**Лекция 2**

**Морфология и ультраструктура бактерий. Классификация, морфология и ультраструктура спирохет, риккетсий, хламидий, микоплазм и актиномицетов.**

**Структура бактериальной клетки.**Структура бактерий хорошо изучена с помощью электронной микроскопии целых клеток и их ультратонких срезов, а также других методов. Бактериальную клетку' окружает оболочка, состоящая из клеточной стенки и цитоплазматической мембраны. Под оболочкой находится протоплазма, состоящая из цитоплазмы с включениями и ядра, называемого нуклеоидом. Имеются дополнительные компонеты клетки: капсула, микрокапсула, слизь, жгутики, пили (рис. 2.3). Некоторые бактерии в неблагоприятных условиях способны образовывать споры.

Клеточная стенка – прочная, упругая структура, придающая бактерии определенную форму и вместе с подлежащей цитоплазматической мембраной «сдерживающая» высокое осмотическое давление в бактериальной клетке. Она участвует в процессе деления клетки и транспорте метаболитов, имеет рецепторы для бактериофагов, бактериоцинов и различных веществ. Грамположительные бактерии имеют более толстую клеточную стенку (рис. 2.4 и 2.5). Так, если толщина клеточной стенки грамотрицательных бактерий около 15-20 нм, то у грамположительных она может достигать 50 нм и более.

В клеточной стенке грамположительных бактерий содержится небольшое количество полисахаридов, липидов, белков. Основным компонентом клеточной стенки этих бактерий является многослойный пептидогликан (муреин, мукопептид), составляющий 40-90% массы клеточной стенки. С пептидогликаном клеточной стенки грамположительных бактерий ковалентно связаны тейхоевые кислоты (от греч. teichos – стенка), молекулы которых представляют собой цепи из 8-50 остатков глицерола и рибитола, соединенных фосфатными мостиками. Форму и прочность бактериям придает жесткая волокнистая структура многослойного, с поперечными пептидными сшивками, пептидогликана.

Пептидогликан представлен параллельно расположенными молекулами гликана, состоящего из повторяющихся остатков N-ацетилглюкозамина и N-ацетилмурамовой кислоты, соединенных гликозидной связью. Эти связи разрывает фермент лизоцим, являющийся ацетилмурамидазой. Гликановые молекулы соединены через N-ацетилмурамовую кислоту поперечной пептидной связью из четырех аминокислот (тетрапептида). Отсюда и название этого полимера – пептидогликан.

Основу пептидной связи пептидогликана грамотрицательных бактерий составляют тетрапептиды, состоящие из чередующихся L- и D-аминокислот; например: L-аланин – D-глутаминовая кислота – мезо-диаминопимелиновая кислота – D-аланин. У Е coli пептидные цепи соединены друг с другом через D-аланин одной цепи и мезо-диаминопимелин новую кислоту – другой. Состав и строение пептидной части пептидогликана грамотрицательных бактерий стабильны в отличие от пептидогликана грам положительных бактерий, аминокислоты которого могут отличаться по составу и последовательности. Тетрапептиды пептидогликана у грамположительных бактерий соединены друг с другом полипептидными цепочками из 5 остатков глицина (пентаглицина). Вместо мезо-диаминопимелиновой кислоты они часто содержат лизин.

Элементы гликана (ацетилглюкозамин и ацетилмурамовая кислота) и аминокислоты тетрапептида (мезо-диаминопимелиновая и D-глутаминовая кислоты, D-аланин) являются отличительной особенностью бактерий, поскольку отсутствуют у животных и человека.

При окраске по Граму многослойный пептидогликан грамположительных бактерий удерживает генциановый фиолетовый в комплексе с йодом даже после последующей их обработки спиртом, который вызывает суживание пор в пептидогликане и тем самым задерживает краситель в клеточной стенке. Это обуславливает сине-фиолетовую окраску грамположительных бактерий. Грамотрицательные бактерии, наоборот, после воздействия спиртом утрачивают краситель, что обусловлено меньшим количеством пептидогликана (5-10 % массы клеточной стенки); они обесцвечиваются спиртом и при обработке фуксином или сафранином приобретают красный цвет.

В состав клеточной стенки грамотрицательных бактерий входит наружная мембрана, связанная посредством липопротеина с подлежащим слоем пептидогликана (рис. и 2.6). Наружная мембрана при электронной микроскопии ультратонких срезов бактерий имеет вид волнообразной чрехслойной структуры, сходной с внутренней мембраной, которую называют цитоплазматической. Основным компонентом этих мембран является бимолекулярный (двойной) слой липидов.

Наружная мембрана является мозаичной структурой, представленной липополисахаридами, фосфолипидами и белками. Внутренний слой ее представлен фосфолипидами, а в наружном слое расположен липополисахарид (ЛПС). Таким образом, наружная мембрана асимметрична. ЛПС наружной мембраны состоит из трех фрагментов:

липида А – консервативной структуры, практически одинаковой у грамотрицательных бактерий;

ядра, или стержневой, коровой части (лат. core – ядро), относительно консервативной оолигосахаридной структуры;

высоковариабельной О-специфической цепи полисахарида, образованной повторяющимися идентичными олигосахаридными последовательностями.

ЛПС «заякорен» в наружной мембране посредством липида А, обуславливающим токсичность ЛПС и отождествляемым поэтому с эндотоксином. Разрушение бактерий антибиотиками приводит к освобождению большого количества эндотоксина, что может вызвать у больного эндотоксический шок. От липида А отходит ядро, или стержневая часть ЛПС. Наиболее постоянной частью ядра является кетодезоксиоктоновая кислота (З-деокси-D-манно-2-октулозоновая кислота). О-специфическая цепь, отходящая от стержневой части молекулы ЛПС, обусловливает серогруппу, серовар (разновидность бактерий, выявляемая с помощью иммунной сыворотки) определенного штамма бактерий. Таким образом, с понятием ЛПС связаны представления об О-антигене, по которому можно дифференцировать бактерии. Генетические изменения могут привести к дефектам, «укорочению» ЛПС бактерий и к появлению в результате этого «шероховатых» R-форм колоний.

Белки матрикса наружной мембраны пронизывают ее таким образом, что молекулы белка, называемые поринами, окаймляют гидрофильные поры, через которые проходят вода и мелкие гидрофильные молекулы с относительной массой до 700 Да.

Между наружной и цитоплазматической мембраной находится периплазматическое пространство, или периплазма, содержащая ферменты (протеазы, липазы, фосфатазы, нуклеазы, бета-лактамазы), а также компоненты транспортных систем.

При нарушении синтеза клеточной стенки бактерий под влиянием лизоцима, пенициллина, защитных факторов организма и других соединений образуются клетки с измененной (часто шаровидной) формой: протопласты – бактерии, полностью лишенные клеточной стенки: сферопласты – бактерии с частично сохранившейся клеточной стенкой. После удаления ингибитора клеточной стенки бактерии могут реверсировать, т.е. восстанавливать полноценную клеточную стенку и исходную форму.

Бактерии сферо- или протопластного типа, утратившие способность к синтезу пептидогликана под влиянием вышеперечисленных факторов, но способные размножаться, называются L-формами (от названия Института им. Д. Листера, где они впервые были изучены). L-формы могут возникать и в результате мутаций бактерий. Они представляют собой осмотически чувствительные, шаровидные, колбовидные клетки различной величины, в том числе и проходящие через бактериальные фильтры Некоторые L-формы (нестабильные) при удалении фактора, приведшего к изменениям бактерий, могут реверсировать, «возвращаясь» в исходную бактериальную клетку. L-формы могут образовывать многие возбудители инфекционных болезней.

Цитоплазматическая мембрана при электронной микроскопии ульгратонких срезов представляет собой трехслойную мембрану (2 темных слоя толщиной по 2,5 нм каждый разделены светлым – промежуточным) и состоит из двойного слоя липидов, главным образом фосфолипидов, с внедренными поверхностными, а также интегральными белками, как бы пронизывающими насквозь структуру мембраны. Некоторые из них являются пермеазами, участвующими в транспорте веществ. Цитоплазматическая мембрана является динамической структурой с подвижными компонентами, поэтому ее представляют как мобильную текучую структуру. Она окружает наружную часть цитоплазмы бактерий и участвует в регуляции осмотического давления, транспорте веществ и энергетическом метаболизме клетки (за счет ферментов цепи переноса электронов, аденозинтрифосфатазы и др.). При избыточном росте (по сравнению с ростом клеточной стенки) цитоплазматическая мембрана образует инвагинаты – впячивания в виде сложно закрученных мембранных структур, называемые мезосомами. Менее сложно закрученные структуры называются внутрицитоплазматическими мембранами. Роль мезосом и внутрицитоплазматических мембран до конца не выяснена. Тем не менее считают, что производные цитоплазматической мембраны участвуют в делении клетки, обеспечивая энергией синтез клеточной стенки, принимают участие в секреции веществ, спорообразовании, т. е. в процессах с высокой затратой энергии.

Цитоплазма занимает основной объем бактериальной клетки и состоит из растворимых белков, рибонуклеиновых кислот, включений и многочисленных мелких гранул – рибосом, ответственных за синтез (трансляцию) белков.

Рибосомы бактерий имеют размер около 20 нм и коэффициент седиментации 70S, в отличие от 80S-рибосом, характерных для эукариотических клеток. Поэтому некоторые антибиотики, связываясь с рибосомами бактерий, подавляют синтез бактериального белка, не влияя на синтез белка эукариотических клеток. Рибосомы бактерий могут диссоциировать на две субъединицы – 50S и 30S. Рибосомные РНК (рРНК) консервативные элементы бактерий («молекулярные часы» эволюции). 16S рРНК входит в состав малой субъединицы рибосом, a 23S рРНК – в состав большой субъединицы рибосом. Изучение 16S рРНК является основой геносистематики и позволяет оценить степень родства организмов.

В цитоплазме имеются различные включения в виде гранул гликогена, полисахаридов, бета-оксимасляной кислоты и полифосфатов (волютин). Они накапливаются при избытке питательных веществ в окружающей среде и выполняют роль запасных веществ для питания и энергетических потребностей.

Волютин обладает сродством к основным красителям и легко выявляется с помощью специальных методов окраски (например, по Нейссеру) в виде метахроматических гранул с высоким содержанием полимеризованного неорганического полифосфата. Толуидиновым синим или метиленовым голубым волютин окрашивается в красно-фиолетовый цвет, а цитоплазма бактерии – в синий. Характерное расположение гранул волютина выявляется у дифтерийной палочки в виде интенсивно прокрашивающихся полюсов клетки. При электронной микроскопии они имеют вид электронно-плотных гранул размером 0,1-1,0 мкм.

Нуклеоид – эквивалент ядра у бактерий. Он расположен в центральной зоне бактерий в виде двухнитевой ДНК, замкнутой в кольцо и плотно уложенной наподобие клубка. Ядро бактерий, в отличие от эукариот, не имеет ядерной оболочки, ядрышка и основных белков (гистонов). Обычно в бактериальной клетке содержится одна хромосома, представленная замкнутой в кольцо молекулой ДНК. При нарушении деления в ней может находиться 4 и более хромосом. Нуклеоид выявляется в световом микроскопе после окраски специфическими для ДНК методами: по Фельгену или по Романовскому-Гимзе. На электронограммах ультратонких срезов бактерий нуклеоид имеет вид светлых зон с фибриллярными, нитевидными структурами ДНК, связанной определенными участками с цитоплазматической мембраной или мезосомой, участвующими в репликации хромосомы.

Кроме нуклеотида, представленного одной хромосомой, в бактериальной клетке имеются внехромосомные факторы наследственности – плазмиды, представляющие собой ковалентно замкнутые кольца ДНК.

Капсула, мнкрокапсула, слизь. Капсула – слизистая структура толщиной более 0,2 мкм, прочно связанная с клеточной стенкой бактерий и имеющая четко очерченные внешние границы. Капсула хорошо различима в мазках-отпечатках из патологического материала. В чистых культурах бактерий капсула образуется реже. Она выявляется при специальных методах окраски мазка по Бури-Гинсу, создающих негативное контрастирование веществ капсулы за счет использования туши.

Капсула состоит из полисахаридов (экзополисахаридов), иногда из полипептидов; например, у сибиреязвенной бациллы она состоит из полимеров D-глутаминовой кислоты; у гемофиьных бактерий она представляет собой полимер рибозы и рибитола. Препятствует фагоцитозу бактерий. Капсула антигенна: антитела против капсулы вызывают ее увеличение (реакция набухания капсулы (Нойфельда, (Куэллинга)

Многие бактерии образуют микрокапсулу – слизистое образование толщиной менее 0,2 мкм, выявляемое лишь при электронной микроскопии. Некоторые бактерии образуют слизь – мукоидные экзополисахариды, не имеющие четких внешних границ. Слизь растворима в воде.

Мукоидные экзополисахариды характерны для мукоидных штаммов синегнойной палочки, часто встречающихся в мокроте больных с кистозным фиброзом. Бактериальные экзополисахариды участвуют в адгезии (прилипании к субстратам); их еще называют гликкаликсом. Кроме синтеза экзополисахаридов бактериями, существует и другой механизм их образования: путем действия внеклеточных ферментов бактерий на дисахариды. В результате этого образуются декстраны и леваны облегчающие адгезию микроорганизмов к субстратам (S.sanguinis, S.mutans в ротовой полости).

Капсула и слизь предохраняют бактерии от повреждений, высыхания, так как, являясь гидрофильными, хорошо связывают воду, препятствуют действию защитных факторов макроорганизма и бактериофагов.

Жгутики бактерий определяют подвижность бактериальной клетки. Жгутики представляют собой тонкие нити, берущие начало от цитоплазматической мембраны, имеют большую длину; чем сама клетка (рис. 2.7). Толщина жгутиков 12-20 нм, длина 3-15 мкм. Они состоят из 3 частей: спиралевидной нити, крюка и базального тельца, содержащего стержень со специальными дисками (I пара дисков – у грамположительных и 2 пары – у грамотрицательных бактерий). Дисками жгутики прикреплены к цитоплазматической мембране и клеточной стенке. При этом создается эффект электромотора со стержнем – ротором, вращающим жгутик. В качестве источника энергии используется разность протонных потенциалов на цитоплазматической мембране. Механизм вращения обеспечивает протонная АТФ-синтетаза. Скорость вращения жгутика может достигать 100 об/с. При наличии у бактерии нескольких жгутиков они начинают синхронно вращаться, сплетаясь в единый пучок, образующий своеобразный пропеллер.

Жгутики состоят из белка – флагеллина (от. flagellum – жгутик), являющегося антигеном (Н-антиген). Субъединицы флагеллина закручены в виде спирали.

Число жгутиков у бактерий различных видов варьирует от одного (монотрих) у холерного вибриона; до десятка и сотен жгутиков, отходяших по периметру бактерии (перитрих) у кишечной палочки, протея и др. Лофотрихи имеют пучок жгутиков на одном из концов клетки. Амфитрихи имеют по одному жгутику или пучку жгутиков на противоположных концах клетки.

Жгутики выявляют с помощью электронной микроскопии препаратов, напыленных тяжелыми металлами, или в световом микроскопе после обработки специальными методами, основанными на протравливании и адсорбции различных веществ, приводящих к увеличению толщины жгутиков (например, после серебрения).

Ворсинки, или пили (фимбрии) – нитевидные образования, более тонкие и короткие (3-10 нм х 0,3-10 мкм), чем жгутики. Пили отходят от поверхности клетки и состоят из белка пилина, обладают антигенной активностью. Различают пили, ответственные за адгезию, т. е. за прикрепление бактерий к поражаемой клетке, а также пили, ответственные за питание, водно-солевой обмен, и половые или конъюгационные F-пили.

Обычно пили многочисленны – несколько сотен на клетку. Однако половых пилей обычно бывает 1-3 на клетку: они образуются так называемыми «мужскими» клетками-донорами, содержащими трансмиссивные плазмиды (F-, R-, Соl-плазмиды). Половые пили взаимодействуют с особыми «мужскими» сферическими бактериофагами, которые интенсивно адсорбируются на них.

Споры – своеобразная форма покоящихся бактерий с грамположительным типом строения клеточной стенки.

Споры образуются при неблагоприятных условиях существования бактерий (высушивание, дефицит питательных веществ и др.). Внутри бактериальной клетки образуется одна спора (эндоспора). Образование спор способствует сохранению вида и не является способом размножения, как у грибов.

Спорообразующие бактерии рола Bacillus, у которых размер споры не превышает поперечник клетки, называются бациллами. Спорообразующие бактерии, у которых размер споры превышает поперечник клетки, отчего они принимают форму веретена, называются клостридиями, например бактерии рода Clostridium (лат. Clostridium – веретено). Споры кислотоустойчивы, поэтому окрашиваются по методу Ауески или по методу Циля-Нельсена в красный, а вегетативная клетка – в синий.

Спорообразование, форма и расположение спор в вегетативной клетке являются видовым свойством бактерий, что позволяет отличать их друг от друга. Форма спор может быть овальной, шаровидной; расположение в клетке – терминальное, т. е. на конце палочки (у возбудителя столбняка), субтерминальное – ближе к концу палочки (у возбудителей ботулизма, газовой гангрены) и центральное (у сибиреязвенной бациллы).

Процесс спорообразования (споруляция) проходит ряд стадий, в течение которых часть цитоплазмы и хромосома бактериальной вегетативной клетки отделяются, окружаясь врастающей цитоплазматической мембраной – образуется проспора. Проспору окружают две цитоплазматические мембраны, между которыми формируется толстый измененный пептидогликановый слой кортекса (коры). Изнутри он соприкасается с клеточной стенкой споры, а снаружи – с внутренней оболочкой споры. Наружная оболочка споры образована вегетативной клеткой. Споры некоторых бактерий имеют дополнительный покров – экзоспориум. Таким образом, формируется многослойная плохо проницаемая оболочка споры, которая содержит дипиколиновую кислоту и ионы кальция, и придает споре термоустойчивость.

Спора может долго сохраняться из-за наличия многослойной оболочки содержащей дипиколинат кальция, низкого содержания воды и вялых процессов метаболизма. Например, возбудители сибирской язвы и столбняка могут сохраняться в почве десятки лет.

В благоприятных условиях споры прорастают (герминация споры), проходя три последовательные стадии: активацию, инициацию, вырастание. Активация – это готовность к прорастанию. При температуре 60-800С спора активируется для прорастания. Инициация прорастания длится несколько минут. Стадия вырастания характеризуется быстрым ростом, сопровождающимся разрушением оболочки и выходом проростка.

**Формы бактерий.** Различают несколько основных форм бактерий– кокковидные, палочковидные, извитые и ветвящиеся, нитевидные формы бактерий.

* Сферические формы, или кокки, – шаровидные бактерии размером 0,5-1,0 мкм, которые по взаимному расположению делятся на микрококки, диплококки, стрептококки, тетракокки, сарцины и стафилококки.
* Микрококки (от греч. micros – малый) – отдельно расположенные клетки.
* Диплококки (от греч. diploos – двойной), или парные кокки, располагаются парами (пневмококк, гонококк, менингококк), так как клетки после деления не расходятся. Пневмококк (возбудитель пневмонии) имеет с противоположных сторон ланцетовидную форму, а гонококк (возбудитель гонореи) и менингококк (возбудитель эпидемического менингита) имеют форму кофейных зерен, обращенных вогнутой поверхностью друг к другу.
* Стрептококки (от греч. streptos – цепочка) – клетки округлой или вытянутой формы, составляющие цепочку вследствие деления клеток в одной плоскости и сохранения связи между ними в месте деления.
* Сарцины (от лат. sarcina – связка, тюк) располагаются в виде пакетов из 8 и более кокков, так как они образуются при делении клетки в трех взаимно перпендикулярных плоскостях.

Стафилококки (от греч. stophyle – виноградная гроздь) – кокки, расположенные в виде грозди винограда в результате деления в разных плоскостях.

Палочковидные бактерии различаются по размерам, форме концов клетки и взаимному расположению клеток. Длина клеток варьирует от 1.0 до 10 мкм. толщина – от 0,5 до 2,0 мкм. Палочки могут быть правильной (кишечная палочка и др.) и неправильной (коринебактерии и др.) формы, в том числе ветвящиеся, например, у актиномицетов. К наиболее мелким палочковидным бактериям относятся риккетсии. Концы палочек могут быть как бы обрезанными (сибиреязвенная бацилла), закругленными (кишечная палочка), заостренными (фузобактерии) или в виде утолщения – булавовидные (коринебактерии дифгерии).

Слегка изогнутые палочки называются вибрионами (холерный вибрион). Большинство палочковидных бактерий располагается беспорядочно, так как после деления клетки расходятся. Встречаются также палочки, расположенные под углом друг к другу (коринебактерии дифтерии) или образующие цепочку (сибиреязвенная бацилла).

Извитые формы – спиралевидные бактерии, к которым относятся спириллы, кампилобактерии, хеликобактерии и спирохеты.

* Спириллы имеют вид штопорообразно извитых клеток. К патогенным спириллам относится возбудитель содоку (болезнь укуса крыс). Кампилобактерии и хеликобактерии имеют изгибы напоминающие крыло летящей чайки.
* Спирохеты – тонкие, длинные, извитые (спиралевидной формы) бактерии, отличающиеся от спирилл подвижностью, обусловленной сгибательными изменениями клеток. Спирохеты состоят из наружной мембраны (клеточной стенки), окружающей протоплазматический цилиндр с цитоплазматической мембраной и аксиальной нитью (аксистиль), которая как бы закручивается вокруг протоплазматического цилиндра спирохеты, придавая ей винтообразную форму (первичные завитки спирохет). Аксиальная нить состоит из периплазматических фибрилл – аналогов жгутиков бактерий и подставляет собой сократительный белок флагеллин. Один конец фибрилл прикреплен к полюсу клетки, другой конец свободен (рис. 2.2). Фибриллы направлены навстречу друг другу внутри тела спирохеты. Число и расположение фибрилл варьируют у разных видов. Фибриллы участвуют в передвижении спирохет, придавая клеткам вращательное, сгибательное и поступательное движение. При этом некоторые спирохеты образуют петли, завитки, изгибы, которые названы вторичными завитками. Так как спирохеты плохо воспринимают красители, их обычно окрашивают по Романовскому-Гимзе, или выявляют серебрением.

В живом виде спирохеты исследуют с помощью фазово-контрастной или темнопольной микроскопии.

Спирохеты представлены 3 родами, патогенными для человека: Treponema, Borrelia, Leptospira.

* Трепонемы (род Treponema) имеют вид тонких штопорообразно закрученных нитей с 8-12 равномерными мелкими завитками, имеют 3-4 фибриллы. Патогенными представителями являются Т. pallidum – возбудитель сифилиса, T.pertenue – возбудитель тропической болезни – фрамбезии. Имеются и сапрофиты – обитатели полости рта человека, ила водоемов.
* Боррелии (род Borrelia), в отличие от трепонем, более длинные, имеют по 3-8 крупных завитков и 7-20 фибрилл. К ним относятся возбудитель возвратного тифа (В. reccurentis) и возбудители болезни Лайма (В. burgdorferi и др.).
* Лептоспиры (род Leptospira) имеют частые неглубокие завитки, напоминают закрученную веревку. Концы этих спирохег изогнуты наподобие крючков с утолщениями на концах (вторичные завитки), напоминают буквы S или С; имеют 2 осевые нити (жгутики). Патогенный представитель L. interrogans вызывает лептоспироз при попадании в организм с водой или пищей, приводя к развитию кровоизлияний и желтухи.

Риккетсии – мелкие, грамотрицательные палочковидные бактерии (0,3-2,0 мкм), облигатные внутриклеточные паразиты. Размножаются бинарным делением в цитоплазме, а некоторые – в ядре инфицированных клеток. Обитают в членистоногих (вшах, блохах, клешах) которые являются их хозяевами или переносчиками. Свое название риккетсии получили по имени X. Т. Риккетса – американского ученого, впервые описавшего одного из возбудителей (пятнистая лихорадка Скалистых гор). Форма и размер риккетсии могут меняться (клетки неправильной формы, нитевидные) в зависимости от условий роста. Структура риккетсии не отличается от таковой грамотрицательных бактерий.

Риккетсии обладают независимым от клетки хозяина метаболизмом, однако, возможно, они получают от клетки хозяина макроэргические соединения для своего размножения. В мазках и тканях их окрашивают по Романовскому-Гимзе, по Маккиавелло-Здродовскому (риккетсии красного цвета, а инфицированные клетки – синего).

У человека риккетсии вызывают эпидемический сыпной тиф (Rickettsia prowazekii), клещевой риккетсиоз (R. sibirica), пятнистую лихорадку Скалистых гор (R. rickeitsii) и другие риккетсиозы.

Хламидии – относятся к облигатным внутриклеточным кокковидным грамотрицательным (иногда грамвариабельным) бактериям. Хламидии размножаются только в живых клетках: их рассматривают как энергетических паразитов; они не синтезируют аденозинтрифосфат (АТФ) и гуанозинтрифосфат (ГГФ). Вне клеток хламидии имеют сферическую форму (0,3 мкм), метаболически неактивны и называются элементарными тельцами. В клеточной стенке элементарных телец имеется главный белок наружной мембраны и цистеиннасыщенный белок. Геном хламидий содержит в 4 раза меньше генетической информации, чем геном кишечной палочки.

После проникновения элементарных телец в эпителиальную клетку путем эндоцитоза, формируется внутриклеточная вакуоль, внутри которой хламидии увеличиваются и превращаются в делящиеся ретикулярные тельца, образуя скопления (включения). Внутри вакуолей из ретикулярных телец образуются элементарные тельца, которые выходят из клеток путем экзоцитоза или лизиса клетки. Покинувшие клетку элементарные тельца вступают в новый цикл, инфицируя другие клетки (рис. 16.11.1). У человека хламидии вызывают поражения глаз (трахома, конъюнктивит), урогенитального тракта, легких и др.

Актиномицеты – ветвящиеся, нитевидные или палочковидные грамположителыные бактерии. Свое название (от греч. actis – луч, mykes – гриб) они получили в связи с образованием в пораженных тканях друз – гранул из плотно переплетенных нитей в виде лучей, отходящих от центра и заканчивающихся колбовидными утолщениями. Актиномицегы, как и грибы, образуют мицелий – нитевидные переплетающиеся клетки (гифы). Они формируют субстратный мицелий, образующийся в результате врастания клеток в питательную среду, и воздушный, растуший на поверхности среды. Актиномицеты могут делиться путем фрагментации мицелия на клетки, похожие на палочковидные и кокковидные бактерии. На воздушных гифах актиномицетов образуются споры, служащие для размножения. Споры актиномипетов обычно не термостойки.

Общую филогенетическую ветвь с актиномицетами образуют так называемые нокардиоподобные (нокардиоформные) актиномицеты – группа палочковидных, неправильной формы бактерий. Их отдельные представители образуют ветвящиеся фермы.

К ним относят бактерии родов Corynebacterium, Mycobacterium, Nocardia и др. Нокардиоподобные актиномицеты отличаются наличием в клеточной стенке сахаров арабинозы, галактозы, а также миколовых кислот и больших количеств жирных кислот. Миколовые кислоты и липиды клеточных стенок обуславливают кислотоустойчивость бактерий, в частности микобактерий туберкулеза и лепры (при окраске по Цилю-Нильсену они окрашиваются в красный цвет, а некислотоустойчивые бактерии и элементы ткани, мокроты – синий цвет).

Патогенные актиномицегы вызывают актиномикоз, нокардии – нокардиоз, микобактерии – туберкулез и лепру, коринебактерии – дифтерию. Сапрофитные формы актиномицетов и нокардиеподобных актиномицетов широко распространены в почве, многие из них являются продуцентами антибиотиков.

Микоплазмы – мелкие бактерии (0,15-1,0 мкм), окруженные только цитоплазматической мембраной. Они относятся к классу Mollicutes, содержат стеролы. Из-за отсутствия клеточной стенки микоплазмы осмотически чувствительны, имеют разнообразную форму (кокковидную, нитевидную, колбовидную). Эти формы видны при фазово-контрастной микроскопии чистых культур микоплазм. На плотной питательной среде микоплазмы образуют колонии, напоминающие яичницу-глазунью: центральная непрозрачная часть, погруженная в среду и просвечивающая периферия в виде крута.

Микоплазмы вызывают у человека атипичную пневмонию (Mycoplasma pneumoniae) и поражения мочеполового тракта (M.hominis и др.). Микоплазмы вызывают заболевания не только у животных, но и у растений. Достаточно широко распространены и непатогенные представители.