

Лекція 2

Тема: Морфологія бактерій та будова бактеріальної клітини

План

1. Морфологія та основні форми бактерій.
2. Ультраструктура та основні компоненти бактеріальної клітини.
3. Спороутворення у бактерій: будова, формування та біологічне значення спор.

Рекомендована література

1. Векірчик К. М. Мікробіологія з основами вірусології / К. М. Векірчик. К.: Либідь, 2001. 312 с.
2. Векірчик К. М. Практикум з мікробіології / К. М. Векірчик. К.: Либідь, 2001. 142 с.
3. Бойко А. Л. Екологія вірусів рослин / А. Л. Бойко. К.: Вища школа, 1990. 164 с.
4. Мельничук М. Д. Фітовірусологія : навчальний посібник / М. Д. Мельничук. К.: Поліграфконсалтинг, 2005. 320 с.
5. Моніторинг вірусних інфекцій рослин в біоценозах України / В. П. Поліщук, І. Г. Будзанівська, С. М. Рижук та інш. / за редакцією В. П. Поліщука / К.: Фітосоціоцентр, 2001. 220 с.
6. Гуменюк, І. І. Актуальні питання біобезпеки у сучасних умовах. У О. І. Дребот, А. І. Парфенюк (Ред.), Екологічна та біологічна безпека України: моногр. 2022. Київ: Видавництво НУБіП України. С. 238–268.
7. Левішко, А., Мазур, С., & Гуменюк, І. Оцінка мікробного ценозу ґрунтів, що зазнали впливу активних військових дій. Інноваційні екологобезпечні технології рослинництва в умовах воєнного стану. 2023. Київ: ІАП. С. 95
8. Левішко, А. С. Агрономічно корисні мікроорганізми як основа біологічної безпеки сільського господарства. У С. Т. Омельчука (Ред.), Екологічні та гігієнічні проблеми сфери життєдіяльності людини. 2023. Київ: МВЦ «Медінформ». С. 125–126.
9. Віннічук Т., Коваленко О., Болоховська В. Біопрепарати проти хвороб. Пропозиція. 2013. № 4. С. 92–93.
10. Aasfar, A., Bargaz, A., Yaakoubi, K., Hilali, A., Bennis, I., Zeroual, Y., & Kadmiri, I. Nitrogen fixing Azotobacter species as potential soil biological enhancers for crop nutrition and yield stability. *Frontiers in Microbiology. Sec. Microbiotechnology*, 12. 2021.
11. Alori, E. T., Glick, B. R., & Babalola, O. O. Microbial phosphorus solubilization and its potential for use in sustainable agriculture. *Frontiers in*

Microbiology. Section Plant Pathogen Interactions, 8. 2017.

12. Caracciolo, A. B., & Terenzi, V. Rhizosphere microbial communities and heavy metals. *Microorganisms*, 2021. №9(7), 1462 p.

1. Морфологія та основні форми бактерій.

Морфологія бактерій — розділ фітомікробіології, що вивчає форму, розміри, взаємне розташування, особливості зовнішньої будови та морфологічну мінливість бактеріальних клітин. Морфологічні ознаки є важливими характеристиками бактерій, які використовують під час їх первинної ідентифікації, систематизації та визначення біологічних властивостей.

Бактерії належать до прокаріотичних мікроорганізмів і характеризуються надзвичайно малими розмірами. Розміри більшості бактеріальних клітин перебувають приблизно в межах 0,2–10 мкм, хоча серед бактерій відомі як значно дрібніші, так і набагато більші представники. Розміри бактерій залежать від їх видової належності, віку культури, фізіологічного стану та умов навколишнього середовища.

Форма бактеріальної клітини є відносно сталою видовою ознакою. За морфологічними особливостями бактерії традиційно поділяють на три основні групи: кулясті (коки), паличкоподібні та звивисті (спіралеподібні). Водночас різноманітність бактеріального світу значно ширша: відомі ниткоподібні, розгалужені, зірчасті, трикутні, веретеноподібні та інші форми.

Форма і розміри клітин можуть змінюватися залежно від умов існування. На морфологічні властивості бактерій впливають температура, кислотність середовища, забезпеченість поживними речовинами, концентрація солей, вологість, а також дія антибіотиків, дезінфекційних речовин та інших хімічних сполук. Здатність одного виду бактерій за певних умов змінювати форму та розміри клітин називають плеоморфізмом. Особливо виражені морфологічні зміни можуть спостерігатися у старих культурах та за несприятливих умов культивування.

Кулясті бактерії

Коки (від грец. *kokkos* — зерно, ягода) — бактерії, клітини яких мають переважно кулясту або близьку до кулястої форму. В окремих видів вони можуть бути овальними, бобоподібними або дещо видовженими. Після поділу дочірні клітини можуть відокремлюватися одна від одної або залишатися з'єднаними. Саме площина поділу та характер збереження зв'язку між клітинами визначають їх взаємне розташування.

За характером взаємного розташування клітин розрізняють мікрококи, диплококи, стрептококи, тетради, сарцини та стафілококи.

Мікрококи — кулясті клітини, які після поділу переважно відокремлюються одна від одної та розташовуються поодинокі або невеликими безладними скупченнями. Значна частина їх є сапротрофами. Вони широко поширені у ґрунті, воді, повітрі, на поверхні рослин та інших природних субстратах.

Диплококи утворюються внаслідок поділу клітини в одній площині, після якого дві дочірні клітини не розходяться, а залишаються з'єднаними попарно.

Стрептококи (від грец. *streptos* — ланцюжок) також діляться переважно в одній площині, проте після багаторазових поділів клітини залишаються сполученими та формують ланцюжки різної довжини. Серед представників цієї морфологічної групи є як сапротрофні, так і патогенні мікроорганізми. Окремі молочнокислі бактерії, які традиційно відносили до стрептококів, відіграють важливу роль у молочнокислому бродінні та харчовій біотехнології.

Тетради формуються внаслідок послідовного поділу клітин у двох взаємно перпендикулярних площинах. У результаті утворюються характерні групи, що складаються переважно із чотирьох клітин.

Сарцини (від лат. *sarcina* — пакунок) характеризуються поділом клітин у трьох взаємно перпендикулярних площинах. Унаслідок цього утворюються правильні пакетоподібні скупчення, які можуть містити 8, 16, 32 і більше клітин. Сарцини поширені у ґрунті, повітрі та інших природних середовищах; серед них трапляються пігментоутворювальні види.

Стафілококи (від грец. *staphylē* — виноградне гроно) діляться в декількох площинах, унаслідок чого формуються нерегулярні скупчення клітин, що нагадують грона винограду. Представники цієї групи можуть траплятися у повітрі, ґрунті, воді, а також бути складовою мікробіоти людини і тварин.

Паличкоподібні бактерії

Паличкоподібні бактерії є однією з найбільш поширених і морфологічно різноманітних груп. Їхні клітини мають видовжену циліндричну форму. Співвідношення довжини та ширини клітини залежить від виду бактерії та умов її розвитку. Серед паличкоподібних бактерій трапляються короткі, майже овальні форми — кокобацили, а також довгі й тонкі палички.

Паличкоподібні бактерії можуть розташовуватися поодинокі, попарно або ланцюжками. Поодинокі розташування характерне для багатьох видів. Якщо після поділу дві клітини залишаються сполученими, утворюються диплобактерії

або диплобацили. За збереження зв'язку між більшою кількістю послідовно утворених клітин формуються стрептобактерії або стрептобацили.

Важливою ознакою окремих паличкоподібних бактерій є здатність до утворення ендоспор. До типових спороутворювальних паличкоподібних бактерій належать представники родів *Bacillus* і *Clostridium*. Представники роду *Bacillus* переважно є аеробними або факультативно анаеробними бактеріями. До них належить, зокрема, *Bacillus subtilis* — широко поширений ґрунтовий мікроорганізм, окремі штами якого здатні продукувати біологічно активні речовини та використовуються у біотехнології й біологічному захисті рослин.

Представники роду *Clostridium* переважно є облигатними анаеробами. Під час спороутворення в окремих видів діаметр ендоспори перевищує ширину вегетативної клітини, унаслідок чого її форма може змінюватися і нагадувати веретено або барабанну паличку.

До неспороутворювальних паличкоподібних бактерій належить велика кількість екологічно та практично важливих мікроорганізмів. Типовим прикладом є *Escherichia coli*, яка є звичайним представником мікробіоти кишечника людини та теплокровних тварин.

Для фітомікробіології особливе значення мають паличкоподібні та близькі до них за морфологією бактерії, що заселяють ґрунт, ризосферу, ризоплану, філосферу та внутрішні тканини рослин. Серед них є корисні мікроорганізми, здатні стимулювати ріст рослин, фіксувати атмосферний азот, мобілізувати важкодоступні сполуки фосфору та синтезувати речовини з антагоністичною активністю щодо фітопатогенів. Водночас серед бактерій є збудники бактеріозів рослин, які спричиняють плямистості, некрози, в'янення, гnilі, пухлини та інші патологічні зміни.

Звивисті та спіралеподібні бактерії

До окремої морфологічної групи належать звивисті бактерії, клітини яких характеризуються різним ступенем вигину або спіральної закрученості. Традиційно серед них виділяють вібріони, спірили та спірохети.

Вібріони мають вигнуту паличкоподібну форму, що нагадує кому. Серед них є водні сапротрофні бактерії, а також патогенні види. Найвідомішим представником є *Vibrio cholerae* — збудник холери.

Спірили мають жорстку спіралеподібну форму та один або декілька завитків. Багато представників цієї групи здатні активно рухатися завдяки джгутикам.

Спірохети — тонкі, довгі та гнучкі бактерії, клітини яких утворюють численні спіральні завитки. Завдяки особливій будові рухового апарату вони характеризуються активним поступальним і обертальним рухом.

Окрім основних морфологічних типів, у природі трапляються нитчасті, розгалужені, зірчасті та інші незвичайні форми бактерій. Нитчастий тип росту, зокрема, характерний для деяких ґрунтових прокаріотів. Значне морфологічне різноманіття бактерій відображає їхню високу адаптивність до різних екологічних ніш.

Таким чином, форма, розміри та характер взаємного розташування клітин є важливими морфологічними ознаками бактерій. Їх визначення за допомогою мікроскопічних методів є одним із початкових етапів дослідження та ідентифікації бактеріальних культур. Водночас сучасна систематика бактерій не може ґрунтуватися лише на морфологічних ознаках, тому для точної ідентифікації їх доповнюють фізіолого-біохімічними, культуральними, серологічними та молекулярно-генетичними методами. Для фітомікробіології вивчення морфології бактерій має особливе значення, оскільки дає змогу сформувати базові уявлення про різноманіття корисної, сапротрофної та фітопатогенної бактеріальної мікробіоти рослин і ґрунту.

2. Ультраструктура та основні компоненти бактеріальної клітини.

За особливостями клітинної організації живі організми традиційно поділяють на прокаріотичні та еукаріотичні. Бактерії належать до прокаріотів і характеризуються відносно простою, але високофункціональною клітинною організацією. На відміну від еукаріотичних клітин, бактеріальна клітина не має оформленого ядра, оточеного ядерною мембраною, а також типових мембранних органел — мітохондрій, ендоплазматичної сітки, апарату Гольджі та хлоропластів.

Ультраструктура бактеріальної клітини — це сукупність її структурних компонентів, які забезпечують збереження форми, обмін речовин, енергетичні процеси, ріст, розмноження, рух, взаємодію із середовищем та реалізацію спадкової інформації. Детальне вивчення ультраструктури бактерій стало можливим завдяки розвитку електронної мікроскопії та сучасних молекулярно-біологічних методів.

До основних компонентів бактеріальної клітини належать нуклеоїд, цитоплазматична мембрана, цитоплазма, рибосоми та, у більшості бактерій, клітинна стінка. Додатковими структурами можуть бути капсула або слизовий шар, джгутики, фімбрії, пілі, плазмідни та внутрішньоклітинні включення.

Нуклеоїд і плазмід

Нуклеоїд — ділянка цитоплазми бактеріальної клітини, в якій локалізована основна частина генетичного матеріалу. На відміну від ядра еукаріотів, нуклеоїд не оточений ядерною мембраною. Бактеріальна хромосома у більшості видів представлена однією дволанцюговою молекулою ДНК, найчастіше кільцевої форми. Вона містить основну спадкову інформацію, необхідну для функціонування, росту та розмноження клітини.

Крім хромосомної ДНК, багато бактерій містять **плазмід** — невеликі позакромосомні молекули ДНК, здатні до автономної реплікації. Плазмід можуть містити гени, які забезпечують бактерії додатковими адаптивними властивостями: стійкістю до антибіотиків і токсичних речовин, здатністю використовувати певні субстрати, синтезувати біологічно активні сполуки або проявляти патогенні властивості. Для фітопатогенних бактерій особливе значення мають плазмід, що можуть нести гени вірулентності та впливати на характер взаємодії мікроорганізму з рослиною.

Клітинна стінка

Клітинна стінка оточує цитоплазматичну мембрану більшості бактерій і є важливим структурним компонентом клітини. Вона забезпечує характерну форму бактерій, механічну міцність та захищає клітину від осмотичного руйнування. Основним структурним компонентом клітинної стінки більшості бактерій є пептидоглікан (муреїн), утворений ланцюгами N-ацетилглюкозаміну та N-ацетилмурамової кислоти, з'єднаними між собою пептидними містками.

За особливостями будови клітинної оболонки бактерії поділяють на грампозитивні та грамнегативні, що визначає їхню реакцію під час забарвлення за Грамом. У грампозитивних бактерій клітинна стінка містить товстий багат шаровий пептидоглікановий комплекс і тейхоєві кислоти. У грамнегативних бактерій шар пептидоглікану значно тонший і розташований у периплазматичному просторі між цитоплазматичною та зовнішньою мембранами. Зовнішня мембрана грамнегативних бактерій містить ліпополісахариди, фосфоліпіди та білки.

Особливості клітинної оболонки мають важливе діагностичне значення та впливають на чутливість бактерій до антибактеріальних речовин і несприятливих чинників навколишнього середовища.

Цитоплазматична мембрана і цитоплазма

Під клітинною стінкою розташована **цитоплазматична мембрана (ЦПМ)** — тонка структура, основу якої становить фосфоліпідний бішар із вбудованими білками. Вона відмежовує цитоплазму від зовнішнього середовища та характеризується вибірковою проникністю.

Цитоплазматична мембрана виконує надзвичайно важливі функції: регулює надходження поживних речовин і виведення продуктів метаболізму, бере участь у підтриманні осмотичного балансу, синтезі компонентів клітинної оболонки та

енергетичному обміні. Саме на цитоплазматичній мембрані бактерій локалізовані компоненти дихального ланцюга та відбувається утворення АТФ.

Цитоплазма — внутрішнє середовище бактеріальної клітини, що містить воду, білки, нуклеїнові кислоти, вуглеводи, ліпіди, мінеральні речовини, ферменти та різноманітні метаболіти. У ній розташовані нуклеоїд, плазмід, рибосоми та запасні включення.

Важливими компонентами цитоплазми є **рибосоми**, на яких здійснюється синтез білка. Бактеріальні рибосоми належать до типу **70S** і складаються з двох субодиниць — **30S** і **50S**. Під час активного синтезу білків декілька рибосом можуть одночасно взаємодіяти з однією молекулою матричної РНК, утворюючи **полісоми (полірибосоми)**.

У цитоплазмі можуть накопичуватися різноманітні **включення** — запасні речовини, які використовуються бактеріальною клітиною за дефіциту поживних компонентів. До них належать гранули глікогену, поліфосфатів, полігідроксиалканотів, сірки та інших сполук. Їх кількість і склад значною мірою залежать від виду бактерії та умов середовища.

Поверхневі структури бактеріальної клітини

У багатьох бактерій зовні клітинної стінки формується капсула або слизовий шар, які складаються переважно з полісахаридів, рідше — з поліпептидів. Вони захищають клітини від висихання та несприятливих чинників, сприяють прикріпленню бактерій до різних поверхонь і формуванню біоплівки. Для фітопатогенних бактерій утворення позаклітинних полісахаридів може бути одним із чинників вірулентності та сприяти колонізації рослинних тканин.

Рух багатьох бактерій забезпечують **джгутики** — тонкі ниткоподібні структури, основним білковим компонентом яких є флагелін. За характером розташування джгутиків розрізняють **монотрихи** — з одним полярним джгутиком; **лофотрихи** — з пучком джгутиків на одному полюсі; **амфітрихи** — з джгутиком або джгутиками на обох полюсах; **перитрихи** — з джгутиками, розташованими по всій поверхні клітини.

Завдяки джгутикам бактерії здатні здійснювати спрямовані рухові реакції — **таксиси**. Залежно від подразника розрізняють хемотаксис, аеротаксис, фототаксис та інші їх типи. Хемотаксис має особливе значення для бактерій ризосфери, оскільки дає їм можливість реагувати на речовини, що виділяються коренями рослин.

На поверхні бактеріальної клітини можуть також розташовуватися **фімбрії та пілі**. Фімбрії — короткі численні білкові структури, що забезпечують прикріплення бактерій до поверхонь, клітин і тканин та беруть участь у формуванні біоплівки. Окремі типи пілі забезпечують перенесення генетичного матеріалу між бактеріальними клітинами під час **кон'югації**, сприяючи горизонтальному перенесенню генів.

Таким чином, бактеріальна клітина, незважаючи на відсутність оформленого ядра та більшості мембранних органел еукаріотів, має **складну й функціонально**

організовану ультраструктуру. Її компоненти забезпечують збереження спадкової інформації, синтез білків, енергетичний та речовинний обмін, рух, адаптацію до умов середовища і взаємодію з іншими організмами. Знання ультраструктури бактеріальної клітини є основою для розуміння життєдіяльності ґрунтових, епіфітних, ендofітних і фітопатогенних бактерій та їхньої ролі у системі «мікроорганізм – рослина – середовище».

3. Спороутворення у бактерій: будова, формування та біологічне значення спор.

Однією з важливих адаптивних властивостей окремих груп бактерій є здатність до **спороутворення**. Бактеріальні спори — це спеціалізовані структури, які формуються всередині вегетативної клітини за несприятливих умов навколишнього середовища та забезпечують тривале збереження життєздатності мікроорганізму.

У бактерій утворення спор принципово відрізняється від спороутворення у грибів і деяких інших організмів. Ендоспори бактерій не є органами розмноження, оскільки з однієї вегетативної клітини, як правило, формується одна спора, а з однієї спори після проростання утворюється одна вегетативна клітина. Отже, спороутворення не приводить до збільшення кількості особин, а є передусім механізмом виживання та збереження бактерій за несприятливих умов.

Здатність утворювати ендоспори властива лише певним групам бактерій. Найбільш відомими спороутворювальними бактеріями є представники родів *Bacillus*, *Clostridium* та деяких споріднених родів. Значна частина таких бактерій поширена у ґрунті, рослинних рештках, воді, органічних субстратах та інших природних середовищах. Особливе значення вони мають для ґрунтової і рослинної мікробіоти.

Будова бактеріальної ендоспори

Ендоспора — складно організована багатошарова структура, що формується всередині бактеріальної клітини. Вона характеризується значно нижчим вмістом води та меншою метаболічною активністю порівняно з вегетативною клітиною.

У центральній частині спори розташована *серцевина (кор)*, яка містить ДНК, рибосоми, ферменти та інші компоненти, необхідні для відновлення життєдіяльності бактерії після проростання. Серцевина оточена внутрішньою мембраною, зародковою клітинною стінкою та товстим шаром *кортексу*, основу якого становить специфічно організований пептидоглікан.

Зовні кортекс вкритий щільними білковими оболонками — *споровими покривами*, які забезпечують механічний та хімічний захист. У деяких бактерій зовнішнім шаром є *екзоспориум*.

Важливою особливістю хімічного складу ендоспори є значний вміст *дипіколінової кислоти*, переважно у комплексі з іонами кальцію. Разом із низьким вмістом води, специфічними білками та багатошаровими оболонками це сприяє стабільності структур спори та її високій стійкості до несприятливих чинників.

Спори різних бактерій відрізняються за *формою, розмірами та розташуванням у материнській клітині*. За формою вони можуть бути кулястими або овальними, а за локалізацією — *центральною, субтермінальними та термінальними*.

Центральні спори формуються приблизно посередині клітини, субтермінальні — ближче до одного з її полюсів, а термінальні — на кінці бактеріальної клітини. Якщо діаметр спори перевищує ширину вегетативної клітини, її форма може змінюватися, набуваючи веретеноподібного або іншого характерного вигляду. Розташування, форма та розміри спор мають діагностичне значення під час ідентифікації спороутворювальних бактерій.

Процес спороутворення

Процес формування ендоспори називають *споруляцією*. Він є складним, генетично регульованим процесом диференціації бактеріальної клітини. Спороутворення найчастіше розпочинається внаслідок погіршення умов існування, передусім за дефіциту доступних поживних речовин.

На початковому етапі відбуваються реплікація ДНК та перебудова внутрішньої організації клітини. Далі формується асиметрична перегородка, яка відокремлює меншу частину клітини — майбутню *передспору (фореспору)* — від материнської клітини.

Материнська клітина поступово оточує передспору своєю мембраною, унаслідок чого вона опиняється всередині клітини та набуває подвійної мембранної оболонки. Між мембранами формується кортекс, а зовні — щільні білкові спорові покриви. Одночасно відбуваються зневоднення серцевини, накопичення кальцій-дипіколінатного комплексу та синтез специфічних білків, що захищають ДНК.

Після дозрівання ендоспори материнська клітина руйнується, а зріла спора вивільняється у навколишнє середовище. Тривалість споруляції залежить від виду бактерії та умов середовища.

За відновлення сприятливих умов спора переходить до активного стану. Цей процес включає *активацію, проростання та подальший ріст*. Під час проростання спора поглинає воду, втрачає характерну для неї високу стійкість, активізуються ферментативні процеси, руйнується кортекс і відновлюється метаболізм. Після цього формується повноцінна вегетативна бактеріальна клітина.

Стійкість та біологічне значення спор

Бактеріальні ендоспори характеризуються *винятково високою стійкістю* порівняно з вегетативними клітинами. Вони здатні витримувати тривале висушування, дефіцит поживних речовин, дію підвищених температур, ультрафіолетового випромінювання та багатьох хімічних агентів. Така стійкість забезпечується комплексом структурних і біохімічних механізмів.

Основне біологічне значення спороутворення полягає у *збереженні генетичного матеріалу та життєздатності бактерій у несприятливих умовах*.

У стані спокою ендоспори можуть зберігатися протягом тривалого часу, а після потрапляння у сприятливе середовище проростати та відновлювати активну життєдіяльність.

Спороутворювальні бактерії мають особливе значення у ґрунтових і рослинно-мікробних системах. Ґрунт є одним із природних резервуарів ендоспор, завдяки чому бактерії здатні переживати періоди посухи, температурні коливання, нестачу поживних речовин та інші несприятливі чинники. Після поліпшення умов вони переходять у вегетативний стан і включаються у процеси трансформації органічної речовини та колообігу елементів живлення.

Особливе практичне значення у рослинництві мають представники роду *Bacillus*. Окремі їх види та штами здатні колонізувати ризосферу й поверхню рослин, синтезувати антибіотичні речовини, ферменти та інші біологічно активні сполуки, пригнічувати розвиток фітопатогенних мікроорганізмів і стимулювати ріст рослин. Здатність до утворення стійких ендоспор є важливою технологічною перевагою таких бактерій під час виробництва та зберігання *мікробних біопрепаратів для рослинництва*.

Водночас здатність утворювати спори може мати негативне практичне значення. Ендоспори окремих патогенних і небажаних бактерій тривалий час зберігаються у ґрунті, органічних рештках, харчовій сировині та інших субстратах. Через високу стійкість їх знищення потребує ефективних режимів стерилізації та дезінфекції.

Таким чином, *спороутворення є спеціалізованою адаптивною стратегією виживання бактерій*, а не способом їх розмноження. Складна багатошарова будова ендоспори, знижений вміст води, особливості хімічного складу та захист генетичного матеріалу забезпечують їй високу стійкість. Для фітомікробіології спороутворювальні бактерії становлять значний інтерес як важливі компоненти ґрунтової та рослинної мікробіоти, агенти біологічного захисту рослин і перспективна основа сучасних мікробних препаратів.