК бактерій виділяються *транспозони* – мобільні сегменти, здатні переміщуватися з однієї частини хромосоми до іншої, або до позахромосомних ДНК (у тому числі до інших клітин). Ці сегменти не здатні до автономної реплікації.

#### 2.4. Хімічний склад прокаріотичної клітини

Хімічний склад бактеріальної клітини подібний до хімічного складу клітин інших живих організмів. Компонентами мікробної клітини є вода, мінеральні речовини та органічні сполуки – білки, нуклеїнові кислоти, вуглеводи та ліпіди.

**Клітинна вода.** Вода становить 75–90 % маси вегетативної клітини. Уміст води в спорах значно нижчий. Нормальний метаболізм, ріст і розмноження мікроорганізмів можливі тільки у водному середовищі. Вода є розчинником органічних і мінеральних речовин, дисперсійним середовищем для колоїдів, джерелом протонів і гідроксильних іонів, а також джерелом водню та кисню в процесах метаболізму бактерій. Вода в клітині міститься в двох станах.

*Вільна вода* є розчинником, бере участь у процесах асиміляції та дисиміляції і зв'язана з клітинними колоїдами.

*Хімічно зв'язана вода* з клітини майже не виділяється, якщо не застосовувати спеціальних методів. У разі теплового висушування вона зберігається в клітинах.

*Адсорбційно* та *осмотично* зв'язана зі структурами клітини вода утримується фізико-хімічною взаємодією. Адсорбційно зв'язана вода утворює навколо біологічних молекул моно- або полімолекулярні шари за рахунок водневого зв'язку. За властивостями вона відрізняється від звичайної води меншою розчинністю. Її питома теплоємність менша за одиницю, замерзає за температури, значно нижчої за нуль. Адсорбційно зв'язана вода має підвищену густину.

Кількість осмотично зв'язаної води значно більша, ніж адсорбційно зв'язаної. За фізико-хімічними властивостями осмотично зв'язана вода не відрізняється від звичайної вільної води. Вміст її

регулюється завдяки структурним і функціональним особливостям цитоплазматичної мембрани і залежить від концентрації розчинних компонентів клітини, зокрема мінеральних речовин; вона може бути вилучена висушуванням біомаси.

**Елементний склад клітини.** До складу бактеріальної клітини входять такі елементи, (у масових частках, % сухої речовини): вуглець – 50, кисень – 20, азот – 10–14, водень – 8, фосфор – 3, сірка, калій, натрій – 1, кальцій, магній, хлор – 0,5, залізо – 0,2, решта елементів – близько 0,3.

Вуглець, кисень, водень та азот – основні компоненти органічних сполук, з яких побудована клітина. Сірка необхідна для синтезу амінокислот, наприклад, цистеїну та метіоніну, а також деяких коферментів. Фосфор входить до складу нуклеїнових кислот, фосфоліпідів, тейхоевих кислот і таких нуклеотидів, як АТФ, ГТФ, НАД і ФАД. Іони калію, магнію, кальцію та заліза є кофакторами ферментів і компонентами металокомплексів. Іони заліза входять до складу компонентів дихального ланцюга (цитохроми, залізосіркові білки).

**Органічні сполуки.** Уміст білків, нуклеїнових кислот, вуглеводів і ліпідів у бактеріальній клітині непостійний і змінюється залежно від виду бактерій, віку культури, складу поживного середовища та інших умов вирощування.

**Білки.** Білки становлять 40–80 % маси бактеріальної клітини і являють собою прості і складні білки (*протеїни*). Прості білки складаються тільки з амінокислот, а складні – з амінокислот та речовин небілкової природи (простетичні групи). До складу бактеріальних білків входять ті самі 20 найважливіших амінокислот, що і до складу білків рослин і тварин. Амінокислотний склад білків різних видів бактерій кількісно та якісно різний. Так, у складі білків сарцин міститься багато лізину, у складі бацил – глютамінової кислоти. Більшість бактерій самі синтезують всі необхідні їм амінокислоти (наприклад, *Escherichia coli*). Але деякі бактерії не мають такої здатності і потребують готових амінокислот, які під час культивування вносять у поживне середовище. Це так звані *ауксотрофи*. Мікроорганізми можуть бути ауксотрофами не тільки за амінокислотами, а і за вітамінами, нуклеотидами та іншими сполуками.

За біологічними функціями білки є ферментами, токсинами, антигенами, антитілами, гормонами, транспортними білками тощо.

**Нуклеїнові кислоти.** Нуклеїнові кислоти – це біополімери, що складаються з великої кількості (1 500–5 000 000) мононуклеотидів. Мононуклеотиди побудовані з азотистої основи (пуринової – аденіну (А) або гуаніну (Г), піримідинової – урацилу (У), тиміну (Т), цитозину (Ц)); пентози – рибози або дезоксирибози; залишку фосфорної кислоти. До кожного залишку рибози (дезоксирибози) приєднується одна з азотистих основ. Сполука, що складається з азотистої основи та пентози, називається *нуклеозидом*. Нуклеозид із приєднаним до нього залишком фосфорної кислоти називається *нуклеотидом*.

Існують два типи нуклеїнових кислот: рибонуклеїнова та дезоксирибонуклеїнова. Молекула РНК містить цукор рибозу, азотисті основи А, Г, Ц, У. Рибонуклеїнова кислота є одноланцюговою. У клітинах міститься три типи РНК: *інформаційна*, або *матрична* (використовується як матриця, що визначає послідовність амінокислот у поліпептидному ланцюгу, який синтезується); *транспортна* (переносить на рибосому певні амінокислоти) та *рибосомальна* (міститься в рибосомах).

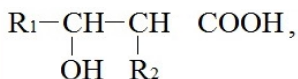
Молекула ДНК містить вуглевод дезоксирибозу, азотисті основи А, Г, Ц, Т. Дезоксирибонуклеїнова кислота являє собою подвійну спіраль, у якій полінуклеотидні ланцюги закручені один навколо одного та навколо спільної осі.

**Вуглеводи.** У бактеріальній клітині вуглеводи являють собою *моно-, оліго- та полісахаридами*, які становлять до 12–30 % від її сухої маси.

*Полісахариди* мікроорганізмів – це надзвичайно різноманітна група біополімерів, серед яких є сполуки, характерні як для прокаріотів, так і для еукаріотів (глікоген, целюлоза). Але у бактерій виявлені полісахариди, яких не мають інші організми (тейхоеві кислоти, пептидоглікани, ліпополісахариди). Полісахариди мікроорганізмів поділяються на внутрішньо- (ендо-) та позаклітинні (екзо-). Ендополісахариди виконують функції запасних речовин, є структурними компонентами (входять до складу клітинної стінки, цитоплазматичної мембрани), ендотоксинів та ін. Екзополісахариди утворюють капсулу або виділяються в культуральну рідину. Це речовини з молекулярною масою до 1 000 000 Да, гідрофільні, з негативним зарядом. Це в основному гетерополісахариди, але є і гомополісахариди, наприклад глюкани (складаються лише з глюкози), левани (до складу входить тільки фруктоза).

**Ліпіди.** Це вищі жирні кислоти, фосфоліпіди, гліколіпіди і нейтральні ліпіди, воски.

**Вищі жирні кислоти.** Насичені жирні кислоти містять у великих кількостях бактерії, ненасичені кислоти виключно кислоти з одним подвійним зв'язком (наприклад, пальмітиноюю). У бактеріях виявлено *міколові кислоти*. Це (3-оксикислоти з довгим аліфатичним ланцюгом, вони локалізовані в клітинних стінках нокардіо- та корінебактерій, зумовлюють гідрофобний характер клітин:



де  $R_1$  і  $R_2$  – аліфатичні ланцюги, що містять від 20 до 90 атомів вуглецю.

Наявність міколових кислот, а також високий вміст інших ліпідів зумовлюють *кислотостійкість* деяких бактерій (мікобактерій), а також здатність використовувати гідрофобні субстрати (наприклад, парафіни нафти).

**Фосфоліпіди** являють собою фосфатидну кислоту, фосфатидилсерин, фосфатидилхолін, фосфатидилетаноламін та ін.

**Нейтральні ліпіди** являють собою тригліцериди, політерпеноїди, каротиноїди,  $C_{40}$ -ізопреноїди.

**Воски** (складні ефіри вищих спиртів і жирних кислот з довгим ланцюгом) містяться в кислотостійких бактеріях, наприклад мікобактеріях. Так, у туберкульозній паличці міститься до 60 % воску.

Бактерії, на відміну від дріжджів і грибів, не містять як обов'язкових компонентів поліненасичених жирних кислот, не містять і не потребують (за винятком однієї групи мікоплазм) стеринів і стероїдів. Загальний вміст ліпідів у клітині варіює від 5 до 30–40 %. Основна маса ліпідів у клітині зв'язана з іншими компонентами: білками (у цитоплазматичній мембрані), полісахаридами (ендотоксини та *O*-антигени грамнегативних бактерій).

Ліпіди мікроорганізмів більш різноманітні, ніж ліпіди вищих організмів. Вони виконують різні функції: є запасними речовинами (поліоксibuтират), структурними компонентами клітини (цитоплазматична мембрана), беруть участь у метаболізмі вуглеводів, в енергетичному обміні, входять до складу антигенів, зумовлюють кислотостійкість бактерій.

**Пігменти бактерій.** Серед бактерій є велика кількість пігментованих видів. Пігменти синтезуються бактеріями залежно від умов вирощування – складу середовища, природи джерела вуглецю, кількості кисню, наявності освітлення та ін. Важливими елементами для утворення пігментів є азот, магній, залізо, кальцій. Мікробні пігменти поділяються на дві групи: нерозчинні, зв'язані з клітинними компонентами, які зумовлюють забарвлення колоній але не середовища (пігменти жовтої сарцини, золотистого стафілокока); розчинні в поживному середовищі, яке забарвлюється під час культивування бактерій. За хімічним складом пігменти надзвичайно різноманітні: каротиноїди, меланіни, хінони, бактеріохлорофіли, піроли.

*Бактеріохлорофіли* різняться структурно між собою і відрізняються від хлорофілу вищих рослин. Більшість фотосинтезувальних бактерій містить бактеріохлорофіл *a*, пурпурові бактерії – бактеріохлорофіл *b*, зелені сіркобактерії *c*, *d*, *e*. Ці бактеріохлорофіли різняться за максимумом поглинання світла в діапазоні хвиль 375–1 040 нм.

*Каротиноїдних пігментів* відомо понад 300. За хімічним складом каротиноїди є продуктами конденсації залишків ізопрену. Локалізовані у внутрішньоклітинних білково-ліпідних мембранних структурах клітини. Поглинають світло, довжина хвилі якого становить 400–550 нм. У фототрофних бактеріях каротиноїди є допоміжними пігментами, які передають 30–90 % енергії до молекул бактеріохлорофілу, захищають хлорофіл від фотоокиснення, беруть участь у реакціях фототаксису. У нефотосинтезувальних мікроорганізмах каротиноїди виконують захисну функцію.

*Меланіни* (пігменти чорного та коричневого кольору) – це зв'язані з білками полімери, які завдяки здатності зворотно окиснюватись і відновлюватись, зумовлюють захист клітин від дії різних стресових факторів. Їх містять бактерії, гриби і дріжджі.

## 2.5. Фізико-хімічні властивості бактеріальної клітини

Сукупність фізико-хімічних властивостей клітин залежить від видових особливостей бактерій, їх віку та умов культивування.

*Броунівський рух.* Притаманний нерухливим бактеріям розміром меншим за 4 мкм. Це явище може пригнічуватись додаванням електролітів чи колоїдів у поживні середовища.

*Показник заломлення.* Установлюється внесенням бактерій у розчини з різними показниками заломлення. Під час мікроскопіювання

бактерії стають невидимими, коли показник заломлення клітини та середовища збігаються. Наприклад, холерний вібріон стає невидимим у фенолі з показником заломлення 1,55.

*Густина мікробної клітини.* Вона залежить від віку, виду бактерій і складу середовища. Золотистий стафілокок має густину 1,118, кишечна паличка – 1,094.

*В'язкість мікробної клітини.* У середньому вона перевищує в'язкість води у 800 разів (в'язкість гліцерину).

*Еластичність* – це здатність клітини відновлювати форму після тимчасових деформацій.

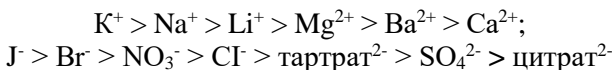
*Електричний заряд* поверхні бактерій. В електричному полі бактерії рухаються до катода (катафорез) або до анода (анафорез), або за певних значень рН перестають рухатись (ізоелектрична точка). Поверхня клітин більшості бактерій заряджена негативно.

*Окисно-відновний потенціал (Eh).* Виражається у вольтах (В). Аеробні мікроорганізми розвиваються на середовищах з Eh +0,2–0,4 В (за нейтрального рН). Вони легко змінюють Eh, оскільки характеризуються наявністю добре розвинутої ферментної системи окиснення-відновлення (цитохромоксидази, каталаза та ін.). Анаеробні бактерії не ростуть, якщо Eh середовища перевищує 0,2 В.

*Гідрофобність і гідрофільність.* Зумовлені наявністю в поверхневих структурах відповідних хімічних груп: гідрофільних – –ОН, –NH<sub>2</sub>, –SO<sub>3</sub>, –COОН, –NH<sub>3</sub>, –С = О; гідрофобних –СН<sub>3</sub>, –С<sub>6</sub>Н<sub>5</sub> та ін. Поверхня клітин більшості бактерій гідрофільна, а кислотостійких паличок – гідрофобна.

*Неспецифічна аглютинація (склеювання).* Залежить від ряду факторів: ступеня гідратації полюсних іонізувальних та неіонізувальних груп, кількості солей та іонів, адсорбованих на поверхні клітини, електричного заряду.

*Адсорбція іонів.* Інтенсивність пасивного проникнення іонів у клітину визначається їх положенням у катіонному та аніонному рядах:



У катіонному ряді проникність тим більша, чим лівіше розміщений катіон. Розчинність солей певного катіона знижується внаслідок дії іншої солі, катіон якої розміщений праворуч. Так, наприклад,

проникність для солей літію знижується за наявності солей магнію, барію та кальцію. В аніонному ряді проникність тим більша, чим лівіше розміщений аніон. Так, проникність аніона хлору менша, ніж бром.

*Осмотичний тиск.* Завдяки наявності в клітині великої кількості вільних електролітів внутрішній тиск у клітині високий. Деякі бактерії (галофільні) здатні витримувати високий внутрішній тиск, їх називають осмофільними.

*Біоломінісцентні бактерії.* Світні організми, мають однакову природу світіння – їх біоломінесценція являє собою хімічну реакцію, що каталізується специфічним ферментом –люциферазою. При цьому утворюється велика кількість енергії, яка переводить проміжний продукт у збуджений стан.

### ***Контрольні запитання та завдання***

1. На які групи за морфологічними ознаками поділяються бактерії?
2. Які морфологічно незвичайні форми бактерій ви знаєте?
3. Назвіть типи сферичних, палочкоподібних, звивистих клітин.
4. Назвіть поверхневі структури клітинної стінки.
5. Як відбувається розмноження прокаріотів?
6. Наведіть відмінності у будові та складі клітинних стінок грампозитивних та грамнегативних бактерій.
7. Охарактеризуйте мембранні утворення грампозитивних і грамнегативних бактерій.
8. Які функції виконує клітинна стінка?
9. Як діє на бактеріальні клітини лізоцим і пеніцилін?
10. Чим зумовлена здатність бактерій рухатись? Як розміщені джгутики у бактеріях?
11. Чим відрізняється капсула від слизового шару?
12. Які морфологічно диференційовані клітини прокаріотів ви знаєте?
13. Що таке бацілярне, кластридальне, плектридальне розміщення спор у клітині?
14. Охарактеризуйте етапи споруляції у клітині.
15. Охарактеризуйте внутрішньоклітинні структури мікроорганізмів та їх функції у клітині.
16. Що таке нуклеоїд, плазміда та транспозон?
17. У якому стані перебуває вода у мікробній клітині?
18. З яких елементів складається мікробна клітина?
19. Які органічні сполуки входять до складу мікробної клітини?
20. Охарактеризуйте хімічний склад прокаріотичної клітини.



### 3.1. Основні поняття. Критерії визначення мікроорганізмів

Мікроорганізми – найбільша за кількістю поширених повсюдно представників група. Мікроорганізмам властиві всі відомі типи обміну речовин. Саме мікроорганізми були першими живими істотами на нашій планеті, які брали участь у формуванні основних компонентів біосфери.

Нагромадження величезного фактичного матеріалу потребувало класифікації об'єктів, які вивчають у мікробіології, для зручної роботи з ними. Основні поняття і терміни використовували в систематиці бактерій, сформулював академік Російської Академії Наук Г.О. Заварзін у монографії «Фенотипова систематика бактерій» (1974 р).

**Систематика** – теорія різноманіття організмів, яка вивчає відношення між їх групами (класами, таксонами).

**Класифікація** – розділення чисельності організмів на групи (класи, таксоми).

**Таксономія** – найменування груп організмів (таксонів), установлення їх меж та підпорядкування.

**Номенклатура** – збірник правил найменування таксонів, доповнена списком цих найменувань.

Основною одиницею класифікації є **штам** – чиста культура ізольованої з природного субстрату бактерії. Штами об'єднуються у **види** (species), види – в **роди** (genus). Подібні роди об'єднуються в **триби** (латинські назви закінчуються на *-eae*), триби – в **родини** (family, латинські назви родин закінчуються на *-aceae*). Родина може об'єднувати роди і без трибів, що останнім часом у класифікації бактерій спостерігається найчастіше. Родини об'єднуються в **порядки** (латинські назви порядків закінчуються на *-ales*), порядки – у **класи**. Класи можуть об'єднуватись у відділи, відділи у **царства**.

Номенклатура бактерій підпорядковується Міжнародному кодексу номенклатури бактерій. Для бактерій, так само як для рослин і тварин, використовується **бінарна номенклатура**: родова та видова назви, які записуються в латинській транскрипції. Найменування роду пишеться з великої літери, виду – з малої. Видова назва, як



правило, відображає якусь характерну ознаку чи властивість виду. Наприклад, *Sarcina flava* – сарцина жовта, *Bacillus mycoides* – грибоподібна паличка.

Основною таксономічною категорією є вид бактерій.

**Вид бактерій** – це група організмів, які мають схожий набір і порядок генів на хромосомі та потенційно здатні обмінюватися хромосомними генами і здійснювати їх гомологічну рекомбінацію з великою частотою.

**Штам** – бактеріальні культури одного виду, виділені з різних місць існування.

**Клон** – це культура, виділена з однієї клітини.

**Діагностика (ідентифікація)** – спосіб визначення належності об'єкта таксона.

Таким чином, **систематика включає в себе класифікацію, таксономію, номенклатуру та ідентифікацію.**

Критерії ідентифікації мікроорганізмів:

– *морфологія клітин і колоній* (у певних середовищах і певних умовах культивування);

– *цитологія клітин* (прокаріоти або еукаріоти);

– *культуральні ознаки* (характер росту на твердих і рідких середовищах);

– *фізіологічні властивості* (використання різних субстратів, ставлення до температури, аерації, рН та ін.);

– *біохімічні властивості* (метаболічні шляхи);

– *молекулярно-біологічні властивості* (вміст ГЦ пар у мол. %, гібридизація нуклеїнових кислот, аналіз нуклеотидної послідовності 16S рРНК);

– *хемотаксономія* (хімічний склад різних сполук і структур, наприклад жирних і тейхоевих кислот у стрептоміцетів, міколових кислот у нокардій, мікобактерій, корінебактерій);

– *серодіагностика* (реакція антиген–антитіло, особливо для патогенних мікроорганізмів);

– *фаготипування* (використання специфічних фагів).

Для ідентифікації мікроорганізмів – прокаріотів дослідники користуються «Визначником бактерій Бергі», що випускається Товариством американських бактеріологів. Перше видання опубліковано у 1923 р., а дев'яте (останнє) – у 1984–1986 рр. «Визначник бактерій Бергі» – визнана в усьому світі наукова праця, яка об'єднує знання про різноманітність прокаріотів.

### 3.2. Сучасна класифікація мікроорганізмів

Існують різні варіанти класифікації (фенотипова, генотипова, філогенетична, нумерична, штучна та ін.), що зумовлено метою та завданням, покладеними в основу системи.

Сукупність морфолого-культуральних і фізіолого-біохімічних ознак покладено в основу **фенотипової класифікації бактерій**. *Фенотип* – це сукупність усіх ознак і властивостей організму, що сформувались у процесі його індивідуального розвитку. Фенотип визначається взаємодією генотипу з умовами навколишнього середовища, у яких розвивається організм.

Існує більш формальна **нумерична таксономія**, у якій всі ознаки альтернативні і мають «однакову вагу». Це дозволяє кількісно оцінити ступінь подібності і відмінності організмів шляхом обчислення коефіцієнтів подібності або відповідності. Для використання нумеричної класифікації необхідно якомога повніше вивчити ознаки мікроорганізмів і їх більшу кількість.

Принципово новим підходом, який відрізняється від фенотипової систематики, є **геносистематика** бактерій. *Генотип* – сукупність спадкових ознак організму. Ступінь генетичних відмінностей організмів можна оцінити за такими показниками: вмістом ГЦ у ДНК, гібридизацією ДНК–ДНК і ДНК–рНК, амінокислотною послідовністю білків; нуклеотидною послідовністю генів.

На підставі досліджень професора Іллінойського університету К. Везе зроблено спробу переходу до **філогенетичної класифікації** мікроорганізмів, у якій враховуються родинні зв'язки та шляхи еволюції організмів. У такій класифікації ієрархія таксонів відображає генеалогічне дерево (рис. 3.1). Як філогенетичний маркер він використовував послідовність основ нуклеотидів 16S рРНК, який відповідає необхідним вимогам: універсальності, гомологічності та генетичній стабільності. На підставі отриманих даних були розраховані коефіцієнти подібності та виявлено три групи організмів: еукаріоти, бактерії (сюди ж потрапили мітохондрій і хлоропластів) і археї.

Аналіз 16S рРНК дозволяє визначити місце мікроорганізму на філогенетичному дереві, а видову назву знайти традиційними мікробіологічними методами. При цьому 90 % збігів вказує на належність до певного роду, 97 % – до певного виду.

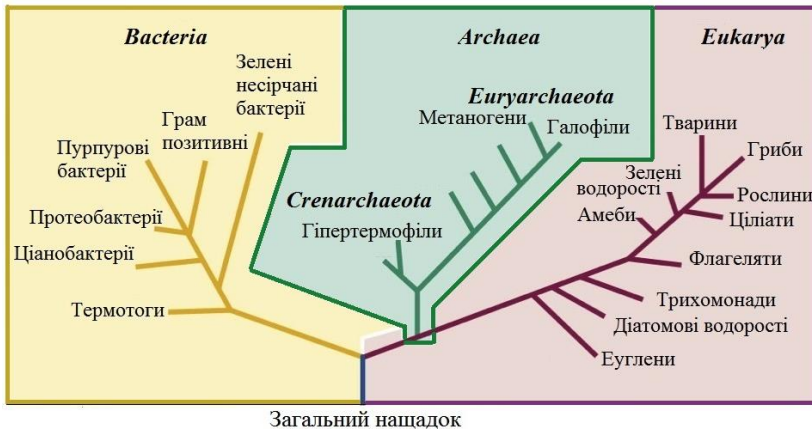


Рис. 3.1. Філогенетичне дерево живих організмів, побудоване на підставі аналізу 16S рРНК

Останнім часом для диференціювання мікроорганізмів на рівні роду та виду Р. Колвелл пропонує використовувати **поліфілетичну таксономію**, яка включає багато рівнів інформації, від молекулярного до екологічного.

Мінімальні вимоги для отримання корисної поліфілітичної інформації такі:

- попередній пошук груп схожих штамів;
- визначення філогенетичних позицій цих груп;
- вимірювання відмінностей між групами і їх найближчими сусідами;
- збір даних, які дозволяють диференціювати групи.

Пропонувалися й інші підходи для виявлення родинних зв'язків мікроорганізмів, наприклад, визначення послідовності амінокислот у цитохромі *c*, який є не у всіх організмів, визначення повної послідовності хромосомної ДНК та ін. Такі підходи дозволяють зіставити еволюційні шляхи розвитку в більш вузьких таксономічних групах мікроорганізмів.

Філогенетичні підходи, що стосуються гена рРНК прокаріотів, привели до багатьох нових відкриттів, які не були відображені у дев'ятому виданні «Визначника бактерій Бергі». Уже у 80-х роках ХХ ст. передбачалася можливість природної філогенетичної класифікації. У 2001–2009 рр. виходять у світ окремі томи десятого

видання «Визначника бактерій Бергі», у яких реалізована філогенетична систематика прокариотів, під назвою «Друге видання Керівництва Бергі із систематики бактерій». Порівняно з попереднім виданням «Bergy's Manual of Systematic Bacteriology», опублікованим у 1984–1986 рр., це видання розширено за рахунок опису понад 2200 нових видів і 390 нових родів.

«Визначник бактерій Бергі» – визнана в усьому світі наукова праця, яка об'єднує знання з різноманітності прокариотів.

Згідно з Керівництвом Бергі на підставі аналізу нуклеотидної послідовності 16S рРНК виділено три домени (надцарства): **Bacteria**, **Archaea** і **Eukarya** (рис. 3.1). Запроваджено таку ієрархію таксонів: **домен, філум (відділ), клас, порядок, родина, рід, вид**.

У домен **Eukarya** ввійшли всі еукаріотичні організми, як одноклітинні, так і багатоклітинні, включаючи людину. Групи, що містять мікроскопічні об'єкти:

– *водорості* («що ростуть у воді») – одноклітинні, колоніальні або багатоклітинні фототрофи, що здійснюють окиснювальний фотосинтез. Мікробіологічними об'єктами традиційно вважаються представники червоних, золотистих, діатомових, евгленових та зелених водоростей, а також їх лейкоформи, що ростуть у темряві і втратили пігменти;

– *гриби*, мікробіологічними об'єктами серед яких є нижчі гриби родів *Rhizopus*, *Penicillium*, *Aspergillus* та ін.;

– *найпростіші*, яким донедавна приділяли увагу лише у зв'язку з їх патогенністю для людини (малярійний плазмодій, трипаносоми та ін.), але натепер показано, що вирощуючи деякі ґрунтові і водні найпростіші у вигляді чистих культур, можна отримувати цінні продукти. Наприклад, *Astasia longa* під час культивування у ферментері на синтетичному середовищі синтезує поліненасичену жирну кислоту – арахідонову.

Домен **Bacteria** включає прокариотичні мікроорганізми, що мають типові ознаки бактерій, зокрема клітинні оболонки, які містять пептидоглікан. До домену увійшли грамнегативні та грампозитивні бактерії (рис. 3.2). Грамнегативними бактеріями є: великий філум *Proteobacteria* ( $\alpha$ -,  $\beta$ -,  $\gamma$ -,  $\delta$ -,  $\epsilon$ -*Proteobacteria*) та ціанобактерії (*Cyanobacteria*), спірохети (*Spirochetes*), хламідії (*Chlamydiae*), грампозитивними – *Actinobacteria* (бактерії з високим вмістом ГЦ у ДНК), та *Clostridia*, *Bacillus*, *Mycoplasma* (з низьким вмістом ГЦ у ДНК).

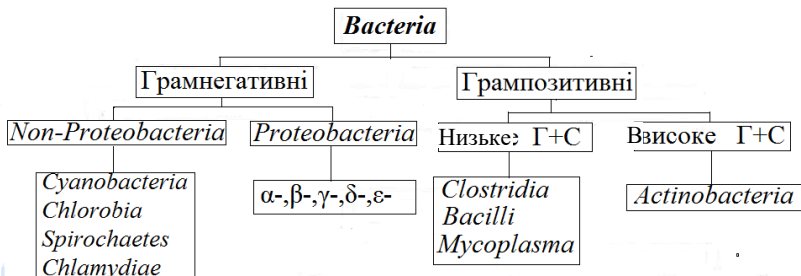


Рис. 3.2. Сучасна класифікація домену *Bacteria*

До порівняно нового домену *Archaea* належать мікроорганізми, поділені на три філуми: *Crenarchaeota*, *Euryarchaeota* і *Korarchaeota* (рис. 3.3).

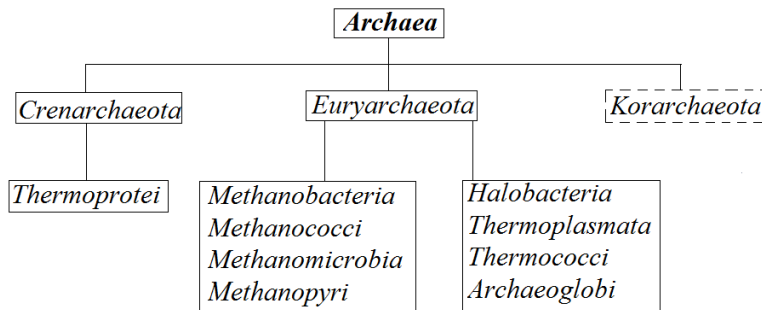


Рис. 3.3. Сучасна класифікація домену *Archaea*

Перший філум *Crenarchaeota* охоплює мікроорганізми, які мають дуже вузькі і специфічні місця існування. Це *екстремофіли*, що залежать від сірчаних сполук, оптуми рН і температури росту яких відрізняються екстремальними значеннями. Другий філум *Euryarchaeota* об'єднує повсюдно поширені мікроорганізми – *метаногени*, які є облигатними анаеробами, що мешкають у донних осадах прісноводних зон, багатих на органіку, або в рубці жуйних. Поширені також *екстремальні галофіли*, що ростуть за високих концентрацій солей і здатні здійснювати особливий тип фотосинтезу за допомогою бактеріородопсину, який на світлі працює як протонна помпа.

Третій філум *Korarchaeota* включає представників прокаріотів, які *не культивуються* дотеперішнього часу, але для яких відомі послідовності генів, що кодують молекулу 16S рРНК.

Крім нуклеотидної послідовності 16S рРНК, археї відрізняються від бактерій і еукаріотів істотними ознаками: будовою мембран і ліпідів мембран, будовою клітинних стінок, а також особливостями метаболізму.

**Будова мембран і ліпідів мембран.** У звичайних ліпідах гліцерин зв'язаний складноефірним зв'язком із залишками жирних кислот, а у архей – простим ефірним зв'язком із C<sub>20</sub>-спиртом – фітанолам. Археї можуть мати як звичайні *бішарові*, так і *моношарові мембрани*. Моношарова мембрана архей більш ригідна, оскільки у ній немає внутрішнього міжмембранного простору. Чим екстремальніші умови, тим більше моношарових зон міститься в мембрані. Археї містять у мембранах 7–30 % ізопреноїдів (зокрема, сквалену). Такі ж сполуки знаходять у нафтових відкладеннях, що свідчить про давність цих мікроорганізмів.

**Будова клітинних стінок.** У архей не знайдено типових для бактерій пептидогліканових (муреїнових) клітинних стінок. Вони являють собою або псевдомуреїн (немає N-ацетилмурамової кислоти), або білковий S-шар (структурований білок, який містить «кислі» амінокислоти, за рахунок чого на поверхні клітин створюється тонкий шар води, що відштовхує іони солей). Ще один варіант організації архей – відсутність клітинної стінки, коли мембрана майже повністю представлена ригідним моношаром з тетрамерів, посиленням великою кількістю п'ятичленних кілець, наприклад, *Thermoplasma*;

**Особливості метаболізму.** У архей ДНК пов'язана з гістонами і має інтронні ділянки, подібно до еукаріотів. У тРНК архей не знайдено риботиміну. РНК-полімерази цих організмів більше подібні до еукаріотичних за субодиничним складом. Трансляція білка нечутлива до хлорамфеніколу, проте чутлива до дифтерійного токсину (як у еукаріотів). У архей знайдено унікальні коферменти – метанофурин, метанофуран, F<sub>420</sub>, F<sub>430</sub> (але метанофурин виявлений і у факультативних метілотрофів). Автотрофна фіксація вуглекислоти у архей відбувається нециклічним шляхом (ацетокластичним). Галофільні археї здійснюють фотосинтез, пов'язаний з функціонуванням особливого білка – бактеріородопсину.

Археї зазвичай існують в екстремальних умовах і мають низьку швидкість росту. Проте в таких середовищах існування у них мало конкурентів, що дозволило їм зберегтися дотепер.

### 3.3. Гіпотези про походження життя і виникнення прокариотів та еукариотів

*Теорії походження життя.* Спроби відповісти на питання, що таке життя, імовірно, слід віднести до часів появи людини. Відомості про те, як різні живі істоти виникають з води і органічних залишків, можна знайти в стародавніх рукописах. Фалес Мілетський (VII–VI ст. до н. е.) вважав, що життя – це властивість, притаманна матерії, а матеріальною першоосною, з якої природним шляхом виникло світло, є вода. Протилежне ідеалістичне тлумачення гіпотези *самозародження* життя обстоювали Платон (428–347 рр. до н.е.), Аристотель (384–322 рр. до н.е.). Після відкриття А. ван Левенгуком мікроорганізмів саме вони стали основним об'єктом спору про зародження життя. Сам учений негативно ставився до можливості зародження мікроорганізмів з неживої матерії. Остаточний кінець спору про самозародження мікроорганізмів поклав

Л. Пастер, який довів, що мікроорганізми не виникають самовільно.

Існує також *гіпотеза панспермії*, згідно з якою, живі організми були занесені на Землю з космічного простору. Гіпотеза була сформульована в 1865 р німецьким дослідником Г. Ріхтером і підтримана С. Арреніусом та Г. Гельмгольцем.

У XX ст. російський біохімік А. І. Опарін і англійський дослідник Дж. Холдейн висунули припущення, що життя виникло в результаті взаємодії органічних сполук, що утворилися в безкисневих умовах на первісній Землі. У результаті поступово ускладнювалися органічні сполуки, формувалися з них просторово відокремлені системи і перетворювалися у попередники життя, а потім і в первинні живі організми. Одним з перших у 1953 р. досліди з абіогенного синтезу провів

С. Міллер. Через газову суміш, що містить метан, аміак, молекулярний водень і пару води (атмосферний склад первісної Землі), він пропускав електричні розряди (60 000 В), а потім аналізував продукти реакції. За даними С. Міллера основними первинними продуктами реакції в зоні розряду є альдегіди і ціанистий водень (HCN). Вторинні реакції, які перебігають у водній фазі, призводять до утворення з них амінокислот і органічних кислот.

У лабораторних умовах проведено ряд процесів абіогенного синтезу складних органічних молекул: амінокислот, органічних кислот, моноцукрів, жирних кислот, пуринових основ та АТФ. Отже, можна припустити, що в умовах первісної Землі був можливий хімічний

синтез біологічно важливих сполук (мономерів і полімерів), які стали вихідним матеріалом для побудови всіх організмів.

Наступним етапом еволюції на шляху виникнення життя було формування певної структурної організації органічних сполук. С. Фокс, охолоджуючи розчинені у воді протеїноподібні речовини (протеноїди), отримав мікроскопічні частинки, названі ним *мікросферами*. Змішування розчину гуміарабіку та желатини формувало інший вид мікроскопічних структур, названих *коацерватними краплями*. Такі просторово відокремлені відкриті системи, побудовані з полімерів, були названі *протоклітинами*. Протеїноїдні мікросфери мають сферичну форму діаметром від 0,5 до 7 мкм і містять близько  $10^{10}$  молекул протеїноїдів. Вони мають певну стабільність: не руйнуються у процесі центрифугування, стійкі в сольових розчинах. Мікросфери, які утворені з кислих протеїноїдів, грамнегативні; мікросфери, до складу яких входять лужні протеїноїди, – грампозитивні. Вони мають вибіркочувальну проникність, ферментоподібну активність, здатність до поділу і брунькування, рухливість, здатність до нарощування біомаси, тенденцію до їх контактування.

Як з гіпотетичної протоклітини виникла первинна клітина, здатна до самовідтворення, дотепер невідомо. У лабораторних умовах не вдалося з простих попередників отримати систему, здатну до самореплікації, відтворити деякі процеси, необхідні для зародження первинної клітини: появу асиметрії живих організмів, виникнення і зміну каталітичної активності, матричний синтез.

**Місце археїв у клітинній еволюції.** Відкриття археїв (1977 р.) викликало дискусію про їх місце в системі живих істот. Традиційна загальна схема клітинної еволюції ґрунтується на таких припущеннях: з популяції первинних клітин під тиском природного відбору виникла популяція прокаріотичних клітин (рис. 3.4).

Еукаріотична клітина утворилася в результаті *ендосимбіозу*, у якому ядерно-цитоплазматичним компонентом

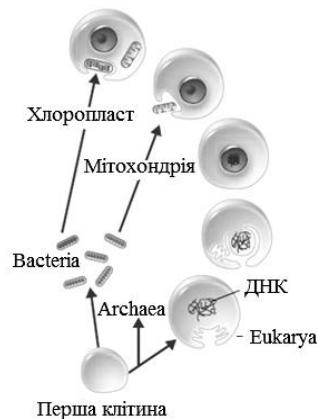


Рис. 3.4. Модель еволюційного походження еукаріотів



том, тобто клітиною-хазяїном, були прокаріотичні клітини. Нова схема клітинної еволюції впливає з визнання існування трьох фундаментально різних типів живих організмів – бактерій, архей та еукаріотів. За цією схемою від загального гіпотетичного нащадка – *прогеноту* – еволюціонували три різні гілки: бактерії, археї та уркаріоти. Уркаріоти являють собою ядро та цитоплазму клітин, які далі в ході еволюції поглинули як ендосимбіонтів бактерії різних груп, що перетворилися на мітохондрії та хлоропласти.

### 3.4. Система класифікації «Визначника бактерій Бергі»

«Визначник бактерій Бергі» (дев'яте видання) створено з практичною метою для швидкої ідентифікації бактерій за фенотиповими ознаками; містить концентровану інформацію про всі види бактерій і не претендує на еволюційну побудову.

Згідно з цим виданням усі бактерії об'єднані в царство *Procarvotae* і поділяються на чотири відділи: ***Gracilicutes***, ***Firmicutes***, ***Tenericutes***, ***Mendosicutes***. Ознаки, за якими здійснюється поділ на групи, легко визначаються і винесені у назви відділів за будовою клітинної стінки та утворені від латинських слів: *cutes* – шкіра; *gracilis* – тонкий, *firmus* – міцний, *tener* – м'який, *mendosus* – помилковий. Бактерії об'єднано у *штучні групи* (35 груп бактерій), які не мають таксономічного статусу.

**Відділ *Gracilicutes*** (*gracilis* – тонкий, стрункий; *cutes* – шкіра). Грамнегативні. Мають клітинну стінку. Морфологія клітин різноманітна – палички, коки, звивисті і нитчасті форми. Розмножуються бінарним поділом. Спор не утворюють. Пересуваються за допомогою джгутиків або ковзанням. Відділ підрозділяється на три класи (1–16-та групи): нефотосинтезувальні (*Scotobacteria*) і фотосинтезувальні (*Anoxyphotobacteria*, *Oxyphotobacteria*).

**Відділ *Firmicutes*** (*firmus* – міцний). Грампозитивні. Мають клітинну стінку. Клітини кокоподібні, паличкоподібні, розгалужені; є міцеліальні форми. Розмножуються бінарним поділом. Деякі утворюють ендоспори. У інших спори на гіфах або в спорангіях. Більшість – нерухомі. Рухливі представники переміщуються за допомогою джгутиків. За морфологією діляться на два класи (17–29-та групи): *Firmibacteria* і *Thallobacteria*.

**Відділ *Tenericutes*** (*tener* – м'який, ніжний). Грамнегативні. Клітинної стінки немає, клітини оточені ЦПМ. Клітини плеоморфні (з несталою

морфологією), округлі. Розмножуються бінарним поділом, брунькуванням, фрагментацією. Характерним є утворення дрібних колоній, що виростають в агар. Включає клас *Mollicutes* (30-а група).

**Відділ *Mendosicutes* (*mendosus* – помилковий).** Грамваріабельні. Відсутність муреїну з мурамовою кислотою. Клітинна стінка не містить типового пептидоглікану, але містить псевдомуреїн, до складу ліпідів якого входять ізоприльні ефіри гліцеролу. Клітини різної форми: коки, палички, нитки, багато з яких плеоморфні. Більшість є облігатними анаеробами і мають джгутики. Характеризуються екологічною та метаболічною різноманітністю, здатністю жити в екстремальних умовах. Об'єднані в клас *Archaeobacteria* (31–35-а групи).

### 3.5. Характеристика основних груп прокаріотів за дев'ятим виданням «Визначника бактерій Бергі»

У дев'ятому «Визначнику бактерій Бергі» бактерії об'єднані в групи залежно від загальних ознак, які встановлюються при мікроскопії: *будови клітинної стінки, форми клітини, рухливості та фізіологічних ознак: відношення до кисню і типу метаболізму.*

#### **Відділ *Gracilicutes***

#### **Клас *Scotobacteria***

**Група 1. Спірохети. Включає порядок *Spirochaetales* (рис. 3.5).** Грамнегативні. Тонкі, спіралеподібні, одноклітинні, довжиною 5–250 мкм, розмножуються поперечним поділом. Клітини складаються з протоплазматичного циліндра, аксіальної нитки і зовнішньої оболонки. Оболонка тонка і еластична, що й забезпечує спірохетам своєрідний спосіб пересування. Вільноіснуючі спірохети можуть бути виявлені у водоймах (*Spirochaeta*). Деякі з них патогенні: спричиняють зворотний тиф (*Borrelia*), лептоспірози (*Leptospira*), сифіліс (*Treponema*).



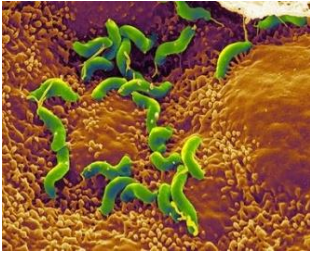
*Borrelia*



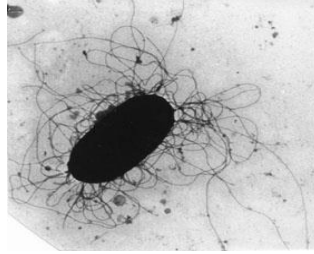
*Treponema*

Рис. 3.5. Спірохети

**Група 2. Аеробні, рухливі спіральні або зігнуті грамнегативні бактерії** (рис. 3.6). Родина *Spirillaceae*. Бактерії мають жорстку клітинну стінку, завдяки якій не змінюють форми. Хемоорганотрофи. Рухливі. Аероби (*Aquaspirillum*), мікроаерофіли (*Spirillum*, *Azospirillum*). В основному сапротрофи, але є патогенні для людини види (*Helicobacter*) і паразити бактерій (*Bdellovibrio*).



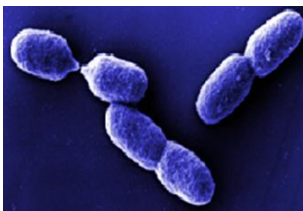
*Helicobacter*



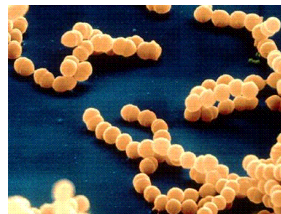
*Azospirillum*

Рис. 3.6. Аеробні вигнуті грамнегативні бактерії

**Група 4. Грамнегативні аеробні /мікроаерофільні палички і коки** (рис. 3.7). Група складається з восьми родин. Родина *Acetobacteriaceae* (оцтовокислі бактерії) об'єднує роди *Acetobacter* і *Gluconobacter*. Це рухомі або нерухомі, облигатно аеробні організми, які окиснюють етанол з утворенням оцтової кислоти. Хемоорганотрофи. Вимогливі до субстратів росту, потребують окремих вітамінів. Бактерії роду *Gluconobacter* (єдиний вид *G. oxydans*) містяться у вині, сидрі, кефірі і т.ін. Застосовуються в мікробіологічній промисловості для виробництва столового оцту і аскорбінової кислоти. Оцтовокислі бактерії часто розвиваються слідом за дріжджами, використовуючи продукт спиртового бродіння (етанол) як субстрат для росту.



*Azotobacter*



*Neisseria*

Рис. 3.7. Грамнегативні аеробні, мікроаерофільні палички та коки: Родина *Acetobacteriaceae*

Родина *Pseudomonadaceae* – одиночні прямі або вигнуті рухливі палички, не утворюють ендоспор, аероби. Хемоорганотрофи, деякі види факультативні хемолітотрофи (рис. 3.8). Рух здійснюється за допомогою джгутиків. Поділяються на чотири роди. Типовий рід – *Pseudomonas*. Більшість – сапротрофи (*P. fluorescens* і *P. putida*), є патогенні (*P. aeruginosa*) і умовно патогенні види.



*Pseudomonas putida*



*Zoogloea*

Рис. 3.8. Родина *Pseudomonadaceae*

Рід *Zoogloea* – паличкоподібні капсульні бактерії, у природних водах агрегують у вільно плаваючі структури – зооглеї. Представники містяться у забруднених органікою стічних водах, беруть участь в утворенні мулу.

Рід *Flavobacterium* – нерухомі палички, аероби, пофарбовані у відтінки жовто-оранжевого кольору. Наявні у ґрунті, воді, харчових продуктах (м'ясо-молочних).

Рід *Xanthomonas* – фітопатогени. Утворюють специфічний жовтий пігмент.

Родина *Rhizobiaceae* – рухливі, хемоорганотрофні, аеробні палички, зумовлюють розростання тканин, що приводить до утворення бульбочок і галів на коренях або стеблах різних видів рослин, які здатні фіксувати азот за умови симбіозу з рослинами зерно-бобових культур (рис. 3.9).



*Rhizobium*



*Agrobacterium*

Рис. 3.9. Родина *Rhizobiaceae*

| Буква    | Латинська назва                    | Транскрипція               |
|----------|------------------------------------|----------------------------|
| <b>R</b> | <i>Rhodotorula</i>                 | Родоторула                 |
| <b>S</b> | <i>Saccharomyces cerevisiae</i>    | Сахароміцес церевізіа      |
|          | <i>Saccharomyces fragilis</i>      | Сахароміцес фрагіліс       |
|          | <i>Saccharomyces lactis</i>        | Сахароміцес лактіс         |
|          | <i>Saccharomycoides</i>            | Сахаромікоїдес             |
|          | <i>Salmonella</i>                  | Сальмонела                 |
|          | <i>Sarcina</i>                     | Сарціна                    |
|          | <i>Schizosaccharomyces</i>         | Шізосахароміцес            |
|          | <i>Serratia</i>                    | Сератія                    |
|          | <i>Shigella dysenteriae</i>        | Шігела дізентерія          |
|          | <i>Staphylococcus aureus</i>       | Стафілококус ауреус        |
|          | <i>Streptococcus acetoinicus</i>   | Стрептококус ацетоінікус   |
|          | <i>Streptococcus cremoris</i>      | Стрептококус креморіс      |
|          | <i>Streptococcus diacetilactis</i> | Стрептококус діацетілактіс |
|          | <i>Streptococcus faecalis</i>      | Стрептококус фекаліс       |
|          | <i>Streptococcus lactis</i>        | Стрептококус лактіс        |
|          | <i>Streptococcus pneumoniae</i>    | Стрептококус пневмонія     |
|          | <i>Streptococcus thermophilus</i>  | Стрептококус термофілус    |
|          | <i>Streptomyces</i>                | Стрептомицес               |
|          | <i>Spirochaeta plicatilis</i>      | Спірохета плікатіліс       |
|          | <i>Spirillum volutans</i>          | Спірілум волютанс          |
| <b>T</b> | <i>Torula</i>                      | Торула                     |
|          | <i>Torulopsis kefir</i>            | Торулопсіс кефір           |
|          | <i>Torulopsis sphaerica</i>        | Торулопсіс сферіка         |
|          | <i>Trichoderma</i>                 | Тріходерма                 |
|          | <i>Triponema macrodentium</i>      | Тріпонема макродентіум     |
|          | <i>Triponema pallidum</i>          | Тріпонема палідум          |
| <b>V</b> | <i>Vibrio cholerae</i>             | Вібріо холерія             |
| <b>X</b> | <i>Xantomonas</i>                  | Ксантомонес                |
| <b>Z</b> | <i>Zygosaccharomyces</i>           | Зігосахароміцес            |

*Навчальне видання*

ЯСТРЕМСЬКА Лариса Сергіївна  
МАЛИНОВСЬКА Ірина Михайлівна

**ЗАГАЛЬНА МІКРОБІОЛОГІЯ  
І ВІРУСОЛОГІЯ**

Навчальний посібник

Редактор *Р. М. Шultzенко*  
Технічний редактор *А. І. Лавринович*  
Коректор *Л. М. Романова*  
Комп'ютерна верстка *Н. В. Черної*

Підп. до друку 19.06.2017. Формат 60x84/16. Папір офс.  
Офс. друк. Ум. друк. арк. 13,48. Обл.-вид. арк. 14,5.  
Тираж 100 прим. Замовлення № 87-1.

Видавець і виготівник  
Національний авіаційний університет  
03680. Київ-58, проспект Космонавта Комарова, 1.

Свідоцтво про внесення до Державного реєстру ДК № 977 від 05.07.2002