البكتيريا
THE BACTERIA

البكتيريا The Bacteria عبارة عن مجموعة نوعية من الأحياء الدقيقة المتباينة واسعة الانتشار والتي تشغل بحد ذاتها علم البكتيريا Bacteriology. والتي تتميز بأن خلاياها بدائية النواة prokaryotic حيث لا توجد نواة حقيقية. وتنقسم البكتيريا إلى نوعين هما البكتيريا الحقيقية eubacteria والبكتيريا القديمة (الأركيا) archaebacteria والتي تعيش في بيئات متطرفة مثل درجة الحرارة والملوحة العاليتين. كما تتباين البكتيريا أيضياً في احتياجاتها وتمثيلها للغذاء.

الصفات العامة للبكتيريا
General Properties of Bacteria

١- معظمها وحيدة الخلية unicellular وإن كانت توجد منها أشكالاً خيطية عديدة الخلايا.

٢- صغيرة الحجم حيث يبلغ قطر الخلية ١-١٠ ميكروميترات مقارنة بالكائنات حقيقية النواة التي يبلغ قطرها ١٠-١٠٠ ميكرومتر. وعلى الرغم من صغر حجم البكتيريا فإن وزن البكتيريا في العالم يفوق وزن جميع الكائنات الحية الموجودة في الكون. إذ أن وزنها يمثل نحو ٩٠٪ من وزن الكائنات البحرية. ويحتوي الجرام الواحد من التربة على حوالي ٢.٥ مليون بكتيريا و ٤٠٠,٠٠٠ فطرة و ٥٠٠٠٠ طحلب و ٣٠٠٠٠ حيوان أولي (بروتوزوا).

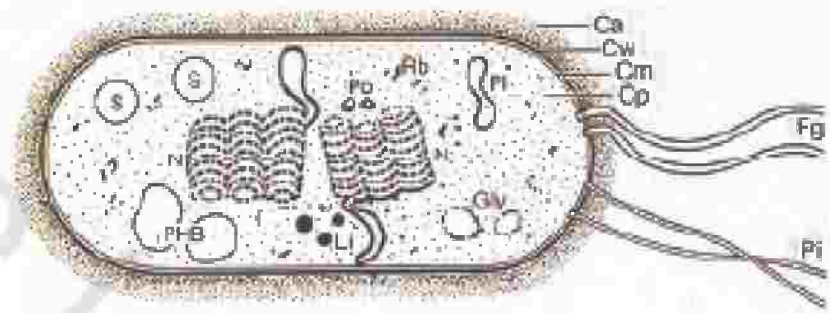
٣- من أقدم الكائنات الحية حيث إنها الوحيدة السائدة منذ مليوني عام (عمر الأرض ٤.٥ مليون عام).

٤- لا تحتوي خلية البكتيريا على نواة حقيقية حيث تفتقر لوجود النواة المتعضية لغياب الغشاء النووي والنوية والسائل النووي ...الخ، لأن مادتها الوراثية بسيطة تتكون من كروموسوم واحد دائري مغلق يتصل مباشرة بالسيتوبلازم. ويطلق على المادة الوراثية البكتيرية مصطلح نيوكليويد nucleoid. ولا يحيط بمادتها الوراثية هيستونات كما في حقيقيات النواة (انظر الشكل رقم ٩٦).

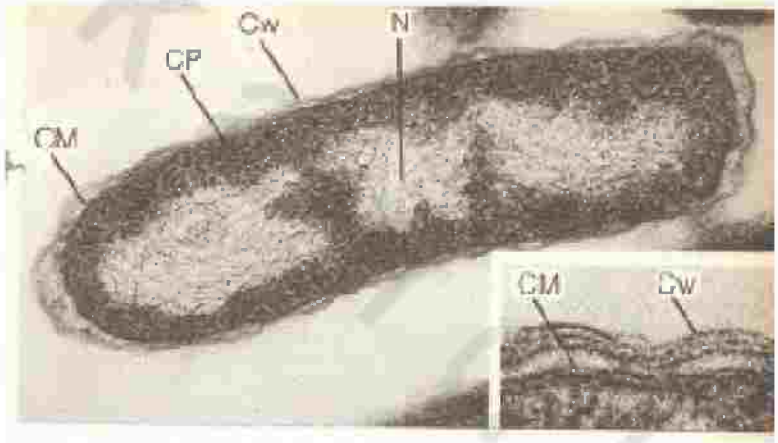
٥- البكتيريا الحقيقية مفردة الخلايا، ومع هذا فإن بعضها تكوّن خيوطاً أو كتلاً بسبب عدم انفصال الخلايا عقب الانقسام نتيجة وجود غطاء جيلاتيني أو غمد لزج يلصقها معاً.

٦- تتكاثر بالانقسام الانشطاري الثنائي البسيط ولا تتكاثر تكاثراً جنسياً حقيقياً ولا تكوّن أمشاجاً.

٧- لا توجد بها عضيات محاطة بأغشية.



(أ)



(ب)

الشكل رقم (٩٦). (أ) التركيب العام للخلية البكتيرية في مقطع طولي. Ca = كبسولة، محفظة؛ Cm = غشاء سيتوبلازمي؛ Cp = سيتوبلازم؛ Cw = جدار خلوي؛ Fg = سوط؛ Gly = حبيبات جليكوجين؛ Li = قبوة دهن؛ N = نيوكليويد؛ PHB = عديد بيتا هيدروكسي بيوتيدين؛ Pl = أوبار؛ P = بلازميد؛ Po = حبيبات عديد الفوسفات؛ Rb = ريبوزوم؛ S = حبيبات كبريت (عن: Shlegel, 1995).

(ب) صورة بالمجهر الإلكتروني للقطاع عال الرقة في إيشريشيا كولاي (عن: Shlegel, 1995).

٨- يوجد في الغشاء السيتوبلازمي لخلاياها ثبات تقوم بوظائف التراكيب والعضيات الغشائية الموجودة بالكائنات حقيقية النواة، وتزيد هذه الأغشية من مساحة السطوح وتمتلك وظائف إنزيمية عديدة. وتحتوي الأغشية الداخلية للبكتيريا الزرقاء cyanobacteria (الطحالب الخضراء المزرقة سابقاً) على صيغات ضوئية تقوم بالتمثيل الضوئي.

٩- بعض البكتيريا تكون ملونة chromogenic نتيجة وجود صبغات داخل أجسام دائرية خاصة تسمى الحوامل الملونة chromatophores.

١٠- تتميز جدر الخلايا البكتيرية بتركيب مميز عبارة عن سكريات ثنائية مترابطة تقاطعياً cross-linked بسلاسل من أحماض أمينية (بيبتيدات) تسمى بيبتيدوجليكان (جليكان يشير للسكر).

١١- تتباين كيميائية الجدر البكتيرية حيث تصطبغ أنواع منها بصبغة جرام Gram (اسم عالم) حيث تكتسب خلايا أنواع معينة من البكتيريا اللون البنفسجي الخاص بصبغة بنفسجي الكريستال crystal violet نتيجة وجود طبقة البيبتيدوجليكان التي يكون سمكها ١٥-٨٠ نانوميتراً وتسمى بكتيريا موجبة الجرام Gram positive. أما البكتيريا التي لا تكتسب جدرها صبغة جرام فتسمى سالبة الجرام Gram negative (حيث لا تحتفظ بالصبغة البنفسجية)، ولكن تصبغ باللون الأحمر للصبغة المضادة counter stain التي تضاف لاحقاً وهي صبغة السفرانين safranin. وتتميز البكتيريا السالبة الجرام بوجود طبقة إضافية للجدار تعلو طبقة البيبتيدوجليكان. وتحتوي هذه الطبقة الإضافية على جزيئات كبيرة لسكريات عديدة polysaccharides مرتبطة بالدهون lipids، ولذا تسمى بالدهون عديدة السكر lipopolysaccharides مكوِّنة طبقة رقيقة (١٠ نانوميترات) تغطي طبقة بيبتيدوجليكان.

١٢- كثير من أنواع البكتيريا تكون لزجة mucoid بسبب وجود طبقة من خيوط متشابكة من عديدات السكر تعرف بالكأس السكري glycocalyx والتي لا تتكون في البكتيريا المنماة في مستنبتات (مزارع) معملياً، لكنها توجد في الطبيعة حيث تساعد هذه الطبقة اللزجة على التصاق البكتيريا بالسطوح وتأسيس العدوى مثل بكتيريا الأسنان.

١٣- تتباين في طرق تغذيتها ومعيشتها وأيضها.

١٤- تقسم البكتيريا بعدة طرق إلى مجموعات تقسيمية مختلفة بناء على خواصها الشكلية والتركيبية والفسيولوجية والوراثية وتفاعلاتها البيئية.

١٥- واسعة الانتشار في الطبيعة حيث توجد في كل البيئات: الهواء، المياه، التربة وفي الإنسان والحيوانات والنباتات.

١٦- تتنوع تفاعلاتها مع الأحياء الأخرى فبعضها يكون مفيداً في دورة العناصر في الطبيعة أو يثبِّت النيتروجين والبعض الآخر يسبب أمراضاً للإنسان أو الحيوان أو النبات.

١٧- شديدة التباين والتغير والتطفير mutation.

١٨- الكثير منها يعد مصدراً للغذاء وبعضها يستخدم في الصناعات الغذائية وإنتاج المضادات الحيوية وكثير من الصناعات الكيميائية والتقنية الحيوية Biotechnology.

١٩- تستخدم أنواع منها في الحروب الجرثومية Germ wars (Biological warfares).

شكل وحجم وترتيب الخلايا البكتيرية

Shapes, sizes and Arrangements of Bacterial cells

١- الشكل Shape

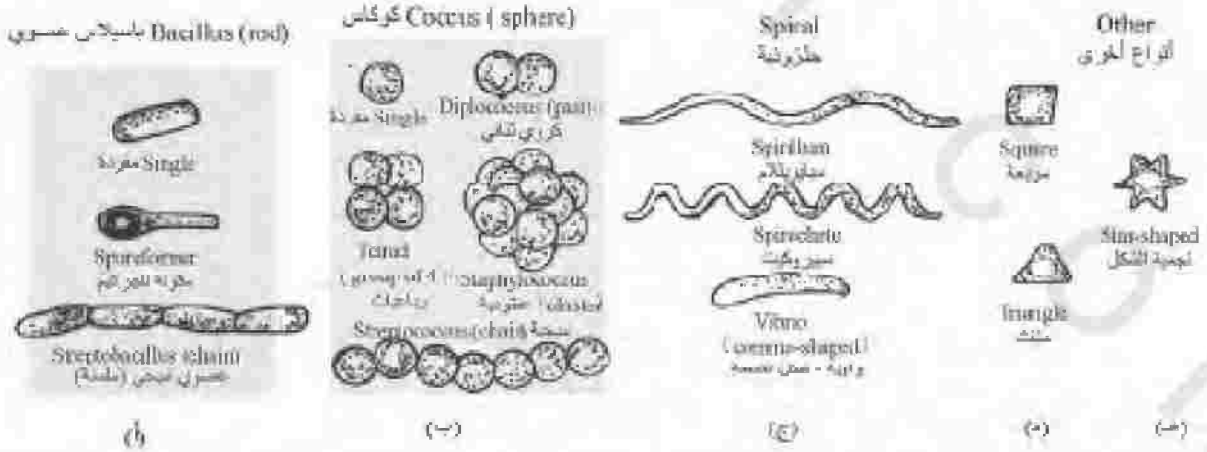
تختلف الخلايا البكتيرية بدرجة كبيرة في أشكالها على حسب أنواعها. ويتحكم في شكل البكتيريا جدارها الصلب rigid. ولكن لم يفهم حتى الآن ما هي طبيعة المواد الصلبة الموجودة بجدر الخلية البكتيرية والتي تحدد شكل الخلايا. ومن الأشكال البكتيرية (الشكل رقم ٩٧) مايلي:

أ) الكروية (كوكاي cocci) (مفردها coccus: كوكّاس): وهي خلايا مستديرة قطرها يكون عادة ١ ميكرون، وتوجد فيها التشكيلات (الترتيبات arrangements) التالية اعتماداً على مستوى plane الانقسام وما إذا كانت الخلايا ستنفصل أم تبقى ملتصقة معاً:

١- كرويات ثنائية diplococci: إذ تنقسم الخلية الأبوية إلى خليتين بمحور واحد وتظلان ملتصقتين وبذا توجد في أزواج pairs مثل ستربتوكوكاس نيموني *Streptococcus pneumoniae* المسببة للالتهاب الرئوي.

٢- كرويات سبحية *Streptococci*: وفيها تنقسم الخلية الكروية بمحور واحد لتعطي خليتين، لكن تظل هذه الخلايا متصلة بدون انفصال وتستمر في الانقسام في نفس المحور الواحد وبذا ينتج عنها سلسلة chain أو مسبحة مثال ذلك ستربتوكوكاس فيكاليز *Streptococcus fecalis* وستربتوكوكاس ميوتانز *S. mutans* وستربتوكوكاس بيوجينز *S. pyogenes* ونيسيريا جونوروي *Neisseria gonorrhoeae* المسببة للسيلان.

٣- كرويات رباعية Tetracocci (tetrads): وهي خلايا كروية تنقسم فيها كل خلية إلى انقسامين عموديين لتعطي رباعيات، مثال ذلك بيديوكوكاس سيريفيسي *Pediococcus cerevisiae*.



الشكل رقم (٩٧). يبين الأشكال البكتيرية المختلفة وترتيباتها (أ) باسيلاس عصوي (ب) كتلات سارسينا Sarcina شبه مكعبات في ثنائيات (عن: Alcamo, 2001)؛ (ج) سبايروبلازما Spiroplasma؛ (د) هايفوميكروبيام Hyphomicrobium لين هيفات وبرعم (عن: Prescott. et al., 1999) و (هـ) تجمعية مثل أنكالومايكروبيام (عن: Nester. et al., 1998).

٤- كرويات مكعبية cubic (سارسيني Sarcinae): وهي بكتيريا تنقسم كل خلية فيها إلى ثلاثة محاور متعامدة منتظمة لتعطي تجمعات مكعبية الشكل مثل سارسينيا ليوتيا *Sarcina lutea*.

٥- عنقودية *Staphylococcus* (ستافيلوكوكاس): وهذه الخلايا تنقسم إلى ثلاثة محاور متعامدة ولكنها غير منتظمة ومن ثم فإنها تنتج شكل عنقود bunch العنب مثل ستافيلوكوكاس أورياس *Staphylococcus aureus* (العنقودية الذهبية).

ب) العصوية (باسيللاي) Bacilli: ومفردها باسيللاس Bacillus أي عصوية rod-shaped. وتتميز بأن قطرها يكون ١ ميكرون وطولها ٣-٩ أو حتى عشرة ميكرونات، ونهايتها إما محدبة (عادة) وإما مستوية، وهي إما أن تكون:

١- عصوية وحيدة monobacillus: مثل هيموفيلاس إنفلونزي *Haemophilus influenzae* وباسيللاس سفيريكاس *Bacillus sphericus* وإيشيريشيا كولاي *Escherichia coli* وسيدوموناس إيريوجينوزا *Pseudomonas aeruginosa* وكلوستريديام تيتاني *Clostridium tetani*.

٢- عصوية ثنائية diplobacilli: عصويات تنقسم في محور واحد وتظل في أزواج pairs.

٣- عصويات سبحية Streptobacilli: وهي تكون عبارة عن سلاسل من ثلاث خلايا فأكثر، مثل باسيللاس سائلاس *B. subtilis* وباسيللاس سيرياس *B. cereus*.

٤- شعيرية Trichomes: وهي سلاسل من خلايا عصوية لكنها تكون معلقة مثل بكتيريا بجياتوا *Beggiatoa* وسايروسبايرا *Saprospira*.

٥- ترتيبات عمادية Palisade-like: وهي خلايا عصوية لكنها تترصص جانباً بجانب مثل الطبقة العمادية في النسيج المتوسط لورقة النبات. أو تترتب في أشكال زاويّة angular بعضها مع بعض مما يشبه أعواد الثقاب match sticks، مثل بكتيريا الدفتيريا (الخُنّاق) كوريني باكتيريام دفثيري *Corynebacterium diphtheriae*.

٦- ترتيبات من الورديات Rosette-like حيث تشبه الوريدة عندما تتجمع خلايا مثل كولياكترفيبرويدز *Caulibacter vibrioides*.

ج) البكتيريا الواوية أو الضمية Vibrios = Comma وهي بكتيريا منحنية في لفة واحدة قصيرة تشبه الضمة أو حرف الواو، مثل بكتيريا الكوليرا (فيبريوكوليري *Vibrio cholerae*).

د) الحلزونية Helical: وهي بكتيريا تشبه الواوية لكنها من عدة لفات وتنقسم إلى نوعين:

١- حلزونية صلبة (سبايريللا Spirilla) وتكون لفاتها غير مرنة، وهي إما سميكة ومحدودة اللفات مثل سبايريللام فوليوتانز *Spirillum volutans*، وإما أقل في السمك ومن عديد من الحلزونات مثل بورّيليا أنسرينا *Borrelia anserina*.

٢- حلزونية مرنة خيطية (سبايروكيتس Spirochetes): ومن أمثلتها بكتيريا الزهري syphilis والمسماة تريبونيما باللليدام *Treponema pallidum*.

هـ) بكتيريا خيطية Filamentous : وهي بكتيريا من خيوط تسمى هيفات hyphae (مفردها هيفا hypha) تكوِّن غَزْلاً mycelium مشابهة في ذلك للفطريات (لذا تتبع قسماً من البكتيريا يسمى بالفطريات الشعاعية — أكتينومايسيتات Actinomycetes). مثال ذلك ستربتومايسيز جريزياس *Streptomyces gresius* المنتج للمضاد الحيوي ستربتومايسين Streptomycin. وتحمل هذه البكتيريا جراثيم كونيدية *conidia* وحيدة الخلية على حامل كونيدي.

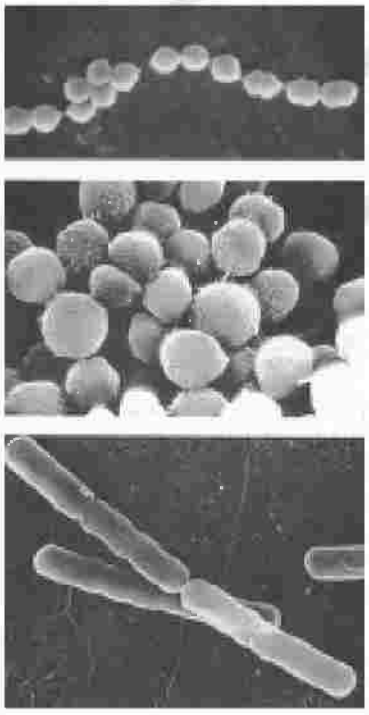
و) بكتيريا كمثرية الشكل Pear-shaped : مثل باستوريا *Pasteuria*.

ز) بكتيريا من كرات مفصصة Lobed-spheres : مثل سالفولوباس *Sulfolobus*.

ح) بكتيريا متبرعمة Budding : حيث تظهر براعم عند إحدى نهايتي النمو مثل رودوسيدوموناس *Rhodopseudomonas*، أما في هايفومايكروبيام فالجار *Hyphomicrobium vuglare* فيتكون البرعم فوق زائدة أنبوبية تفصله عن الخلية الأم.

ط) بكتيريا نجمية Star-shaped : ذات أشكال نجمية مختلفة، مثل أنكالومايكروبيام *Ancalomicrobium*.

ي) بكتيريا متغيرة الشكل Pleomorphic : وهي قد تكون كروية أو عصوية ذات شعب أو بروزات أو أشكال متعددة متغيرة. ومن أمثلتها البكتيريا العقدية رايزوبيام *Rhizobium* وأرثروباكتر *Arthrobacter* وبروبيونوباكتيريام أكنيس *Propionobacterium acnes*. (الشكل رقم ٩٨).

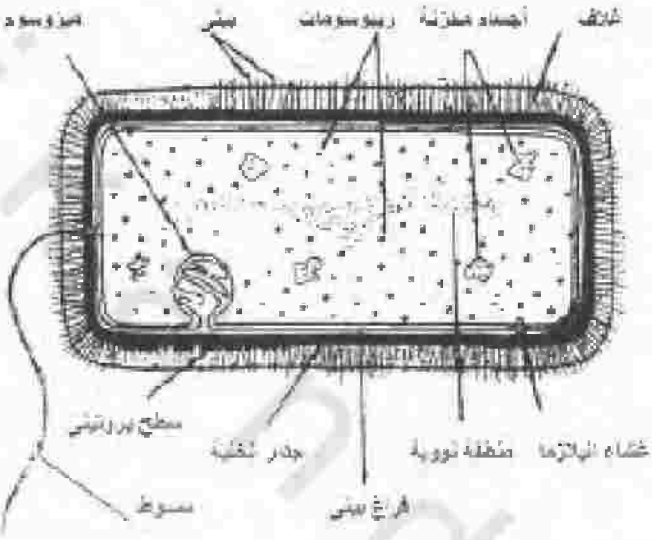


الشكل رقم (٩٨). بعض أشكال البكتيريا (عن: McKane & Kandel, 1990).

التركيب العام للخلية البكتيرية

General structure of the bacterial cell

لا توجد بكتيريا نموذجية لتوضيح الشكل العام للبكتيريا، حيث إن معظم أجناسها وأنواعها قد تختلف تركيبياً. ومع هذا فللتبسيط نوضح في الشكل رقم (٩٩) التركيب العام للخلية البكتيرية ليبين التراكيب الخارجية التي توجد خارج جدار الخلية البكتيرية (الأسواط، الأوبار، والعلبة). كما يوضح المقطع في الخلية التراكيب الداخلية التي يظهر بعضها بالمجهر الضوئي ولكنها تكون أكثر وضوحاً عند فحصها بالمجهر الإلكتروني.



الشكل رقم (٩٩). يبين التركيب العام للخلية البكتيرية (عن: Prescott, *et al.*, 1999).

التراكيب الموجودة خارج الجدار الخلوي Structures External to The Cell Wall

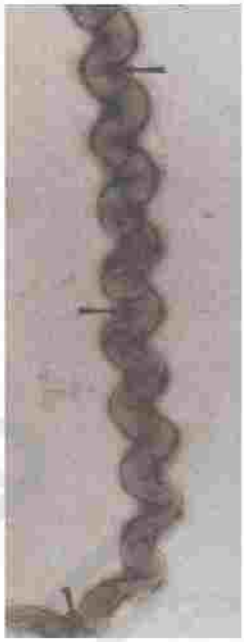
وهذه تشمل الأسواط flagella والشعيرات (فيمبريي) fimbriae والأوبار (بيلات) Pili والمحافظ (العلب) capsules.

١- الأسواط Flagella

ومفردها سوط flagellum وهي زوائد أو إمتدادات خارج خلوية تشبه الشعر حلزونية تخرج من الجدار الخلوي وتكون مسؤولة عن الحركة بالسباحة swimming motility، وهي أكثر رقة من الأسواط أو الأهداب cilia الموجودة في الكائنات حقيقية النواة. قطرها من ٠,٠١ — ٠,٠٢ ميكرومتر وكذلك أبسط في التركيب.

ويتكون السوط من ثلاثة أجزاء: ١- الجسم القاعدي basal body المتغرز في جدار الخلية، ٢- الخطاف hook وهو بداية الإمتداد من الخلية ويكون منحنياً ثم ينتهي بـ ٣- الخيط filament والذي يكون عبارة عن زائدة شعرية طويلة ممتدة. وكل من الخطاف والخيط يتركبان من تحت وحدات subunits من بروتين يسمى فلاجيللين flagellin. ويلاحظ أن للجسم القاعدي تركيب خاص يُحكِم مَسْكه بالخلية وفي نفس الوقت يسمح له بمرونة الحركة.

ويختلف السوط في سبيروكيتات spirochetes، حيث يخرج السوط أو مجموعة من الأسواط من كل نهاية للخلية ثم يمتد بين طبقة البيبتيدوجليكان والغشاء الخارجي نحو مركز الخلية (انظر الشكل رقم ١٠٠) وحيث يمكن أن تتراكب الأسواط من كلتي النهايتين في بعض الأنواع.



الشكل رقم (١٠٠). السوط في سبيروكيتات (عن: Ketcham, 1988).

كما تكون الأسواط في البكتيريا البدائية القديمة (أركيا archaea) مختلفة عن السوط العادي وبروتيناتها متصلة بجزيئات السكر (جليكوبروتين).

ويختلف عدد وترتيب الأسواط على الخلية البكتيرية كما يلي:

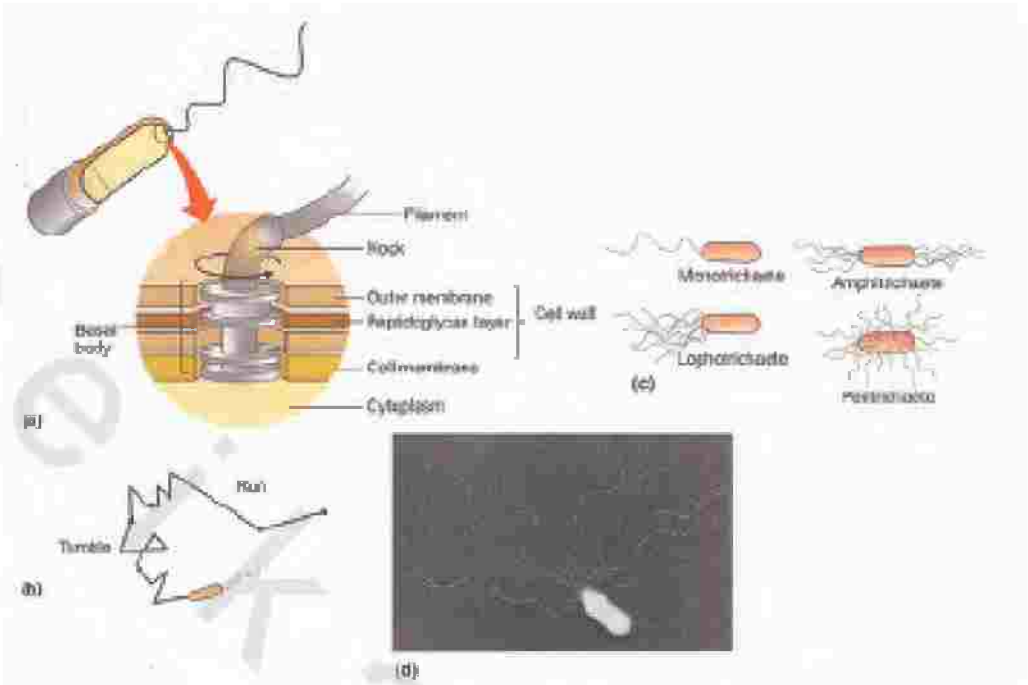
أ) بكتيريا عديمة السوط atrichous.

ب) بكتيريا بها سوط واحد قطبي monotrichous مثل خلايا سيدوموناس إيريوجينوزا *Pseudomonas aeruginosa*.

ج) بكتيريا بها خصلة tuft من الأسواط على أحد قطبي الخلية lophotrichous مثل سيدوموناس فلوريسينس *Ps. fluorescence*.

د) بكتيريا بها سوط واحد أو خصلة من الأسواط على كلا قطبي الخلية amphitricous، مثل أكواسبايريللام سربنس *Aquaspirillum serpens*.

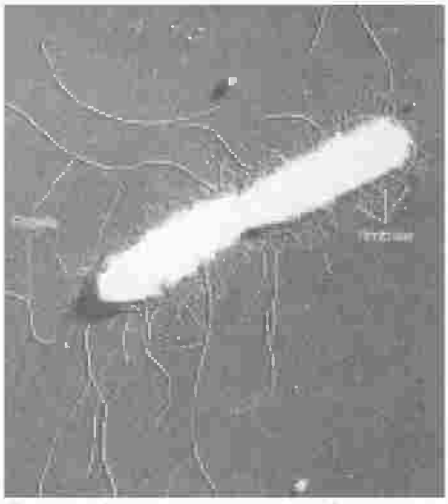
هـ) بكتيريا محيطية الأسواط Peritrichons حيث تتوزع الأسواط على كل محيط الخلية مثل سالمونيللا تايفي *Salmonella typhi* كما في الشكل رقم (١٠١).



الشكل رقم (١٠١). يبين عدد وترتيب الأسواط على الخلايا البكتيرية: (a) أحادية السوط، (b) عضلية قطبية واحدة، (c) ثنائية القطبية و(d) محيطية (عن: McKane & Mandel, 1996).

٢- الشعيرات (فيمبريي) Fimbriae

ومفردها شعيرة (فيمبريا fimbria) عبارة عن زوائد قطرها ٢-١٠ نانوميترات وطولها ١٠٠ نانوميتر إلى عدة ميكرومترات. قد توجد على كل سطح الخلية أو تكون في منطقة محددة. وتتكون كل شعيرة أساساً من تحت وحدات متماثلة من البروتين مع عدد صغير من تحت وحدات تكون غنية في الأحماض الأمينية غير القطبية. وتوجد الشعيرات أساساً على البكتيريا السالبة لجرام حيث يشفّر لها بلازميد. وقد يطلق البعض بشكل خاطئ على الشعيرات اسم أوبار (pili). وتحفز الشعيرات التصاق adhesion البكتيريا بخلايا جسم الإنسان أو الحيوان مما يساعد على إحداث العدوى كما فى نيسيريا حيث توجد عليها بروتينات نوعية تسمى لاصقين adhesins. كما تساعد على التصاق الخلايا ببعضها مع بعض لتكون تكتلات clumpr أو أغشية films (تسمى جليدات gellicles) على سطح السائل الذي تنمو عليه. وتعد الشعيرات عوامل شراسة virulence. ويمكن الكشف عن الشعيرات معملياً لأنها تكون ملزناً دموياً hemagghutinin. وتوجد الشعيرات على خلايا إيشيريشيا كولاي ونيسيريا وبروتياس *Proteus* وسيدوموناس وفيبريو وهيموفيلاس إنفلونزي (انظر الشكل رقم ١٠٢).



الشكل رقم (١٠٢). صورة بالمجهر الإلكتروني توضح الأسواط والشعيرات على سالمونيللاتايفي Samonella typhi (عن: Madigan, et al.,).

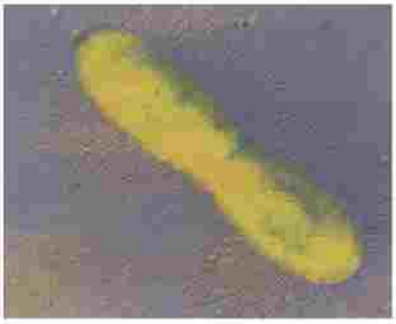
٣- الأوبار pili

مفردها ويرة pilus وهي زوائد طويلة تشبه الشعرة الدقيقة ذات تركيب بروتيني. تمتد من سطح الخلية وتوجد بصفة خاصة على الأنواع البكتيرية سالبة الجرام التي لها القدرة على نقل ح ن د (DNA: د.ن.أ) إلى الخلايا الأخرى بواسطة الاقتران (التزاوج conjugation). وهي عملية تلعب فيها الأوبار الدور الرئيس. وتوجد الجينات التي تشفّر للأوبار على عناصر وراثية غير كروموسومية تسمى بلازميدات plasmids. وكل ويرة عبارة عن زائدة خيطية غير حلزونية مجوفة، وهي أرفع وأقصر وأكثر غزارة من الأسواط (الشكل رقم ١٠٣)، كما أنها ليست أعضاء حركة ولكنها تؤدي عدة وظائف منها:

١- ويرة الخصوبة F. pilus: حيث تكون خاصة بالخصوبة fertility أو بالجنس، وهي تساعد في نقل المادة الوراثية من الخلية المانحة donor (الذكرية ؟!؟) إلى خلية مستقبلة recipient لا تملك هذه الويرة الجنسية. ولكن باتصالها مع الخلية المعطية تنتقل المادة الوراثية د.ن.أ (ح ن د = DNA) عبر قناة التزاوج conjugation canal (تجويف الويرة) لتضفي على الخلية المستقبلة صفات وراثية جديدة تفقدها الخلية المانحة. وتتركب الويرة من نوع خاص من البروتين يسمى بيلين pilin.

٢- بعض الأوبار تسهم في إمراضية pathogenicity أنواع معينة من البكتيريا المُمْرضة للإنسان والحيوان، إذ أنها تثبت البكتيريا بأوبارها فتلتصق بشدة بالخلية الحساسة ومن ثم يسهل إصابتها خاصة البكتيريا التي تصيب الخلايا الطلائية epithelial cells في الجهاز التنفسي أو الهضمي أو البولتناسلي.

٣- بعضها تعمل كمستقبلات receptors لأنواع معينة من فيروسات البكتيريا bacteriophages. ولذا تعرف هذه الفيروسات بأنها فيروسات متخصصة على ذكور البكتيريا male-specific viruses. وتسهل هذه الخاصية رؤية الأوبار، خاصة المُدْمصَّة (adsorbed) عليها الفيروسات عند فحصها بالمجهر الإلكتروني.



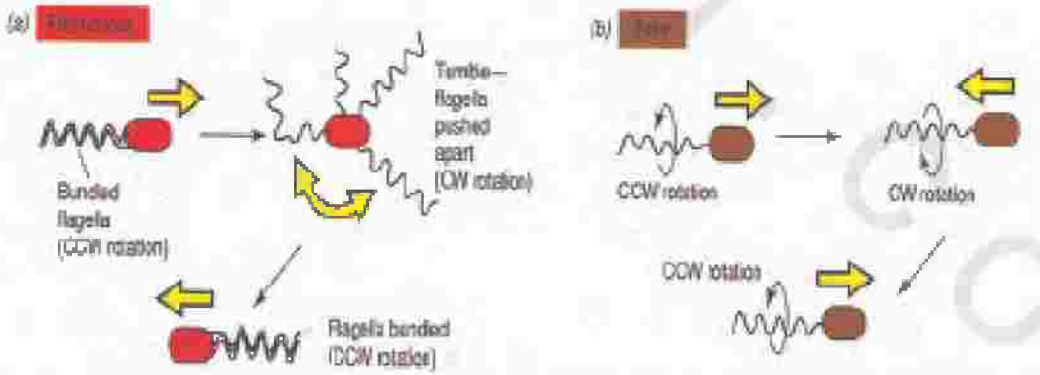
الشكل رقم (١٠٣). صورة بالمجهر الإلكتروني بين الأوبار على إيشريشيا كولاي وبرة الخصوبة التي تكون قناة تواصل بين الخلية المانحه والمستقبلة وخط وجود الفيروسات على الوبرة (عن: Madigan, *et al.*, 1997).

الحركة في البكتيريا Motility of bacteria

تنقسم البكتيريا من حيث الحركة motility = mobility = movement إلى نوعين: متحرك motile، وغير متحرك immotile. وتعود الحركة في معظمها لوجود زوائد للحركة مثل الأسواط، إلا أن هناك أنواعاً أخرى من الحركة تتم بدون أسواط. ومن أنواع الحركة:

١– حركة السباحة بالأسواط Swimming motility with flagella

وتحدث هذه الحركة بواسطة الأسواط والتي تمتلك هيدروديناميكيات hydrodynamics (الحركة في المياه) لإحداث هذه الحركة. إذ أن دفع السوط في المياه يجعل لها القدرة على توليد قوة دفع propulsive force ومن ثم فإنها تستطيع أن تتحرك قدر طولها عدة مرات في ثانية واحدة. ويتم ذلك بواسطة حركة رحوية دورانية rotation (انظر الشكل رقم ١٠٤). وهي في ذلك تشبه حركة المحوّاة screw motion. وللبكتيريا ذات الأسواط القطبية القدرة على العوم للأمام وللخلف ويتم ذلك بعمل عكسي reverse لحركة السوط في الاتجاه المخالف.



الشكل رقم (١٠٤). (أ) الحركة للأمام بأسواط البكتيريا محفظية الأسواط حيث تكون الأسواط في حزمة وتدور في عكس اتجاه عقرب الساعة (CCW). ويسبب الدوران في اتجاه عقرب الساعه (CW) شقلبة tumble الخلية، وبعدئذ تؤدي عودة الدوران في اتجاه عقرب الساعة (CW) إلى اتجاه جديد؛ (ب) تغير الخلايا قطبية الأسواط الإتجاه بواسة انعكاس دوران السوط (وبذا تجذب الخلية ولا تدفعها، ثم تعود للدفع وتشير الأسهم الكبيرة لاتجاه الحركة (عن: Madigan, *et al.*, 1991).

٢- السباحة بالألياف المحورية Swimming by axial fibrils

تتحرك البكتيريا الحلزونية الخيطية سبيروكيتات spirochetes بالسباحة في الأوساط عالية اللزوجة على الرغم من أنها لا تمتلك أسواطاً خارجية. وتتم السباحة بما يشبه الأسواط أو ما يسمى الألياف المحورية axial fibrils الموجودة داخل الخلية ما بين الجدار الخلوي والغشاء البلازمي فيما يسمى حول البلازم (بيريبلازم) periplasm. ولذا تسمى أسواطاً حول بلازمية periplasmic flagella أو الأسواط الداخلية endoflagella (الشكل رقم ١٠٥). وعندما تتحرك الخلية فإنها تدور حول محورها الطولي وتتمدد وتنحني على كامل طولها. كذلك أيضاً، فإن بكتيريا سبايرويلازما spiroplasms تستطيع أن تتحرك على الرغم من أنها لا تحتوي على أعضاء حركة، ولا يزال غير معروف كيف تتم هذه الحركة.

الشكل رقم (١٠٥): بين السوط البريبلازمي أو الداخلي (الألياف المحورية) في البكتيريا الحلزونية (سبايروكيت) (عن: McKane & Kandel, 1996).

٣- الحركة الإنزلاقية Gliding motility

تتحرك بعض الأنواع من البكتيريا فقط عندما تكون على صلة مباشرة مع سطح صلب على الرغم من أنها لا تمتلك أسواطاً، مثل سايتوفاجا *Cytophaga*. وتتم الحركة عن طريق الإنقباض contracting والانفراج stretching، وهي بطيئة الحال تكون بطيئة حيث تكون بضعة ميكرونات في الثانية. ولا تفهم آلية هذه الحركة، ويمكن مشاهدتها على أسطح أطباق الآجار حيث تتميز هذه البكتيريا أيضاً بقدرتها على إفراز إنزيم أجاريز agarase الذي يهضم الآجار ومن ثم تأكل منه وتنتقل من منطقة لأخرى على سطح الطبق.

وتحدث الحركة الانزلاقية أيضاً في أنواع أخرى من البكتيريا مثل بيجياتوا *Beggiatoa* والبكتيريا الزرقاء أوسيللاتوريا *Oscillatoria*.

٤– أنواع أخرى من الحركة Other types of motility

أ) **حركة ارتعاشية Twitching**: والتي تشاهد لبكتيريا نيسيريا *Neisseria* وسيدوموناس *Pseudomonas* عندما توجد في غشاء رقيق من الماء وحيث تكون شعيراتها fimbriae ساكنة فإنها تتحرك ارتعاشياً ربما عن طريق حركة سالبة تشمل قوي فسيولوجية خارج خلوية.

ب) **حركة بالانتشار spreading**: مثلما يحدث مع سيراتشيا *Serratia* حيث يساعد في نشرها التوتر السطحي surface tension.

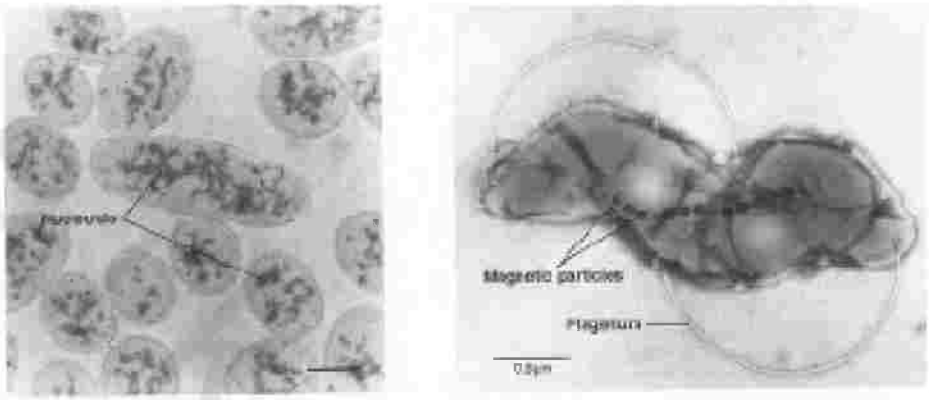
ج) **حركة بالأكتين actin-based**: حيث تتحرك البكتيريا المُمْرضة بين خلايا العائل على سطوح الخلايا بآلية تشمل تبلمر الأكتين أسفل خلايا البكتيريا على السطح الداخلي للغشاء السيتوبلازمي للخلايا حقيقية النواة.

الجذب في البكتيريا Bacterial Taxis

تتعرض البكتيريا لأنواع مختلفة من الجذب تجعلها تنتقل وتتحرك من غير وجود أعضاء للحركة ومن بين أنواع الجذب في البكتيريا:

- **الجذب الكيميائي Chemotaxis**: يعني بالجذب الكيميائي chemotaxis التوجيه الحركي كاستجابة لمتدرج تركيز كيميائي chemical concentration gradient. ففي البيئة الموجدة كيميائياً، تتكيف الخلايا للحركة (للمشي) العشوائية. فإذا زاد تركيز المواد الغذائية في اتجاه ما، فإن الخلايا تتوقف عن الحركة ثم توجه حركتها نحو التركيز الأعلى. ويطلق على المواد التي تجذب البكتيريا جاذبات كيميائية chemoattractants، على حين أن المواد التي تسبب الحركة بعيداً عنها تسمى طاردات كيميائية chemopropellents. وتحدث الاستجابة نتيجة لوجود مستقبلات receptors على السطح الخارجي للبكتيريا تحس بتركيز المواد الكيميائية وتوجد هذه المستقبلات على الغشاء السيتوبلازمي ومن ثم فإن للبكتيريا القدرة على المناورة والإحساس عن بعد.
- **الجذب للهواء Aerotaxis**: يعد الجذب للهواء نوعاً من الجذب الكيميائي حيث (تتحرك) تستجيب الخلايا لمتدرج تركيز الأوكسيجين النائب في الوسط. ويمكن للبكتيريا، على حسب نوعها، أن تتحرك إلى تركيز مرتفع أو منخفض من الأوكسيجين. وقد تشمل الحركة بالهواء aerotactic إشارة هي عبارة عن تغيرات في حالة الطاقة على الغشاء السيتوبلازمي للخلية.
- **الجذب الضوئي Phototaxis**: إذ يكون للبكتيريا القدرة على الإحساس بالضوء من حيث المصدر والشدة. فتنجذب البكتيريا إلى الضوء الشديد وتنجذب سلباً عندما تقل شدة الإضاءة. مثال ذلك رودوسبايريللام *Rhodospirillum* وهي من البكتيريا الأرجوانية المخلّقة ضوئياً purple phototrophic.
- **الجذب المغناطيسي Magnetotaxis**: تسبح بعض البكتيريا مثل أكواسبايريللام ماجنيتيكام *Aquaspirillum magniticum* كاستجابة للمجال المغناطيسي الأرضي أو لأي مجال مغناطيسي حتى ولوكان مغناطيساً قريباً من المزرعة. ويعزى ذلك لوجود سلسلة من حبيبات محتواة inclusion particles في داخل جسم البكتيريا

تكون كثيفة جداً للإلكترون (عند فحصها بالمجهر الإلكتروني) تتكون من مادة ماجنيتايت magnetite والتي تسمى بالأجسام المغناطيسية magnitosomes حيث يكون من شأنها أن توجه الخلية نحو القطبين المغناطيسيين (الشكل رقم ١٠٦).



(a) (b)

الشكل رقم (١٠٦). (a) صورة بالمجهر الإلكتروني لبكتيرة حلزونية تبين صفاً من الأجسام المغناطيسية التي توجه حركة السوط (b) الأجسام المغناطيسية مستخلصة من البكتيريا ومحاطة بغشاء (عن: Alcamo, 2001).

البكتيريا المدمجة خلوياً Coenocytic bacteria

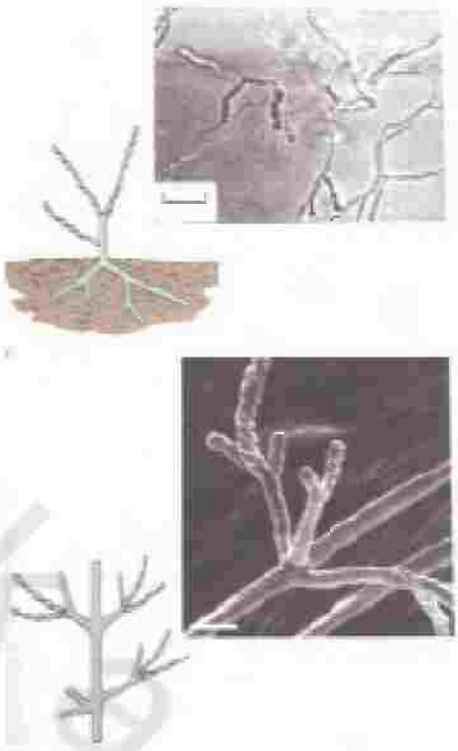
سبق أن ذكرنا أن البكتيريا تعيش كخلايا مفردة مستقلة. بناءً عليه، فإن كل خلية من سلسلة البكتيريا السبحية streptococci تكون في الأساس مستقلة تماماً بعضها عن بعض فيما عدا أنها تشارك بيئة دقيقة معاً. ومع هذا، فإن بعض الأنواع من البكتيريا تكون عبارة عن مدمجات خلوية coenocytic مشابهة في ذلك بعض أنواع الطحالب والفطريات كما يلي:

أ) البكتيريا الغمدية Sheathed bacteria

الشعرة Trichome: عبارة عن صف من الخلايا حيث ظلت متصلة مع بعضها بعد الانقسامات المتتالية ويحيط بها غمد sheath وخاصة في بعض أنواع البكتيريا التي توجد في بيئات مائية ومن أمثلتها سفيروتيلاس ناتانز *Sphaerotilus natans*. وتوجد بعض الأنواع من البكتيريا الشعرية التي لا تحاط بغمد. وتكثر البكتيريا الشعرية والغمدية بين البكتيريا الزرقاء cyanobacteria وبعض أنواع بيجياتوا *Beggiatoa*.

ب) البكتيريا المدمجة خلوياً Coenocytic bacteria

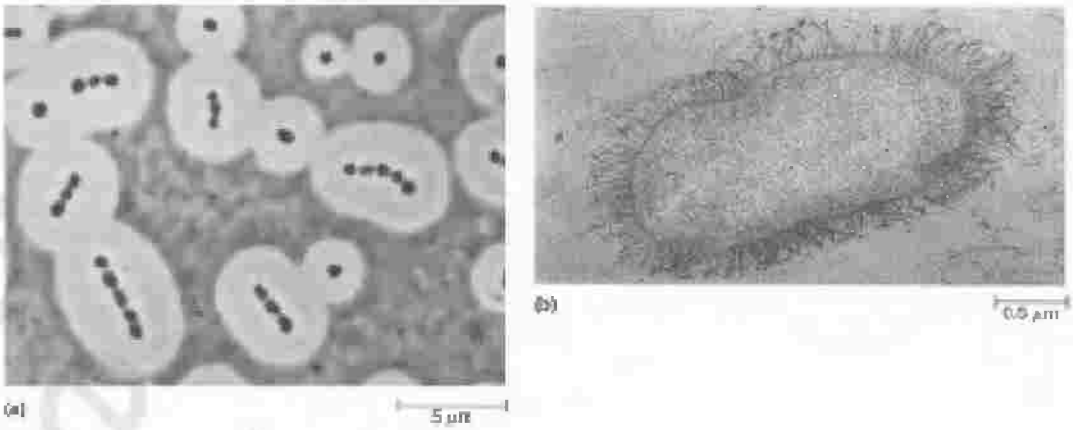
ومن أمثلتها أنواع من الأكتينومايسيتات actinomycetes مثل ستربتومايسيز *Streptomyces* وغيرها، حيث تكوّن هيفات تشبه الأنابيب والتي تنقصها الجدر العرضية الفاصلة septa، وبذلك يصبح سيتوبلازم الخلايا متصلاً ما بين نيوكليويد وآخر (الشكل رقم ١٠٧).



الشكل رقم (١٠٧). يبين بكتريا ستريبتوميسيز المدمج خلوياً الحامل الكونيدي والجراثيم الكونيدية في سترتومايسيز (عن: Prescott. et al., 1999).

٤ – العلبة (المحفظة) Capsule

تتميز بعض أنواع البكتيريا بوجود تركيب خارجي يحيط بالجدار الخلوي. وهذا التركيب عبارة عن مادة لزجة أو مخاطية تكوّن طبقة مغطية أو غلافاً حول الخلية. وتصعب رؤية هذه العلبة بالمجهر الضوئي. لكن يمكن تمييزها بعدة طرق. منها خلط البكتيريا بصبغة نيجروسين negrosine، أو الحبر الشيني، ثم سحبها على شريحة زجاجية وبعد أن تجف تفحص بالعدسة الزيتية بالمجهر الضوئي مع إظلام الحقل (الشكل رقم ١٠٨). وإذا كان سمك المحفظة رقيقاً سميت محفظة دقيقة microcapsule، أما إذا كانت سميكة بحيث أنها يمكن أن تحيط عدداً كبيراً من الخلايا، فإنها تسمى طبقة مخاطية slime layer (طبقة إس: S layer). وتتكون العلبة في معظم الأحيان من نوع واحد من عديد التسكر حيث تصنع خارج العلبة بواسطة إنزيم خارجي exoenzyme يقوم ببلمرتها من سكريات ثنائية. مثال ذلك الطبقة المخاطية الموجودة حول ستربتوكوكاس ميوتانز *Streptococcus mutans*، الموجودة على الأسنان والمسببة لتسوس الأسنان carries. حيث تحول السكر إلى كتل من ألياف متشابكة من عديد التسكر ديكستران dextran ويلاحظ أن هذه الطبقة تسبب التسوس في وجود السكريات. ويطلق على العلبة (طبقة إس) مصطلح الكأس السكري glyocalyx. وتوجد أنواع أخرى من المحافظ تتكون من عديدات الببتيد polypeptides مثل تلك التي تحيط بالبكتيريا المسببة للجمرة الخبيثة anthrax (*Bacillus anthracis*) والتي تتكون من بوليمر من عديد حامض جلوتاميك.



الشكل رقم (١٠٨). (a) العلبة البكتيرية في كليبسيلاتيموي مصبوغة بالنيجروسين بطريقة الصبغ السالب، (b) الكاس السكري في بكيوويدز (عن: Prescott. *et al.*, 1999).

وعلى الرغم من أن المحافظ لا تكون مطلوبة للنمو والتكاثر البكتيري في المزرعة المعملية إلا أنها تؤدي عدة وظائف مهمة للبكتيريا النامية في بيئاتها الطبيعية مثل :

١- توفر الحماية ضد الجفاف حيث إن لها القدرة على الإحتفاظ بالماء مقيداً bounded.

٢- تعوق الإصابة بالبكتريوفاج الذي توجد له مستقبلات على الجدار الخلوي.

٣- تعوق الابتلاع الخلوي phagocytosis للبكتيريا بواسطة خلايا اللاقمات الكبيرة macrophages (من خلايا الدم البيضاء) ومن ثم فإنها تزيد من قدرة البكتيريا على إحداث الإصابة والشراسة.

٤- تسهل التصاق البكتيريا بالوسط أو بالخلايا المراد إصابتها.

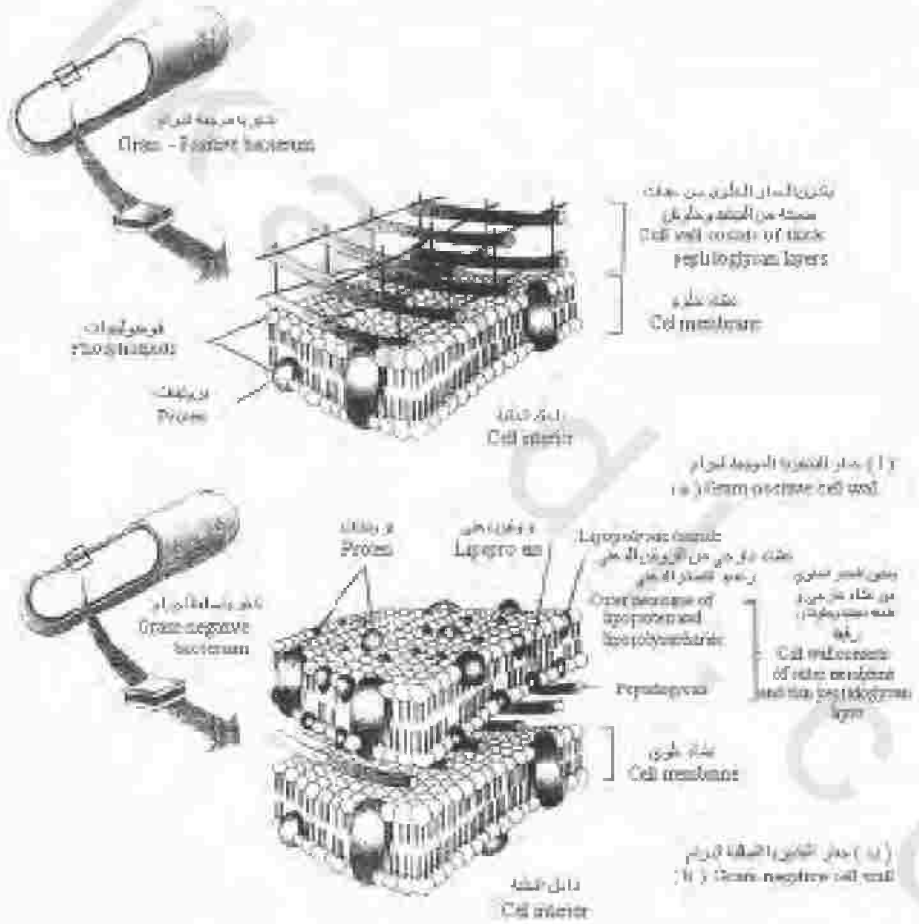
٥- يعد عامل الشراسة virulence الذي يسبب حدوث الالتهاب الرئوي عند الإصابة بستربتوكوكاس نيمونيي، وأنه يتحكم في تكوينها جينات.

٦- تعد أنتيجينات antigens وبها يمكن التعرف (التنويع) المصلى serotyping على الأنواع والسلالات المختلفة لنفس الجنس.

الجدار الخلوي البكتيري
The Bacterial Cell Wall

تمتلك خلايا كل أنواع البكتيريا جدراً خلوية cell walls فيما عدا مجموعة واحدة منها وهي مايكوبلازما Mycoplasma فهي عديمة الجدر walless، وبعض أنواع البكتيريا القديمة (الأركيا) archaea. والجدار الخلوي البكتيري عبارة عن تركيب قوي جداً يحيط بالخلية وهو الذي يعطيها الصلابة والشكل والأبعاد، كما أنه يحميها من التحلل الأسموزي osmotic lysis. كما تحتوي جدر العديد من البكتيريا المُمْرضة على عوامل ومكونات في الجدار تساعد في إمراضيتها. علاوة على ذلك، فالجدار الخلوي يمكن أن يحمي الخلايا من المواد السامة، كما أنه موقع تؤثر فيه العديد من المضادات الحيوية. كما يعمل كغربال جزيئي molecular sieve يستبعد الجزيئات الضارة، علاوة على أنه ينظم نقل الأيونات والجزيئات.

وقد ساعد في دراسة تركيب الجدار الخلوي اكتشاف كريستيان جرام Christian Gram (عالم دينماركي ١٨٨٣م) طريقة صبغ سميت بصبغة جرام والتي أمكن بها التمييز بين مجموعتين من البكتيريا كنتيجة لاستجابتها للصبغ بطريقة جرام. فالبكتيريا الموجبة لجرام Gram-positive تكتسب اللون البنفسجي لصبغة بنفسجي الكريستال crystal violet، على حين أن البكتيريا السالبة لجرام تأخذ لوناً أحمر هو لون صبغة سفرانين safranin إضافة الى ذلك، فقد ساعد المجهر الإلكتروني النقّال في توضيح الاختلافات في تركيب الجدار الخلوي لهاتين المجموعتين من البكتيريا. وتتكون الجدر الخلوية الموجبة لجرام من طبقة متجانسة سمكها ٢٠–٨٠ نانوميترات من بيبتيدوجليكان peptidoglycan (أو ما يسمى ميورين murein)، وهي الطبقة التي توجد خارج الغشاء البلازمي (الشكل رقم ١٠٩). وعلى النقيض، فإن الجدر السالبة لجرام تكون معقدة. ويكون سمك طبقة البيبتيدوجليكان فيها قليلاً نحو ١–٣ نانوميترات وتحاط بغشاء خارجي outer membrane سمكه ٧–٨ نانوميترات.



الشكل رقم (١٠٩). بين طبقات الجدار في البكتيريا الموجبة والسالبة لجرام (عن: Schaechter, *et al.*, 1997 وتوضيح عن: Alcamo, 2001).

كما يشاهد بالمجهر الإلكتروني فراغ واضح بين الجدار الخلوي والغشاء السيتوبلازمي في البكتيريا السالبة لجرام، والذي يكون أصغر في الموجبة لجرام، ويطلق عليه مصطلح الفراغ حول البلازمي periplasmic space أو حول البلازم (بيريبلازم periplasm) والذي يحتوي على مواد هلامية.

وتتميز البكتيريا البدائيه (القديمة) بأنها لا تحتوي على بيبتيدوجليكان على الرغم من أنها قد تكون موجبة أو سالبة لصبغة جرام. ويتكون الجدار فيها من بروتينات وبروتينات سكرية أو عديدات التسكر.

تركيب البيبتيدوجليكان Peptidoglycan Structure

لا يوجد بيبتيدوجليكان إلا في جدر البكتيريا الحقيقية وهو يشبه الكيس الذي يحيط بالغشاء البلازمي. ويختلف بيبتيدوجليكان في تكوينه وتركيبه من نوع بكتيريا إلى آخر، لكنه يتكون عموماً من:

١- إن أسيتيل جلوكوز أمين N-acetyl-glucosamine (NAG) (ناج).

٢- إن أسيتيل حامض ميوراميك N-acetylmuramic acid (NAM) (نام).

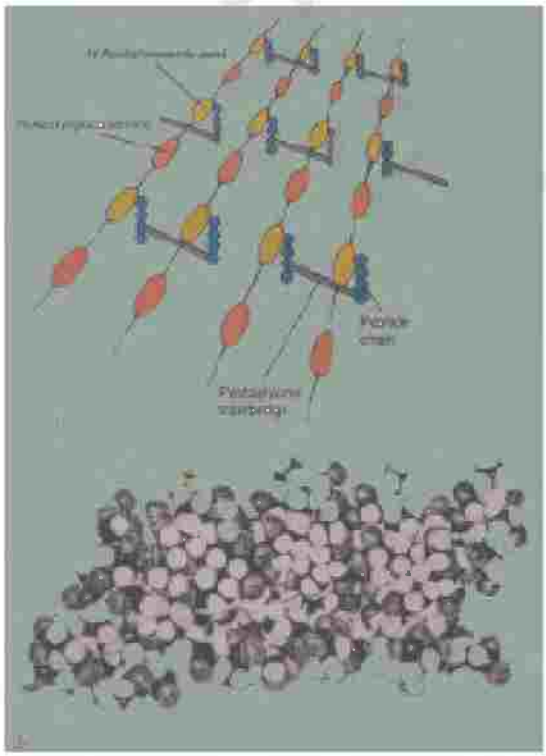
٣- إل آلانين L-alanine.

٤- دي آلانين D-alanine.

٥- دي جلوتاميت D-glutamate.

٦- حامض ثنائي أمينوبيميليك Diaminopimelic acid.

ويوضح الشكل رقم (١١٠) تركيب البيتيدوجليكان كجزيء مبلمر من المكونات السابقة. وعلى الرغم من قوة وصلابة البيبتيدوجليكان إلا أنه في حالة دينامية. فلكي تنمو الخلية أو تنقسم فلابد من تكسير بعض الأجزاء من البيتيدوجليكان بواسطة الإنزيمات المحللة مائياً hydrolytic enzymes المرتبطة بالجدار كي يضاف بوليمر جديد.



الشكل رقم (١١٠). التركيب الكيميائي لثمان وحدات البيتيدوجليكان؛ (ب) تنظيم لثمان وحدات البيتيدوجليكان؛ (ج) الارتباطات التقاطعية crosslinks في السالبة لجرام (لليمين) والموجبة لجرام (لليسار) (عن: Prescott, *et al.*, 1999).

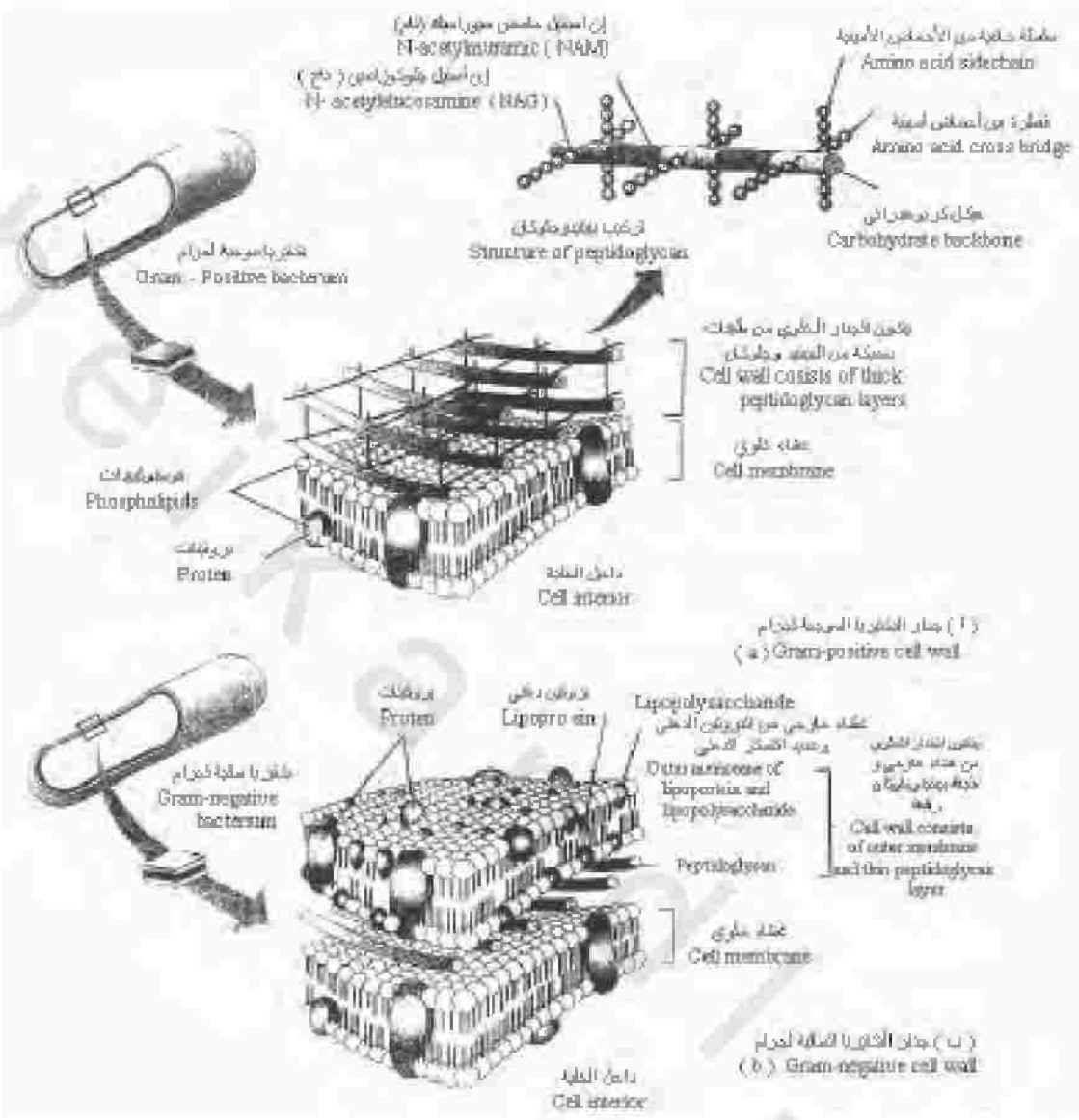
وكما هو موضح بالشكل، فإن الببتيدوجليكان (الميورين) عبارة عن بوليمر ضخم مكون من عديد من تحت الوحدات subunits المرتبطة معاً. ويحتوي البوليمر على نوعين من المشتقات السكرية هما: إن أسيتيل جلوكوز أمين (ناج) N-acetylglucosamine (NAG) وإن أسيتيل حامض ميوراميك (نام) N-acetylmuramic acid (NAM) المرتبطة مع العديد من الأحماض الأمينية المختلفة، ثلاث منها هي حامض دي جلوتاميك D-glutamic acid ودي آلانين D-alanine وحامض ميزو ثنائي أمينو بيميليك mesodiaminopimelic acid، وهي غير موجودة بالبروتينات. ويتكون هيكل البوليمر من وحدات متبادلة من إن أسيتيل جلوكوز أمين مع إن أسيتيل حامض ميوراميك. وترتبط سلسلة ببتيدية peptide chain، من أربعة أحماض أمينية متبادلة اثنان دي مع اثنين إل، بمجموعة الكربوكسيل carboxyl group COOH من حامض إن ميوراميك. وفي كثير من أنواع البكتيريا يحل إل لايسين Lysine في الموضع الثالث بدلاً من حامض ثنائي أمينو بيميليك.

ويتم ربط link تحت وحدات الببتيدوجليكان معاً بالارتباط المتقاطع cross-link بين الببتيدات. حيث يتم غالباً الوصل المباشر بين مجموعة الكربوكسيل من إل آلانين الطرفي مع مجموعة الأمين من حامض ثنائي أمينو بيميليك أو قد تتكون قنطرة بينية ببتيدية peptide interbridge بدلاً عن ذلك (انظر الشكل). وبذلك يتكون كيس ضخم من الببتيدوجليكان من شبكه كثيفة متقاطعة (متشابكة). ومع أنها قوية بدرجة كافية لإعطاء الشكل الثابت القوي للخلية إلا أنها أيضاً مرنة وقابلة للمط stretchable على خلاف سيليلوز جدر النباتات.

وفيما يلي بيان بالاختلافات والتشابهات في جدر الخلايا البكتيرية:

- **جدر الخلايا الموجبة لجرام Gram-positive cell walls**

تتميز جدر الخلايا البكتيرية الموجبة لجرام عادة باحتوائها على كمية كبيرة من الببتيدوجليكان مقارنة بالسالبة لجرام حيث تصل نسبته نحو ٥٠٪ أو يزيد من وزن الخلية الجاف، على حين لا تتعدى في السالبة لجرام ١٠٪ (انظر الشكل رقم ١١١).

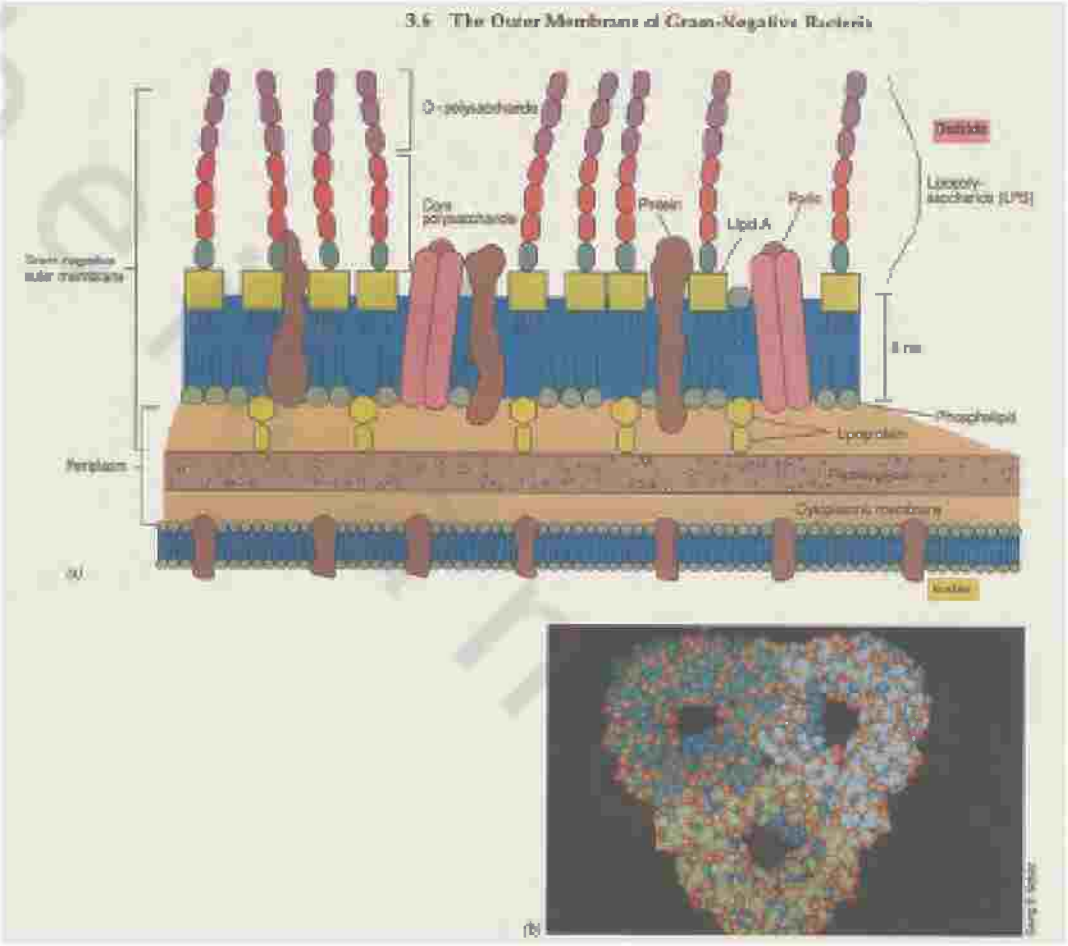


الشكل رقم (١١١). يبين الفرق بين طبقة بيتيدوجليكان في البكتريا الموجبة (أ) والسالبة (ب) لجرام (عن: Prescott, *et al.*, 1999).

علاوة على هذا، فإن الخلايا الموجبة قد تحتوي على مواد أخرى غير بيتيدوجليكان مثل:

١- تحتوي ستافيلوكوكاس أورياس *Staphylococcus aureus* وستربتوكوكاس فيكاليز *Streptococcus fecalis* على حامض تيكويك techoic acid وهو بوليمر من الجليسرول glycerol أو ريبيتول ribitol المربوطة معاً بمجموعات الفوسفات (الشكل رقم ١١٢). وترتبط الأحماض الأمينية مثل دي آلانين أو السكريات مثل الجلوكوز بمجموعات الجليسرول أو الريبيتول. وترتبط أحماض تيكويك إما بالبيتيدوجليكان ذاته أو بدهون الغشاء البلازمي. ويبدو أن أحماض تيكويك تمتد الى سطح طبقة بيتيدوجليكان، ولكونها سالبة الشحنة، فهي تعطي جدر البكتيريا الموجبة

لجرام الشحنة السالبة. ولا توجد أحماض تيكويك في جدر البكتيريا السالبة لجرام. ويرتبط حامض تيكويك بالماغنيسيوم ومن ثم يحمي الخلية من الضرر الحراري.



الشكل رقم (١١٢). يبين تركيب حامض تيكويك في البكتيريا الموجبة لجرام. تصنع قطعة حامض تيكويك من جليسرول وفوسفات وسلسلة جانبية R . R قد تكون د-آلانين أو جلوكوز أو أي جزيء آخر (عن: Prescott, et al., 1999).

٢- تحتوي ستربتوكوكاس بيوجنيز *Streptococcus pyogenes* على عديد السكريات الذي يرتبط تساهمياً مع البيبتيدوجليكان.

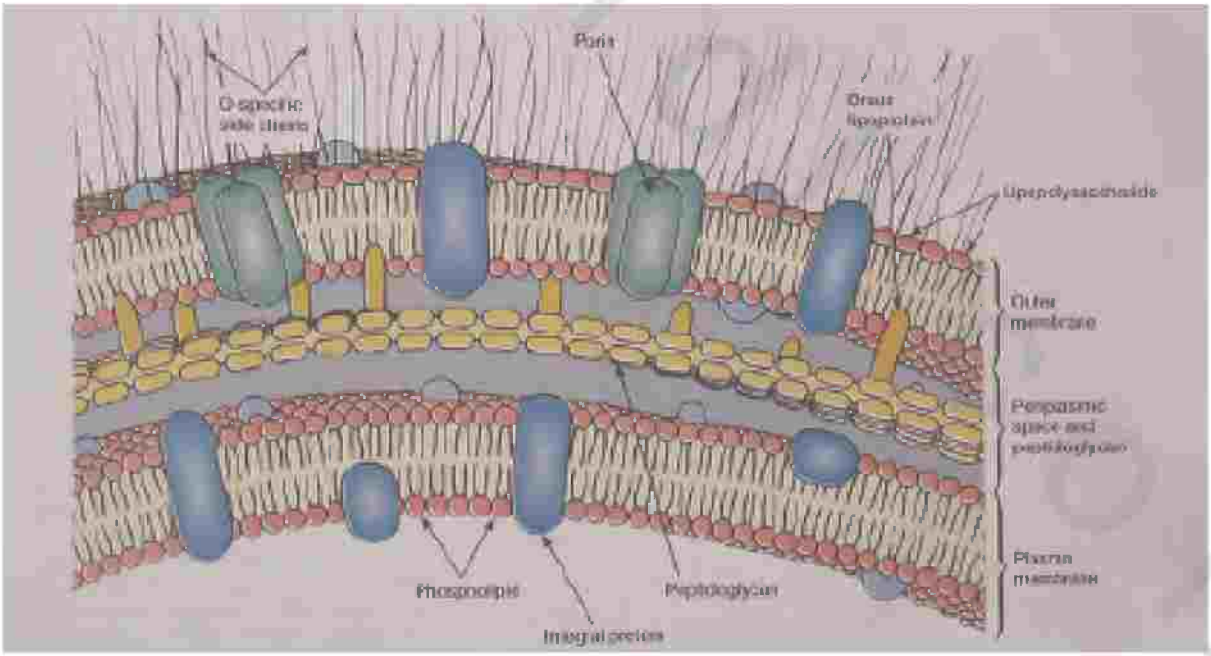
٣- تحتوي على القليل من الدهون lipids فيما عدا خلايا مايكوباكتيريام *Mycobacterium* (المسببة للسل) وكوريني باكتيريام *Corynebacterium* (المسبه للدفتيريا)، حيث تشذ عن ذلك باحتواء جدرها على كميات كبيرة من الدهون المسماة أحماض مايكوليك mycolic acids. وترجع قدرة المايكوبكتيريا على مقاومتها للحامض (أي عدم قدرة الكحول الحامضي على نزع الصبغة من الخلايا بعد صبغها بكربول فوكسين) لوجود أحماض مايكوليك في

جدارها الخلوي. ويلعب تريهالوز ثنائي مايكوليك trehalose dimycolic (وهو أحد هذه الأحماض الدهنية) دوراً مهماً في إحداث المرض حيث إنه سام.

ويتكون الكيس الجداري sacculus من بيبتيدوجليكان متعدد الطبقات multi layered، والذي يتكشف أثناء النمو بآلية التكوين من الداخل إلى الخارج. وفي هذه العملية، يضاف البيبتيدوجليكان إلى الوجه الداخلي السيتوبلازمي من الجدار، وباستمرار النمو يتحرك للخارج نحو السطح الخارجي، حيث تنتشر الطبقات القديمة في النهاية على شكل قطع.

- **جدر الخلايا السالبة لجرام Gram-negative cell walls**

يبين الشكل رقم (١١٣) مقطعاً لجدر الخلايا البكتيرية السالبة لجرام والتي تبدو أكثر تعقيداً عن جدر البكتيريا السالبة لجرام، حيث يتكون من طبقة رقيقة من البيبتيدوجليكان مجاورة للغشاء السيتوبلازمي والتي قد تصل في نسبتها ٥–١٠٪ من وزن الجدار الخلوي. وهي في بكتيريا إيشيريشيا كولاي نحو ٥ نانوميترات في السمك وتحتوي فقط على طبقة (صفيحة sheet) أو طبقتين من البيبتيدوجليكان. ويبدو الجدار في البكتيريا السالبة لجرام من ٢٠–٣٠ نانوميترات في السمك، ويتميز إلى طبقات واضحة تحت المجهر الإلكتروني. وتكون الطبقة الداخلية هي البيبتيدوجليكان ذات سمك ١٥ نانوميترات.



الشكل رقم (١١٣). مقطع يبين تركيب جدار الخلية البكتيرية السالبة لجرام مبيناً طبقة عديد التسكر الدهني PS حيث يوضح عديد التسكر الدهني، وليبيد أ، والفوسفوليبيد والبوربنات والبروتين الدهني (عن: Madigan, *et al.*, 1991).

ويطلق على الطبقة الخارجية للجدار، الغشاء الخارجي outer membrane والذي يتكون أساساً من طبقتين من الدهون المحتوية على بروتين (أي من البروتين الدهني lipoproteins)، مثل الغشاء السيتوبلازمي. وعلى حين أن الدهون المواجهه للسطح الداخلي عبارة عن فوسفوليبيدات phospholipids، إلا أن الدهون التي تواجه السطح الخارجي تكون عبارة عن جزيئات كبيرة macromolecules من عديدات التسكر الدهني lipopolysaccharides. ويتصل بالدهون محور من قلة السكر core oligosaccharide والذي يتكون في إيشيريشيا كولاي من الجلوكوز والجالاكتوز وبعض السكريات الإحلالية substituted الأخرى بما فيها فوسفات هبتوز heptosephosphate. أما السلاسل النوعية "أو" "O" Ospecifi chains، فإنها قد تتباين من سلالة إلى سلالة وتشكل الجزء الطرفي الخارجي للجدار الخلوي. وتستخدم هذه الاختلافات في السكريات الطرفية في التعرف على السلالات مصلياً serologically.

وتتكون نحو نصف كتلة الغشاء الخارجي (الغلاف الخارجي outer envelope) من البروتينات لتكون البروتين الدهني لبرون Braun lipoprotein المرتبط تساهمياً مع طبقة الببتيدوجليكان. كما تشتمل أيضاً هذه الطبقة على إنزيمات وبروتينات مسؤولة عن آليات النقل transport والبورينات porins. والبورين عبارة عن جزيئين أو ثلاثة جزيئات متشابهه من البروتين تعبر الغشاء لتكون ثقباً مملوءاً بالماء. وتسمح هذه الثقوب (البورينات) بمرور أيونات وجزيئات معينة من الغشاء الخارجي.

وتُمْسك مكونات الغشاء الخارجي معاً بواسطة التفاعلات الأيونية. كما يبدو أن جزيئات محور القلة السكرية تكون مرتبطة معاً بكاتيونات ثنائية التكافؤ مثل الماغنيسيوم Mg^{2+} والكالسيوم Ca^{2+}. ويعد الغشاء الخارجي منفذاً للأيونات الصغيرة والجزيئات الصغيرة المحبة للماء، ولكنه أقل نفاذية أو عديم للجزيئات الكارهة للماء.

وتعد طبقة عديدة التسكر الدهني مهمة لعدة أسباب غير تجنب آليات دفاع خلايا العائل. ونظراً لأن المحور عديد التسكر يحتوي على سكريات ذات شحنة وفوسفات، فإنه يعطي السطح الخارجي للبكتيريا الشحنة السالبة. أما ليبيد أ (lipid A)، وهو المكوّن الرئيس للغشاء الخارجي، بالإضافة لعديد التسكر الدهني، فإنهما يساعدان على ترسيخ وتثبيت تركيب الغشاء. علاوة على ذلك، فإن ليبيد أ يكون سماً toxic ومن ثم فإن عديد التسكر الدهني LPS يمكن أن يعمل كسم داخلي endotoxin والذي يسبب ظهور بعض الأعراض عند الإصابة بالبكتيريا السالبة لجرام.

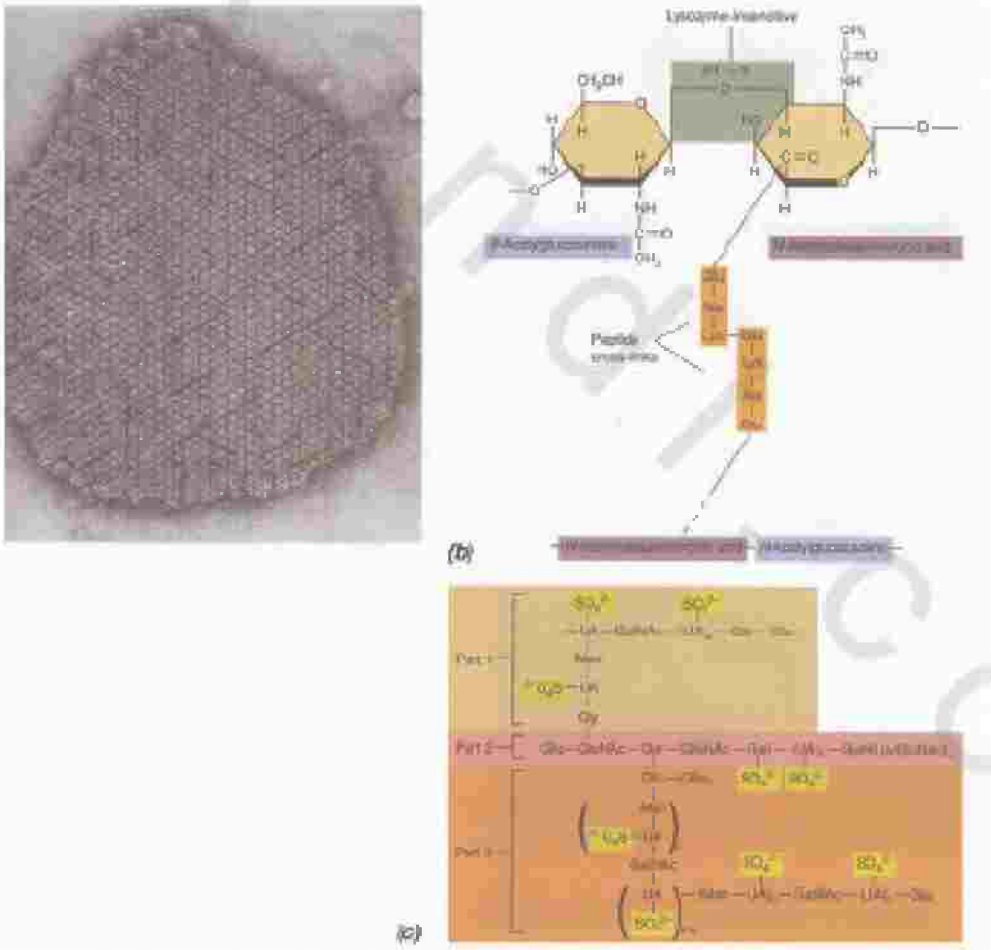
علاوة على ذلك، فإن من أهم وظائف الغشاء الخارجي أنها تعمل كحاجز واق protective barrier. فهي تمنع أو تقلل دخول أملاح الصفراء bile salts والمضادات الحيوية والمواد السامة الأخرى التي قد تقتل أو تعطب البكتيرة.

ومن الجدير بالذكر بأن السكريات الطرفية لمحور عديدات التسكر (سكريات القلة) تعد أنتيجينات وتسمى أنتيجينات "أو" (O-antigens) والتي تمتد كشراشيب whiskers من سطح الغشاء إلى الوسط المحيط. وتعزى الكثير من الصفات المصلية serological للبكتيريا السالبة لجرام إلى أنتيجينات "أو"، كما أنها تعمل كمستقبلات للبكتيروفاجات.

كما تتحكم البورينات من خلال قنياتها channels في عدم مرور البروتينات لكن بمرور الجزيئات الأصغر مثل النيوكليوسيدات وسكريات القلة oligosaccharides والببتيدات والأحماض الأمينية (ذات وزن جزئي أصغر من ٦٠٠-٧٠٠ دالتون).

• **الجدار الخلوي في البكتيريا القديمة (البدائية = الأركيا) Cell walls of archea**

يتكون الجدار في بعض أنواع البكتيريا البدائية (القديمة) مثل هالوباكتيريام *Halobacterium* وميثانوكوكاس *Methanococcus* وثرموبروتياس *Thermoproteus* من طبقة إس (S layer) المرتبطة بالغشاء السيتوبلازمي. وتتكون طبقة إس من تحت وحدات متكررة من البروتين أو البروتين السكري (جليكوبروتين glycoprotein) المرتب في مربعات أو مسدسات. أما في ميثانوباكتر *Methanobacter* فيتكون الجدار من ميورين كاذب pseudomurein: وهو بوليمر يشبه بيبتيدوجليكان تتكون سلاسل هيكله من إن أسيتيل دي – جلوكوز أمين N-acetyl-D-glucosamine (و/أو إن أسيتيل – دي – جالاكتوز أمين N-acetyl-D-galactoasmine، حسب النوع) وحامض إن أسيتيل – إل – حامض تالوز أمينيورونيك N-acetyl-talosaminuronic acid. وعلى عكس بيبتيدوجليكان فإن الميورين الكاذب لا ينشطر بالإنزيم المحلل (اللايسوزايم lysozyme). وبذلك فإن بكتيريا أركيا لا تحتوي في جدرها على بيبتيدوجليكان ولكنها تحتوي على البروتينات السكرية أو عديدات السكر (الشكل رقم ١١٤).



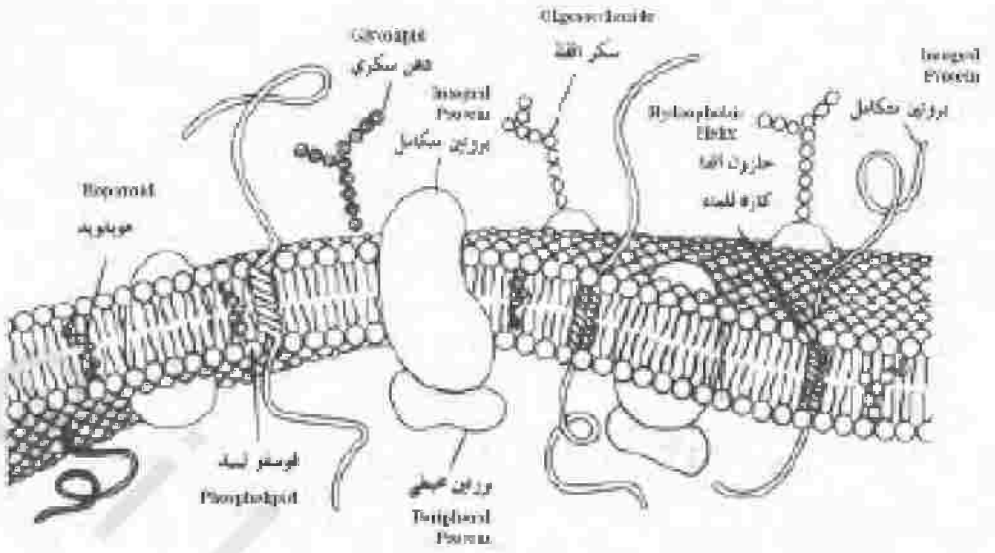
الشكل رقم (١١٤). (a) صبغة إس S layer وأنواع الجدر في البكتيريا القديمة أركيا (b، c) (عن: Madigan, *et al.*, 1997).

آلية صبغة جرام The Mechanism of Gram Staining

ترجع الخواص التفريقية لصبغة جرام بين البكتيريا الموجبة والبكتيريا السالبة لجرام إلى الاختلاف في تركيب جدرها الخلوية. فمن الواضح أن هذا الاختلاف يعتمد على الطبيعة الفيزيائية للجدار الخلوي، فإذا أزيل الجدار الخلوي من الخلية البكتيرية الموجبة لجرام فإنها تصبح سالبة لجرام. فالبيبتيدوجليكان لا يصطبغ بحد ذاته، ولكن يبدو أنه يعمل كحاجز غير منفذ فيمنع فقط بنفسجي الكريستال crystal violet. لذلك فإننا عند استخدام طريقة الصبغ، تصبغ البكتيريا أولاً بصبغة بنفسجي الكريستال ثم تعامل باليود ليحفز الإبقاء على الصبغة (مرسِّخ mordant). وعندما تعامل البكتيريا الموجبة لجرام بعد صبغها ببنفسجي الكريستال بالكحول لإزالة الصبغة decolorized، يسبب كحول الإيثانول تقلص ثقوب طبقة البيبتيدوجليكان السميكة. وبهذا، يتم الاحتفاظ بالصبغة أثناء عملية إزالتها وتظل البكتيريا بنفسجية. وعلى النقيض، تتميز البكتيريا السالبة لجرام بطبقة رقيقة جداً من البيبتيدوجليكان، وليست شديدة التشابك وثقوبها ليست كبيرة، لذلك، فإن المعاملة بالكحول الإيثيلي قد تستخلص كمية كبيرة من الدهون من الجدار ومن ثم تزيد من مساميتها (porosity: وجود ثقوب)، ولهذا، فإن الكحول يكون له قوة كبيرة في إزالة معقدات صبغة بنفسجي الكريستال — اليود من الخلايا السالبة لجرام وتصبح الخلايا شفافة ومن ثم تكتسب اللون الأحمر للصبغة المضادة counter stain (صبغة سفرانين safranin).

الغشاء السيتوبلازمي
The Cytoplasmic Membrane

هو تركيب غشائي يبطن الجدار الخلوي ويحيط بالكتلة السيتوبلازمية للخلية وسمكه نحو ٧.٥ من النانوميترات تقريباً. ويتكون أساساً من الفوسفوليبيدات phospholipids (٢٠–٣٠٪) والبروتينات proteins (٦٠–٧٠٪). وتتشكل الفوسفوليبيدات في طبقتين تكون فيها أطراف الجزيئات المحبة للماء hydrophilic متجهة نحو الجدار في الطبقة الخارجية ونحو السيتوبلازم في الطبقة الداخلية، أما الأطراف الكارهة للماء hydrophobic لكلا الطبقتين فتتجهان نحو وسط الغشاء. ويختلط بالفوسفوليبيد ويندمج معه ويمتد معه لأعلى ولأسفل طبقتي الفوسفوليبيد جزيئات من أنواع مختلفة من البروتينات بدون تماثل بحيث تشكل فسيفساء (تيرقشا: mosaic). بعض جزيئات البروتين تكون على السطح الخارجي جزء منها ممتد للداخل وأخرى تتعمق، وثمة مجموعة ثالثة تمتد من السطح العلوي إلى السطح السفلي أو توجد فقط على السطح السفلي. وتسمى البروتينات الخارجية بالبروتينات المحيطية peripheral، أما تلك المنغرسة في الفوسفوليبيد فتسمى بروتينات متكاملة integral proteins. وتتميز أرضية matrix دهون الغشاء بسيولتها fluidity وهذا ما يسمح لمكوناته بالحركة الجانبية. ويبدو أن هذه السيولة أساسية لمختلف وظائف الغشاء والتي تعتمد على الحرارة ونسب الأحماض الدهنية غير المشبعة بالنسبة للمشبعة (الشكل رقم ١١٥).



الشكل رقم (١١٥). يوضح نموذج تركيب الغشاء السيتوبلازمي (عن: Prescott.et al., 1999).

وتختلف الفوسفوليبيدات في أغشية البكتيريا الحقيقية eubacteria عن تلك الموجودة بالبكتيريا البدائية (القديمة = الأركيا). ففي البكتيريا الحقيقية تتكون الفوسفوليبيدات من فوسفوجليسيريدات phosphoglycerides، حيث تكون السلسلة المستقيمة للأحماض الدهنية مرتبطة بإستر (ester) مع الجليسرول. أما في البكتيريا البدائية (الأركيا) فتكون الدهون عبارة عن دهون من سلاسل متفرعة لعديد أيزوبرينويد polyisoprenoid، حيث تكون سلاسل الكحول الطويلة (فيتانولات phytanols) مرتبطة برابطة إيثر ether-linked بالجليسرول.

ويقوم الغشاء بالتحكم في نفاذية permeability المواد لأنه كحاجز كاره للماء يمنع مرور أغلب المواد الذائبة في الماء. لكن الغشاء يحتوي على بروتينات نوعية تسمح allow وتسهل facilitate مرور الجزيئات الصغيرة المغذية nutrients وفضلات الطعام، وفي تخليق مكونات الجدار الخلوي والمحافظ. علاوة على ذلك، ولأنه غير منفذ للبروتونات protons (أيونات الهيدروجين)، فإن الغشاء السيتوبلازمي هو المكان المولد للقوة الدافعة للبروتونات protonmotive force، أي القوة التي تدفع بتخليق أدينوسين ثلاثي الفوسفات ATP. وكذلك يؤدي وظائف نظم نقل مغذيات معينة، والحركة بالأسواط. ونظراً لهذه الوظائف المهمة، فإن أي عطب في الغشاء بعوامل فيزيائية أو كيميائية يمكن أن يؤدي إلى موت الخلية.

ومن المعروف أنه يتم تخليق البروتينات داخل الخلية، لكنها يمكن أن تمر عبر حاجز الغشاء السيتوبلازمي للخارج، ومن أمثلة هذه البروتينات المصدَّرة البروتينات المكوِّنة للجدر الخلوية مثل البوورينات porins والبروتينات الدهنية lipoproteins أو الإنزيمات الخارج خلوية التي تفرز بواسطة العديد من أنواع البكتيريا في مزارعها مثل البنيسيللينيز penicillinase وإنزيمات محلِّلة البروتين proteases وإنزيم الأميليز amylase. كما أن بروتينات أخرى تخلق

بالخلية وتمر إلى الغشاء السيتوبلازمي لكنها تبقى فيه مثل إنزيمات السيتوكرومات cytochromes وإنزيمات نازعة الهيدروجين dehydrogenases المرتبطة بالغشاء.

وتقوم الأغشية السيتوبلازمية للخلايا البكتيرية بوظائف عديدة منها:

١- يقوم الغشاء السيتوبلازمي بالمحافظة على السيتوبلازم، خاصة في الخلايا عديمة الجدر، ويفصلها عما يحيطها.

٢- يعمل كحاجز للنفاذية الانتخابية barrier for selective permeability. حيث يسمح لأيونات وجزيئات معينة بالمرور، إما من أو إلى الخلية، كما يمنع حركة أيونات وجزيئات أخرى.

٣- لا يسمح الغشاء بفقد المكونات الأساسية بتسربها leakage أثناء حركة نقل الجزيئات.

٤- ولأن كثير من الجزيئات لا تستطيع أن تعبر الغشاء بحد ذاتها، فإن الغشاء يقدم لها هذه المساعدة (بالطاقة وبالتكوينات المختلفة) مثل أخذ المغذيات أو طرد الفضلات أو إفراز البروتين.

٥- الغشاء السيتوبلازمي مكان لكثير من العمليات الأيضية المهمة مثل التنفس والتمثيل الضوئي وتخليق الدهون ومكونات الجدار الخلوي.

٦- يحتوي الغشاء، على جزيئات مستقبلات نوعية specific receptors التي تجعل البكتيريا تكتشف وتستجيب للمواد الكيميائية الموجودة بالوسط المحيط بها.

البكتيريا عديمة الجدر الخلوية

Bacteria that have no cell wall (wall-less)

توجد أنواع من البكتيريا بصفة دائمة أو مؤقتة أو نتيجة لمعاملات خاصة من دون جدر خلوية wall-less أو بها بقايا من الجدر الخلوية. وهذه تشمل البلاستات الأولية protoplasts، والبلاستات الكروية spheroplasts وأشكال إل L-forms.

١- البلاستات الأولية protoplasts (البروتوبلاستات)

أصبح مغزى وأهمية الجدار الخلوي واضحين عندما تمت دراسة الخلايا عديمة الجدر. ويمكن الحصول على مثل هذه الخلايا تجريبياً بإزالة الجدار الخلوي بالهضم الإنزيمي. ويتم ذلك بمعاملة الخلايا بالإنزيم المحلل الهادم (لايسوزايم lysozyme) الذي يحلل روابط بيتا ١-٤ (β 1-4 linkages) الموجودة بين حامض إن أسيتيل ميوراميك وإن أسيتيل جلوكوزأمين في الببتيدوجليكان وما أن يتم هضم الببتيدوجليكان حتي تفقد الخلية شكلها الصلب وتصبح حساسة للضغط الأسموزي (تشبه البيضة البرشت أي بيضة الدجاج التي ينقصها الطبقة الكلسية).

وتؤدي المعاملة بالإنزيم المحلل الهادم (اللايسوزايم) إلى إزالة الجدار الخلوي من على البكتيرة السالبة لجرام مما ينتج عنه خلية حساسة أسموزياً تسمى بروتوبلاست protoplast. وعادة تأخذ البروتوبلاستات شكلاً كروياً لأن

الضغط الأسموزي الداخلي يُدْفع بالتساوي في كل الاتجاهات على السطح الداخلي للغشاء السيتوبلازمي. وبسبب فقدانها للجدار الخلوي الصلب، فإن البروتوبلاستات تكون سهلة الكسر جداً very fragile ويجب أن يتم الحفاظ عليها maintained في محلول متساوي الأسموزية isotonic لمنعها من التحلل (lysis).

كما يتم الحصول على البلاستات الأولية بزراعة البكتيريا في وجود مضاد حيوي مثل البنيسيللين penicillin الذي يمنع تكوين الجدار الخلوي ويتم ذلك في وسط ضغطه الأسموزي العالي حتى لا تنفجر البلاستات الأولية.

٢- البلاست الكروي (سفيروبلاست) Spheroplast

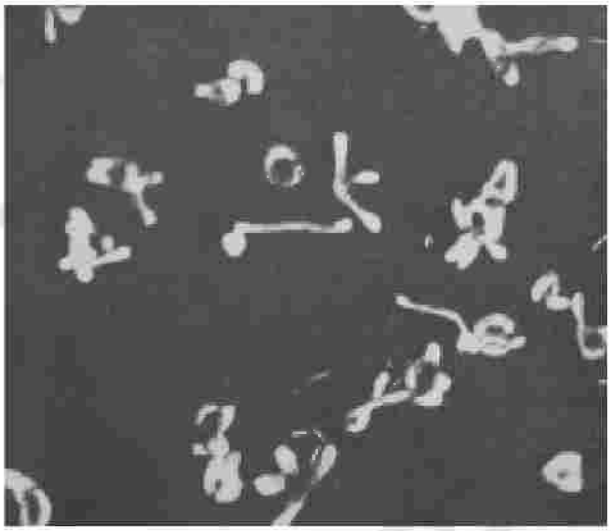
يمكن استخدام الطرق السابقة التي تهضم مادة الجدار الخلوي أو تعوق تخليقها مع البكتيريا السالبة لجرام، وهي في هذه الحالة تسبب اختفاء طبقة البيبتيدوجليكان لكنها تُبْقي على الغشاء الخارجي مما يكون ما يسمى البلاست الكروي "سفيروبلاست spheroplast" والذي يكون عبارة عن كتلة سيتوبلازمية يحدها من الخارج غشائين، الغشاء السيتوبلازمي والغشاء الخارجي لمادة الجدار. بمعنى آخر، فالبلاست الكروي "سفيروبلاست" عبارة بروتوبلاست يزيد عليه وجود الغشاء الخارجي.

ويلاحظ أن هضم أو إزالة جدر الخلايا البكتيرية السالبة لجرام ليست بهذه السهولة، فالإنزيم المحلّل لا يستطيع أن يخترق الغشاء الخارجي. ولحل هذه المشكلة، تعامل البكتيريا السالبة لجرام أولاً بعامل مفكك chelating agent مثل إديتا EDTA (إيثيلين ثنائي أمين رباعي حامض الخليك ethylene diamine tetracetic acid) ليفكك الأغشية الخارجية. وهذا يمكّن الإنزيم المحلّل من مهاجمة البيبتيدوجليكان وهضمه والبلاستات الكروية الناتجة التي تكون حساسة أسموزياً. وعلى خلاف البلاستات الأولية فإن البلاستات الكروية تحتفظ ببعض بقايا الجدار التي تظل وظيفية.

البكتيريا عديمة الجدر: المايكوبلازما Wall-less Bacteria: Mycoplasma

المايكوبلازما Mycoplasma عبارة عن بكتيريا تنقصها الجدر (عديمة الجدر) حيث إنها لا تستطيع أن تخلّق أصول precursors البيتيدوجليكان. وعلى هذا الأساس، فهي مقاومة للبنيسيللين لكنها قابلة للتحلل بواسطة الصدمة الأسموزية osmotic shock والمعاملة بالمنظف detergent. ولأنها محاطة فقط بالغشاء البلازمي، فإن هذه الخلايا بدائية النواة تكون متعددة الأشكال pleomorphic وتختلف في الشكل من الكروي الى الكمثري، ويكون قطرها ٠,٣—٠,٨ من الميكروميترات، كما قد تُكوّن خيوطاً متفرعة أو حلزونية. (الشكل رقم ١١٦). والمايكوبلازما أصغر أشكال البكتيريا القادرة على التكاثر الذاتي self-replication. وعلى الرغم من أن معظمها غير متحركة، إلا أن بعضها يستطيع الانزلاق glide على السطوح المغطاة بالسائل. وتختلف أغلب أنواعها عن باقي البكتيريا الأخرى في احتياجها للإستيرولات sterols لنموها. وهي عادة لا هوائية اختيارية facultative anaerobes، ولكن قلة منها إجبارية اللاهوائية. وعندما تنمو على الأجار، تكون معظم أنواعها مستعمرات يشبه مظهرها البيضة المقلية friedegg لأنها

تنمو متراكمة في المراكز على حين ينتشر نمو أقل كثافة على الحواف. إضافة إلى ذلك، فإن مورثها genome هو الأصغر في بدائيات النواة ويكون نحو ٥–١٠ ^{8} دالتونات، ويتراوح محتواها من G + C مابين ٢٣–٤١٪. ويبلغ مورث مايكوبلازما جينيتاليام *Mycoplasma genitalium*، المتطفلة على الإنسان، ٥٨٠ كيلو قاعدة وتمتلك ٤٨٢ جيناً (موروثة gene). ويمكن للمايكوبلازما أن تكون مترممة saprophytes، أو متعايشة commensals أو متطفلة parasitic حيث تسبب أمراضاً للنباتات والحيوانات والحشرات.



الشكل رقم (١١٦). بعض أشكال مايكوبلازما (عن: Schlegel, 1995).

وأيض المايكوبلازما يشابه غيرها من الكائنات فيما عدا بعض النواقص في التخليق الحيوي. وغالباً تكون في حاجة الى الإستيرولات والأحماض الدهنية والفيتامينات والأحماض الأمينية والبيورينات والبيريميدينات. وتوجد الإستيرولات في تلك الأجناس التي تحتاجها، في الغشاء البلازمي. وتكون المايكوبلازما عادة أكثر ثباتاً أسموزياً عن بروتوبلاستات البكتيريا الحقيقية، مما قد يرجع لوجود الإستيرولات. وينتج بعضها أدينوسين ثلاثي الفوسفات ATP (أ.ث.فو) بواسطة مسار إمبدين – ميرهوف Embden-Meyerhof أو بالتخمر اللاكتيكي. على حين تؤيض catabolize البعض الأرجينين arginine أو اليوريا urea لإنتاج ATP. كما يفتقر البعض إلى دورة الحامض ثلاثي الكاربوكسيل tricarboxylic acid cycle الكاملة.

وتعد المايكوبلازما مهمة جداً، فهي واسعة الانتشار في الطبيعة حيث يمكن عزلها من الحيوانات والنباتات والتربة وحتى من أكوام السباخ compost. وفي الواقع، فإن نحو ١٠٪ من المزارع الخلوية cell cultures (من خلايا

حيوانية أو بشرية)، المستخدمة في المعامل، تكون ملوثة بالمايكوبلازما، والتي تتداخل بشكل خطير مع تجارب المزارع الخلوية ويصعب الكشف عنها أو التخلص منها. كما تسبب تلوثاً في المزارع النسيجية أو مزارع الفيروسات.

وفي الحيوان تستعمر المايكوبلازما الأغشية المخاطية والمفاصل وغالباً ما تكون مرتبطة بأمراض تنفسية وتناسلية خطيرة. ومن أمثلة الأمراض التي تسببها في الثروة الحيوانية مرض الالتهاب الرئوي البقري المُعْدي في الماشية contagious bovine pleuropneumonia والذي تسببه مايكوبلازما مايكويدز *M. mycoides*، والمرض التنفسي المزمن في الدجاج chronic respiratory disease والذي تسببه مايكوبلازما جالليسيبتيكام *M. gallisepticum* وغيرها. أما في الإنسان فتسبب مايكوبلازما نيموني *M. pneumoniae* الالتهاب الرئوي الابتدائي اللانمطي primary atypical pneumonia. كما تتوفر أدلة على أن مايكوبلازما هومينيز *M. hominis* ويوريابلازما يورياليتيكام *Ureaplasma ureafyticum* تسببان أمراضاً للإنسان. كما تم عزل سيابروبلازما Spiroplasmas من الحشرات والقراد ticks ونباتات مختلفة، وهي تسبب أمراضاً في الموالح والكرنب وبروكولي broccoli والأذرة ونحل العسل.